

Mögliche Beziehungen zwischen der P-Erschließung in der Rhizosphäre und der Pflanzenverfügbarkeit des Phosphats im Boden

Wolfgang Merbach^{1*}, Annette Deubel¹ und Silke Ruppel¹

Zusammenfassung

Eine sparsame, an den Pflanzenbedarf angepasste P-Düngung ist von hoher ökonomischer und ökologischer Relevanz. Sie setzt eine zuverlässige Analyse des pflanzenverfügbaren Phosphors im Boden voraus. Oftmals sind jedoch die allgemein gebräuchlichen Laktatmethoden nicht ausreichend, um die pflanzliche Phosphoraufnahme verlässlich zu charakterisieren. Interessanterweise ließ sich zeigen, dass Wurzelexsudate den doppelaktatextrahierbaren Phosphoranteil im Boden erhöhen können. Mikrobielle Besiedlung der Wurzeln steigerte die Exsudatmengen und die spezifische Fähigkeit der Exsudate zur Phosphaterschließung, wodurch der DL-extrahierbare Phosphatanteil insgesamt anwuchs. Die Zuckerfraktion von P-Mangel-Pflanzen erhöhte die Phosphatlösungsfähigkeit des Bakterienstammes *Enterobacter radicincitans*, vielleicht durch Veränderung der Säureproduktion dieser Mikroben. Wurzelexsudate lösten mehr Phosphor aus dem Boden als die Laktatextrakte. Die Aufklärung der physiologischen Prozesse in der Rhizosphäre kann zur zutreffenderen Charakterisierung der Nährstofferschließungsfähigkeit der Pflanzen und zur Fortentwicklung von Bodenextraktionsverfahren beitragen, wodurch die Düngergaben dem Pflanzenbedarf und den lokalen Bedingungen noch besser angepasst werden könnten.

Schlagwörter: Phosphor, Rhizosphäre, Wurzelexsudate, mikrobielle Besiedlung, Dauerdüngungsversuche

Summary

Fertilization adapted to plant demand is of high economical and ecological relevance. This requires a reliable analysis of plant available P. In many cases, the double-lactate (DL) phosphate extraction methods apparently do not adequately reflect the P uptake ability of plants. In this respect it is interesting that root exudates increased the double-lactate (DL) extractable P amount of soils in sterile and non sterile cultures. Microbial colonisation increased both the exudate amount and the specific ability of exudates to solubilize P. In spite of rapid exudate turnover, DL-P solubility was increased. Sugars released from P-deficient plants increased the P solubilizing ability of a bacterial strain (*Enterobacter radicincitans*), perhaps by changing bacterial acid production. Root exudates solubilized more P from soil than lactate extracts did. An investigation of physiological processes in the rhizosphere could contribute to a better understanding of nutrient availability and perhaps lead to the development of extraction methods that better reflect the availability of soil phosphorus to plants.

Keywords: phosphorus, rhizosphere, root exudates, microbial colonization, long-term fertilization trials

Einführung

Bekanntlich sind die Phosphorvorräte der Erde begrenzt und werden in überschaubarer Zeit zur Neige gehen. In vielen tropischen und subtropischen Gebieten werden die landwirtschaftlichen Kulturpflanzenbestände wegen hoher Phosphorimmobilisation im Boden und der hohen Düngerkosten unzureichend mit dem Nährstoff Phosphor versorgt (z. B. FANKEM et al. 2006). Die gleiche Situation findet man in mittel- und osteuropäischen Transformationsländern (auch in den östlichen deutschen Bundesländern) vor, in denen seit Anfang 1990 wegen zu niedriger Phosphordüngung negative Phosphorbilanzen zu verzeichnen sind (z.B. KUBAT 2007, ZORN et al. 2007).

Andererseits haben viele Gebiete Mittel- und Westeuropas einschließlich des westlichen Deutschlands sehr hohe Boden-P-Gehalte, was besonders bei leichten sandigen Böden mit überhöhter organischer Düngung und mit hohem Vieh-

besatz zum Phosphoraustrag führen kann (RÖMER 1998). Auf diesen Standorten besteht die Gefahr der Gewässereutrophierung, da hier die Phosphorgrenzwerte oft überschritten werden (THEILEN 1992, MERBACH et al. 2010).

Die überschüssige Phosphorzufuhr ist nicht nur aus Gründen des Ressourcen- und Umweltschutzes, sondern auch aus ertragsphysiologischen Gründen zu vermeiden, da hohe P-Düngung vorwiegend die Reserve-P-Fractionen der Pflanze erhöht, also anorganischen Phosphor und Phytin (SCHILLING 2000, MERBACH et al. 2010), und daher einen Luxuskonsum der Pflanzen darstellt.

Daher muss das Ziel eine **am tatsächlichen Pflanzenbedarf orientierte** und gleichzeitig **ökonomisch optimale Phosphordüngung** sein. Der Verband der Deutschen Landwirtschaftlichen Untersuchungs- und Versuchsanstalten (VD-LUFA) hat aus diesem Grund Düngungsempfehlungen erarbeitet. Die Empfehlungen gehen vom P-Bedarf der Pflanze

¹ Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Agrar- und Ernährungswissenschaften, Julius-Kühn-Straße 25, D-06112 HALLE (SAALE)

* Ansprechpartner: Prof. Dr. Wolfgang Merbach, merbach@landw.uni-halle.de

aus und werden durch den pflanzenverfügbaren P-Vorrat des Bodens modifiziert. Letzterer wird mit Doppellaktat (DAL) oder Calciumlaktat (CAL) bestimmt (HOFFMANN 2007), wobei die Böden in fünf Gehaltsklassen eingeteilt werden (A = sehr niedrig bis E = sehr hoch). Ziel der Düngungsbeurteilung ist die ausreichende P-Versorgung der Pflanzen, die auf die Erhaltung eines mittleren Boden-P-Vorrates (Gehaltsklasse C) ausgerichtet ist, welche eine nachhaltige Pflanzenproduktion sichert (RÖMER 1998, KERSCHBERGER et al. 1997, SCHILLING 2000). Die Voraussetzungen für eine bedarfsgerechte und nachhaltige P-Düngung sind in Deutschland gegeben. Trotzdem ist die Phosphorversorgungssituation mit einigen Unsicherheiten behaftet, die die Treffsicherheit der Phosphordüngung beeinträchtigen. Nachfolgend sollen die Ursachen hierfür näher betrachtet und mögliche Ansätze zur Fortentwicklung aufgezeigt werden.

Die Aussagefähigkeit der Bodenbestimmungsmethoden für die Charakterisierung des pflanzenverfügbaren Boden-P

Aus vielen neueren Publikationen (z. B. SIBBESEN 1983, BUONDONNO et al. 1992, HOUBA et al. 1992, SIMS 1993, SHARLEY et al. 1994, CAMPELL 1994, NEYROUD und LISCHER 2003) geht hervor, dass verschiedene Extrakte zur P-Lösung aus dem Boden genutzt und in Beziehung zur Pflanzenverfügbarkeit dieses Nährelements gesetzt werden. Diese Extraktionsmittel wirken, mit Ausnahme von Wasser, destruktiv und erfassen unterschiedliche P-Mengen aus verschiedenen Bodenpools. Die meisten Extraktionsmethoden ergaben bei der Überprüfung in Feldversuchen jedoch nur bei P-armen Böden akzeptable Korrelationen zwischen den extrahierbaren P-Mengen einerseits und der pflanzlichen P-Aufnahme, dem Trockensubstanzertrag und der Pflanzenreaktion auf P-Düngung andererseits (TUNNEY et al. 1997). Vor allem in Böden mit mittlerem oder hohem Phosphorgehalt zeigen diese Methoden nicht immer einen klaren Bezug zur Pflanzenreaktion. Mögliche Ursachen dafür könnten unzureichende Kenntnis/Berücksichtigung der Langzeitprozesse der Boden-P-Dynamik und der Transformation zwischen unterschiedlichen Bodenphosphorfraktionen sein (GRANSEE und MERBACH 2000).

Darüber hinaus werden in unterschiedlichen Gebieten Deutschlands verschiedene Grenzwerte für die Gehaltsklassen des pflanzenverfügbaren Phosphors verwendet (siehe RÖMER 1998), obwohl in den letzten Dekaden eine Angleichung angestrebt wurde (KERSCHBERGER und HEGE 1996).

Die Zusammenhänge zwischen P-Versorgung und Ertrag wurden detaillierter im P-Dauerdüngungsversuch auf dem Julius-Kühn-Feld Halle untersucht (gegründet von K. Schmalfuß 1949, Einzelheiten siehe MERBACH und DEUBEL 2007).

Der Standort ist durch mittlere Jahresniederschläge von 465 mm und eine mittlere Lufttemperatur von 9°C geprägt. Der Boden ist eine degradierte Schwarzerde (Haplic Tschernosem nach FAO) auf Sandlöss der Weichseleiszeit, der durch Geschiebemergel unterlagert ist. Dieser Bodentyp ist am Rande des Löss-Schwarzerde-Gürtels des östlichen Vorhar-

zes gelegen und grenzt an die Schwarzerden des Thüringer Beckens und der Magdeburger Börde an. Die Bodenzahl liegt nach der Reichsbodenschätzung im Durchschnitt bei 55 Bodenpunkten (Bodenklassifikation in Deutschland: bester Boden = 100 in der Nähe von Calbe/Saale, siehe RÖTSCH und KURANDT 1941). Im Vergleich zu den typischen Schlufflössboden besitzt der Sandlöss einen niedrigeren Basenvorrat, eine geringere Bodenwasserreserve, und daher kann es im Winter zur Tiefenversickerung kommen.

Diese Standort- und Bodenverhältnisse repräsentieren die Sandlössgebiete zwischen Saale, Elbe und Mulde. Da jedoch die Abweichungen gegenüber anderen Trockengebieten Mitteldeutschlands und Osteuropas nur gering sind, lassen sich die Resultate der Hallenser Dauerversuche weitgehend auch auf diese Regionen übertragen und besitzen daher eine hohe Allgemeingültigkeit.

Der **P-Dauerdüngungsversuch in Halle** besteht als zweifaktorielles Experiment aus drei Phosphordüngungsstufen (0, 15, 45 kg P ha⁻¹ a⁻¹) mit drei Phosphordüngern (Super-, Thomas- und Alkalisinterphosphat), welche in jährlichem oder dreijährlichem Abstand ausgebracht werden. Die Fruchtfolge lautet Luzerne–Luzerne–Kartoffel–Winterroggen–Zuckerrübe–Sommergerste. Dieser Versuch ermöglicht wesentliche Aussagen für eine nachhaltige Pflanzenproduktion wie zum Beispiel die Bilanzierung des Phosphates unter Berücksichtigung tieferer Bodenschichten (STUMPE et al. 1994, GARZ et al. 2000) das P-Retentionsvermögen des Bodens und die zeitliche Veränderung des P-Bindungszustandes (GRANSEE und MERBACH 2000), welche die Überprüfung neuer Untersuchungsverfahren zur Charakterisierung des P-Düngungsbedarfs erlauben (STUMPE et al. 1990, SCHLIEPHAKE et al. 1997, MERBACH und DEUBEL 2007).

Die Resultate dokumentieren zunächst den ausbleibenden Effekt der P-Düngung (*Tabelle 1*).

Im Vergleich zur Düngung mit 45 kg P ha⁻¹ wurde festgestellt, dass nach 35 Jahren unterlassener P-Düngung nur ein geringfügiger Ertragsabfall zu verzeichnen ist (*Tabelle 1*). Die Anwendung von 15 kg P ha⁻¹ reichte für einen hohen Ertrag und die Erhaltung eines akzeptablen P-Versorgungsgrades aus (42 mg/kg Boden DL-lösl. P in 0 - 20 cm Tiefe) (*Tabelle 1*). Darüber hinaus ergaben langjährige Phosphorbilanzen, dass in 0 - 40 cm Bodentiefe viel mehr Phosphor vorhanden war (*Tabelle 1*), als aus der Differenz zwischen Phosphorzufuhr und Phosphorentzug zu erwarten war (*Tabelle 1*, 3. Zeile). In der Null-Variante ergab sich in 0 - 40 cm Bodentiefe in den Jahren 1949 bis 1991 ein Phosphordefizit von 184 kg P/ha, obwohl 844 kg P/ha zu erwarten gewesen sind. Somit bestand ein **Bilanzüberschuss von 658 kg P/ha**. Offensichtlich existiert eine höhere P-Nachlieferung aus den tieferen Bodenschichten, welche sich aus den Gehalten an DL- oder wasserlöslichem Phosphor (*Tabelle 1*, unterer Teil), nicht ohne weiteres erklären lässt. Solche Größenordnungen der Phosphornachlieferung müssen aber in der P-Düngungsstrategie berücksichtigt werden. Es war deshalb nach den möglichen Ursachen als Grundvoraussetzung für zuverlässige Methoden und Prognosen zu suchen.

In diesem Zusammenhang stellte sich u. a. die Frage nach der Rolle der Pflanzenwurzeln bei der Erschließung des Phosphates aus tieferen Bodenschichten.

Tabelle 1: Phosphordauerdüngungsversuch (Feld D) in Halle; P-Düngung, P-Aufnahme, Boden-P-Gehalte (modifiziert nach STUMPE et al. 1990, 1994; SCHLIEPHAKE et al. 1997) ($P_0 = 0 \text{ kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$, $P_1 = 15 \text{ kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$, $P_3 = 45 \text{ kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$)

Parameter	Einheit	P_0	P_1	P_3
durchschnittlicher Trockenmasseertrag 1949 – 1991	tha ⁻¹	7,8	8,4	8,5
P-Lieferung	kg ha ⁻¹	0	546	1470
P-Aufnahme	kg ha ⁻¹	844	874	903
Differenz zwischen Lieferung und Aufnahme	kg ha ⁻¹	-844	-328	+567
Gesamt-P-Bodenänderung 0-40 cm	kg ha ⁻¹	-184	+21	+498
Bilanzüberschuss	kg ha ⁻¹	658	349	-69
DL-P-Bodengehalt				
1949				
0-20 cm	mg kg ⁻¹	85	85	85
1995				
0-20 cm	mg kg ⁻¹	32	42	77
20-40 cm	mg kg ⁻¹	32	42	63
40-60 cm	mg kg ⁻¹	26	31	34

Tabelle 2: Abnahme des Gesamt-P-Gehaltes im Unterboden beim Langzeit-Phosphordüngungs-Versuch (Feld D) in Halle nach 40 Jahren unterschiedlicher P-Düngung ($\text{mg P} \cdot (\text{kg Boden})^{-1}$, $P_0=0 \text{ kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$, $P_1=15 \text{ kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$, $P_3=45 \text{ kg P} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$) (GARZ et al. 2000, modifiziert)

Jahre	Bodenschicht	P_0	P_1	P_3
1949	0 - 40 cm	500	500	500
1991/93	0 - 20 cm	496	534	643
Durchschnitt	20 - 40 cm	477	488	521
	40 - 80 cm	358 ^x	379	396 ^x

x = signifikant unterschiedlich gegenüber der 0 – 40 cm – Bodenschicht

Die Möglichkeit der Phosphoraufnahme durch die Wurzeln aus tieferen Bodenschichten

Zunächst war zu fragen, ob der Wurzeltiefgang bei Kulturpflanzen groß genug ist, um P-Reserven aus tieferen Bodenschichten erschließen zu können. Tatsächlich ließ sich zeigen, dass Gras- und Getreidewurzeln fähig sind, mehr als 2 Meter tief in dem Unterboden vorzudringen (SCHILLING 1997, MERBACH et al. 2010).

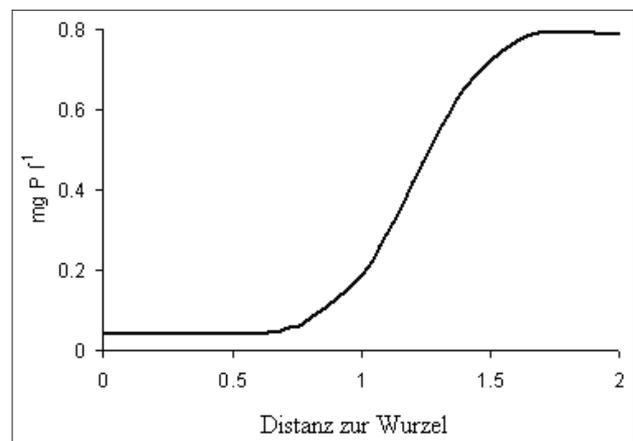
Dies steht in Übereinstimmung mit dem Befund, dass sich die Gesamt-P-Gehalte im Unterboden des P-Dauerdüngungsversuches nach 40 Jahren Versuchszeit deutlich verringert hatten (Tabelle 2, GARZ et al. 2000). Besonders die tief wurzelnde Luzerne war zur Erschließung des Unterboden-P befähigt (SCHLIEPHAKE et al. 1997).

Neben der Wurzeltiefe und – verteilung ist das **P – An eignungsvermögen der Wurzeln** entscheidend für die pflanzliche P- Ernährung. Deshalb waren die Prozesse in der Wurzelumgebung näher zu betrachten.

Rhizosphärenprozesse und Phosphorerschließung von Pflanzenwurzeln

Die Phosphorverarmung an der Wurzeloberfläche

Die Pflanzenwurzeln nehmen die Phosphate aus der Bodenlösung auf und verringern somit die Phosphorkonzentration

**Abbildung 1: Phosphatverarmungszone in der Umgebung der Wurzeloberfläche (Rhizosphäre) (HENDRIKS et al. 1981) (modifiziert)**

an der Wurzeloberfläche. Wie ³²P-Experimente (RÖMER, unveröffentlicht) zeigten, beläuft sich die Ausdehnung der ³²P-Verarmungszone innerhalb von vier Tagen auf 2 mm um die Pflanzenwurzeln (RÖMER, zit. bei SCHILLING et al. 1998).

Andere Autoren fanden einen Verarmungsradius von nur 1 mm (HENDRIKS et al. 1981, *Abbildung 1*).

Diese Ausdehnung entspricht derjenigen der Rhizosphäre. Es war daher nach der Rolle der Wurzelexsudate für Phosphormobilisation zu fragen.

Quantifizierung und Charakterisierung von wurzelbürtigen Kohlenstoffverbindungen (Rhizodeposition)

Für eine verlässliche Beurteilung der Rolle und des Verbleibs der Rhizodeposition im Boden sind detaillierte Kenntnisse über die Zusammensetzung, Verteilung, Menge und die Stoffwechselumwandlungen von pflanzenbürtigen Verbindungen erforderlich. In den letzten Jahren hat man auf diesem Gebiet durch die Einführung der ¹⁴C-Markierung, die Nutzung steriler Kontrollen, die genaue Platzierung

von radioaktiven „Modellexsudaten“ und neue analytische Trennungs- und Quantifizierungsmethoden große Fortschritte erzielt (HELAL und SAUERBECK 1989, SWINNEN 1994, MERBACH et al. 1999b, MERBACH und WITTENMAYER 2004, GRANSEE und WITTENMAYER 2000, HÜTSCH et al. 2002, RENGEL 2002, WALKER et al. 2003).

Um die mögliche Bedeutung der Rhizodeposition für die P-Erschließung abzuschätzen, wurden zunächst die Menge und Zusammensetzung der durch die Wurzeln freigesetzten C-Verbindungen an verschiedenen Pflanzenarten untersucht (Details vgl. BARBER und MARTIN 1976, HELAL und SAUERBECK 1989, MERBACH et al. 1996, 1999b). Dabei wurde den Pflanzen in so genannten Doppelkompartimentgefäßen (luftdichte Trennung von Spross- und Wurzelraum), über die Sprosse $^{14}\text{CO}_2$ -haltige Luft angeboten, um die (primär) wurzelbürtigen ^{14}C -Verbindungen von den vorher im Boden befindlichen ^{12}C -Substanzen unterscheiden zu können (MERBACH 1997, MERBACH et al. 1996, 2010). Zu Versuchsende erfolgte eine Bilanzierung der Verteilung des assimilierten ^{14}C auf die Pflanzensubstanz (Spross, Wurzel), das durch die Wurzeln freigesetzte CO_2 (periodisches „Ausblasen“ des $^{14}\text{CO}_2$ aus dem Wurzelraum) und den Boden. Danach wurde die ^{14}C -Bilanz berechnet. Um die eigentliche Wurzelatmung von der sekundären Wurzelexsudatveratmung durch Mikroben unterscheiden zu können, wurden sterile Vergleichsvarianten in die Untersuchungen mit einbezogen (MERBACH et al. 1999b, MERBACH und RUPPEL 1992). Der im Boden nachweisbare ^{14}C -Anteil unterlag danach einer weiteren Fraktionierung, und zwar nach unterschiedlicher Wurzelnähe, nach unterschiedlicher Wasserlöslichkeit und in organische Säuren, Zucker und Aminosäuren (nur wasserlösliche Exsudate, Ionenaustauscherchromatographie, siehe MERBACH et al. 1998). Die letztgenannten Fraktionen wurden dann weiter in Einzelverbindungen aufgetrennt und quantifiziert (GRANSEE und WITTENMAYER 2000, *Abbildung 2*).

Nachfolgend werden die erhaltenen Resultate summarisch dargestellt:

- Rund 14 – 18% des durch die apparente CO_2 -Assimilation fixierten ^{14}C (was 23-26% des im Pflanzenmaterial eingebauten ^{14}C entspricht), werden durch die Wurzeln im Boden während der Wachstumsphase durch die Rhizodeposition freigesetzt. Bei Feuchtländpflanzen (z.B. *Phragmites*) scheint die Rhizodeposition deutlich geringer zu sein (RICHERT et al. 2000). Die Besiedlung durch Mikroorganismen erhöhte die ^{14}C -Freisetzung signifikant (MERBACH und RUPPEL 1992, SCHULZE und PÖSCHEL 2004). Wenn ein jährlicher Gesamtkohlenstoffinput von 5 – 6 t/ha angenommen wird, ist dieser Anteil äquivalent zu 1 t C/ha und Jahr.
- In unmittelbarer Wurzelnähe sind die primären wurzelbürtigen Verbindungen vorwiegend wasserlöslich. Sie bestehen aus Zuckern (40 – 75%), gefolgt von organischen Säuren (15 – 34%) und Aminosäuren bzw. Amidinen (6 – 18%) (vgl. GRANSEE und WITTENMAYER 2000, MERBACH et al. 1999b). Ähnliche Resultate finden sich bei KRAFFCZYK et al. (1984). Dabei bestehen deutliche Unterschiede zwischen verschiedenen Pflanzenarten.

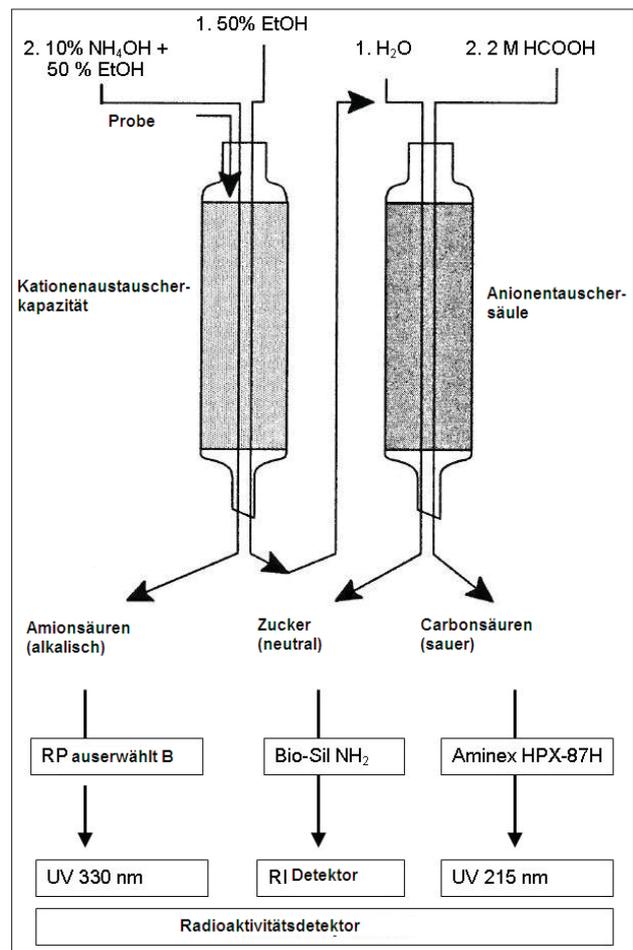


Abbildung 2: Schema zur Analyse der Wurzelexsudate (GRANSEE und WITTENMAYER 2000)

Die Zuckerfraktion besteht hauptsächlich aus Glukose, Fruktose und Saccharose, die Aminosäurenfraktion aus Glutamat, Aspartat und Serin und die organische Säurenfraktionen aus Tartrat, Apfelsäure, Zitrat und Succinat (GRANSEE 2004). Hier wurden ebenfalls pflanzen- und sogar sortenspezifische Unterschiede beobachtet (HÜTSCH et al. 2002, GAUME et al. 2001, ISHIKAWA et al. 2002).

- Die Rhizodeposition stammt aus unterschiedlichen Quellen pflanzlichen und mikrobiellen Ursprungs (OADES 1978, TOAL et al. 2000, FOEREID und YEARSLEY 2004). Exsudate, Sekretionen, Lysate und verschiedene Schleimstoffe tragen zu ihrer Bildung bei. Wurzelbürtige Kohlenstoffverbindungen sind außerordentlich heterogen und können in Abhängigkeit von der Pflanzenart, mikrobiellen Besiedlung und Umweltbedingungen variieren. Die räumliche Verteilung kann ebenfalls unterschiedlich sein. Einige Pflanzenarten setzen die „Exsudate“ durch alle Wurzelteile (*Zea mays* L.) frei, andere nur um die Wurzelspitze herum (*Brassica napus* L.) (*Abbildung 3*).
- Die Menge der wurzelbürtigen Kohlenstoffverbindungen nimmt exponentiell mit der Entfernung zur Wurzeloberfläche ab (MERBACH et al. 1999b).
- Wurzelbürtige Kohlenstoffverbindungen werden im großen Ausmaß durch mikrobielle Veratmung metabolisiert



Abbildung 3: Scannogramm von Mais- und Rapswurzeln, angezogen in engem Kontakt mit Agrarplatten nach dreitägiger Verabreichung von $^{14}\text{CO}_2$. Die Linien zeigen die Position der Wurzeln (GRANSEE 2004)

(62 – 86% innerhalb von fünf Tagen), resultierend in einer CO_2 -Bildung (HELAL und SAUERBECK 1989, MERBACH et al. 1999b, YEVDOKIMOV et al. 2007). Bei Feuchtpflanzen (RICHERT et al. 2000) und in Experimenten von SWINNEN (1994) war dieser Anteil deutlich geringer, aber immer noch relevant. Die mikrobielle Aktivität belastet die Wirtspflanze im Sinne eines zusätzlichen Sinks (MERBACH und RUPPEL 1992, SCHULZE und PÖSCHEL 2004) und resultiert in der Bildung von mikrobieller Biomasse und sekundären Veränderungen der wurzelbürtigen Kohlenstoffverbindungen, die die Nährstoffverfügbarkeit beeinflussen können.

- In größerer Entfernung von der Wurzeloberfläche (mehr als 10mm) werden wurzelbürtige Kohlenstoffverbindungen in schwer wasserlösliche Substanzen transformiert, vor allem durch Mikroben (LEZOVIC 1999).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die Pflanzen mit ihrer **Rhizodeposition** über eine beachtliche **Energiequelle** und eine Vielzahl **reaktiver Verbindungen** verfügen, um Bodenprozesse und Nährstoffumsatz zu beeinflussen. Für die P-Verfügbarkeit dürften dabei vor allem wasserlösliche Verbindungen eine Rolle spielen.

Der Einfluss von Phosphormangel auf den Gehalt und die Zusammensetzung von wasserlöslichen Wurzelexsudaten

Zur Betrachtung des Einflusses unterschiedlicher P-Versorgung auf die Exsudatzusammensetzung sollen nachfolgend Versuche mit jungen Erbsen- und Maispflanzen herangezogen werden (GRANSEE 1997). Dabei wurden die in Quarzsand wachsenden Pflanzen entweder mit 100mg P (als $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$) versorgt, oder sie blieben ohne P-Düngung. Etwa 3 Wochen nach der Aussaat erfolgte eine $^{14}\text{CO}_2$ -Begasung der Sprosse, der sich eine Analyse der ^{14}C -markierten Wurzelabscheidungen anschloss. *Tabelle 3* zeigt, dass bei optimaler P-Ernährung die meiste ^{14}C -Radioaktivität in der Zuckerfraktion und nur ein geringer Anteil in der Carbonsäurefraktion zu finden war.

Bei **P-Mangel ging der Zuckeranteil drastisch zurück**, während der **Carbonsäureanteil** bis auf etwa 30% der Gesamtradioaktivität **anstieg** (GRANSEE 2004, MERBACH et al. 1999a). Ähnliche Effekte wurden auch für andere Pflanzenarten gefunden (ZHANG et al. 1997, GAUME et al. 2001, SHEN et al. 2002). Gleichzeitig änderte sich auch die Zusammensetzung der Carbonsäuren (hier nicht zahlen-

*Tabelle 3: Einfluss verschiedener P-Versorgung auf die Zusammensetzung von kaltwasserlöslichen ^{14}C markierten Wurzelexsudaten der Erbse (*Pisum sativum*, var. *Grapis*), 3 Wochen alte Pflanzen in Gefäßversuchen (aus MERBACH et al. 1999a)*

P-Versorgung mg P Gefäß ⁻¹	Zucker dpm (g TS) ⁻¹	Aminosäuren dpm (g TS) ⁻¹	Carbonsäuren dpm (g TS) ⁻¹
0	28,931	9,743	11,227
100	80,769	20,344	9,327
GD Tukey 0,05	4,328	2,773	894

*Tabelle 4: Zusammensetzung der Zuckerfraktion von wasserlöslichen ^{14}C -markierten Wurzelexsudaten (Bq (g TS Wurzel)⁻¹) von Mais (*Zea mays*, var. *Bermasil*) in Abhängigkeit von der P-Ernährung (in Klammern % von Gesamtzucker, 4 Wochen alte Pflanzen) (GRANSEE 1998)*

Verbindung	P-Versorgung, mg P Gefäß ⁻¹			
	0		100	
Glukose	153,0	(17,9)	671,6	(46,2)
Fruktose	50,8	(5,9)	410,4	(28,2)
Galaktose	107,6	(12,6)	0	(0,0)
Arabinose	125,4	(14,7)	0	(0,0)
Ribose	156,0	(18,2)	114,0	(7,8)
Xylose	71,5	(8,4)	0	(0,0)
Saccharose	158,8	(18,6)	257,5	(17,8)
Fucose	31,6	(3,7)	0	(0,0)

mäßig dargestellt). Zitronensäure und Bernsteinsäure (die besonders viel Bodenphosphat lösen) waren auf Kosten von Äpfel- und Milchsäure erhöht (vgl. RÖMER 2006, RYAN et al. 2001, WHITELAW 2000). Ähnliches wurde auch bei Mais-, Raps- und Weizenpflanzen gefunden (eigene, unveröffentlichte Resultate). Darüber hinaus ließ sich zeigen, dass sich auch die Zusammensetzung der Zuckerfraktion bei P-Mangel drastisch veränderte (GRANSEE 1998, 2004), wie in *Tabelle 4* am Beispiel von Mais ausgewiesen wird.

So fanden sich in der Zuckerfraktion bei ausreichender P-Versorgung Glukose, Fruktose, Saccharose und Ribose, wobei Glukose fast die Hälfte der gemessenen Radioaktivität ausmachte. Bei P-Mangelbedingungen konnten zusätzlich die Zucker Galaktose, Arabinose, Xylose und Fucose nachgewiesen werden, während der Anteil von Glukose und Fruktose deutlich zurückging (GRANSEE 2004). Es fällt auf, dass insbesondere der Anteil der Pentosen deutlich zunahm.

Einfluss der P-Mangel-induzierten Veränderungen der Exsudatzusammensetzung auf die Phosphorlöslichkeit

Es war nun zu fragen, ob die im Abschnitt „Einfluss von Phosphormangel auf den Gehalt und die Zusammensetzung von wasserlöslichen Wurzelexsudaten“ beschriebene starke Veränderung der pflanzlichen Exsudatzusammensetzung bei P-Mangel eine phosphatmobilisierende Wirkung hat. Denkbar wären dabei direkte oder indirekte (d.h. unter Einfluss von Mikroben vonstatten gehende) Effekte. Zur Prüfung eines möglichen **Direkteffektes** wurde zunächst der Exsudateinfluss unter **sterilen Bedingungen** geprüft.

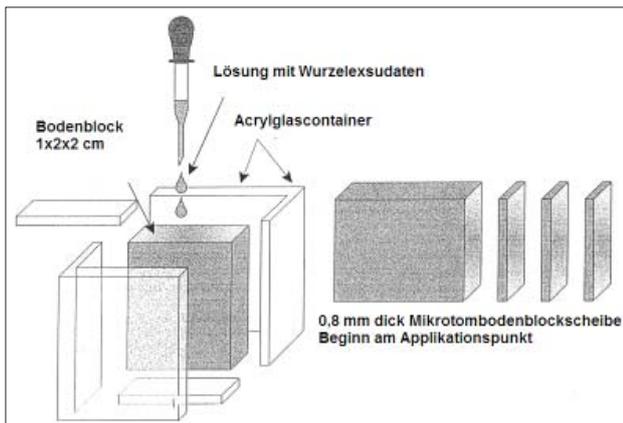


Abbildung 4: Bodenblockmethode zur Untersuchung des Einflusses von Wurzelexsudaten auf die P-Löslichkeit im Boden. Linke Seite: Auftropfen von wasserlöslichen Wurzelexsudaten auf die Stirnseite eines Bodenblocks in einem Acrylglascontainer. Rechte Seite: Schneiden von 0,4 mm starken Bodenplättchen auf einem Gefriermikrotom, von der Stirnseite beginnend (LEŽOVIČ 1999, GRANSEE 2004).

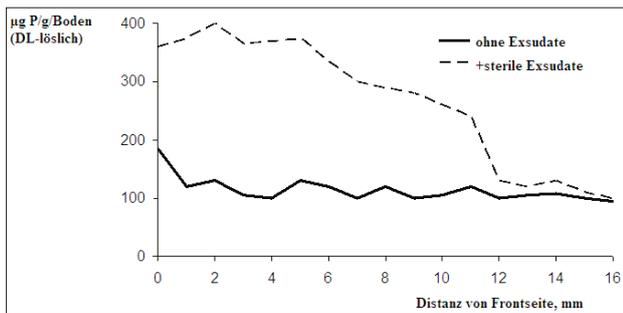


Abbildung 5: Doppellaktatlösliche Bodenphosphate im Bodenblock drei Tage nach der Applikation mit Wurzelexsudaten (für Einzelheiten siehe SCHILLING et al. 1998 und LEŽOVIČ 1999).

Zu diesem Zweck kam ein System mit Modellbodenblöcken zum Einsatz (Abbildung 4).

Dabei wurden die ^{14}C -markierten Originalwurzelabscheidungen oder Standardverbindungen, die in ihrer Zusammensetzung den Wurzelabscheidungen entsprachen, auf die Frontseite von Bodenblöcken aufgetropft, die sich in Plexiglascontainern befanden und nach Versuchende in 0,4 mm dicke Mikrotomabschnitte zerlegt wurden (Abbildung 4). Dieses Verfahren erlaubt es, die Wanderung der ^{14}C -markierten Wurzelabscheidungen im Boden und gleichzeitig auch die P-Löslichkeit in Abhängigkeit von der Exsudatbewegung zu verfolgen. Dabei stellte sich heraus, dass bis etwa 10 mm von der Auftropfstelle entfernt ^{14}C -Radioaktivität zu messen war. Bis zum gleichen Abstand war aber auch die mittels Doppellaktat (DL) extrahierbare P-Menge gegenüber einem unbehandelten Boden erhöht (Abbildung 5). In größerem Abstand war keine oder nur eine geringe Beeinflussung zu erkennen. Phosphat dürfte also nur im Einflussbereich der Wurzelexsudation mobilisiert werden.

Besonders deutlich wurde die P-mobilisierende Wirkung der Exsudate in einer Entfernung von 2 mm von der Auftropfstelle. 3 Tage nach der Zugabe von 200 mg unveränder-

tem (weil nahezu sterilem) Maisexsudat war die Menge des DL-löslichen Phosphates auf etwa das 3-fache der Kontrolle erhöht. Als Ursache dieser direkten Exsudatwirkung auf die P-Verfügbarkeit dürfte neben der erhöhten Gesamtmenge an Carbonsäuren (JONES et al. 2003, siehe auch Tabelle 3) wohl der in Abschnitt „Einfluss von Phosphormangel auf den Gehalt und die Zusammensetzung von wasserlöslichen Wurzelexsudaten“ beschriebene Anstieg an Zitronensäure und Bernsteinsäure in Frage kommen, da diese beiden Säuren besonders effektiv P lösen können (DEUBEL 1996, siehe auch Tabelle 7). Damit werden Vorstellungen bekräftigt, nach denen z.B. Zitrat ausschüttung bei Pflanzen (z.B. auch im Falle der Proteoidwurzeln bei Weißlupinen) eine verbreitete Strategie zur P-Mobilisierung darstellt (DINKELAKER et al. 1989, NEUMANN und RÖMHELD 1999, RÖMER 2006). Demgegenüber hat die veränderte Zuckerszusammensetzung bei P-Mangel (Tabelle 4) wahrscheinlich keinen direkten Einfluss auf die P-Erschließung. Deshalb sollten auch die möglichen, durch Mikroben beeinflussten indirekten Exsudatwirkungen Beachtung finden.

Mikrobielle Sekundäreffekte auf die Phosphorlöslichkeit

Da unter normalen Bodenverhältnissen die Exsudate durch Mikroben verändert werden, wurde der Einfluss einer Exsudatgabe unter **nicht sterilen Bedingungen** geprüft. Wie Tabelle 5 zeigt, ergab sich dadurch zwar immer noch eine verdoppelte P-Löslichkeit (Zeile 3) im Vergleich zur unbehandelten Kontrolle, aber gegenüber der Steril-Exsudatvariante (Zeile 2) war die P-Verfügbarkeit deutlich geringer.

Die Ursache dafür liegt auf der Hand: Die Exsudatmenge war während der Versuchszeit durch $^{14}\text{CO}_2$ -Veratmung (siehe MERBACH und RUPPEL 1992, MERBACH et al. 1996, MERBACH 1997) auf etwa ein Viertel zurückgegangen (Tabelle 5, Fußnote 1), so dass nur noch ein Teil davon P-mobilisierend wirksam werden konnte. Der verbleibende Teil (25,8%) muss aber eine stark erhöhte spezifische Mobilisierung bewirkt haben, denn es wurden je mg Exsudat ca. 2,9 µg DL-löslicher P/g Boden im Vergleich zu 1,23 µg bei der Sterilvariante zusätzlich gelöst (Tabelle 5, Spalte 3). Hinzu kommt, dass Mikrobenbesiedlung die Menge der Wurzelabscheidungen im Vergleich zu keimarmen Varianten deutlich fördert (Tabelle 6). Zieht man dies in Betracht, so ergibt sich rechnerisch auch absolut eine Überlegenheit der Insterilvariante bei der P-Mobilisierung (Tabelle 5, Zeile 4), was aber experimentell noch zu beweisen bleibt.

Mögliche Ursachen für den mikrobiellen Phosphormobilisationseffekt am Beispiel von *Enterobacter radicincitans*

Mikrobenbesiedlung kann also prinzipiell die Potenz von Wurzelexsudaten zur P-Erschließung in der Rhizosphäre erhöhen. Offen blieb zunächst, welche Ursachen dafür verantwortlich sind. Zur Beantwortung dieser Fragestellung wurde zunächst überprüft, inwieweit die Zuckerfraktion der Wurzelexsudate, die bei P-Mangel deutliche Veränderungen erfahren hatte (Tabelle 4), das Phosphatlösungsvermögen

Tabelle 5: Einfluss wasserlöslicher Wurzelexsudate von Mais auf die Menge von DL-löslichem P in 2 mm Entfernung vom Aufgabort (MERBACH et al. 1999a)

Behandlung	$\mu\text{g DL löslicher P}$ (g Boden) ⁻¹ , Gesamt	Durch Exsudate zusätzlich mobilisierter P ($\mu\text{g P}$ (g Boden) ⁻¹)	spezifische P Lösungsaktivität ($\mu\text{g DL lösliche P}$ (mg Exsudat) ⁻¹)
1. ohne Exsudate	125	-	-
2. 200 mg Exsudate	370 ^x	245	1.23
3. 200 mg Exsudate, unsteril	270 ^x	145	2,90 ^{1x}
4. 320 mg Exsudate, unsteril ²⁾ Wiederfindungsrate 25,8%	432 ³⁾	307 ³⁾	3,83 ³⁾

^x signifikante Differenz zwischen Variante 1 und 2 mit 0,05; ¹⁾ nach 3 Tagen Wiederfindungsrate 25,8%; ²⁾ im unsterilen Wurzelraum im Durchschnitt 60% mehr ¹⁴C-Exsudate wiederzufinden als im sterilen Wurzelraum; ³⁾ errechnet nach Fußnoten 1 und 2

Tabelle 6: Einfluss der Mikrobenbesiedlung auf die ¹⁴C Menge in der Rhizosphäre nach ¹⁴CO₂- Aufnahme durch Pflanzensprosse (Gefäßversuche mit Boden nach MERBACH und RUPPEL 1992, Angaben in Bq (g TS)⁻¹), x, xx = signifikant verschieden von steriler Variante bei 0,05 und 0.01

Pflanzenart	steril	unsteril
Weizen (<i>Triticum aestivum</i>)	9143 (100)	16357 (179) ^{xx}
Ölrettich (<i>Raphanus sativus</i>)	6703 (100)	8222 (123) ^x
<i>Chenopodium album</i> L.	15474 (100)	24385 (158) ^{xx}

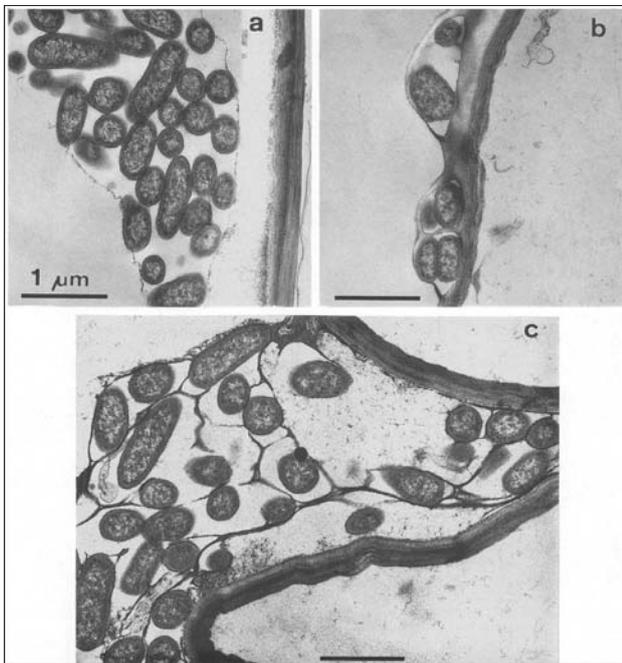


Abbildung 6: Besiedlung von Weizenwurzeln mit *Enterobacter radicincitans*. Transmissions-Elektronenmikroskopie 22.000fache Vergrößerung. Anhäufung der Bakterien auf der Oberfläche von Seitenwurzel (a,b) und im Interzellularraum (c) (aus RUPPEL et al. 1992)

von *Enterobacter radicincitans* (früher: *Pantoea agglomerans* D5/23) zu erhöhen vermag. Dieses in Gefäß- und Feldversuchen phytostimulative Bakterium (REMUS et al. 2000) kann sich in der Rhizosphäre von Kulturpflanzen

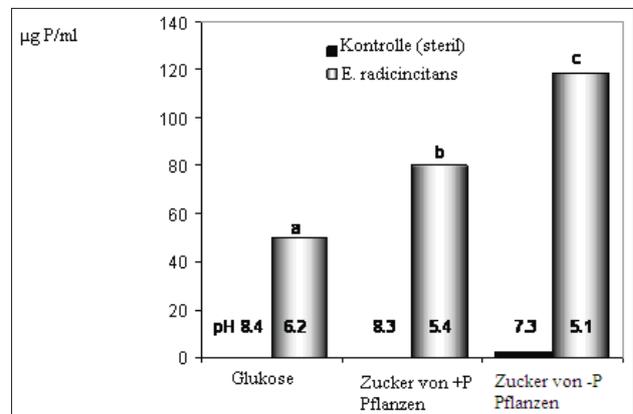


Abbildung 7: Einfluss der Zuckerfraktion von Erbsenwurzelexsudaten (*Pisum sativum*, Sorte Grapis) auf das Phosphatlösungsvermögen von *Enterobacter radicincitans* (Substrat $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$; +P-Pflanzen = ausreichend mit P versorgte Pflanzen; -P-Pflanzen = nicht ausreichend mit P versorgte Pflanzen), unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Differenzen (Tukey-Test bei 0,05) (für Einzelheiten siehe DEUBEL 1996, DEUBEL et al. 2000).

anreichern (Abbildung 6), wobei die Stärke der Besiedlung pflanzenspezifisch ist (RUPPEL et al. 1992, REMUS et al. 2000, RUPPEL et al. 2006).

In diesen Versuchen zeigte sich, dass das Lösungsvermögen dieses Mikroorganismus für P aus dem schwerlöslichen $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ in einer MUROMCEV-Nährlösung durch die Zuckerexsudate von P-Mangel-Erbse tatsächlich stark erhöht war (Abbildung 7).

Im Vergleich zu einem Glukosestandard konnten die Bakterien mit dieser Exsudatfraktion mehr als doppelt so viel P mobilisieren (DEUBEL et al. 2007, DEUBEL und MERBACH 2005). Über mögliche Ursachen hierfür gibt die Tabelle 7 Auskunft.

Sie zeigt, dass die bei P-Mangel im Exsudat auf Kosten von Glukose zunehmenden Pentosen (hier Ribose und Xylose, siehe oberer Teil der Tabelle 7) das Bakterium *Enterobacter radicincitans* zu höherer Extraktion an Bernsteinsäure und Zitronensäure veranlassen, deren P-Löslichkeitsvermögen besonders hoch ist (unterer Teil der Tabelle 7) (DEUBEL und MERBACH 2005, DEUBEL et al. 2007).

Tabelle 7: Einfluss der C-Quelle auf die Carbonsäurefraktionen der Exsudate von *Enterobacter radicincitans* in Nährlösung (DEUBEL 1996, DEUBEL et al. 2007, modifiziert)

Parameter	C-Quelle		
	Glukose	Ribose	Xylose
Veränderung der Wurzelexsudate bei Mais und Erbsen bei P-Mangel (%)	46,2 → 17,9 47,2 → 17,0	7,8 → 18,3 6,6 → 16,0	0 → 8,4 0 → 9,1
Milchsäure ¹⁾	19 (± 10)	19 (± 8)	2 (± 2)
Bernsteinsäure ¹⁾	249 (± 7)	318 (± 16)	293 (± 110)
Zitronensäure ¹⁾ (in µg ml ⁻¹)	-	7 (± 1)	30 (± 15)

¹⁾ Lösungsfähigkeit mit Ca₃(PO₄)₂ (µg P · ml⁻¹); Milchsäure 12,6; Bernsteinsäure 17,8; (Basis: 100 µg Säure · ml⁻¹); Zitronensäure 23,6

Tabelle 8: Einfluss der Maiswurzelexsudate auf die Mengen an Doppellaktat (DL)-extrahierbarem P in drei Böden (Daten in mg P (kg Boden)⁻¹, modifiziert nach GRANSEE 1998), (DL = Doppellaktat, WA = Wurzelexsudate)

Extraktionsmittel	Boden 1 (pH 4,3)		Boden 2 (pH 6,2)		Boden 3 (pH 7,2)	
	P-Mengen	%	P-Mengen	%	P-Mengen	%
DL	36	100	97	100	72	100
WA	42	117	117	121	97	132
GD Tukey	2		7		5	
0.05						

Zwischenfazit

Zusammenfassend ist festzustellen, dass Wurzelexsudate in Modellversuchen die DL-Löslichkeit des Boden-P erhöhten und Zuckerexsudate von P-Mangel-Pflanzen die Phosphorlösungs-fähigkeit von *Enterobacter radicincitans* verbesserten. **Wurzelbürtige organische Verbindungen vergrößern also direkt oder indirekt (durch Mikroben) die pflanzliche Phosphorverfügbarkeit**, besonders bei Phosphormangel.

Mögliche Anwendungen der exsudatbedingten Boden -P- Mobilisation

Folgende potentielle Anwendungsmöglichkeiten wären denkbar:

- Durch **Impfung mit phosphatlösenden Mikroben** (so genannten Biofertilizern) könnte bei schlechter Phosphorverfügbarkeit insbesondere in den tropischen und subtropischen Entwicklungsländern die Phosphorernährung der Kulturpflanzen verbessert werden (NARULA et al. 2000, DEUBEL und MERBACH 2005, FANKEM et al. 2006).
- Die P-Erschließung durch Wurzelexsudate könnte zur **Weiterentwicklung von P-Extraktionsmethoden** dienen. In diesem Zusammenhang wurde geprüft, ob wasserlösliche Wurzelexsudate mehr P aus Böden zu lösen vermögen, als es mit der herkömmlichen Doppellaktatmethode der Fall ist (GRANSEE 2004). Ein entsprechender „Tastversuch“ zeigt, dass Wurzelabscheidungen von Mais tatsächlich dazu in der Lage sind (Tabelle 8). Wenn sich dieser Befund in weiteren Untersuchungen bestätigen sollte, könnte dies zu Bodenextraktionsmethoden führen, die den pflanzenverfügbaren Anteil des Bodenphosphats besser charakterisieren

als die herkömmlichen Laktatmethoden, weil sie die P-Umsatzprozesse in der Rhizosphäre mit einbeziehen (SCHILLING 1997).

- Der **Voraussagewert von Bodenanalysen** hängt schließlich entscheidend davon ab, ob sie den **Phosphorernährungsstatus** der Pflanzen mit ausreichender Sicherheit widerspiegeln. Dabei sind Schnelltests zur Charakterisierung des Ernährungszustandes der Pflanze erforderlich. Im Unterschied zum Stickstoff (Nitrat-Schnelltest) gibt es für den Phosphor bisher keine sichere Methode. Der Pflanzengehalt an anorganischem P wäre wahrscheinlich ein geeignetes Kriterium, doch gibt es bisher dafür keinen geeigneten Pflanzenschnelltest (SCHILLING 1997). Der Gesamt-P-Gehalt der Pflanze ist nicht geeignet, da es keine gesicherten Korrelationen zum Kornertrag gibt. Vielleicht zeichnet sich aber eine andere Lösung ab, da P-Mangelpflanzen zum mindesten bei Getreide und Mais eine **hohe Aktivität der sauren Phosphatasen** im Blattapparat besitzen. Das sind die Enzyme, die den Umsatz von Phosphorsäureestern katalysieren. Wie Versuche von GRANSEE (1988) zeigten, könnte deren Aktivität ein Indikator zur Charakterisierung des P-Ernährungszustandes sein, da sich in etlichen Fällen gesicherte negative Korrelationen zum Kornertrag ergaben (hier nicht zahlenmäßig aufgeführt). Obwohl die Resultate derzeit noch sehr unsicher sind, zeigen sie doch einen Ansatzpunkt, den Vorhersagewert von Bodenuntersuchungsergebnissen an Hand des aktuellen P-Ernährungszustandes der Pflanzen zu prüfen einschließlich der **möglichen Korrektur der Bodengrenzwerte**.
- Die Kenntnis der Mechanismen der pflanzlichen P – Mobilisierung könnte für die **Züchtung P – effizienter Pflanzensorten** genutzt werden (ISHIKAWA et al. 2002, WITTENMAYER und MERBACH 2005). Besonders sinnvoll wäre dies für Regionen mit hohen Gesamt- Boden – P – Gehalten, wie sie in tropischen und subtropischen Ländern weit verbreitet sind (RÖMER 2006). Eine Selektion von Genotypen mit hoher Exsudation wirksamer Karbonsäuren könnte unter solchen Bedingungen zur Verbesserung der Phosphatausnutzung beitragen. Schließlich wäre noch an den molekularbiologischen Transfer von Genen für die Zitrat Ausscheidung (RENGEL 2002, SUZUKI et al. 2003) oder die Phytaseproduktion (GEORGE et al. 2005) zwischen verschiedenen Pflanzenarten oder von Mikroben zu Pflanzen zu denken.

Literatur

- BARBER, D.A. and J.K. MARTIN, 1976: The release of organic substances by cereal roots into soil. *New. Phytol.* 76, 69-80.
- BUONDONNO, A., E. COPPOLA, D. FELLECA and P. VIOLANTE, 1992: Comparing tests for soil fertility: 1. Conversion equations between Olsen and Mehlich 3 as phosphorus extractant for 12 soils of South Italy. *Comm. Soil Plant Anal.* 23, 699-716.
- CAMPBELL, L.C., 1994: Plant and soil analysis: an Australian perspective. *Comm. Soil Plant Anal.* 25, 767-780.
- DEUBEL, A., 1996: Einfluß wurzelbürtiger organischer Kohlenstoffverbindungen auf Wachstum und Phosphatmobilisierungsleistung verschiedener Rhizosphärenbakterien. Diss. Univ. Halle, Shaker Verlag, Aachen.
- DEUBEL, A. and W. MERBACH, 2005: Influence of micro-organisms on phosphorus bio-availability in soils. In: BUSCOT, F. and A. VARMA, eds.: *Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*, Springer, Berlin, Heidelberg, 177-191.
- DEUBEL, A., A. GRANSEE and W. MERBACH, 2000: Transformation of organic rhizodepositions by rhizosphere bacteria and its influence on the availability of tertiary calcium phosphate. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 387-392.
- DEUBEL, A., A. GRANSEE and W. MERBACH, 2007: Tricalcium-phosphate solubilizing efficiency of rhizosphere bacteria depending on the P-nutritional status of the host plant. In: VELAZQUEZ, E. and C. RODRIGUEZ-BARRUECO, eds.: *First international meeting on microbial phosphate solubilization. Developments in Plant and Soil Sciences*, Springer, 257-260.
- DINKELAKER, B., V. RÖMHELD, V. and H. MARSCHNER, 1989: Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus*). *Plant Cell Environ.* 12, 285-292.
- FANKEM, H., D. NWAGA, A. DEUBEL, L. DIENG, W. MERBACH and F.X. ETOA, 2006: Occurrence and functioning of phosphate solubilizing microorganisms from oil palm (*Elaeis guineensis*) rhizosphere in Cameroon. *Afr. J. Biotechnol.* 5, 2450-2460.
- FOEREID, B. and J.M. YEARSLEY, 2004: Modelling the impact of microbial grazers on soluble rhizodeposit turnover. *Plant Soil* 267, 329-342.
- GARZ, J., W. SCHLIEPHAKE and W. MERBACH, 2000: Changes in the subsoil of long-term trials in Halle (Saale), Germany, caused by mineral fertilization. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 663-668.
- GAUME, A., F. MÄCHLER, C. DE LEON, L. NARRO and E. FROSARD, 2001: Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *Plant Soil* 228, 253-264.
- GEORGE, T.S., R.J. SIMPSON, P.A. HADOBAS and A.E. RICHARDSON, 2005: Expression of a fungal phytase gene in *Nicotiana tabacum* improves phosphorus nutrition of plants grown in amended soils. *Plant Biotechnol J.* 3, 129-140.
- GRANSEE, A., 1988: Überwachung des P-Ernährungszustandes wachsender Getreidebestände unter Nutzung von P-Fractionen und Enzymaktivitäten der Pflanze. Diss., Univ. Halle.
- GRANSEE, A., 1997: Untersuchungen zum Einfluß von Wurzelabscheidungen auf den Gehalt an pflanzenverfügbarem Phosphat in der Rhizosphäre. *VDLUFA-Schriftenreihe* 46, 751-754.
- GRANSEE, A., 1998: Die Beeinflussung der Phosphatlöslichkeit in der Rhizosphäre durch direkte und indirekte Wirkungen von Wurzelabscheidungen höherer Pflanzen. In: MERBACH, W. und L. WITTENMAYER (Hrsg.): *Beiträge aus der Hallenser Pflanzenernährungsforschung*, MLU Halle-Wittenberg, 84-96.
- GRANSEE, A., 2004: Wechselwirkungen zwischen den Wurzelabscheidungen von Kulturpflanzen und der P-Dynamik in der Rhizosphäre - Ansätze zur Verbesserung der Nährstoffeffizienz. Habilitationsschrift, Univ. Halle, Verlagsgesellschaft für Ackerbau mbH, Kassel.
- GRANSEE, A. and W. MERBACH, 2000: Phosphorus dynamics in a long-term P fertilization trial on Luvic Phaeozem at Halle. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 353-357.
- GRANSEE, A. and L. WITTENMAYER, 2000: Qualitative and quantitative analysis of water-soluble root exudates in relation to plant species and development. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 381-385.
- HELAL, H.M. and D. SAUERBECK, 1989: Carbon turnover in the rhizosphere. *Z. Pflanzenern. Bodenk.* 152, 211-216.
- HENDRIKS, L., N. CLAASSEN and A. JUNGK, 1981: Phosphatverarmung des wurzelnahen Bodens und Phosphataufnahme von Mais und Raps. *Z. Pflanzenern. Bodenk.* 144, 486-499.
- HOFFMANN, G., 2007: *VDLUFA-Methodenbuch Band I: Die Untersuchung von Böden*. Darmstadt: VDLUFA - Verlag.
- HOUBA, V.J.G., I. NOVOZAMSKY and J.J. van der LEE, 1992: Soil testing and plant analysis in Western Europe. *Comm. Soil Plant Anal.* 23, 2029-2051.
- HÜTSCH, B.W., J. AUGUSTIN and W. MERBACH, 2002: Plant rhizodeposition - an important source for carbon turnover in soils. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165, 397-407.
- ISHIKAWA, S., J.J. ADU-GYAMFI, T. NAKAMURA, T. YOSHIHARA, T. WATANABE and T. WAGATSUMA, 2002: Genotypic variability in phosphorus solubilizing activity of root exudates by pigeonpea grown in low-nutrient environments. *Plant Soil* 245, 71-81.
- JONES, D.L., P.G. DENNIS, A.G. OWEN and P. A.W. van HEES, 2003: Organic acid behaviour in soils - misconceptions and knowledge gaps. *Plant Soil* 248, 31-41.
- KERSCHBERGER, M. und U. HEGE, 1996: Fazit der Beiträge und Schlußfolgerungen. *VDLUFA-Schriftenreihe* 42, 123-129.
- KERSCHBERGER, M., U. HEGE und A. JUNGK 1997: *VDLUFA-Standpunkt „Phosphordüngung nach Bodenuntersuchung und Pflanzenbedarf“*, Darmstadt: Verband Deutscher Untersuchungs- und Forschungsanstalten (VDLUFA).
- KRAFFCZYK, I., G. TROLLDENIER and H. BERINGER, 1984: Soluble root exudates of maize: Influence of potassium supply and microorganisms. *Soil Biol. Biochem.* 16, 315-322.
- KUBAT, J., 2007: Die agrarwirtschaftliche Situation in Tschechien, Abstracts IOSDV-Wintertagung, Rauischholzhausen.
- LEZOVIC, G., 1999: Wirkung von Maiswurzelabscheidungen auf die Phosphatmobilisierung im Boden. Diss., Univ. Halle, Grauer Beuren-Stuttgart.
- MERBACH, W., 1997: C-Freisetzung durch Pflanzenwurzeln. *Stapfia (Linz)* 50, 321-326.
- MERBACH, W. and A. DEUBEL, 2007: *The Long-Term Fertilization Trials in Halle*. Teubner Research, Deutscher Univ. Verlag / GWV-Fachverlage, Wiesbaden.
- MERBACH, W. and S. RUPPEL, 1992: Influence of microbial colonization on ¹⁴CO₂ assimilation and amounts of root-borne ¹⁴C compounds in soil. *Photosynthetica (Praha)* 26, 551-554.
- MERBACH, W. and L. WITTENMAYER, 2004: Einfluss der pflanzlichen Rhizodeposition auf die C-Flüsse im Boden. *Arch. Agron. Soil Sci.* 50, 99-113.
- MERBACH, W., A. GRANSEE und L. SCHMIDT, 1998: *Pflanzenernährungsforschung im Spannungsfeld von Prozeßaufklärung und Düngberatung*, Tagungsband Verband der Landwirtschaftskammern und des Bundesarbeitskreises Düngung (BAD), Würzburg, 19-35.
- MERBACH, W., G. KNOF, J. AUGUSTIN, H.J. JACOB, R. JÄGER und V. TOUSSANT, 1996: Ökophysiologische Wechselbeziehungen zwischen Pflanze und Boden. In: MÜHLE, H. und S. CLAUS (Hrsg.): *Reaktionsverhalten von agrarischen Ökosystemen homogener Areale*, B.G. Teubner Verlagsgesellschaft, Stuttgart, Leipzig, 195-207.

- MERBACH, W., A. DEUBEL, A. GRANSEE, G. LEZOVIC und R. REMUS, 1999a: Wurzelexsudation und mikrobielle Leistungen in der Rhizosphäre- ausgewählte Aspekte. In: KÖRSCHENS, M. (Hrsg): Beziehungen zwischen organischer Bodensubstanz und bodenmikrobiologischen Prozessen. Umweltforschungszentrum Halle-Leipzig GmbH, 15-38.
- MERBACH, W., E. MIRUS, G. KNOF, R. REMUS, S. RUPPEL, R. RUSSOW, A. GRANSEE and J. SCHULZE, 1999b: Release of carbon and nitrogen compounds by plant roots and their possible ecological importance. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 162, 373-383.
- MERBACH, W., A. DEUBEL, A. GRANSEE, S. RUPPEL and A.K. KLAMROTH, 2010: Phosphorus solubilization in the rhizosphere and its possible importance to determine phosphate plant availability in soil. A review with main emphasis on German results. *Arch. Agron. Soil Sci.* 56, 119-138.
- NARULA, N., V. KUMAR, R.K. BEHL, A. DEUBEL, A. GRANSEE and W. MERBACH, 2000: Effect of P-solubilizing *Azotobacter chroococcum* on N, P, K uptake in P-responsive wheat genotypes grown under greenhouse conditions. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 393-398.
- NEUMANN, G. and V. RÖMHELD, 1999: Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant Soil* 211, 121-130.
- NEYROUD, J.P. and P. LISCHER, 2003: Do different methods used to estimate soil phosphorus availability across Europe give comparable results? *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 166, 422-431.
- OADES, J.M., 1978: Mucilages at the root surface. *J. Soil Sci.* 29, 1-16.
- REMUS, R., S. RUPPEL, H.J. JACOB, C. HECHT- BUCHHOLZ and W. MERBACH, 2000: Colonization behaviour of two enterobacterial strains on cereals. *Biol. Fertil. Soils* 30, 550-557.
- RENGEL, Z., 2002: Genetic control of root exudation. *Plant Soil* 245, 59-70.
- RICHERT, M., S. SAARNIO, S. JUUTINEN, J. SILVOLA, J. AUGUSTIN and W. MERBACH, 2000: Distribution of assimilated carbon in the system *Phragmites australis* - waterlogged peat soil after carbon-14-pulse labelling. *Biol. Fertil. Soils* 32, 1-7.
- RÖMER, W., 1998: Sind oberhalb von 50 mg P₂O₅/100 g Boden schädliche Auswirkungen auf Gewässer zu erwarten? *Wasser und Boden* 50 (12), 58-62.
- RÖMER, W., 2006: Neuere Erkenntnisse zur Phosphataufnahme von Pflanzen – Literaturbefunde. *Arch. Agron. Soil Sci.* 52, 1-17.
- RÖTSCHE, A. und F. KURANDT, 1941: Reichsbodenschätzung und Reichskataster: Gesetz mit amtlicher Begründung. Durchführungsbestimmungen und Verwaltungsvorschriften nach dem neuesten Stand. Berlin: Heymann.
- RUPPEL, S., C. HECHT- BUCHHOLZ, R. REMUS, U. ORTMANN and R. SCHMELZER, 1992: Settlement of the diazotrophic, phytoeffective bacterial strain *Pantoea agglomerans* on and within winter wheat: An investigation using ELISA and transmission electron microscopy. *Plant Soil* 145, 261-273.
- RUPPEL, S., J. RÜHLMANN and W. MERBACH, 2006: Quantification and localization of bacteria in plant tissue using quantitative real-time PCR and online emission fingerprinting. *Plant Soil* 286, 21-35.
- RYAN, P.R., E. DELHAIZE and D.L. JONES, 2001: Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52, 527-560.
- SCHILLING, G., 1997: Wissenschaftliche Grundlagen einer zeitgemäßen Düngungsberatung, Tagungsband Verband d. Landwirtschaftskammern u. d. Bundesarbeitskreises Düngung (BAD), Würzburg, 41-58.
- SCHILLING, G., 2000: Pflanzenernährung und Düngung. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SCHILLING, G., A. GRANSEE, A. DEUBEL, G. LEZOVIC and S. RUPPEL, 1998: Phosphorus availability, root exudates, and microbial activity in the rhizosphere. *Z. Pflanzenern. Bodenk.* 161, 465-478.
- SCHLIEPHAKE, W., J. GARZ und H. STUMPE, 1997: Unverzichtbarkeit und Grenzen der Dauerdüngungsversuche - Ein Blick auf das Versuchsfeld Halle. *Arch. Acker-Pfl. Boden.* 42, 319-334.
- SCHULZE, J. and G. PÖSCHEL, 2004: Bacterial inoculation of maize affects carbon allocation to roots and carbon turnover in the rhizosphere. *Plant Soil* 267, 235-241.
- SHARLEY, A.N., J.T. SIMS and G.M. PIERZYNKI, 1994: Innovative soil phosphorus availability indices: assessing inorganic phosphorus. In: Soil testing: Prospects for improving nutrient recommendations. Special Publication 40, Soil Sci. Soc. Amer., Wisconsin, pp. 115-141.
- SHEN, H., X. YAN, M. ZHAO, S. ZHENG and X. WANG, 2002: Exudation of organic acids in common bean as related to mobilization of aluminium- and iron- bound phosphates. *Environ. Exp. Bot.* 48, 1-9.
- SIBBESEN, E., 1983: Phosphate soil tests and their suitability to assess the phosphate status of soil. *J. Sci. Food Agric.* 34, 1368-1374.
- SIMS, J.T., 1993: Environmental soil testing for phosphorus. *J. Prod. Agr.* 6, 501-507.
- STUMPE, H., J. GARZ und E. HAGEDORN, 1990: Die Dauerdüngungsversuche auf dem Versuchsfeld in Halle. In: KÖRSCHENS, M., ed.: Dauerfeldversuche: Übersicht, Entwicklung und Ergebnisse von Feldversuchen mit mehr als 20 Jahren Versuchsdauer, Berlin, 25-71.
- STUMPE, H., J. GARZ und H. SCHARF, 1994: Wirkung der Phosphatdüngung in einem 40jährigen Dauerversuch auf einer Sandlöß-Braunschwarzerde in Halle. *Z. Pflanzenern. Bodenk.* 157, 105-110.
- SUZUKI, Y., T. KAWAZU, T. WADA, T. HARA and H. KOYAMA, 2003: Characteristics of transgenic *Eucalyptus* hybrids with an over expression of a plant mitochondrial citrate synthase. In: Proc. 2nd International Symp. on Phosphorus Dynamics in the Soil- Plant Continuum, Perth, Australia, pp. 152-153.
- SWINNEN, J., 1994: Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil. *Plant Soil* 165, 89-101.
- THEILEN, M., 1992: Einfluss langjähriger Düngung mit Schweinegülle bzw. Triplephosphat auf Bindungsformen und Verlagerung von Phosphat im Boden. Dipl.-Arb., FB Agrarwiss. Univ. Göttingen.
- TOAL, M.E., C. YEOMANS, K. KILLHAM and A.A. MEHARG, 2000: A review of rhizosphere carbon flow modelling. *Plant Soil* 222, 263-281.
- TUNNEY, H., A. BREEUWSMA, P.J.A. WITHERS and P.A.I. EHLERT, 1997: Phosphorus fertilizer strategies: Present and future. In: TUNNEY, H., O.T. CARTON, P.C. BROOKES and A.E. JOHNSTON (eds.): Phosphorus Loss from Soil to Water. CAB International, Wallingford, UK, 177-203.
- WALKER, T.S., H.P. BAIS, E. GROTEWOLD and J.M. VIVANCO, 2003: Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiol.* 132, 44-51.
- WHITELAW, M.A., 2000: Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Adv. Agron.* 69, 100-153.
- WITTENMAYER, L. and W. MERBACH, 2005: Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 168, 531-540.
- YEVDOKIMOV, I.V., R. RUSER, F. BUEGER, M. MARX and J.C. MUNCH, 2007: Interaction between rhizosphere microorganisms and plant root: 13C fluxes in the rhizosphere after pulse labeling. *Soil Sci.* 40, 766-774.
- ZHANG, F.S., J. MA and Y.P. CAO, 1997: Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raphanus sativus* L.) and rape (*Brassica napus* L.) plants. *Plant Soil* 196, 261-264.
- ZORN, W., H. SCHRÖTER und S. WAGNER, 2007: Hohe Erträge im Pflanzenbau ohne Grunddüngung? Schriftenreihe Landwirtschaft und Landschaftspflege in Thüringen Heft 9, 49-59.