

Masterarbeit

Phosphoraufnahme, Wurzelmorphologie und Phosphataseausscheidungen von sechs Zwischenfrüchten auf kalkhaltigem Boden unter semi-humiden Bedingungen

eingereicht von

Sebastian Radlwimmer

Betreuer: Ao.Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr. Jürgen Kurt Friedel

Wien, April 2014

Danksagung

Diese Arbeit wurde erst durch die Mithilfe einer Reihe an Menschen ermöglicht, denen ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte:

An erster Stelle möchte ich dabei meinen Eltern danken. Sie haben meine gesamte Bildungslaufbahn in vielerlei Hinsicht ermöglicht. Weiters gilt ein großer Dank meiner Freundin Martina Kreißl, die mich während dem gesamten Schaffensprozess begleitet hat. Mathias Reiter gebührt ein spezieller Dank. Ohne seine Faszination für intelligente Technik und die damit verbundene Projekte und Diskussionen, wäre es womöglich nie zu den Wurzelhaarscans gekommen. Martina Pestemer-Nell und Markus Eberl halfen mir spontan beim Wurzelwaschen in Groß-Enzersdorf, gerade als der Zeitdruck am größten war. Danke! Ohne die beiden hätte ich das nicht geschafft. Weiters möchte ich Sylvia Zeidler und Dana Fritsche für ihre Unterstützung im Labor und am Feld danken. Auch Markus Puschenreiter, der mich bei den Phosphoraufschlüssen in Tulln betreute, möchte ich danken. Weiters sei Doris Meisinger für die Recherche zur Schlaggeschichte, Mag. Irene Schicker für die Klimadaten und Ao.Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr.nat.techn Josef Eitzinger für die Daten der Bodenfeuchte-Simulation für Groß-Enzersdorf gedankt. Schließlich möchte ich noch meinem Betreuer Ao.Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr. Jürgen Kurt Friedel für das Einfädeln des Feldversuches und die Unterstützung während der gesamten Masterarbeit danken!

Abstract

Phosphorus (P) is an essential element for sustaining life. Today most of the P is used as fertilizer. P is a scarce resource and by this century there could be a lack of P-supply worldwide. Hence there is a need to develop technologies for a more sustainable use of Phosphorus including the improvement of agricultural P-use efficiency. The use of P-efficient cover-crops which are able to transform hardly available soil-P into highly available P-forms is one strategy. The ability of cover crops to take up P is highly dependent on their root length density, root hair length and phosphatase exudations. The aim of this thesis is to contribute to a better understanding of these mechanisms. Therefore six cover-crops *Fagopyrum esculentum* Moench, *Camelina sativa* (L.) Crantz, *Raphanus sativus* L. var. *oleiformis* Pers., *Sinapis alba* L., *Phacelia tanacetifolia* and *Vicia sativa* were field-grown in spring 2012 on a calcareous soil with a good P-supply under semi-humid conditions. P-uptake, root length density, root hair length and phosphatase-activity were measured and subsequently, root surface, root volume as well as root hair cylinder were calculated. Three of the cover-crops (*Fagopyrum esculentum* Moench, *Camelina sativa* (L.), *Vicia sativa*) grew poorly because of bad weather extremes and therefore didn't show as much P-uptake as the other three cover-crops. There was no difference in the P-uptake of the other three cover crops. P-uptake could be explained by root length density, root hair length and root hair cylinder. The highest correlation was found between the root hair cylinder and the P-uptake.

Zusammenfassung

Phosphor (P) ist ein Grundbaustein jeglichen Lebens. Heute wird P zum größten Teil als Dünger verwendet. P ist eine begrenzte Ressource und es könnte noch in diesem Jahrhundert weltweit zu Versorgungsengpässen kommen. Bevor es soweit ist, müssen Techniken entwickelt werden, um P zu recyceln und effizienter zu nutzen. Dazu zählt auch die Steigerung der landwirtschaftlichen Effizienz. Eine Möglichkeit wäre es, Zwischenfrüchte anzubauen, die die schwer verfügbaren P-Spezies im Boden in leichter verfügbare Formen überführen und für die Nachfrucht zur Verfügung stellen. Die Fähigkeit von Zwischenfrüchten, P aufzunehmen, ist dabei unter anderem von der Wurzellängendichte, der Wurzelhaarlänge und der Ausscheidung von Phosphatasen abhängig. Um zu einem besseren Verständnis dieser Mechanismen beizutragen, wurde in dieser Arbeit die P-Aufnahme der sechs Zwischenfrüchte Buchweizen (*Fagopyrum esculentum* Moench), Leindotter (*Camelina sativa* (L.) Crantz), Ölrettich (*Raphanus sativus* L. var. *oleiformis* Pers.), Senf (*Sinapis alba* L.), Phacelia (*Phacelia tanacetifolia*) und Saatwicke (*Vicia sativa*) untersucht. Die Kulturen wuchsen im Frühjahr 2012 auf einem gut mit P versorgten, kalkhaltigen Boden im Freiland unter semi-humiden Bedingungen untersucht. Weiters wurden die Wurzellängendichte, die Wurzelhaarlängen sowie die Phosphataseausscheidungen analysiert und in Folge die Wurzeloberfläche, das Wurzelvolumen und der Wurzelhaarzylinder berechnet. Saatwicke, Leindotter und Buchweizen wuchsen aufgrund klimatisch extremer Bedingungen sehr schlecht und nahmen weniger P auf als die anderen drei Kulturen. Die anderen drei Zwischenfrüchte waren bezüglich der P-Aufnahme statistisch nicht zu unterscheiden. Die P-Aufnahme der Kulturen konnte durch die Wurzellängendichte, die Wurzelhaarlänge und den Wurzelhaarzylinder erklärt werden. Die höchste Korrelation bestand zwischen der P-Aufnahme und dem Wurzelhaarzylinder.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	17
2	Theoretischer Hintergrund	21
2.1	Phosphor als Element und Dünger	21
2.1.1	Entdeckung und Aufschwung von Phosphor als Düngemittel	22
2.1.2	Die Bedeutung von Phosphor für Lebewesen	23
2.1.3	Phosphor als Ressource	25
2.1.4	Strategien zur nachhaltigen Nutzung von Phosphor	28
2.2	Phosphor im Boden	29
2.2.1	Phosphor in der Bodenlösung	31
2.2.2	Sorbiertes Phosphat	31
2.2.3	Okkludiertes Phosphat	31
2.2.4	Phosphatminerale	32
2.2.5	Löslichkeit von Phosphaten im Boden	33
2.2.6	Organischer Phosphor	34
2.3	Phosphoraufnahme von Pflanzen	34
2.3.1	Diffusion von Phosphor	37
2.3.2	Einfluss des Wurzelwachstums auf die Phosphoraufnahme .	38
2.3.3	Wurzelausscheidungen	41
2.3.4	Mykorrhiza-Symbiosen	43
2.4	Phosphor und Zwischenfrüchte	45
3	Material und Methoden	47
3.1	Die sechs Zwischenfrüchte	47
3.2	Der Feldversuch	51
3.2.1	Entnahme der Bodenproben	52
3.2.2	Entnahme der Wurzelproben	55
3.2.3	Ernte der Wurzel- und Sprossmasse	55
3.3	Laboranalysen	55
3.3.1	Bestimmen der Phosphataseaktivität	55
3.3.2	CAL-extrahierbarer Phosphor	56
3.3.3	Boden-pH	57
3.3.4	Aufschluss des Bodenphosphors	57
3.3.5	Aufschluss des Pflanzenphosphors	57
3.3.6	Messung der Phosphormengen in den Säureaufschlüssen . .	58
3.4	Auswertung der Wurzelparameter	59

3.4.1	Erstellen hochauflösender Wurzel(haar)scans	59
3.4.2	Bestimmung der Wurzellänge mit WinRhizo	61
3.4.3	Bestimmung der Wurzelhaarparameter	62
3.5	Mathematische und Statistische Auswertung	62
3.5.1	Berechnung von Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen . . .	63
3.5.2	Berechnung des Wurzelhaarzylinders	64
3.5.3	Gewichtung der Bohrstockproben	64
3.5.4	Berechnen des mittleren Wurzelhaarabstandes	67
4	Ein Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte bei hochauflö-	
	senden Wurzelscans	69
4.1	Vorversuch	70
4.2	Formulieren des Faktormodelles	72
4.3	Überprüfung des Faktormodelles	74
4.4	Ergebnisse	75
4.5	Diskussion	78
5	Ergebnisse	79
5.1	Wachstum, Erträge und Phosphoraufnahmen der Kulturen	79
5.1.1	Trockenmasse	79
5.1.2	Phosphorkonzentrationen im Pflanzengewebe	79
5.1.3	Phosphoraufnahme der Kulturen	81
5.2	Bodenparameter	81
5.2.1	Gesamtbodenphosphor	83
5.2.2	CAL-extrahierbarer Phosphor	83
5.2.3	Boden-pH	83
5.3	Wurzelparameter	84
5.3.1	Phosphataseaktivität	84
5.3.2	Wurzelhaarlänge	85
5.3.3	Wurzelhaardichte	85
5.3.4	Wurzellängendichte, -oberfläche, -volumen und Wurzelhaar-	
	zylinder	88
5.4	Korrelationen	88
5.4.1	Korrelationen bei Senf	91
5.4.2	Korrelationen bei Leindotter	92
5.4.3	Korrelationen bei Buchweizen	92
5.4.4	Korrelationen bei Ölettich	96
5.4.5	Korrelationen bei Phacelia	96
5.4.6	Korrelationen bei Saatwicke	96
5.4.7	Korrelationen aller Zwischenfrüchte	99
5.4.8	Korrelationen der gut gewachsenen Zwischenfrüchte	99
5.4.9	Korrelationen der schlecht gewachsenen Zwischenfrüchte . .	99
6	Diskussion	105

6.1	Die Hypothesen	105
6.2	Korrelationen und mögliche kausale Zusammenhänge	108
6.2.1	Ähnliche und gegensätzliche Korrelationen und Streuungen der Kulturen	114
6.3	Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte	117
7	Ausblick	121
	Literaturverzeichnis	125

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis

2.1	Quellen von Phosphat-Dünger 1800-2000	22
2.2	Weltweite Düngemittelentwicklung 1961-2011	24
2.3	DNA- und RNA-Molekül mit Orthophosphat-Brücken	25
2.4	Die Staaten mit den größten Phosphatgesteinreserven	26
2.5	Peak-Phosphor-Kurve	28
2.6	Ein Szenario zur Sicherung der Düngemittelnachfrage	29
2.7	Phosphor-Prozesse im Boden	30
2.8	Löslichkeit von Phosphatspezies in Abhängigkeit des pH	33
2.9	Änderung der Phosphorfraktionen im Lauf der Pedogenese	35
2.10	Phosphorspezies in der Grünmasse verschiedener Kulturen	36
2.11	Wurzelausscheidungen	42
2.12	P-Aufnahme von Zwischenfrüchten in Abhängigkeit des Boden-pH	46
3.1	Wurzelsysteme der Zwischenfrüchte	50
3.2	Räumliche Aufteilung des Feldversuchs	51
3.3	Temperatur, Niederschläge und Bodenfeuchte während des Versuchs	53
3.4	Flowchart für das „Wurzelwaschen“.	54
3.5	Pflanzenaufschluss in HNO_3 und H_2O_2	58
3.6	Wurzelhaarscan Phacelia (6400 dpi)	60
3.7	Zwei Varianten zum Wurzelscannen	60
3.8	Schematisierte Parzelle mit Einstichen in Reihe und Zwischenreihe	64
3.9	Wurzelhaarabstand	67
4.1	Scannen der Wurzelhaare in der Glaswanne	70
4.2	Gegenüberstellung der Wurzelabschnitte von Scanner und Mikroskop	71
4.3	Unschärfe der Wurzelhaare beim Scanner im Vergleich zum Mikroskop	72
4.4	Faktormodell zur Schätzung der tatsächlichen Wurzelhaardichte bei Wurzelhaarscans	74
4.5	Zwei Durchgänge zur Überprüfung des Faktormodells und der Auswirkung des Ethanol-50%-Films auf die Streuung der Effektiven Unschärfe	75
4.6	Durchgang 2: Verstreichen des Ethanolfilms	76
4.7	Verhältnis der Wurzelhaardichten von Mikroskop und Scanner, mit und ohne Faktoranzwendung	77
4.8	Streuung der geschätzten Wurzelhaardichte von Durchgang 1 und Durchgang 2	77

Abbildungsverzeichnis

5.1	Aufwuchs der Kulturen	80
5.2	Trockenmasseproduktion der Kulturen	81
5.3	Phosphorkonzentrationen im Pflanzengewebe	82
5.4	Aufgenommene Phosphormengen	82
5.5	Gesamtbodenphosphor	83
5.6	Pcal	84
5.7	Boden-pH	84
5.8	Phosphataseaktivität	85
5.9	Wurzelhaarlänge	86
5.10	Wurzelhaarabstand über dem Wurzeldurchmesser	87
5.11	Wurzelhaardichte und Wurzelhaarabstand über Wurzeldurchmesser	89
5.12	Wurzellängendichte, Wurzeloberfläche, Wurzelvolumen und Wurzel- haarzylinder	90
5.13	Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Senf	93
5.14	Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Leindotter	94
5.15	Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Buchweizen	95
5.16	Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Ölrettich	97
5.17	Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Phacelia	98
5.18	Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Saatwicke	100
5.19	Korrelationen aller Parzellenmittelwerte	101
5.20	Korrelationen der Parzellenmittelwerte der gut gewachsenen Kulturen	102
5.21	Korrelationen der Parzellenmittelwerte der schlecht gewachsenen Kulturen	103
6.1	Besonders schlecht bewachsene Parzellen von Buchweizen und Lein- dotter	106
6.2	Buchweizen und Wurzelparameter	110
6.3	Scatterplots, Regressionsgeraden und Bestimmtheitsmaße von Pges über Wurzellängendichte, Wurzelhaarlänge und WHZ.	113
6.4	Regression zwischen Trockenmasse und Phosphoraufnahme	114
6.5	Negativer Zusammenhang zwischen Pcal und WHD	115
6.6	Kreuzblütler: Korrelation Pase-Pges	116
6.7	Wurzellängendichte über den Durchmessergruppen < 200 und 200+ μm	118
6.8	Faktorfehler in Abhängigkeit von Durchmesser und Unschärfe	119
7.1	Gegenüberstellung. Phosphoraufnahme Zwischenfrüchte - Phosphor- bedarf Ackerkulturen	122
7.2	Umwandlung der Wurzelhaarscans von Graustufe in Schwarz-Weiß	123

Tabellenverzeichnis

2.1	Dominierende Orthophosphatspezies in der Bodenlösung in Abhängigkeit des pH-Wertes	30
3.1	Eckdaten zu den Kulturen	47
3.2	Kulturarten, Saattermine, Saatstärken und Saattiefen	52
4.1	Gezählte Wurzelhaardichten bei Anheben der Glaswanne im Vergleich mit dem Mikroskop	72
6.1	Gegenüberstellung des Wurzelsystemanteils im Oberboden zum Auftreten signifikanter Korrelationen zwischen Wurzellängendichte und P-Aufnahme bzw. TM-Produktion	111

Tabellenverzeichnis

1 Einleitung

Phosphor (P) gilt als Grundbausteine jeglichen Lebens auf dieser Erde. So bildet es beispielsweise den Phosphat-Desoxyribose-Rückgrad der DNA (Graw, 2010, S.20), ist ein essentieller Bestandteil beim Energiestoffwechsel (Fromm und Hargrove, 2012, S.151ff) und in den Zellwänden als Struktur und Signalelement (Furt et al., 2011, S.8). Heute wird der größte Teil des P als Düngemittel verwendet (Prud'Homme, 2010, in Cordell und White, 2013, S.92). P gilt als begrenzte Ressource und es könnte noch dieses Jahrhundert zu Engpässen bei der Versorgung kommen (vgl. Cordell und White, 2011). Bevor es soweit ist, müssen Techniken entwickelt werden, um P entlang der gesamten Wertschöpfungskette zu recyceln, aus nachwachsenden Quellen zu erschließen und effizienter zu verwenden. Dazu zählt auch die Effizienzsteigerung in der Landwirtschaft. (Cordell et al., 2011) Effizienzsteigerung bedeutet dabei, dass der Output in Relation zum Input möglichst gesteigert wird.

Um dies zu ermöglichen, müssen die Prozesse zwischen P-Input und P-Output verstanden und hinsichtlich der P-Nutzung optimiert werden. Zu diesen Prozessen zählen Verluste durch Erosion, Auswaschung oder auch die ungleiche Verteilung von P. Diese P-Verluste können durch gezieltere Düngungen und Erosionsschutz stark vermindert werden. Außerdem kann P mit Bodenpartikeln schwer lösliche Phosphatkomplexe bilden und ist in Folge für Pflanzen nur bedingt verfügbar (Simpson et al., 2011, S.92). Eine Möglichkeit um diese Phosphate besser nutzen zu können, wäre der Anbau von Zwischenfrüchten, die schwer lösliche Phosphate aufnehmen können (Eichler et al. 2003; Mat Hassan et al. 2011) und für die nachfolgenden Kulturen in leichter verfügbarer Form zur Verfügung stellen (Noack et al., 2012, S.381). Um diese Technik gezielt einsetzen zu können, werden Kulturen benötigt, die einerseits besonders effektiv *P aufnehmen* können und andererseits mehr *P für die Nachfrucht verfügbar machen* als andere. Eine effizientere P-Nutzung durch Zwischenfrüchte ist auch für den Biologischen Landbau von großem Interesse, da er bestrebt ist, den Hofkreislauf bestmöglich zu schließen und knappe Ressourcen möglichst effizient zu nutzen. (vgl. Freyer, 2003, S.5)

Die *Phosphoraufnahme* ist direkt von der *Phosphorverfügbarkeit* im Boden und die wiederum von einer Reihe von Faktoren abhängig. Bei sehr niedrigen pH-Werten geht P schwer lösliche Komplexe mit Al-/Fe-Ionen ein. Bei hohen pH-Werten und unter kalkhaltigen Bedingungen bildet P Kalziumphosphate, die wiederum schwer löslich sind. Ausschließlich im neutralen bis leicht sauren Bereich läuft die Gleichgewichtsreaktion im Boden zu Gunsten des pflanzenverfügbaren Orthophosphates ab (Blume et al., 2010, S.417). P kann außerdem in Bodenpartikel diffundieren und dadurch vollständig von Wurzeln abgeschlossen werden (Strauss et al., 1997).

1 Einleitung

Weiters kann P in organischer Form vorliegen. Damit organischer P pflanzenverfügbar wird, muss er enzymatisch aufgespalten werden (Guppy und McLaughlin, 2009, S.118). Der pflanzenverfügbare P bewegt sich vor allem durch Diffusion zur Wurzel. Die Diffusion, und damit die Phosphorverfügbarkeit, ist dabei stark vom Bodenwasser abhängig. (Barber, 1995, S.217)

Pflanzen können direkt auf die Phosphorverfügbarkeit im Boden zu einwirken. Sie können spezialisierte Wurzelsysteme ausbilden (Lambers et al. 2006; Marschner und Rengel 2012, S.324), mittels Wurzelhaaren die Rhizosphäre ausweiten (Gahoonia und Nielsen, 1997), den pH-Wert in der Rhizosphäre beeinflussen (Gaume et al., 2001), Enzyme ausscheiden (Helal, 1990) oder Mykorrhizasymbiosen eingehen (Smith und Smith, 2012). Sowohl zwischen als auch innerhalb von Pflanzenarten kann es dabei erhebliche Schwankungen dieser Eigenschaften geben (vgl. Singh Gahoonia und Nielsen, 2004).

Um zum Verständnis der Phosphoraufnahme von Zwischenfrüchten beizutragen, wurde ein Freilandversuch in Groß-Enzersdorf angelegt. Dabei wurden am Versuchsgut der Universität für Bodenkultur in Groß-Enzersdorf Phacelia, Buchweizen, Sommerwicke, Senf, Ölrettich und Leindotter bei semi-humidem Klima auf kalkhaltigem Boden angebaut. Die Kulturen wurden hinsichtlich ihrer Phosphoraufnahme, Wurzellänge, Wurzelhaarlänge, Wurzelhaardichte und Phosphataseausscheidungen untersucht und die Wurzeloberfläche, das Wurzelvolumen, der Wurzelhaarabstand und der Wurzelhaarzylinder in weiterer Folge berechnet. Ergänzend wurden Bodenproben genommen und hinsichtlich des gesamten Phosphors, den CAL-löslichen Phosphors und dem pH-Wert analysiert. Die Arbeitshypothesen für die statistische Auswertung lauten wie folgt:

Hypothese 1 Zwischen den Kulturen ist bezüglich der Phosphoraufnahme kein Unterschied festzustellen.

Hypothese 2 Die Kulturen unterscheiden sich hinsichtlich der Phosphataseausscheidungen, Wurzelhaarlängen, Wurzelhaardichten, Wurzellängen, Wurzeloberflächen, dem Wurzelvolumen und dem Wurzelhaarzylinder nicht.

Hypothese 3 Die Schwankungen der Phosphoraufnahme zwischen den Kulturen und auch innerhalb der Kulturen lassen sich nicht durch die Schwankungen der Wurzelparameter erklären.

Hypothese 4 Die Wurzelparameter stehen in keiner signifikanten Wechselwirkung mit dem gesamten Bodenphosphor und dem P_{cal}.

Hypothese 5 Zwischen der Phosphoraufnahme der Kulturen und dem Bodenphosphor ist keine Wechselwirkung feststellbar.

Im theoretischen Teil dieser Arbeit soll nun zu Beginn auf die historische Phosphornutzung, die Entdeckung von Phosphor, den Aufschwung als Dünger und die bevorstehende Phosphorknappheit eingegangen und in weiterer Folge die

Komplexität von P im Boden und die Phosphoraufnahme durch Pflanzen beschrieben werden. Zuletzt werden die im Versuch verwendeten Zwischenfrüchten aus pflanzenbaulicher Perspektive behandelt.

1 Einleitung

2 Theoretischer Hintergrund

Das Thema Phosphor kann aus vielen Perspektiven betrachtet werden. Die theoretische Aufarbeitung von Phosphor in dieser Arbeit beginnt bei der Nutzung von Phosphor, bevor die Menschen von Phosphor wussten, erstreckt sich über seine lebensnotwendigen Eigenschaften und die Notwendigkeit, die Ressource effizienter zu nutzen, die chemische Komplexität, die man bei Phosphor in Böden antrifft und endet schließlich bei der Aufnahme von Phosphor durch Pflanzen.

2.1 Phosphor als Element und Dünger

Bevor die Menschen vom Phosphor (P) wussten, waren sie vollkommen auf die natürlich im Boden vorkommenden P-Gehalte sowie auf den Phosphor, den sie über menschliche oder tierische Exkremate beziehungsweise pflanzliche organische Substanz zuführten, angewiesen. Über die Jahrtausende der Menschheitsgeschichte wurden dafür weltweit vielfach an Klima, Landschaft und Kultur angepasste Methoden und Techniken entwickelt, die das Überleben der Menschen sicherten. (Ashley et al., 2011, S.739) Bereits in der Steinzeit wurde die Brandrodung entwickelt. Dadurch konnten Menschen unter anderem Tiere aus dem Unterholz für die Jagd aufzuscheuchen. Als man zu Beginn der Jungsteinzeit lernte, Land zu bewirtschaften, nutzte man die Brandrodung, um neues Land in kurzer Zeit urbar zu machen. Auch zur Unkrautkontrolle wurde die Technik eingesetzt. (Pyne, 2001, S.47ff & S.65f) Die mineralisierten Nährstoffe in den verbrannten Pflanzenteilen - darunter P - düngten in der Folge den Boden.

Seit zumindest 5000 Jahren wurden zur Aufrechterhaltung der Bodenfruchtbarkeit in Asien, vor allem in China, menschliche Exkremate, der sogenannte „Night-Soil“, als Phosphorlieferant genutzt. (Ashley et al., 2011, S.739) Den Namen „Night-Soil“ bekamen die Fäkalien, weil sie vornehmlich in der Nacht aus den Latrinen ausgeräumt und auf die Felder gebracht wurden. Dazu schrieb Justus Liebig noch im 19. Jahrhundert:

„Der Ackerbau der Chinesen ist der vollkommenste in der Welt, und man legt in diesem Lande, dessen Klima in den fruchtbarsten Bezirken sich von dem europäischen nur wenig entfernt, den Excrementen der Thiere nur einen höchst geringen Werth bei.“ (Liebig, 1841, S.175)

Jenseits davon nutzte man im Laufe der Menschheitsgeschichte aber auch tierische Exkremate zur Düngung. Im Nahen Osten wurden bereits um Christi Geburt herum Tauben wegen ihrer Exkremate, die als Dünger verwendet wurden, gehalten (Tepper, 2007, in Ashley et al., 2011, S.739).

2 Theoretischer Hintergrund

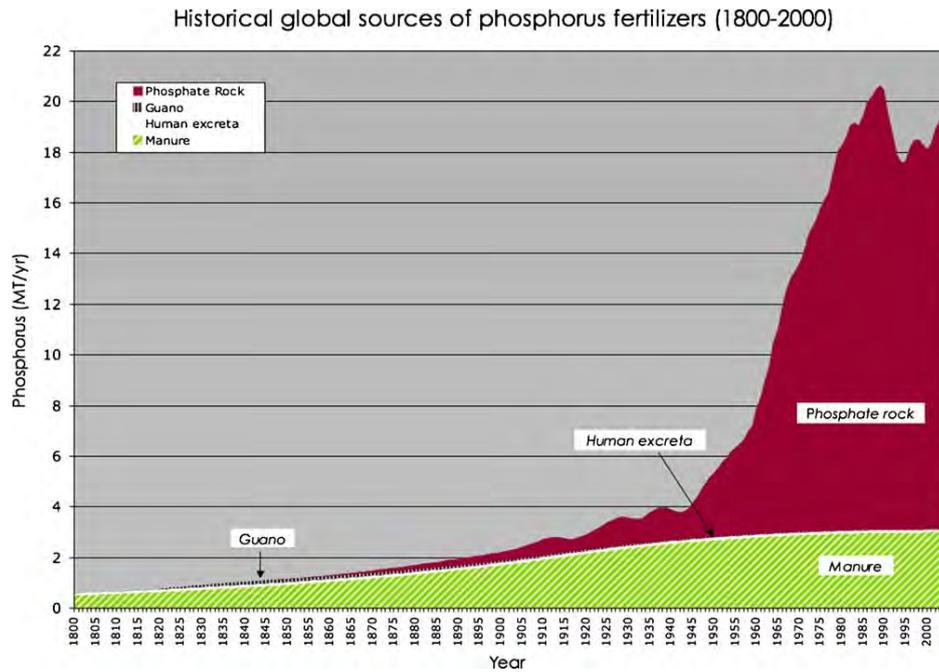


Abbildung 2.1: Phosphor-Dünger-Quellen (1800-2000). Die Daten für „human excreta“, „guano“ und „manure“ sind größenordnungsmäßig aufgetragen, da es keine genaue Datenlage dafür gibt (aus Cordell et al., 2009, S.293).

Auch die natürliche Düngung entlang von Flüssen war von großer Bedeutung für die Sesshaftwerdung des Menschen. Etwa entlang des Nils brachten die jährlichen Überschwemmungen die nötigen Nährstoffe auf die Felder - darunter auch Phosphor aus verwitterten Gesteinen von Gebieten aus höheren Flusslaufregionen. (Ashley et al., 2011, S.739)

2.1.1 Entdeckung und Aufschwung von Phosphor als Düngemittel

Bis Phosphor entdeckt wurde, dauerte es bis in die Mitte des 17. Jahrhunderts. Henning Brandt, ein deutscher Alchemist, war auf der Suche nach einem sehr speziellen Element, dem sagenumwobenen Stein der Weisen (Ashley et al., 2011, S.737). Diesem Element wurde nachgesagt, dass es unedle Metalle in Gold umwandeln kann und jedem, der es zu sich nehme, Unsterblichkeit verleihen würde (Ogiluy, 2006, S.42).

Brandt experimentierte unter anderem mit (gold-gelbem) Urin. Zuerst kochte er ihn, bis alle Flüssigkeit verdampft war und ein rotes Öl austrat. Dann separierte er das Öl, pulverisierte den festen Rest und fügte das Öl wieder hinzu. Anschließend erhitzte er das Gemenge für 16 Stunden. Zuerst trat weißer Rauch und dann Öl aus (Ogiluy, 2006, S.51). Der übriggebliebene Rest war aber offensichtlich nicht der Stein der Weisen, da er kein Metall in Gold verwandeln konnte. Jedoch fluoreszierte die Substanz im Dunkeln. Da er noch nie zuvor etwas Vergleichbares gesehen hatte,

taufte er sie Phosphoros¹, den Lichtbringer. (Ashley et al., 2011, S.737f)

Es dauerte etwa 200 Jahre, bis schließlich Justus Liebig mit seiner „Mineraltheorie“ zeigen konnte, dass zwischen lebender und toter Materie Nährstoffe zirkulieren, die von unterschiedlicher Wichtigkeit für das Wachstum der Pflanzen sind. Als eine der wichtigsten Mineraldüngerarten erkannte er die Phosphorsäuren Salze (Liebig, 1841, 143ff). Zwei Jahre nach dieser Entdeckung gelang es John Bennet Lawes, durch den Aufschluss von Apatit mit Schwefelsäure den Dünger Superphosphat herzustellen (Smil, 2000, S.65).

Ende des 19. Jahrhunderts hatten die neuen Phosphorquellen bereits eine wichtige Rolle in der Lebensmittelproduktion übernommen. In der Folge wurden Phosphorimporte von weit entfernten Quellen immer wichtiger und lokale Kreisläufe spielten eine zunehmend kleiner werdende Rolle (Cordell et al., 2009, S.239). Die Erfindung des Haber-Bosch-Verfahrens und die Züchtung neuer Sorten mit höheren Erträgen verstärkte weiter die Nachfrage nach Phosphordünger (Ashley et al., 2011, S.741). So kam es in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts bei manchen Kulturen zu einer Zunahme der Phosphoraufnahme (Smil, 2000, S.69) sowie der Erträge um den Faktor 2-3 (Ahlemeyer und Friedt, 2010, S.20) und in Folge zur Verdreifachung des weltweiten Phosphorkonsums von 1961 bis 2011. (Abbildung 2.1) Der Gesamtbedarf an Düngemitteln versechsfachte sich in derselben Zeit (siehe Diagramm 2.2). Seit dem Beginn der Phosphordüngung sind nach Smil (2000, S.67) 550 Mt P, nach Bünemann et al. (2011, S.459) etwa 1000 Mt P in die Umwelt gelangt. Heute findet etwa 90% der Phosphorproduktion in der Lebensmittelproduktion Verwendung. (Prud'Homme, 2010, in Cordell und White, 2013, S.92) .

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass durch die Entdeckung und Nutzbarmachung von Phosphor zig Millionen Menschen ernährt werden können und konnten (Cordell und White, 2013, S.93). Ohne Phosphorabbau könnte das heutige Ertragsniveau jedoch nicht gehalten werden. Aus dieser Perspektive ist die Menschheit faktisch vom Phosphatgestein abhängig.

2.1.2 Die Bedeutung von Phosphor für Lebewesen

Heute sind die überlebenswichtigen Eigenschaften von P gut untersucht und verstanden. Phosphor gilt als Grundbaustein jeglichen Lebens auf dieser Erde. Es bildet etwa in Form von Orthophosphat-Brücken das „Rückgrat“ der DNA beziehungsweise RNA (Abbildung 2.3), oder als hydrophiler „Kopf“ der Phospholipide in den Zellwänden (Furt et al., 2011, S.8). Außerdem wird der größte Teil der Energie, die für Arbeit im Organismus aufgewendet werden muss, durch phosphorhaltige Biomoleküle transportiert. Es gibt zwar energieübertragende Moleküle, die keinen Phosphor beinhalten, jene mit der höchsten Energiedichte sind jedoch ausschließlich P-haltige Moleküle. (Fromm und Hargrove, 2012, S.151ff) Für Phosphor gibt es in der Natur kein Substitut. Außerdem kann Phosphor, von Kernspaltung

¹φωσ-φορος: Die erste Silbe „phos“ bedeutet „Licht“, die zweite Silbe „phoros“ bedeutet „Bringer“.

2 Theoretischer Hintergrund

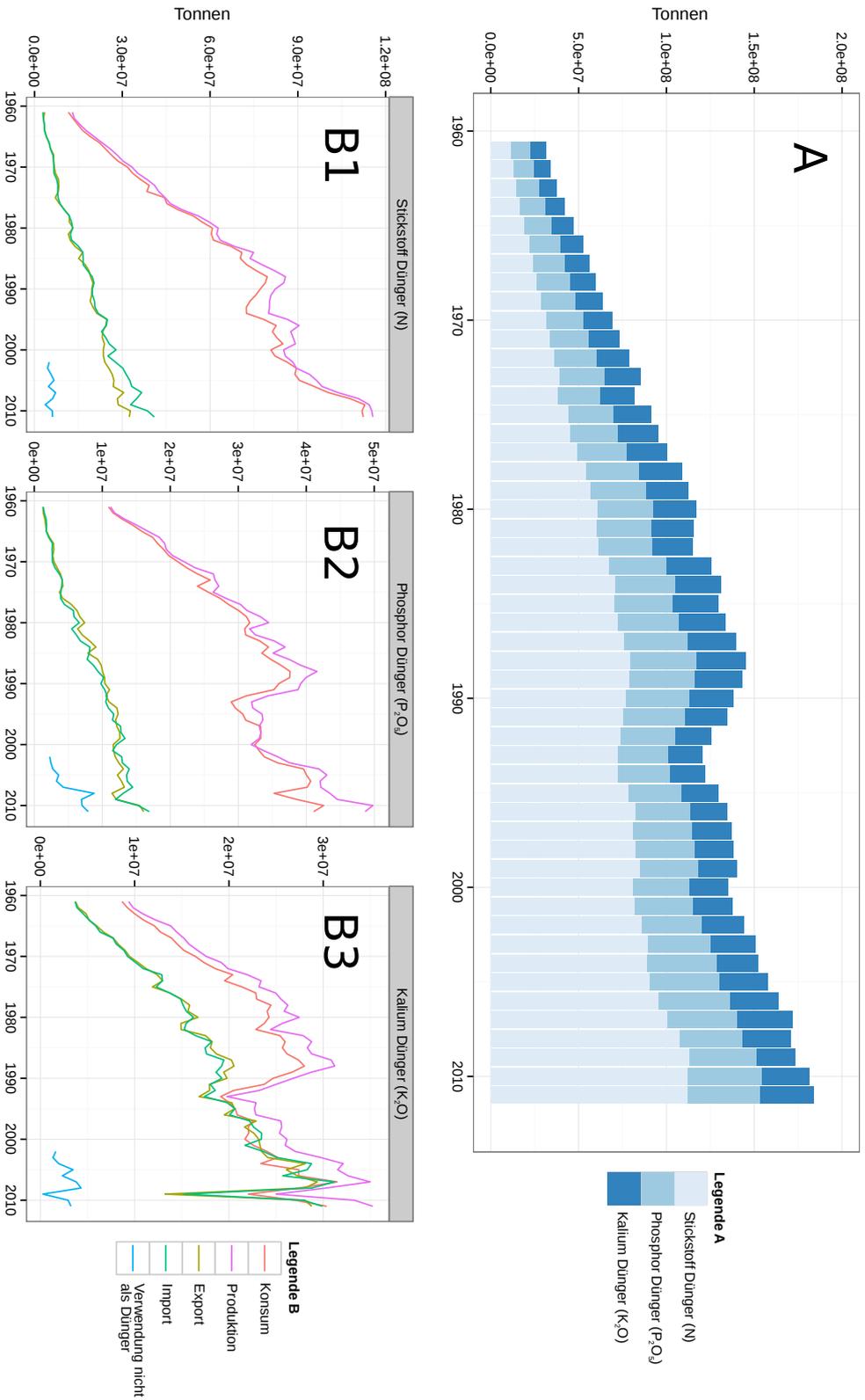


Abbildung 2.2: Weltweite Düngemittelentwicklung 1961-2011. Entwicklung des Düngemittelkonsums für N, P_2O_5 und K_2O . Zwischen 1961 und 2011 kam es zu einer Versechsfachung des Düngemittelkonsums (A). Die Entwicklungen von Stickstoff-, Phosphor- und Kalidüngern über denselben Zeitraum wie (A), aufgeschlüsselt nach Konsum, Produktion, Import, Export sowie non-fertilizer-use. Alle drei Düngemittel weisen ein ähnlich stielles Wachstum auf. Der Nicht-Düngemittel-Sektor ist in bei allen drei Düngemitteln von geringer Bedeutung (B1, B2, B3). (FAOSTAT, 2013a, b) Der Einbruch des Phosphordüngerkonsums zu Beginn der 1990er-Jahre ist einerseits auf einen zurückgehenden P-Konsum in Europa, Japan und Nordamerika als auch auf den Zusammenbruch der Sowjetunion zurückzuführen. (Cordell, 2011, S.2038; Smil, 2000, S.67). Ein noch stärkerer Einbruch ist bei Kali zu erkennen, bei Stickstoff der geringste. Ab 1994 begann bei allen drei Düngemitteln der Konsum wieder anzusteigen. Bei Phosphor gab es darüber hinaus 2008 einen Konsumrückgang aufgrund eines Preisanstieges um 300% (Cordell und White, 2011, S.2040).

und Kernfusion abgesehen, als Element weder produziert noch vernichtet werden kann.

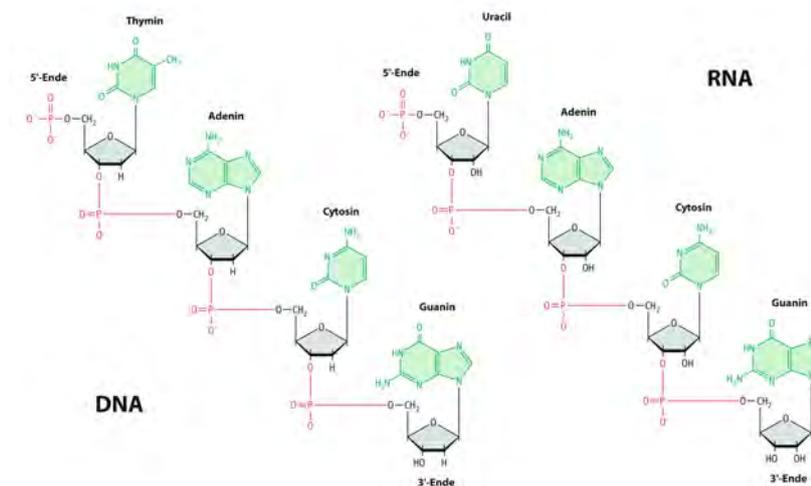


Abbildung 2.3: DNA- und RNA-Moleküle werden durch Orthophosphat-Brücken zusammengehalten (Graw, 2010, S.20)

2.1.3 Phosphor als Ressource

Phosphor gilt als begrenzte Ressource. Dies erscheint auf den ersten Blick unvorstellbar, da Phosphor ein relativ häufiges Element der Erdkruste ist. In der Lithosphäre, den Meeren und der Atmosphäre hat es einen Masseanteil von 0.1% (Blume et al., 2010, S.412) und ist damit das 12.-häufigste Element. Es ist sogar häufiger als etwa Kohlenstoff oder Stickstoff (13.- und 14.-häufigste Elemente) (Latscha und Klein, 2007, S.4), die ihrerseits ebenfalls Grundbausteine des Lebens darstellen. C und N können jedoch im Gegensatz zu P weltweit in der Atmosphäre frei zirkulieren.

Phosphor liegt in der Natur vor allem als Phosphatgestein, in verwitterter Form als Phosphat beziehungsweise als organischer Phosphor vor (Latscha und Klein, 2007, S.331), zum Beispiel als Apatit in der Lithosphäre oder als Esther in Organismen. (Latscha und Klein, 2007, S.343) Dies liegt vor allem an der Natur von P an sich. Phosphor hat eine s^2p^3 orbitale Konfiguration und daher die Oxidationsstufe -3. Außerdem kann P fünf Valenzelektronen abgeben und damit Oxidationszahlen von -3 bis +5 annehmen. Phosphor ist dementsprechend sehr reaktiv und kommt daher in der Natur nie als Elementarphosphor, sondern nur als Derivat der Phosphorsäure vor. Die gasförmige (und giftige) Phase des Phosphors, Monophosphan (PH_3), kann zwar unter anaeroben Bedingungen entstehen (Latscha und Klein, 2007, S.345), ist aber als Ressource bedeutungslos.

Wenn man den verfügbaren Phosphor in Hinblick auf Lebensmittelsicherheit be-

2 Theoretischer Hintergrund

trachtet, ist es wichtig zu verstehen, dass der Phosphoranteil, welcher der Menschheit für die produktive Nutzung zur Verfügung steht, aufgrund von physikalischen, ökologischen, technischen, geopolitischen, sozialen und auch legislativen Grenzen um ein Vielfaches geringer ist als die tatsächlich verfügbaren Ressourcen beziehungsweise Reserven (Cordell und White, 2011, S.2030).

Der Begriff Reserve bezieht sich dabei auf das derzeit bekannte „Arbeitskapital“ der Minengesellschaften. Diese Reserven können sich über die Jahre hinweg durchaus dynamisch verhalten. So kann es zu einer Zunahme der Reserven kommen, wenn neue Lagerstätten entdeckt werden oder durch technologischen Fortschritt oder ökonomische Entwicklungen der Abbau neuer Lagerstätten rentabel wird. Durch Abbau sowie zu schnell erschöpfte Lagerstätten sinken die Reserven. (vgl Jasinski, 2012, S.193) Im Gegensatz dazu bezieht sich der Begriff Ressourcen auf das gesamte geschätzte Phosphatgestein, welches jedoch unter den heutigen Gegebenheiten nicht abgebaut werden kann.

Ausschließlich Lagerstätten mit hohen P-Konzentrationen sind für den Abbau geeignet. Diese sind weltweit sehr ungleich verteilt (Jasinski, 2012, S.119) (siehe Abbildung 2.4). Marokko und Westsahara besitzen nach derzeitigen Schätzungen etwa 75% der gesamten P-Reserven weltweit

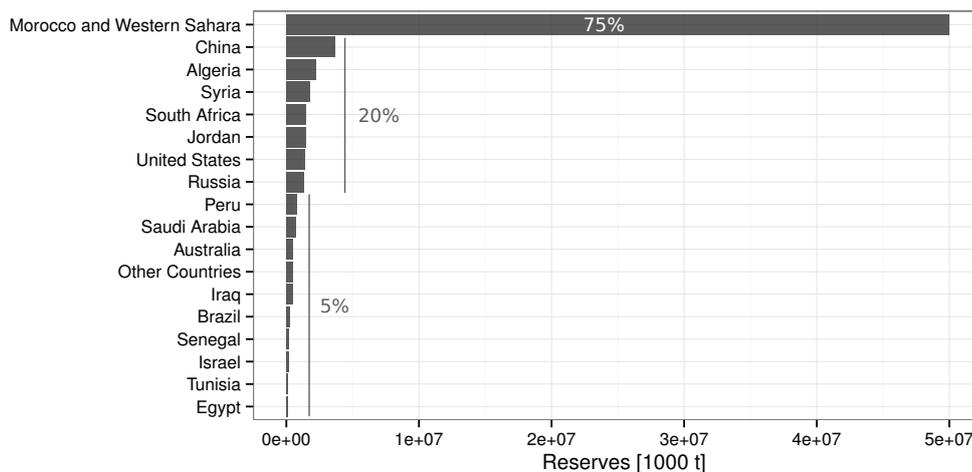


Abbildung 2.4: Nationen mit den größten Phosphatgesteinreserven. Staaten mit mehr als 100 000 000 t bekannter Phosphatgesteinreserven haben in der Grafik einen eigenen Balken. Nationen mit weniger Reserven sind unter „Other Countries“ zusammengefasst. Alle Mengen sind in 1000 metrischen Tonnen angegeben. Marokko und Westsahara besitzen etwa 75% der Reserven, weitere 20% werden von sieben Ländern geteilt. (Daten: Jasinski, 2012, S.119) Die Daten basieren zum Teil auf Publikationen von 1988 und 1998 und sind daher nicht als gesichert anzusehen. (Cordell und White, 2011, S.2030)

Szenarien vom Ende des Phosphorabbaus

Wann der Zeitpunkt da sein wird, an dem kein Phosphor mehr verfügbar ist, kann nicht abgeschätzt werden. Es gab jedoch in jüngerer Zeit eine Reihe an Publikationen, die das Thema behandeln. Das Ende der hochkonzentrierten Phosphorreserven wird dabei je nach Autor für die kommenden 50 bis 400 Jahre prognostiziert (Cordell und White, 2011, S.2032). Für die Berechnung dieser Zeiträume wurden drei verschiedene Modelle verwendet (Cordell und White, 2011, S.2031f):

1. Die **Peak Theorie** geht davon aus, dass die Periode, in der nicht mehr genügend Dünger vorhanden sein wird, bereits lange vor dem vollkommenen Verbrauch der Ressource einsetzt. Diese Periode beginnt zeitgleich mit dem Erreichen des Produktionsmaximums. Ursache dafür ist die inhomogene Natur von geologischen Reserven: Der Abbau von Reserven mit geringerer Qualität und/oder von Reserven in schwerer zugänglichen Gesteinsschichten bringt einen höheren Energie- und ökonomischen Aufwand mit sich.
2. Beim **Depletion Szenario** werden die Reserven einfach durch einen Verbrauch dividiert, der als konstant angenommen wird.
3. Das **Depletion Szenario mit steigendem Verbrauch** geht von einem veränderlichen Verbrauch aus.

Da bei Modell 2 und 3 das Ende der Ressource Phosphor berechnet wird und bei der Peak-Theorie vor allem das Produktionsmaximum im Vordergrund steht, kann letztere mit den anderen beiden nicht verglichen werden. Die Peak-Theorie geht auf Marion King Hubbert (1949) zurück. Er postulierte, dass der Konsum einer endlichen Ressource entlang einer Glockenkurve verläuft. Am Beginn des Abbaus kommt es zu einem steilen Anstieg, gefolgt von einem oder mehreren Konsumhöhepunkten und schließlich zu einem Absinken der Kurve. Am Punkt der Konsumspitze wird auch die Produktion ihr Maximum erreichen und, trotz weiterhin steigender Nachfrage, das Angebot zurückgehen (Hubbert, 1949, S.105ff). Cordell et al. (2009, S.298) berechnete anhand der aktuellen Reserven und einer prognostizierten Peak-Produktion von 29 MT P/a einen Peak im Jahr 2033 (siehe Abbildung 2.5). Sie weist dabei darauf hin, dass dieser Peak stark von den Produktionskosten, den verfügbaren Daten sowie Änderungen auf Nachfrage- und Angebotsseite abhängig ist.

Andere Prognosen, die aufgrund der Modelle 2 und 3 berechnet wurden, gehen weit auseinander: So werden für das Ende der Ressourcen bei fixen Produktionsraten die Jahre 2078 bis 2410, bei dynamischer Produktion die Jahre 2050 bis 2128 genannt (Cordell und White, 2011). Nach Hubbert würde die Spitzenproduktion bei all diesen Szenarien viel früher stattfinden. Fakt ist, dass Düngemittel und damit Lebensmittel in unbestimmbarem Maße teurer werden, sobald der Peak erreicht wird. Phosphorgestein muss daher als endliche Ressource angesehen werden, die nicht erneuerbar, nur recycelbar ist. (Bünemann et al., 2011, S.461).

2 Theoretischer Hintergrund

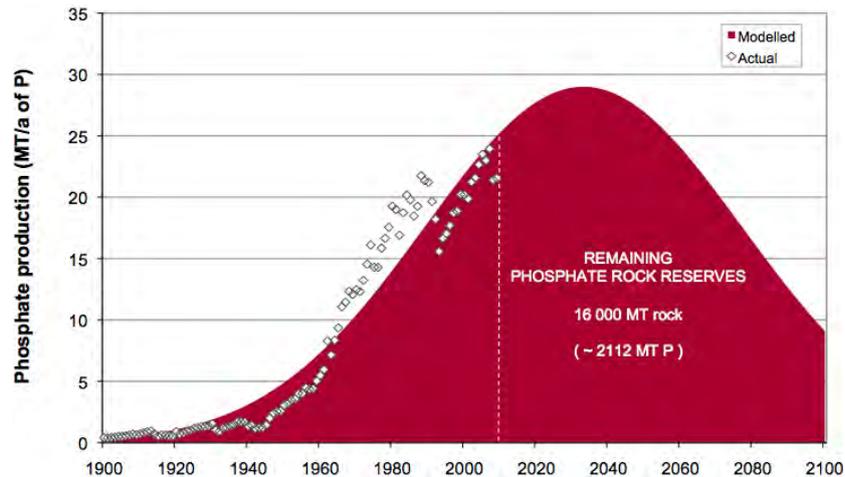


Abbildung 2.5: Cordell und White (2011, S.2037) modellierten eine Peak-Phosphor-Kurve, die im Jahr 2033 das Produktionsmaximum aufweist. In der Zeit danach wird theoretisch die Produktion und damit das Angebot sinken. Für die Grafik wurden Daten vom US Geological Survey sowie Daten aus der Industrie herangezogen (Cordell und White, 2011, S.2037)

2.1.4 Strategien zur nachhaltigen Nutzung von Phosphor

Um auch nach diesem Peak die Phosphorversorgung sowohl kurz- als auch langfristig sichern zu können, müssen Strategien entwickelt werden, wie man Phosphor effizienter nutzen und auch recyceln kann, damit die Lebensmittelproduktion auf globaler als auch lokaler Ebene auch nach einem möglichen Peak in den kommenden Jahrzehnten sichergestellt ist.

Cordell und White (2011) identifiziert dafür entlang der P-Dünger-Wertschöpfungskette eine Reihe an Anknüpfungspunkten, um die Effizienz bei der Nutzung des Phosphorgesteins sowohl durch Verminderung von P-Verlusten durch Recycling, aber auch durch Optimieren von Input zu Output, zu verbessern. So können von der Mine bis hin zu menschlichen Fäkalien und Kläranlagen Phosphorverluste vermieden werden und auch durch Recycling Phosphor wiederverwendet werden. Ein Überblick über eine potenzielle P-Effizienzsteigerung ist in Abbildung 2.6 dargestellt.

Statt Gesteinsphosphat können alternative P-Quellen verwendet werden. Dafür würden sich getrocknete Algen oder Seetang anbieten. Weiters können Nebenprodukte der Landwirtschaft, nachgelagerter Wirtschaftsbereiche und der Abfallwirtschaft entweder direkt oder aufbereitet als Düngemittel recycelt werden. Für die Rückführung von Phosphor eignen sich tierische und menschliche Exkremete, Grauwasser, Abwässer sowie tierische Abfälle aus Schlachtbetrieben oder aus der Fischproduktion und Lebensmittelabfälle. (Cordell und White, 2013, S.91)

Wenn schließlich der Phosphor als Dünger ausgebracht wird, so kann durch Berücksichtigung des richtigen Zeitpunkts der Nährstoffbedürfnisse der Kultur und des Nährstoffstatus des Bodens die Phosphornutzung optimiert werden: der

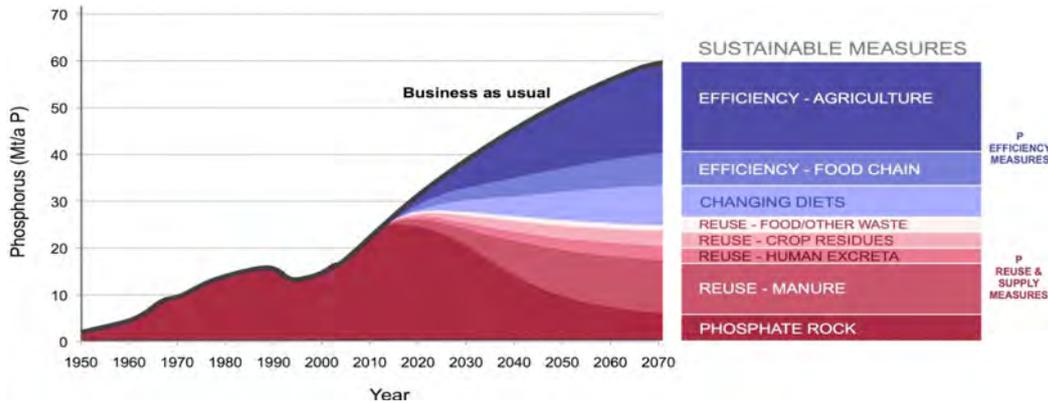


Abbildung 2.6: Ein Szenario zur Sicherung der Düngemittelnachfrage nach Cordell und White (2011). Sie unterscheidet dabei zwischen Effizienzverbesserung auf der Angebots- und Nachfrage-seite. Einen Großteil der Effizienzsteigerungsmöglichkeiten identifiziert sie in der Landwirtschaft.

richtige Dünger zum richtigen Zeitpunkt in der richtigen Menge am richtigen Ort. Auch die Vermeidung von Phosphorverlusten trägt zu einer effizienteren Nutzung bei. Alle Maßnahmen, welche die Erosion und die Auswaschung von Phosphor vermindern, sind daher günstig. (Cordell und White, 2013, S.98)

Da sowohl die physikalischen und chemischen Bodeneigenschaften sowie Mikroorganismen die Phosphorverfügbarkeit verbessern können (Kapitel 2.2 und 2.3), kann durch Änderung dieser Parameter die P-Verfügbarkeit verbessert werden. Schließlich gibt es Kulturen, die unter gewissen Bedingungen Phosphor besser aufnehmen können als andere. Eine standortangepasste züchterische Selektion könnte die Phosphoreffizienz unter P-Mangelbedingungen beträchtlich steigern (Lynch, 2011, S.1048). Bei hohen Phosphorgehalten im Boden könnten angepasste Züchtungen weiters helfen Phosphatanreicherungen abzubauen, die Notwendigkeit der Phosphordüngung reduzieren und Phosphorverluste zu vermeiden (Eichler et al., 2003, S.7). In Folge sollen nun die Eigenschaften von Phosphor in Böden behandelt werden. Dies ist für ein Verständnis der Pflanzenverfügbarkeit von Phosphor unerlässlich. Anschließend wird allgemein auf die Phosphoraufnahme von Pflanzen und weiters speziell auf die Phosphoraufnahme und -mobilisierung von Zwischenfrüchten eingegangen.

2.2 Phosphor im Boden

Im Boden kommt Phosphor fast ausschließlich als Orthophosphat und dabei zu meist in gebundener Form vor (Blume et al., 2010, S.413). Die Bindungen können dabei sowohl organischer als auch anorganischer Natur sein. Zum anorganischen Phosphor (P_i) zählen dabei Phosphationen ($H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}), mit Ca, Al oder Fe assoziierte sekundäre Ausfällungen und apatitische Minerale. (Soenne, 2010, S.8) Der organische Bodenphosphor (P_o) setzt sich aus Phytaten, Phospholipiden und nucleotid-Phosphaten zusammen. All diesen Phosphorspezies ist gemein, dass

2 Theoretischer Hintergrund

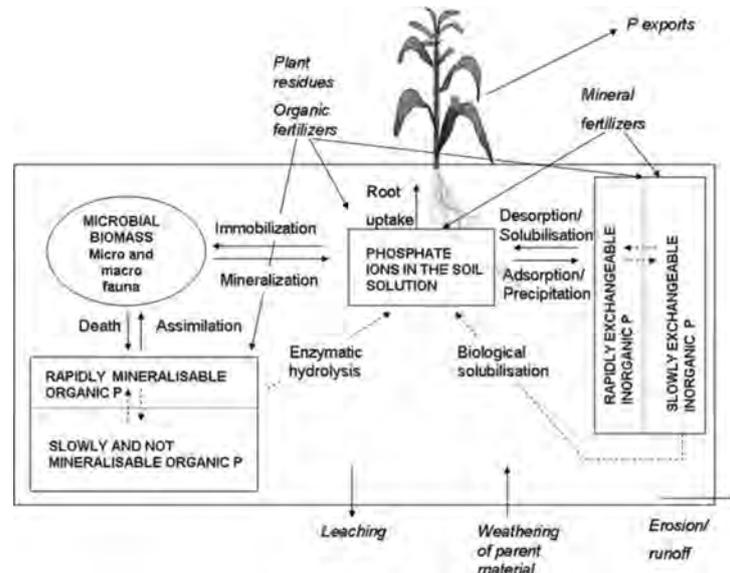


Abbildung 2.7: Phosphor-Prozesse im Boden. Pflanzen können Phosphor ausschließlich in Form von Orthophosphat aufnehmen. Ökologischen Landbausystemen würden keinen Input „Mineral fertilizers“ aufweisen. (Quelle: Frossard et al. (2011, S.60))

sie biogenen Ursprungs sind. Sie weisen eine ähnliche Reaktivität wie freie Phosphationen auf und können daher auf ähnliche Art an Bodenpartikel gebunden werden. (Blume et al., 2010, S.417) Mitteleuropäische Böden haben im internationalen Vergleich einen hohen Gesamtphosphorgehalt (P_t). Österreich hat (bei einer Lagerungsdichte von 1.5 g/cm^3) in den obersten 20 cm Boden P_t -Gehalten von 1 700 bis 3 000 kg/ha (Lindenthal, 2000, S.5).

Phosphor ist im Boden sehr reaktiv. Weiters ist die Form des P-Ions stark pH-abhängig. Im leicht sauren Milieu liegt P vor allem als H_2PO_4^- , im schwach basischen Bereich als HPO_4^{2-} vor (Soenne, 2010, S.9). Tabelle 2.1 gibt einen Überblick über potentiellen P-Ionenspezies in der Bodenlösung (Blume et al., 2010, S.413). Im Folgenden wird auf die verschiedenen P-Reaktionen und P-Spezies im Boden eingegangen. Einen Überblick über die Reaktionen von Phosphor im Boden bietet Abbildung 2.7.

pH	dominierende Spezies
2.1 - 7.2	H_2PO_4^-
7.2 - 12	HPO_4^{2-}
> 12	PO_4^{3-}

Tabelle 2.1: Dominierende Orthophosphatspezies in der Bodenlösung in Abhängigkeit des pH-Wertes

2.2.1 Phosphor in der Bodenlösung

Der kleinste Teil des Bodenphosphors befindet sich in der Bodenlösung. Die P-Konzentration ist dabei im Bereich von 10^{-3} bis 10^{-1} mg P L⁻¹. Sobald P gelöst wird, kann es entweder ausgewaschen an Al-/Fe-Oxiden oder Tonpartikeln sorbieren, als sekundäres Ca-, Fe-, Al-Mineral ausfallen oder von lebenden Organismen aufgenommen werden. (Blume et al., 2010, S.413) Neben freien Phosphationen finden sich in der Bodenlösung noch leicht lösliche Ca-Phosphate (CaH₂PO₄⁺, CaHPO₄) und organisch gebundenes Phosphat. Letzteres kann in humosen Oberböden bedeutend sein und 20-70% des dort gelösten Phosphats ausmachen. (Blume et al., 2010, S.413)

2.2.2 Sorbiertes Phosphat

Sobald Phosphor in den Boden eingebracht wird (bzw. in Lösung geht), kann er an unterschiedlich geladenen Bodenpartikeln adsorbiert werden (Castro und Torrent, 1998, S.665). Die Fe-/Al-Konzentration im Boden ist dabei von besonderer Bedeutung, da Phosphor zum größten Teil an kristallisierten Al-/Fe-Oxiden sorbiert ist. (McLaughlin et al., 2011, S.71). Weiters sind in Huminstoffen gebundenes Fe/Al bzw. Tonminerale bedeutende P-Sorbenten. Die gelösten Phosphate und die an Oberflächen sorbierten Phosphate stehen miteinander im Gleichgewicht. (Blume et al., 2010, S.414)

Phosphor kann mit diesen Sorbenten dabei spezifisch sorbieren. „Spezifisch“ heißt, dass er stabile Sorptionsbindungen mit gewissen funktionellen Gruppen (zum Beispiel Fe-/Al-Oxide) eingehen kann. Stabil wird die Sorption zum Beispiel durch Verdrängung einer Hydroxidgruppe. Dadurch kann Phosphat gemeinsam mit der funktionellen Gruppe einen innersphärischen Oberflächenkomplex² bilden. (Blume et al., 2010, S.142ff und S.414) Unter sauren bis neutralen Bedingungen werden Sorptionsprozesse mit abnehmendem pH begünstigt (Strauss et al., 1997, S.112).

Sind weitere Anionen in der Lösung (zum Beispiel Sulfate, Citrate o.a.) kommt es zu einer Konkurrenzsituation um Sorptionsplätze, was den P-Gehalt in der Bodenlösung erhöhen und damit die P-Pflanzenverfügbarkeit verbessern kann. Auch durch Chelatisierung von Al-/Fe-Oxiden an Oberflächen von Oxiden kann P mobilisiert werden. Chelatisierende Liganden können durch Ausbringung von Gülle oder auch durch Sekretion von Pflanzen und Mikroorganismen in den Boden gebracht werden (Blume et al., 2010, S.415f)

2.2.3 Okkludiertes Phosphat

Sorbiert das Phosphat an den Oberflächen poröser Sorbenten (zum Beispiel amorphe Al-Oxide, Ferrihydrid, Goethit) kann es mit der Zeit über das Innere der Bo-

²Innersphärisch bedeutet, dass das Sorbat-Ion einen Teil seiner Hydrathülle abgibt und mit einem Oberflächenmolekül eine koordinative Verbindung eingeht. Im Gegensatz dazu wird bei einer außersphärischen Verbindung die Hydrathülle nicht abgegeben. Die Sorption wird dabei ausschließlich durch elektrostatische Kräfte angetrieben.

denpartikel diffundieren. Dieser Prozess wird durch niedrige pH-Werte begünstigt (Strauss et al., 1997), kann jedoch auch unter alkalischen Bedingungen bedeutend sein (Blume et al., 2010, S.415). Durch Anlagerung von Oxiden oder organischer Substanz an die Oberflächen der Sorbenten kann das Phosphat von der Bodenlösung abgeschnitten werden. Dies wird als Okklusion bezeichnet. Okkludiertes P gilt als sehr schwer löslich. (Blume et al., 2010, S.415f)

2.2.4 Phosphatminerale

Phosphate besitzen eine hohe Affinität zu Ca^{2+} , Al^{3+} , Fe^{3+} und Fe^{2+} . In Verbindung mit ihnen können sich schwer lösliche Phosphate bilden. Dieser Mechanismus wird unter anderem in der Abwasserreinigung genutzt, um Phosphate auszufällen. (Blume et al., 2010, S.416)

Ca-Phosphate werden nach der Anzahl der durch Ca ersetzt Protonen der Phosphorsäure (PO_4^{3-}) in Mono-, Di- und Tri-Ca-Phosphate unterteilt. Letztere werden auch als Apatite bezeichnet. Diese werden vorwiegend in Bergwerken abgebaut. Man kann sie in Fluorapatit ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$), Hydroxylapatit ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$) und Carbonatapatit ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH},\text{F})$) unterteilen. Carbonatapatit und Hydroxylapatit sind leichter löslich als Fluorapatit. Daher können sie in fein gemahlenem Zustand auf sauren Böden direkt als Dünger verwendet werden. (Blume et al., 2010, S.416) Durch Behandlung des Apatits mit Schwefel- oder Phosphorsäure kann man verschiedene Monokalziumphosphate herstellen. Diese werden vorwiegend als Düngemittel vermarktet (Superphosphat, Doppelsuperphosphat, Tripelsuperphosphat). (Blume et al., 2010, S.416)

Nachdem Phosphor als Dünger auf Böden ausgebracht worden ist oder auf einem anderen Weg in Bodenlösung geht, kann er - sofern er nicht an Bodenpartikeln sorbiert - in sekundäre P-Minerale transformiert werden. Dies ist kein ungewöhnlicher Prozess in Böden (Lombi et al., 2006, S.2045f; Beauchemin et al., 1985, S.1818). Das Ausmaß und die Art der Mineralbildung ist vom Ca-Gehalt, den vorhandenen Mengen an Al-/Fe-Oxiden sowie der hinzugefügten P-Menge (Samadi und Gilkes, 1999, S.809; Bertrand et al., 2003, S.61; Castro und Torrent, 1998, S.666), und dem pH-Wert abhängig (Blume et al., 2010, S.416). Freie CaCO_3 -Ionen können bereits geringe P-Konzentrationen in der Bodenlösung binden (Freeman und Rowell, 1981, S.75). Wenn die P-Konzentration in der Bodenlösung steigt, werden Ausfällungsreaktionen bedeutender (Sample, 1980, in McLaughlin et al., 2011, S.72).

In kalkhaltigen Böden (im sauren bis neutralen Bereich) kann sich nach kurzer Zeit bereits Dicalciumphosphat ($\text{CaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) bilden. Unter alkalischen Bedingungen konnte die Bildung von Octacalciumphosphat ($\text{Ca}_8\text{H}(\text{PO}_4)_6 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) beobachtet werden. (Blume et al., 2010, S.416) Die P-Austauschbarkeit liegt am Beginn der Mineralbildung noch bei etwa 100 % und sinkt dann im Laborversuch stetig auf konstante 30 % (Freeman und Rowell, 1981, S.75). Grund dafür ist die hohe spezifische Oberfläche von Kalziumphosphaten. Mit der Ausbildung von Tri-Ca-Phosphaten nimmt die Löslichkeit weiter ab (Cole et al., 1953, S.352). In sauren

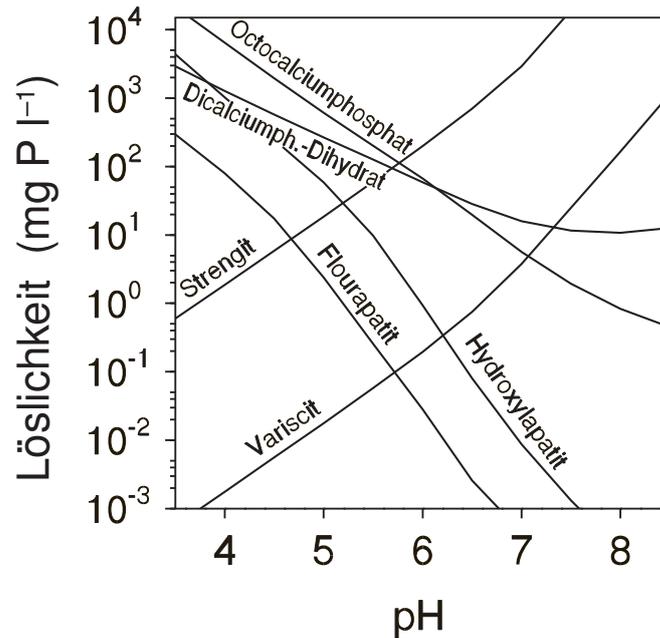


Abbildung 2.8: P-Löslichkeit der Phosphate in Abhängigkeit vom pH bei einer Ca-Aktivität von 2.5 mmol L^{-1} (für Ca-Phosphate) und im Gleichgewicht mit Goethit und Gibbsite (für Strengit bzw. Variscit) ((Blume et al., 2010, S.417)

und neutralen Böden reagieren Fe-/Al-Hydroxide in Verbindung mit konzentrierter P-Bodenlösung zu Al-P- bzw. Fe-P-Mineralen. (Blume et al., 2010, S.416f)

2.2.5 Löslichkeit von Phosphaten im Boden

Die Umwandlung der Mono-Ca-Phosphate in sekundäre Minerale bzw. die Löslichkeit der P-Mineralen sind vom pH-Wert und der dazugehörigen Ionenaktivität (für Ca-Phosphate die Ca-Aktivität, für Fe-/Al-Phosphate die Fe-/Al-Aktivität) abhängig. Ca-Phosphate sind im alkalischen Bereich stabiler als im sauren. Ca-Phosphate können zwar auch in sauren Böden einen großen Teil des Bodenphosphors ausmachen (Beauchemin et al., 1985, S.1818), üblicherweise sind im sauren Milieu jedoch Fe-/Al-Phosphate vorherrschend (Blume et al., 2010, S.417). Im sauren Bereich spielt auch die P-Sorption eine wichtigere Rolle als im alkalischen Bereich (Strauss et al., 1997, S.112).

Die höchste Löslichkeit haben Phosphate im pH-Bereich von 6 bis 7. Dies ist auch der Bereich, der für die Pflanzenverfügbarkeit als der günstigste gilt. Abbildung 2.8 stellt die Löslichkeit der verschiedenen Phosphatspezies dar. (Blume et al., 2010, S.417)

2.2.6 Organischer Phosphor

Nachdem Lebewesen Phosphor aufgenommen haben, wird er teilweise in organische Moleküle eingebaut. Mit dem Tod der Organismen werden P_o und P_i wieder frei (McBeath, 2006, S.20). Der organisch gebundene Phosphor macht in gedüngten A-Horizonten in der Regel zwischen 5 bis 35% des gesamten Phosphors aus, in ungedüngten Böden kann er höhere Gehalte aufweisen. P_o ist zum einen als tote organische Substanz im Boden und zum anderen in der mikrobiellen Biomasse gebunden. Letztere ist wegen der schnellen Umsetzung relativ mobil im Boden und gilt daher als relativ pflanzenverfügbar. (Blume et al., 2010, S.417) Das P_o im Boden kann schließlich durch Phosphatasen zu P_i + Rest aufgespalten werden. Dadurch kommt es im Boden zu stetigen Transformationen zwischen organischem und anorganischem Phosphor (Guppy und McLaughlin, 2009, S.118).

Den größten Anteil (10 bis 60%) am P_o haben die Inositol-Phosphate (Phytate bzw. Salze der Phytinsäure) (Stevenson und Cole 1999, in McBeath, 2006, S.21). Weiters werden Phospholipide, DNA und Phosphanate zum P_o gezählt (Blume et al., 2010, S.417; Turner et al., 2007). Das Verhältnis der P_o -Bestandteile im Boden verändert sich im Laufe der Pedogenese (siehe Abbildung 2.9). Alle diese Gruppen enthalten P als Phosphat-Esther. Die Protonen dieser Gruppe können wie beim P_i durch Ca-/Al-/Fe-Ionen ersetzt werden und schwer-lösliche organische P-Verbindungen bilden. (Blume et al., 2010, S.417f).

2.3 Phosphoraufnahme von Pflanzen

Phosphor wird von höheren Pflanzen ausschließlich als Orthophosphat (Blume et al., 2010, S.412) und dabei bevorzugt als $H_2PO_4^-$ aufgenommen (Neumann und Römheld, 2012, S.359). Die Aufnahme erfolgt dabei aktiv über Symporter der Plasmamembran gegenüber dem elektrochemischen Gradienten zwischen Ion und Plasmamembran (White, 2012, S.15f). Die P-Aufnahmerate I_{max} ³ ist von einigen Faktoren abhängig. Dazu zählen unter anderem die Michaelis-Menten-Konstante K_m ⁴ der Symporter, die Phosphationenkonzentration in der Bodenlösung C_l sowie die minimale P-Ionenkonzentration in der Bodenlösung C_{min} , bei der die Pflanze noch P-Ionen aufnehmen kann (White, 2012, S.18). Weiters ist die P-Aufnahmerate vom Sauerstoffpartialdruck im Boden (White, 2012, S.23) sowie dem Ernährungszustand der Pflanze und den dadurch induzierten Genregulierungsprozessen abhängig (White, 2012, S.35).

Nach der Aufnahme in das Cytoplasma verbleibt das Phosphat entweder als P_i oder wird in organische Moleküle eingebaut - etwa durch Bindung an eine Kohlenstoffkette oder durch Synthese von Pyrophosphat (zum Beispiel als Teil von ATP). P spielt eine essentielle Rolle beim RNA- und DNA-Aufbau sowie als Strukturelement (zum Beispiel in Zellwänden) (Hawkesford et al., 2012, S.158).

³ I_{max} ... Maximaler Ionen-Influx [$nmol\ m^{-2}\ s^{-1}$]

⁴ K_m ... Michaelis-Menten-Konstante. Die Michaelis-Menten-Konstante ist ein Maß für die Ionen-Aufnahmerate der Symporter [$\mu mol\ L^{-1}$]

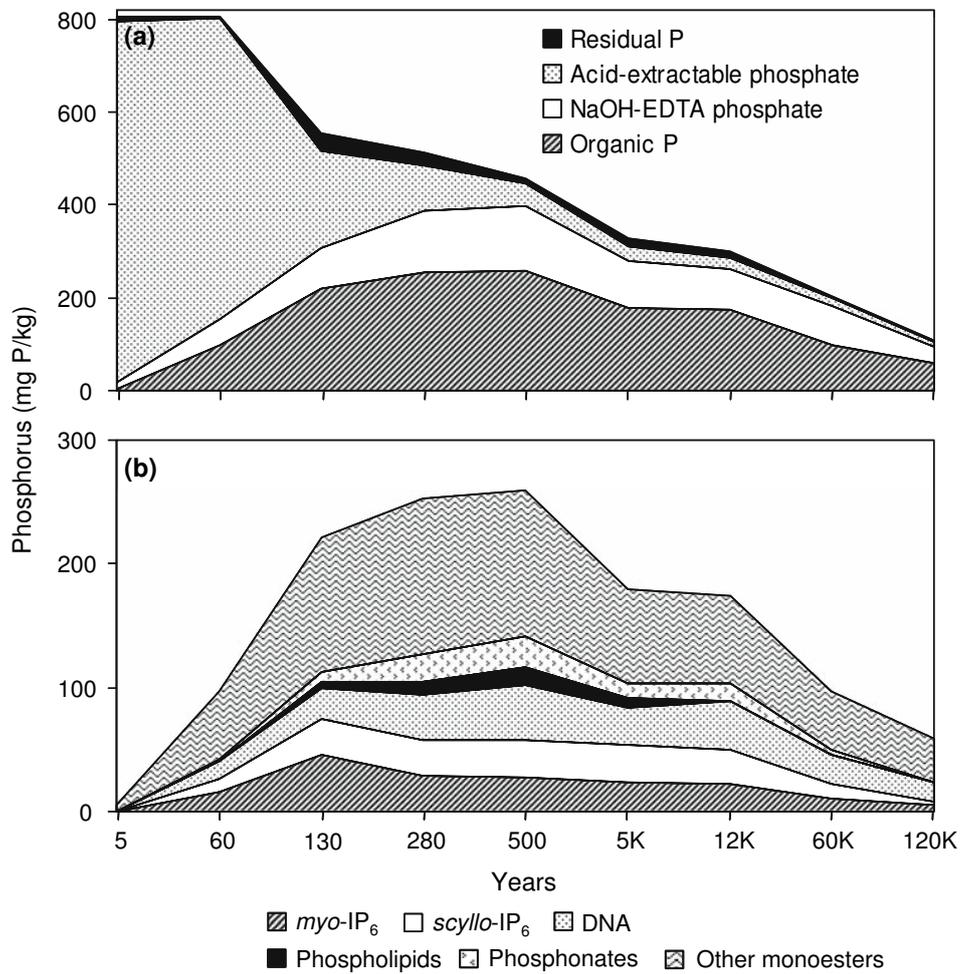


Abbildung 2.9: Änderung der Phosphorfractionen im Lauf der Pedogenese entlang der Franz Joseph Post-Glazial Chronosequenz (Neuseeland): Fraktionen des gesamten Bodenphosphors (a), Fraktionen des organischen Bodenphosphors (b) (Turner et al., 2007, S.1176)

2 Theoretischer Hintergrund

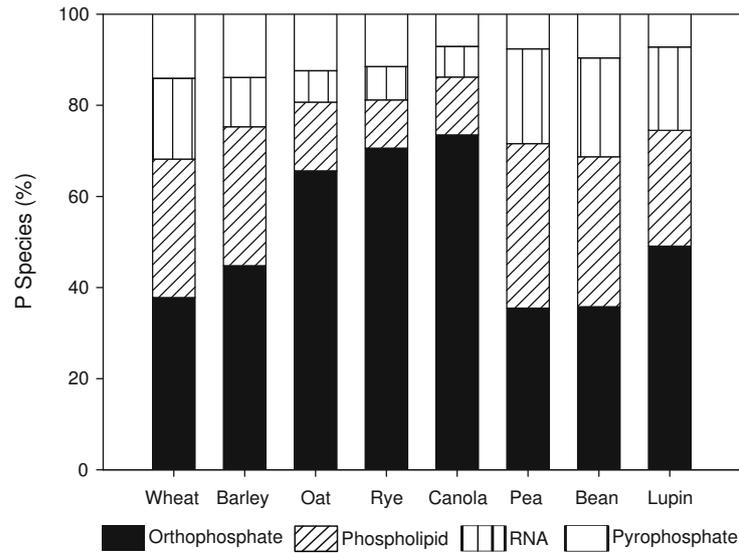


Abbildung 2.10: Phosphorspezies in der Grünmasse (Blätter und Stamm) verschiedener Kulturen. (aus Noack et al., 2012, S.381)

Außerdem hat es bei Energietransport und -übertragung im Stoffwechsel eine wichtige Rolle (Hawkesford et al., 2012, S.159). In den vegetativen Pflanzenteilen liegt Phosphor vor allem in Form von Orthophosphaten, Phospholipiden, Ribonucleinsäuren oder Pyrophosphaten vor (siehe Abb. 2.10). In Samen liegt P vor allem als Inositolphosphat vor. (Noack et al., 2012, S.381)

Die Nährstoffversorgung der Pflanzen, die im Boden wachsen, geschieht hauptsächlich durch den Nährstofftransport über die Bodenlösung. Der Weg, den die Nährstoffe zur Wurzel zurücklegen müssen, kann durch Wurzelwachstum, Ausbildung von Wurzelhaaren oder das Eingehen von Mykorrhizasymbiosen verkürzt werden. (Marschner und Rengel, 2012, S.317) Außerdem nimmt die Wurzel, während sie wächst, alle Nährstoffe auf, die am Weg liegen. Mengenmäßig ist dieser Anteil jedoch fast bedeutungslos (Barber, 1995, S.111).

Beim Nährstofftransport über die Bodenlösung laufen zwei physikalisch verschiedene Vorgänge ab: Einerseits die Nährstoffzufuhr über den Massefluss, angetrieben durch die Transpiration der Pflanzen und andererseits die Nährstoffzufuhr über Diffusion (Marschner und Rengel, 2012, S.316f), die durch einen Konzentrationsgradienten in Gang gesetzt wird. Dieser Gradient entsteht immer, wenn die Ionenaufnahme der Wurzel die Ionennachlieferung durch den Massefluss übersteigt (Roose und Kirk, 2008, S.258). Für die P-Nachlieferung hat die Diffusion eine wesentlich größere Bedeutung als der Massefluss, da Phosphor, im Gegensatz zu anderen Anionen, stark mit Oxiden an den Oberflächen von Tonmineralen reagiert (Marschner und Rengel, 2012, S.317) (siehe auch Kapitel 2.2). Mittels Modellierung konnte Barber (1995, S.118) bei Mais und Itoh und Barber (1983, S.460) bei sechs anderen Kulturen die Phosphoraufnahme zum größten Teil durch Diffusion erklären (Barber, 1995, S.118).

2.3.1 Diffusion von Phosphor

Nach dem 1. Fick'schen Gesetz ist die Teilchenstromdichte J der Diffusion proportional dem Konzentrationsgradienten entgegen der Diffusionsrichtung. Als Proportionalitätskonstante dient dabei der Diffusionskoeffizient D [$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$] (Gl.2.1).

$$J = -D \frac{dC}{dx} \quad (2.1)$$

J ... Teilchenstromdichte [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]

D ... Diffusionskoeffizient ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)

$\frac{dC}{dx}$... Konzentrationsgradient [mol m^{-4}]

In porösen Medien, wie etwa in durchlüfteten Böden, ist er um Potenzen höher als in homogenen Medien. Da Phosphor sehr reaktiv mit Bodenpartikeln ist, bremst dies zusätzlich die Diffusion. Nye und Tinker (1977, S.77) definierten daher für Böden den Effektiven Diffusionskoeffizienten D_e , der den Wassergehalt des Bodens, einen Impedanz-Term sowie das Verhältnis aus der Ionenkonzentration der Bodenlösung und der Summe der austauschbaren und gelösten Ionen im Boden berücksichtigt (Gl.2.2).

$$D_e = D_1 \theta \frac{1}{f} \frac{dC_l}{dC_s} \quad (2.2)$$

D_e ... Effektiver Diffusionskoeffizient im Boden ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)

D_1 ... Diffusionskoeffizient im Wasser ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)

θ ... volumetrische Wasseranteil im Boden ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$)

f ... Impedanzfaktor, welcher die Tortuosität im Boden in Abhängigkeit des Wassergehalts berücksichtigt.

C_l ... Ionenkonzentration in der Bodenlösung [mol]

C_s ... Summe der austauschbaren und gelösten Ionen im Boden [mol]

Der Effektive Diffusionskoeffizient für D_e für Phosphor in Böden bewegt sich zumeist zwischen 10^{-12} ... $10^{-15} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ (Barber, 1995, S.217).

Bei schlechter P-Verfügbarkeit können Pflanzen nun entweder zum Phosphor wachsen, Mykorrhizasymbiosen eingehen oder die chemischen und physikalischen Eigenschaften in der Rhizosphäre, zugunsten eines größeren Diffusionskoeffizienten, verändern. Dabei können sie den volumetrischen Wasseranteil θ in unmittelbarer Wurzelnähe durch Wasser- und Schleimausscheidung verändern (McCully, 1999, S.704 & S.706) und dadurch die Impedanz senken, oder durch Ausscheidung organischer Säuren sowie Phosphatasen das Verhältnis dC_e/dC_s vergrößern. Diese Eigenschaften können zwischen und innerhalb von Pflanzenarten starken Schwankungen unterliegen (vgl. Singh Gahoonia und Nielsen, 2004). Im Folgenden werden

diese Eigenschaften nun beschrieben.

2.3.2 Einfluss des Wurzelwachstums auf die Phosphoraufnahme

Durch Wurzelwachstum kann die Pflanze den Diffusionsweg vom Phosphor verkürzen. In diesem Kapitel wird auf die Wurzellängendichte als Maß für die Durchwurzelung des Bodens, die Wurzelhaare als metabolisch günstige Form zur Vergrößerung der Wurzeloberfläche und auf die Ausbildung von Wurzelclustern eingegangen.

Die Rolle der Wurzellängendichte und des Wurzeldurchmessers

Die Wurzellängendichte ist ein Maß für die Durchwurzelung des Bodens. Sie wird angegeben in mm Wurzel pro cm^3 Boden. Zwischen Wurzellängendichte und Phosphoraufnahmerate gibt es einen fast linearen Zusammenhang. Dieser Zusammenhang besteht jedoch nur, bis sich die P-Verarmungszonen der Wurzeln zu überschneiden beginnen. Ab diesem Moment bringen noch dichtere Wurzeln kaum mehr Zuwachs bei der P-Aufnahme (Marschner und Rengel, 2012, S.324). Die Wurzelldichte ist in der Regel im Oberboden größer als im Unterboden. Grund dafür sind vor allem die in der Regel besseren physikalischen, biologischen und chemischen Bedingungen im Oberboden (Marschner und Rengel, 2012, S.324). Je nach Ernährungszustand und Wurzelldichte im Oberboden kann auch das P aus dem Unterboden von Bedeutung sein (Marschner und Rengel, 2012, S.325). Auch der Wurzeldurchmesser kann bei der Phosphoraufnahme bedeutsam sein. Maisgenotypen mit dünneren Wurzeldurchmessern hatten in einem Vergleich wesentlich höhere I_{max} -Werte, höhere K_m -Werte jedoch auch höhere C_{min} -Werte. (Baligar und Barber, 1979, in Barber, 1995, S.220)

Die Rolle der Wurzelhaare

Wurzelhaare sind zwischen 5 und 17 μm breit, und zwischen 80 und 1500 μm lang (Dittmer, 1949, S.153). Wurzelhaare können bei der Phosphoraufnahme eine bedeutende Rolle spielen. Sie können die Wurzeloberfläche bei minimalem Energieaufwand enorm vergrößern. 1937 bestimmte Dittmer bei vier Monate alten Roggenpflanzen eine mittlere Oberfläche der Haupt- und Seitenwurzeln von 237.29 m^2 und eine Wurzelhaaroberfläche von 401.46 m^2 . Dies entspricht der potentiellen Kontaktfläche zwischen Wurzel und Boden. Im Verhältnis dazu stehen die absoluten Wurzellängen der Haupt- und Seitenwurzeln mit 623.1 km und die der Wurzelhaare mit 2.86 km. (Dittmer, 1937, S.419) Die metabolischen Kosten für die Ausbildung von Wurzelhaaren sind so gering, dass sie vernachlässigt werden können (Lynch et al., 2005, S.48). Weiters sind Wurzelhaare aufgrund ihrer Geometrie günstig für die Phosphoraufnahme (Itoh und Barber, 1983, S.460).

Itoh und Barber (1983) konnten unter Berücksichtigung der Wurzelhaare (und der Diffusion von P) 89% der Phosphoraufnahme von sechs unterschiedlichen Kulturen modellieren. Bei den sechs Kulturen hatten die Wurzelhaare unterschiedlichen Einfluss auf die Phosphoraufnahme. Für Kali-Salzkraut (*Salsola Kali L.*),

Tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) und Gartensalat (*Lactuca sativa*) konnte bei der P-Aufnahme ein großer Beitrag der Wurzelhaare festgestellt werden. Jedoch nicht für Weizen (*Triticum aestivum* L.), bei dem eine geringere Wurzelhaardichte festgestellt wurde als bei den anderen Spezies. Bei Karotte (*Daucus carota* L.) und Zwiebel (*Allium cepa* L.) waren die Wurzelhaare so kurz, dass die Autoren ihnen eine untergeordnete Rolle bei der P-Aufnahme in Relation zum Wurzelzylinder zuschrieben. (Itoh und Barber, 1983, S.460)

Wurzelhaare sind vor allem in Böden von Bedeutung, da in Nährlösung die Phosphat-Anionen viel schneller diffundieren können als im Boden. So konnten Gahoonia und Nielsen (1997, S.181) zwischen zwei in Nährlösung gewachsenen Gerste-Genotypen mit unterschiedlicher Wurzelhaarlänge keine Unterschiede bei der P-Aufnahme feststellen, im Boden jedoch schon. Bei der Untersuchung wurde außerdem die Rhizosphäre auf leicht und schwer lösliches Phosphat untersucht. Beim leicht löslichen Phosphat konnte ein direkter Einfluss der Wurzelhaarlänge festgestellt werden, beim schwer löslichen jedoch nicht. Es scheint also, dass die Wurzelhaare von Gerste ausschließlich den Diffusionsweg zum Wurzelzylinder abgekürzt haben, jedoch keine Substanzen ausgeschieden haben, die schwer lösliche Phosphate verfügbar machen könnten. (Gahoonia und Nielsen, 1997, S.181)

In einem weiteren Paper von (Gahoonia et al., 1997) konnten wiederum für verschiedene Weizen- und Gerstesorten signifikante Zusammenhänge zwischen Wurzelhaarlänge und aufgenommenem Phosphor festgestellt werden, diesmal jedoch über drei verschiedene P-Versorgungslevels hinweg (Gahoonia et al., 1997, S.186). Mit Zunahme der P-Konzentration im Boden wurde der Beitrag zur Gesamtphosphoraufnahme immer geringer (Gahoonia et al., 1997, S.184). Dies zeigte, dass Wurzelhaare vor allem bei schlechter Phosphorverfügbarkeit für die P-Aufnahme von Bedeutung sind. Zwischen der Wurzelhaarlänge und der Phosphorverfügbarkeit gibt es einen unterschiedlich stark ausgeprägten negativen Zusammenhang (Zhu et al., 2005b, S.303).

Durch Zusammenwirken von Wurzelhaardichte und Wurzelhaarlänge kann die Phosphoraufnahmeeffizienz steigen oder sinken. In einer Simulation für *Arabidopsis* wurde festgestellt, dass die Phosphoraufnahmeeffizienz einerseits von der Ausweitung der Rhizosphäre durch die Wurzelhaare aber auch von der Konkurrenz der Wurzelhaare untereinander abhängig ist. Wurzeln ohne Wurzelhaare sind weniger Effizient weil sie weniger Wurzelvolumen für die Nährstoffaufnahme zur Verfügung haben. Sind die Wurzelhaare zu dicht sinkt die Phosphoraufnahmeeffizienz. (Ma et al., 2001b, S.230f) Die Wurzelhaardichte ist sehr stark von der Phosphorverfügbarkeit abhängig (Ma et al., 2001a, S.462). Mit zunehmender Phosphorverfügbarkeit sinkt einerseits die Wurzelhaardichte während gleichzeitig die Gleichmäßigkeit der Verteilung der Wurzelhaardichte entlang des Wurzelsystems abnimmt (He et al., 2005, S.290).

Ausbildung von Wurzelclustern

Manche Pflanzenspezies können Clusterwurzeln ausbilden. Als Clusterwurzeln werden Wurzelstrukturen bezeichnet, die an „Flaschenbürsten“ (Lambers et al., 2006, S.699) erinnern und eine Anpassung an P-arme Bedingungen darstellen. Sie bilden dabei zwischen 50 und 1 000 Wurzelfasern pro cm Wurzelachse aus, welche dicht mit Wurzelhaaren überzogen sind (Neumann und Martinoia, 2002, S.163) und die über Tage hinweg bestehen bleiben. Sie treten sowohl bei Mono- als auch Dicotyledonen, jedoch in unterschiedlichen Formen, auf. Auf funktioneller Ebene scheinen sie jedoch relativ ähnlich zu sein. Die einzige mitteleuropäische Ackerkultur, die Clusterwurzeln ausbilden kann, ist die Lupine (z.B. *Lupinus albus* L.). (Lambers et al., 2006, S.699)

Der Erfolg der Clusterwurzeln bei P-armen Bedingungen scheint in der Kombination aus Wurzelstruktur und konzentrierter Ausscheidung von Carboxylaten sowie einer Reihe anderer Substanzen zu liegen (Lambers et al., 2006, S.704). Ausgewachsene Clusterwurzeln können im Verlauf von 1 bis 3 Tagen hohe Mengen an Carboxylaten in die Rhizosphäre ausscheiden und dadurch auch schwer lösliche Phosphate pflanzenverfügbar machen (Neumann und Martinoia, 2002, S.163 & S.165).

Wurzelarchitektur und Phosphoraufnahme

Da Phosphor im Boden relativ immobil ist, reichert es sich über die Jahre im Oberboden an. Varietäten, deren Wurzeln vor allem im Oberboden wachsen, können daher mehr P aufnehmen als Spezies mit steil wachsenden Wurzelsystemen (Lynch, 2011, S.1041). Änderungen des Wurzelwachstumswinkels konnten unter geringen P-Bedingungen die P-Aufnahme erheblich steigern (Lynch und Brown, 2001). Eine Untersuchung bei Mais zeigte, dass bei flachen Wurzelwachstumswinkeln wesentlich höhere Phosphormengen aufgenommen werden (Zhu et al., 2005a, S.749).

Bei Leguminosen wachsen die basalen Wurzeln aus der Basis des Hypocotyls. Sie entspringen einem Wurzelwirbel. Je nach Genotyp kann eine Pflanze mehr oder weniger Wurzelwirbel ausbilden. Bei Bohnen konnte beobachtet werden, dass die basalen Wurzeln der höher sitzenden Wirbel ein flacheres Wurzelwachstum hatten als die der tieferen Wirbel. (Miguel, 2012, S.23f) Unter schlechter Phosphorversorgung hatte die Anzahl der Wurzelwirbel signifikante Auswirkungen auf Ertrag und P-Konzentration im Sprossgewebe. Unter guten P-Bedingungen war dieser Zusammenhang nicht signifikant. (Miguel, 2012, S.24)

Theoretisch sind bei schlechter Phosphorverfügbarkeit Genotypen begünstigt, die weniger laterale Verzweigungen haben. Praktisch konnte bei Bohne und Mais gezeigt werden, dass dies ohnehin passiert. Geringe Phosphorkonzentrationen verringerten das laterale Wachstum stärker als das Längswachstum der Wurzeln. (Borch und Bouma, 1999, S.429 & S.430) Dies stimmt jedoch nur bei älteren Pflanzen. Bei jungen Pflanzen kann durch laterale Verzweigung eine bessere Phosphoraufnahme

erreicht werden (Zhu und Lynch, 2004, S.954).

2.3.3 Wurzelausscheidungen

Die Phosphorverfügbarkeit im Boden ist stark von bodenphysikalischen und bodenchemischen Faktoren abhängig. Pflanzen können durch ihren Stoffwechsel und/oder die Ausscheidung von Substanzen diese Eigenschaften zu ihren Gunsten beeinflussen. Im folgenden werden speziell der Einfluss auf den Boden-pH und die Ausscheidung von Schleimstoffen und Enzymen zur Aufspaltung von P-Estern behandelt.

Änderung des Boden-pH

Wie bereits im vorhergehenden Kapitel (Kapitel 2.2) beschrieben, hat der Boden-pH eine wesentliche Bedeutung für die Löslichkeit von Phosphaten im Boden und folglich für das Pflanzenwachstum. Sowohl zu hohe pH-Werte als auch zu niedrige pH-Werte führen zur Immobilisierung von Phosphor. In der unmittelbaren Umgebung der Wurzeln können Pflanzen den pH-Wert um bis zu zwei Stufen auf und ab verändern. Dies geschieht einerseits über die einseitige Aufnahme von Nährstoffen (Kationen gegenüber Anionen und umgekehrt) und andererseits über die Ausscheidung von organischen Säuren, Gasen und Zuckern.

Der Einfluss der Nährstoffaufnahme auf den Boden-pH Die treibende Kraft für die Nährstoffaufnahme ist ein pH-Gradient, der durch aktive Ausscheidung von H^+ Ionen zwischen Apoplasma und Cytoplasma hergestellt wird (Apoplasma pH 5-6, Cytoplasma pH 7-7.5). Dieser Gradient wird für die Aufnahme von Anionen über Anion-Proton-Symporter (Anion-Aufnahme gekoppelt mit H^+ -Aufnahme), für Kationen über Kation-Proton Antiporter (Kation-Aufnahme gekoppelt mit H^+ -Ausscheidung) oder Uniporter bewerkstelligt. Bei Aufnahme von Anionen kommt es daher zur Anhebung des pH-Wertes in der Bodenlösung, bei Kationen zur Absenkung des pH-Wertes. Ist das Anionen-Kationen-Verhältnis stark unausgeglichen, sinkt oder steigt der pH-Wert in der Rhizosphäre. (Neumann und Römheld, 2012, S.353)

Stickstoff hat unter den Nährstoffen eine besondere Rolle, da er in Form von Nitrat (NO_3^-) oder Ammonium (NH_4^+) bis zu 80% der gesamten Ionenaufnahme ausmachen kann. Einseitige Verfügbarkeit von entweder NO_3^- oder NH_4^+ können also das Anionen-Kationen-Verhältnis beträchtlich aus dem Gleichgewicht bringen. Die überwiegende Aufnahme von NH_4^+ führt zur pH-Senkung in der Rhizosphäre, die einseitige Aufnahme von NO_3^- hebt den pH-Wert an. (Neumann und Römheld, 2012, S.353)

Eine weitere Variante der N-Versorgung findet über symbiotische N-Fixierung aus der Luft statt, etwa bei Leguminosen. Da die anderen Makronährstoffe, mit Ausnahme von Phosphor, vor allem als Kation (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) in der Bodenlösung vorkommen (Neumann und Römheld, 2012, S.353), kommt es bei diesen Pflanzen

2 Theoretischer Hintergrund

zu einer Netto-pH-Senkung in der Rhizosphäre (Raven et al., 1991, S.134f). Aus diesem Grund können Leguminosen [solche, die Rhizobium-Symbiosen eingehen, Anm. des Autors] theoretisch besser P aus Phosphatgestein lösen als viele andere Spezies (Swart und Van Diest, 1987, in Neumann und Römheld, 2012, S.353).

Anionenausscheidung der Wurzel Die Sekretion von sauren Anionen kann wenig verfügbaren Phosphor durch Lösung oder Chelatisierung von Fe-/Al-Oxiden/Hydroxiden und Al-/Fe-/Ca-Phosphaten verfügbar machen (Jones 2003 in Marschner, S.366). Die effektivsten organischen Säuren hinsichtlich der P-Mobilisierung sind dabei Citrat, Oxalat, Malomat und Malat (Neumann und Römheld, 2007 in Neumann und Römheld, 2012, S.366). Die Ausscheidung organischer Säuren ist sowohl vom Genotyp als auch dem Phosphorgehalt im Boden abhängig. Bei der Untersuchung von vier Mais-Genotypen konnte Gaume et al. (2001) feststellen, dass unter P-armen Bedingungen bei allen vier Kulturen mehr organische Säuren ausgeschieden wurden. Zwischen den Genotypen waren jedoch wesentliche Unterschiede festzustellen (Abbildung 2.11). Um schwer löslichen Phosphor in ausreichenden Mengen lösen zu können, benötigt es Carboxylat-Konzentrationen in der Bodenlösung im mmol-Bereich. Derartige Konzentrationen sind laut Neumann und Martinoia (2002, S.163) bis jetzt nur bei Clusterwurzeln gefunden worden.

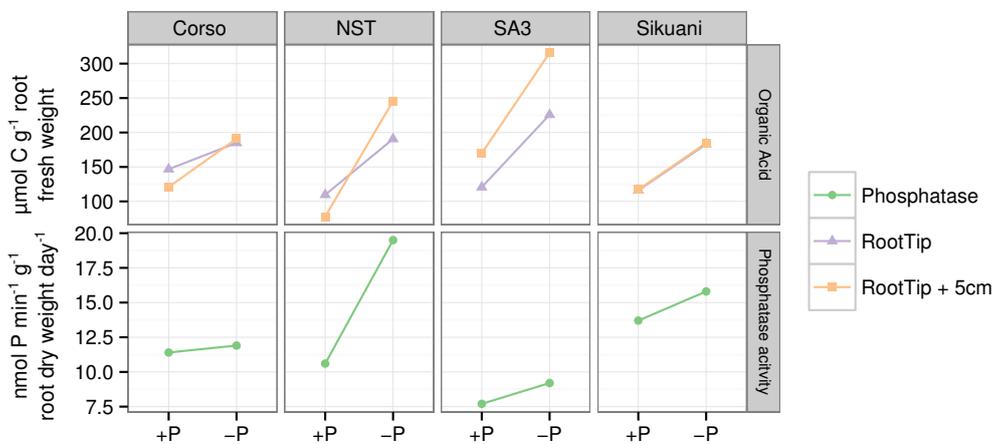


Abbildung 2.11: Wurzelausscheidungen verschiedener Maisgenotypen in Nährlösung mit +P (1mM KH_2PO_4) und -P ohne Phosphor. NST ...Thailändische Inzuchtlinie; selektiert auf -P-Toleranz. SA3 ...Columbiansche Inzuchtlinie; säuretolerant; empfindlich gegenüber -P. ICA ... säuretolerante Sorte aus der Kreuzung verschiedener Genotypen der Inzuchtlinie SA3. Corso ... Schweizer Inzuchtlinie; Entwickelt für +P und Trockenmasseproduktion in den ersten Wachstumsstadien (Datenquelle: Gaume et al., 2001).

Schleimstoffe

Schleimstoffe bestehen größtenteils aus Pektin und werden vom Golgi-Apparat produziert. Sie werden hauptsächlich von den Wurzelkappenzellen segregiert, kann jedoch auch an älteren Wurzelabschnitten von Epidermiszellen produziert werden (Neumann, 2007, in Marschner und Rengel, 2012, S.363). Der Effekt aus Schleimstoffen und Wurzelhaaren spielt überdies eine wichtige Rolle bei der Ausbildung von Wurzelummantelungen (engl. Rhizosheath) (Hinsinger et al., 2009, S.120). Die Ausbildung der Ummantelungen ist mit Sicherheit auch abhängig von der Bodenwasserdynamik. Unter trockenen Bedingungen konnten bei Mais größere Wurzelummantelungen (und dichtere Wurzelhaare) gefunden werden als bei feuchten Bedingungen. Durch Ausscheidung von Wasser in die Ummantelung und die dichte Lagerung der Bodenpartikel innerhalb der Wurzelummantelung könnten gute Diffusionsbedingungen entstehen, durch die auch unter trockenen Bedingungen Nährstoffe aufgenommen werden könnten. (Watt et al., 1994, S.185) Die Phosphatidylcholine der Schleimstoffe können sorbierte P-Ionen im Boden lösen und pflanzenverfügbar machen (Read et al., 2003, S.321f).

Enzymausscheidungen durch Wurzeln

Es gibt eine Reihe an Enzymen, die organische P-Ester hydrolysieren können; als solche gelten Phytase, Nuclease, Pyrophosphatase, Apyrase, alkaline Phosphatase (Neumann und Römheld, 2007, in Neumann und Römheld, 2012, S.363f). Die Produktion und Ausscheidung dieser Enzyme wird durch Phosphormangel induziert. Es gibt dabei beträchtliche Unterschiede zwischen und innerhalb von Spezies. (siehe Abbildung 2.11) (Gaume, 2001, S.262; Li et al., 1997, S.164f; Römer et al. 1995, in Neumann und Römheld, 2012, S.364) Die Ausscheidung dieser Enzyme führt nicht unbedingt zu einer verbesserten P-Verfügbarkeit, da organischer Phosphor erstens in ähnlicher Weise wie anorganischer festgelagert werden kann (Kapitel 2.2.6) und zweitens auch die Enzyme an Bodenpartikeln sorbiert werden. Sorbierte Enzyme werden größtenteils inaktiviert (Rao et al., 2000, S.1009).

2.3.4 Mykorrhiza-Symbiosen

Mykorrhiza-Symbiosen sind die am weitesten verbreiteten Symbiosen zwischen höheren Pflanzen und Mikroorganismen. Etwa 83% der Dicotyledonen und Monocotyledonen gehen Mykorrhiza-Symbiosen ein. Ausgenommen davon sind alle Cruciferae, Chenopodiaceae sowie viele Spezies, die Clusterwurzeln ausbilden, wie zum Beispiel Lupine. (Smith und Read, 2008, in Marschner, 2012, S.373) In der Regel sind arbuskuläre Mykorrhiza (AM) die einzige Mykorrhizaform in Acker- und Weidekulturen (Marschner, 2012, S.375). Der Durchmesser von Mykorrhizahyphen liegt zwischen 1 bis 12 µm. Damit können Mykorrhizapilze viel feinere Bodenporen als Pflanzenwurzeln erschließen. (Marschner, 2012, S.378).

Wie sehr die Symbiose für die Pflanze von Vorteil ist, hängt von Pilz, Pflanze, Licht und Phosphorverfügbarkeit ab (Marschner, 2012, S.373). Pilze mit größerer

2 Theoretischer Hintergrund

Myzelausbreitung im Boden können vermutlich für die Pflanze mehr P akquirieren (Schweiger et al., 2007, S.190). Schweiger et al. (1995) konnte einen direkten Zusammenhang zwischen dem positiven Effekt der Mykorrhizasymbiose und der Wurzelhaarlänge feststellen. Jene Kulturen die kürzere Wurzelhaare hatten konnten durch von einer Mykorrhizasymbiose stärker profitieren. (Schweiger et al., 1995, S.252)

AM treten vor allem bei P-limitierenden Bedingungen auf (Read 1991, in Marschner, 2012, S.375) und liefern besonders dann einen wichtigen Beitrag zu P-Aufnahme (Marschner, 2012, S.378). Sie können dabei eine P-Verarmungszone schaffen, die weit über die Rhizosphäre hinausgeht. So konnte Li et al. (1991, S.41) bei Weißklee eine Verarmungszone von bis zu 11.7 cm von der Wurzel messen.

Bei AM-Pflanzen kann die P-Aufnahme zwei bis drei Mal höher sein als bei Nicht-AM-Pflanzen. Dieser Effekt nimmt jedoch mit steigender P-Versorgung ab, da die Pflanze den Pilz nicht mehr benötigt. (Tinker, 1992 in Marschner, 2012, S.378) Unter extrem niedrigen P-Konzentrationen ist auch die Mykorrhiza-Besiedelung der Pflanze sehr gering, da vermutlich zu wenig P für den Pilz zum Leben da ist. Steigt die P-Konzentration im Boden an, so kommt es zu einem steilen Anstieg der Mykorrhiza-Besiedelung, bis das optimale P-Versorgungsniveau der Pflanze erreicht ist. Ab diesem Punkt nimmt die Kolonisierung ab. (Bolan 1984, in Marschner, 2012, S.373) Wenn man die Effizienz von Mykorrhiza messen will, muss man die Kosten der Photosyntheseprodukte im Verhältnis zum Gewinn an Nährstoffen betrachten, die photosyntheselimitierend sind (Marschner, 2012, S.376).

Mykorrhiza kann auf dieselben anorganischen P-Pools wie nicht-AM-Pflanzen zugreifen. Außerdem scheiden Mykorrhiza wie Wurzeln Phosphatasen aus und haben so Zugriff auf organisch gebundenen Phosphor. (Bolan, 1991, S.189) So trug Mykorrhiza in einer Untersuchung von (Tarafdar und Marschner, 1994) zu 24 bis 33% für die Versorgung mit P_i und mit 48 bis 59% für die Versorgung mit P_o bei (Tarafdar und Marschner, 1994, S.387). Mykorrhiza kann also auf ähnliche Phosphor-Pools zugreifen wie Pflanzen es können, jedoch in einem größeren Bodenvolumen.

Mykorrhiza hat weiters Einfluss auf die Mikroorganismen der Rhizosphäre, speziell in P-armen Böden durch die Nährstoffzufuhr zu den Wurzeln. Jedoch haben sie auch Einfluss auf die Mikrobiologie jenseits der Rhizosphäre, indem durch das Myzel zum Beispiel Kohlenstoffe freigesetzt werden. (Marschner, 2012, S.377)

Bei Glomeromycota konnte festgestellt werden, dass nach Ausbildung einer AM-Symbiose mit Weizen, Gerste oder Mais durch Genregulierung bestimmte P-Transporter sequenziert wurden, die speziell für den Austausch von Phosphor mit dem Pilz existieren. Gleichzeitig kam es zu einer Down-Regulierung der ansonsten aktiven P-Transporter der Zellwände. Es scheint also, dass durch den Pilz zumindest teilweise die autonome P-Aufnahme der Pflanze substituiert wird. (Glassop et al., 2005, S.688; S.696) Dies geschieht auch, wenn keine positive Wachstumsverbesserung durch den Pilz stattfindet: Smith et al. (2003) konnte zeigen, dass die direkte P-Aufnahme der Pflanze vollständig durch die indirekte P-Aufnahme mittels AM-Pilz substituiert werden kann (Smith et al., 2003, S.18). Weiters muss es

in Folge einer Symbiose nicht unbedingt zu einer verbesserten Wachstumsantwort der Pflanze kommen (Smith et al., 2003, S.19).

Marschner (2012) merkt an, dass die bisherigen Studien vor allem unter Laborbedingungen stattgefunden haben und dabei für AM-Pilze beste Bedingungen herrschen (zum Beispiel sterile Erde) (Marschner, 2012, S.381). Eine Feldstudie von Weber et al. (1993) zeigte, dass eine größere AM-Besiedelung zwar während der Blüte die Trockenmasseproduktion und die Phosphorkonzentration im Spross verbesserte, jedoch den Ertrag schmälerte. Sie folgerten, dass dies auf die trockenen Wachstumsbedingungen und den Mehrkonsum durch Mykorrhiza zurückzuführen ist. (Weber et al., 1993, S.115)

Mykorrhiza und N₂-fixierende Pflanzen

Bei N₂-fixierenden Pflanzen besteht für die Ausbildung der Knöllchen erhöhter P-Bedarf. Umgekehrt erhält die Pflanze von den Rhizobien N₂. Man könnte davon ausgehen, dass das Eingehen von AM-Symbiosen bessere Voraussetzungen für die Nodulation von Rhizobien ermöglicht. (Marschner, 2012, S.381) Bei einem Versuch von Bethlenfalvay et al. (1989) konnte derartiges bei Soja dokumentiert werden. Durch Inokulation mit Mykorrhiza und Rhizobien konnte bei zwei von drei Varianten mehr Knöllchen ausgebildet und mehr Trockenmasse produziert werden. Bei allen drei Varianten hatten die Knöllchen ein höheres Gesamtgewicht und höhere Phosphorkonzentrationen in Spross und Wurzel als bei der Kontrolle. (Bethlenfalvay et al., 1989, S.228)

Die Interaktionen zwischen Rhizobien, AM und Pflanzen bewegen sich je nach Nährstoff- und Wasserangebot immer auf einem schmalen Grat zwischen Kosten und Nutzen (Bethlenfalvay, 1992, S.386). Mortimer (2008) fand in seinem Versuch, bei dem Pflanzen unter N-freien Bedingungen wuchsen, heraus, dass die frühe AM-Entwicklung die Nodulation hemmte. Erst nachdem die Mykorrhiza das gesamte Wurzelsystem besiedelt hatte, kam es zu einem verstärkten Wachstum der Knöllchen. Dies war unter P-limitierenden Bedingungen stärker ausgeprägt. Bei der Low-N-Variante mit Mykorrhiza konnte außerdem im Endeffekt mehr Stickstoff assimiliert werden als bei hoher P-Verfügbarkeit. In diesem Versuch war also speziell unter P-limitierenden Bedingungen Mykorrhiza zugunsten aller drei Partner dominierend bei der tritrophischen Symbiose. Die Mykorrhizierung hatte jedoch keinen Einfluss auf die Phosphorkonzentration im Gewebe. (Mortimer et al., 2008, S.1022,S.1024)

2.4 Phosphor und Zwischenfrüchte

Zwischenfrüchte werden aus unterschiedlichen Gründen angebaut. Dazu zählen zum Beispiel die Stickstoffbindung durch Leguminosen, der Schutz vor Stickstoffauswaschung in den Wintermonaten, die Verbesserung der Bodenstruktur, die Förderung der biologischen Aktivität im Boden oder der Erosionsschutz. (Boden.Wasser.Schutz.Beratung 2012, S.7; Kolbe et al. 2004, S.5) Im Biolandbau

2 Theoretischer Hintergrund

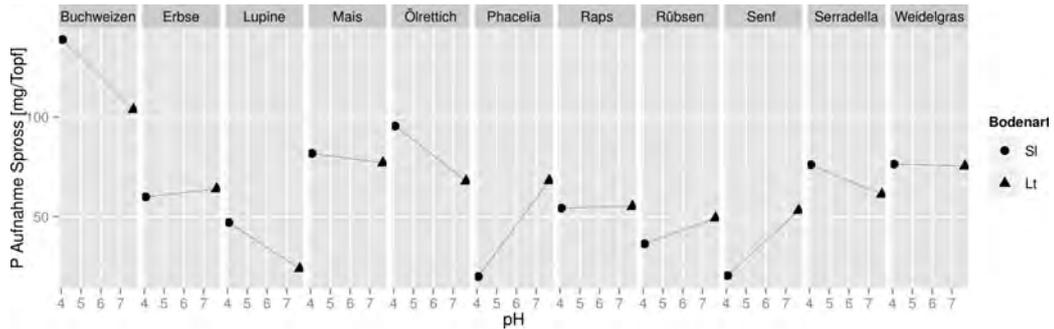


Abbildung 2.12: Phosphoraufnahme verschiedener Zwischenfrüchte, nach 70 Tagen, bei ähnlichem Gesamtbodenphosphor in Abhängigkeit des pH-Wertes (CaCl_2) und der Bodenart. SI ... schwach lehmiger Sand mit $\text{pH}=4.07$ und $\text{Boden-P}=320$ mg/kg. Lt ... toniger Lehm mit $\text{pH}=7.66$ und $\text{Boden-P}=310$ mg/100g. Buchweizen konnte sowohl bei hohem als auch niedrigem pH am meisten Phosphor aufnehmen. Bei den verschiedenen Kulturen ist eine pH-Abhängigkeit der Phosphoraufnahme erkennbar. (Daten: Eichler et al., 2003)

nehmen Zwischenfrüchte darüber hinaus eine besondere Rolle ein, da sowohl ein möglichst geschlossener Hofkreislauf als auch der Ressourcenschutz an oberster Stelle stehen. (vgl. Freyer, 2003, S.5). Außerdem werden an Stelle synthetischer Pestizide die Zwischenfrüchte zur Unkraut- und Schaderregerunterdrückung eingesetzt. Umso höher sind die Ansprüche an eine Fruchtfolge, die an den Betriebsstandort in Hinblick auf Nährstoffmobilisierung, Pflanzen- und Bodengesundheit angepasst sein muss.

Auch für eine effizientere Phosphornutzung könnten Zwischenfrüchte genutzt werden, indem sie für die nachfolgenden Kulturen Phosphate aufnehmen und in verfügbarere Formen überführen. Zwischenfrüchte sind dabei unterschiedlich effizient. Dies ist unter anderem vom pH-Wert und der Bodenart abhängig (siehe Abbildung 2.12).

3 Material und Methoden

Der Methodenteil ist in fünf Kapitel gegliedert. Da der Gegenstand dieser Arbeit die Phosphoraufnahme von sechs Zwischenfrüchten ist, werden im ersten Kapitel die pflanzenbaulichen und wurzelmorphologischen Eckdaten dieser sechs Kulturen beschrieben. Daran anschließend wird in Kapitel 3.2 *Feldversuch* auf die Versuchsanlage sowie klimatische Aspekte und die Probenentnahmen eingegangen. Kapitel 3.3 behandelt die *Laboranalysen*. In Kapitel 3.4 wird ab Seite 59 die *Digitale Auswertung der Wurzelparameter* beschrieben. Zuletzt wird auf die statistischen und mathematischen Auswertungen eingegangen.

3.1 Die sechs Zwischenfrüchte

Als sechs Zwischenfrüchte wurden Buchweizen (*Fagopyrum esculentum* Moench), Leindotter (*Camelina sativa* (L.) Crantz), Ölrettich (*Raphanus sativus* L. var. *oleiformis* Pers.), Senf (*Sinapis alba* L.), Phacelia (*Phacelia tanacetifolia*) und Saatwicke (*Vicia sativa*) angebaut. Die Auswahl der Kulturen fand in Abstimmung mit dieser Lehrveranstaltung *Fruchtfolgesysteme und Anbauverfahren in der ÖLW (933105)*¹ statt. Allen sechs Zwischenfrüchten ist gemein, dass sie im Zwischenfruchtanbau ab Juni (VI) angebaut werden können. Bezüglich anderer pflanzenbaulicher Eigenschaften unterscheiden sich die Kulturen teilweise beträchtlich, wie zum Beispiel beim Tausendkorngewicht (TKG) oder der Jugendentwicklung. Auch die Wurzelarchitektur und die Ausprägung der Wurzelhaare ist teilweise sehr unterschiedlich (siehe auch Tabelle 3.1). Zur Illustration der Unterschiede sind Wurzelsysteme der verschiedenen Kulturen in Abbildung 3.1 gegenübergestellt.

¹Sommersemester 2012, Universität für Bodenkultur, Wien

Kulturart	Aussaat ^a	TKG ^a [g]	Jugendentwicklung ^a	Wurzelausbreitung ^b [cm]	Wurzeltiefe ^b [cm]	WHL ^b [mm]
Buchweizen	VI - Ende VII	15 - 17	rasch	75	105	0,5 - 1.5
Leindotter	VI - Ende VIII	0,73 -1	langsam	81	84 - 93	0.1
Ölrettich	VI - Anf. VIII	8 - 14 2	rasch	120	153	1 - 2.4
Phacelia	VI - Anf. IX	1.9	mittel	120	88 - 100	0.3 - 2
Saatwicke	VI - Ende VIII	40 - 60	rasch	100	110	0.6 - 0.9
Senf	VI - Ende IX	2,5 - 8,0	rasch	105	106	0.5 - 3

Tabelle 3.1: Aussaat, TKG (Tausendkorngewicht), Jugendentwicklung, Wurzelausbreitung, Wurzeltiefe und WHL (Wurzelhaarlänge) der Kulturen. *a* (Boden.Wasser.Schutz.Beratung, 2014), *b* (Kutschera, 2009)

Buchweizen (*Fagopyrum esculentum* Moench)

Buchweizen stammt ursprünglich aus Zentralasien (Kutschera et al., 2009, S.271) und wird vorwiegend im gemäßigt warmen Klima angebaut. Früher wurden vor allem arme Böden durch Buchweizen genutzt (Geisler, 1988, S.439). Buchweizen ist sehr kälteempfindlich, kann jedoch dennoch in kühleren Regionen aufgrund seiner kurzen Wachstumsdauer (6-8 Wochen) in den Sommermonaten angebaut werden. Dabei eignet er sich etwa im Stoppelsaatanbau als Zwischenfrucht. (Geisler, 1988, S.439) Da er Temperaturen unter +3°C nicht gut verträgt, darf er weder zu spät noch zu früh gesät werden (Köstenbauer et al., 2010, S.28) Buchweizen kann unter P-armen Bedingungen verstärkt Weinsäure produzieren (Possinger et al., 2013). Als mitteltief wurzelnde Art (Abb. 3.1) nimmt Buchweizen vorwiegend Nährstoffe aus dem Oberboden auf (Kutschera et al., 2009, S.271). Buchweizen kann auch unter mageren Bedingungen sehr gut Phosphor aufnehmen. Saure Böden sind ihm dabei lieber als basische. Dennoch konnte Buchweizen in einer Vergleichsstudie verschiedener Zwischenfrüchte sowohl im sehr sauren als auch im basischen Bereich mehr Phosphor aufnehmen als jede andere untersuchte Kultur. (Eichler et al., 2003) (siehe auch Abbildung 2.12)

Leindotter (*Camelina sativa* (L.) Crantz)

Seit dem 15.Jahrhundert wird Leindotter in Europa angebaut (Kutschera et al., 2009, S.350). Bis in die 50er Jahre war er in Deutschland noch vereinzelt in extensiven und rauen Lagen zu finden (Diepenbrock, 1999, S.302). Heute wird er vor allem als Stützfrucht für Erbsen angebaut (Kutschera et al., 2009, S.350). Er hat eine kurze Vegetationsdauer (100-110 Tage) und gilt im Verhältnis zu anderen Sommerölfrüchten als anspruchslos (Diepenbrock, 1999, S.303). Außerdem gilt er als sehr trockenresistent (Kutschera et al., 2009, S.350). Auf schwierigen Standorten bringt er bessere Erträge als andere Sommerölfrüchte. Da er ein sehr geringes TKG (0,73 -1 g) hat, sollte das Saatgut sehr flach, auf 1-2 cm, in ein gartenmäßig vorbereitetes Saatbeet gelegt werden. Die Aussaat kann bereits Ende März/ Anfang April erfolgen, da er Minusgrade (bis -5°C) gut verträgt. Es gibt Sommer- und Winterformen. (Diepenbrock, 1999, S.302f) Leindotter hat ein feines Wurzelsystem. Er ist nicht mit sich selbst verträglich und sollte nicht vor oder nach anderen Kreuzblütlern angebaut werden (Boden.Wasser.Schutz.Beratung, 2014).

Ölrettich (*Raphanus sativus* L. var. *oleiformis* Pers.)

Ölrettich stammt vermutlich aus dem Mittelmeerraum und wurde von den Römern nach Mitteleuropa gebracht (Kutschera et al., 2009, S.394). Er gilt als anspruchslos, raschwüchsig und trockenheitstolerant, ist aber ungeeignet für kreuzblütlerreiche Fruchtfolgen. (Boden.Wasser.Schutz.Beratung, 2014) Er kann auf hohlraumarmen, wenig tätigen Böden zur Verbesserung der Bodengare angebaut werden und hinterlässt viel organische Substanz im Boden (Kutschera et al., 2009, S.394). Ölrettich kann auch zur Nematoden-Bekämpfung angebaut werden (Freyer, 2003, S.58). Im

Topfversuch von Eichler et al. (2003) nahm Ölrettich, nach Buchweizen, unter sauren Bedingungen am meisten Phosphor auf. Bei basischen Verhältnissen nahm er weniger Phosphor auf als bei sauren (siehe Abbildung 2.12).

Rainfarnblättriges Büschelschön (*Phacelia tanacetifolia*)

Phacelia stammt ursprünglich aus Kalifornien und wurde im 19. Jahrhundert in Europa eingeführt. Sie besiedelt gerne Böden, die sich rasch erwärmen und eine hohe Wasserdurchlässigkeit haben. Zum Beispiel Straßen- und Wegränder. Sie ist dementsprechend relativ trockenresistent. Sie hat ein nestförmig verzweigtes Wurzelsystem und kann daher das Wasser- und Nährstoffangebot in oberen und mittleren Bodenschichten gut nutzen. Sie ist stark bodenbedeckend und gilt als humusaufbauend. Sie ist in Europa die einzige Kulturpflanze aus der Familie der Hydrophyllaceae und hat kaum natürlichen Feinde oder Krankheiten. Aus diesem Grund gilt sie als Bodengesundungspflanze und wird vor allem im Biolandbau hoch geschätzt. (Kutschera et al., 2009, S.431) Einzig vor Kartoffel darf sie nicht angebaut werden, da sie das Rattle-Virus übertragen kann (Boden.Wasser.Schutz.Beratung, 2014).

Auch bei Imkern ist sie beliebt und trägt daher den passenden Beinamen Bienenweide. (Kutschera et al., 2009, S.431). Kalte Standorte sind für den *Phacelia*-Anbau ungeeignet (Boden.Wasser.Schutz.Beratung, 2014). *Phacelia* benötigt bis zum Blühbeginn 55 bis 65 Tage (Diepenbrock, 1999, S.368f). *Phacelia* konnte im Zwischenfrüchteversuch von Eichler et al. (2003) unter basischen Bedingungen ähnliche Phosphormengen aufnehmen wie Ölrettich. Auf saurem Boden war die Phosphoraufnahme von *Phacelia* sehr gering (siehe Abbildung 2.12).

Senf (*Sinapis alba* L.)

Senf ist eine gängige Zwischenfrucht im späten Stoppelfruchtbau nach Getreide. Dies ist auch der Grund für das große Sortenspektrum. Senf wächst gut im neutralen bis alkalischen Bereich mit guter Wasserführung. Der pH-Wert sollte über 6.5 liegen. Ungeeignet sind sehr leichte, sandige oder schwere, tonige Standorte. Senf gibt es nur als Sommerform. Er ist jedoch gut gegen Spätfröste resistent (bis -6°C). Daher kann er bereits Ende März bis Anfang April angebaut werden. Dies ist auch empfehlenswert, damit die Winterfeuchte noch genutzt werden kann. (Diepenbrock, 1999, S.304) Bis zur Erntereife benötigt er 50-60 Tage (Diepenbrock, 1999, S.368f). Senf kann wie Ölrettich zur Nematoden-Bekämpfung angebaut werden (Freyer, 2003, S.58). Im Topfversuch von Eichler et al. (2003) konnte Senf vor allem auf basischem Boden gut Phosphor aus dem Boden aufnehmen. Im sauren Bereich nahm Senf ähnlich wie *Phacelia* kaum Phosphor auf (siehe Abbildung 2.12). Dies stimmt mit der Anbauempfehlung von Diepenbrock (1999, S.304) überein (siehe oben).

3 Material und Methoden

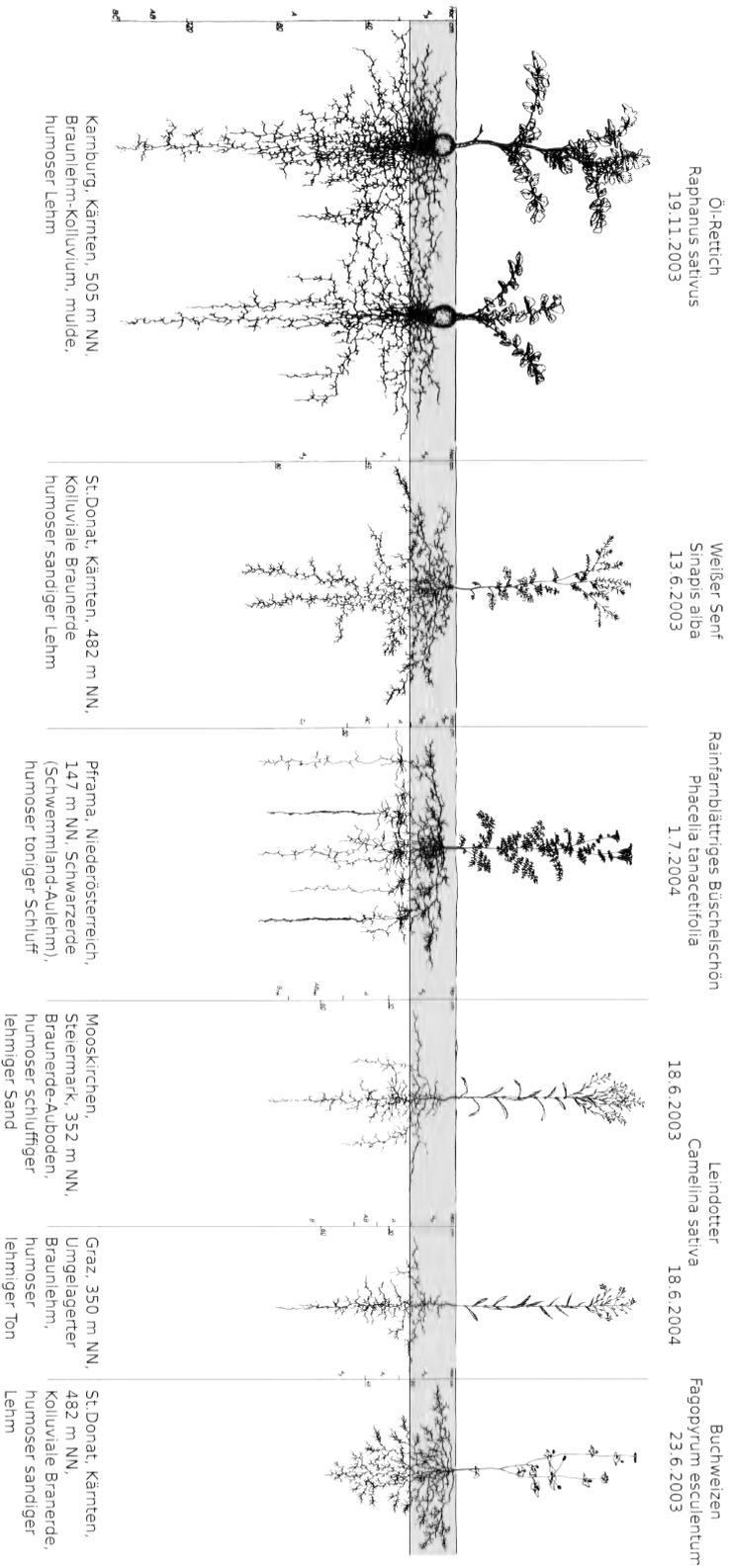


Abbildung 3.1: Wurzelssysteme der Zwischenfrüchte. Ölrettich ist die einzige Pflanze deren Wurzelsystem im November ausgegraben wurde. Die anderen Kulturen wurden im Juni bzw. Anfang Juli ausgegraben. Ölrettich hat das am tiefsten reichende Wurzelsystem der Zwischenfrüchte, Buchweizen jenes mit dem größten Anteil in den obersten 20 cm Boden. Die obersten 20 cm Boden sind in der Abbildung grau hinterlegt. Die Wurzel- und Bodenproben dieser Mastarbeit wurden aus ebendiesem Bodenbereich entnommen (siehe Kapitel 3.2.1, 3.2.2 und 3.2.3) (Wurzelportraits aus Kutschera et al., 2009). Für Saatwicke gab es in Kutschera et al. (2009) kein Wurzelportrait.

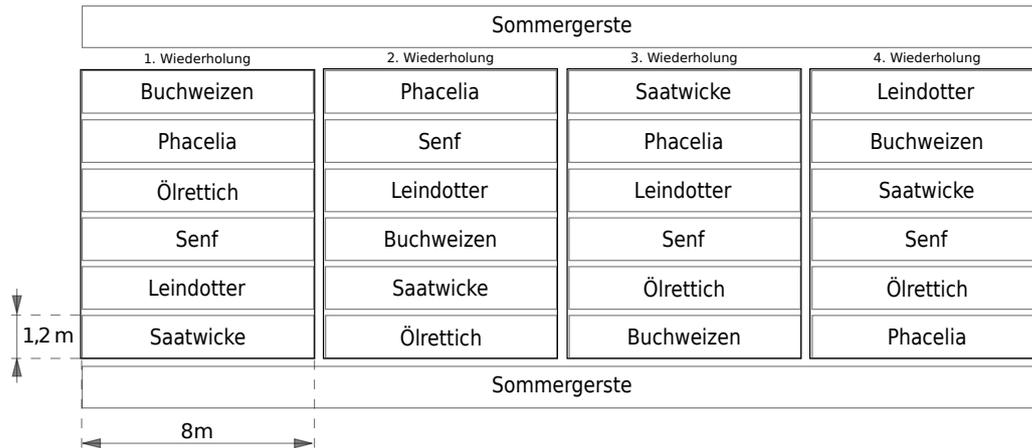


Abbildung 3.2: Räumliche Aufteilung des Feldversuchs; Die Kulturen wurden in vier Wiederholungen in Blöcken randomisiert angebaut. Die Parzellen waren je 1,5 m breit und 8 m lang. Um Randeffekte zu minimieren, wurde am Rand des Versuchs eine Reihe Sommergerste angebaut.

Saatwicke (*Vicia sativa* L.)

Wicke wird vor allem als Sommerwicke angebaut. Sie ist ausschließlich auf Standorten mit guter Wasserversorgung geeignet. Bereits zur Keimung benötigt Wicke genügend Wasser, da die Samen für die Keimung etwa 100% der Samenmasse als Wasser für die Samenquellung benötigen. Auch während der Vegetationszeit sind die Wasseransprüche hoch. Wicke keimt bei etwa 2-3°C. Für die Vegetationszeit sind niedrige Temperaturen vor allem in Hinblick auf den Bodenwasserhaushalt nicht unbedingt nachteilig. Saatwicke gedeiht am besten bei einer Bodenreaktion von 6,5 bis 8. Dies liegt vermutlich an der Ausbildung von Rhizobien, die in diesem pH-Bereich begünstigt sind. (Diepenbrock, 1999, S.368f) Saatwicke kann durch ihre Nebenwurzeln zur Erhöhung der Bodengare beitragen (Freyer, 2003, S.58).

3.2 Der Feldversuch

Der Versuch wurde vom 26.3.2012 bis zum 4.6.2012 im Rahmen der Lehrveranstaltung *Fruchtfolgesysteme und Anbauverfahren in der ÖLW (933105)*² blockweise randomisiert, in vierfacher Wiederholung, angelegt. Auf der Fläche wurde 2010 Sommergerste angebaut und 90 kg/ha N (50/40) gedüngt. 2011 wurde Winterweizen mit 130 kg/ha N (50/50/30) angebaut. Der Boden ist ein tiefgründiger, lehmiger Schluff mit mehr als 5% Karbonatanteil (Ca- bzw. Mg-Karbonat). Der Standort ist als mäßig trockene aber hochwertige Ackerfläche ausgewiesen. (BFW, 2014)³

Die sechs Zwischenfrüchte wurden in vier Blöcken randomisiert auf 24 Parzellen

²Sommersemester 2012, Universität für Bodenkultur, Wien

³Digitale Bodenkarte von Österreich, eBOD

3 Material und Methoden

Kultur	Saattermin	Körner · m ⁻²	Saattiefe [cm]
Buchweizen	27.4.2012	300	2-3
Phacelia	26.3.2012	400	2-3
Ölrettich	26.3.2012	175	2-3
Senf	26.3.2012	200	2-3
Leindotter	26.3.2012	300	2-3
Saatwicke	26.3.2012	175	5
Sommergerste	26.3.2012	400	5

Tabelle 3.2: Kulturarten, Saattermine, Saatstärken und Saattiefen

(1.2 × 8 m) angebaut. Außerdem wurden zwei Reihen Sommergerste am Rand des Versuchs ausgesät, um Randeffekte zu minimieren (Abb. 3.2, S.51).

Die Aussaat des frostempfindlichen Buchweizens erfolgte am 27.04.2012. Tabelle 3.2 gibt eine Übersicht über die Kulturen, die Saattermine, die Saatstärken und Saattiefen. Alle Kulturen wurden mit einem Reihenabstand von 10 cm ausgesät. Zur Aussaat der Kulturen war es relativ trocken. Der erste Regen nach der Aussaat führte vermutlich zur Keimung der Kulturen. Die erste Hälfte des Aprils war relativ kalt. Ende April war es im Gegensatz dazu für diese Jahreszeit überdurchschnittlich heiß. Grund dafür war eine Südströmung, die trockene, warme Luft von der Sahara bis nach Österreich transportierte. Die Niederschläge fielen geringer aus als sonst⁴. Die Kombination von Trockenheit und Hitze zwischen 28.4. und 2.5. führte bei Leindotter und Saatwicke zu beträchtlichen Schäden. Im Mai wurde in der Nacht vom 17. auf den 18. an vielen Messstationen der ZAMG die für diese Jahreszeit tiefsten jemals gemessenen Temperaturen erfasst. Der Buchweizen frohr dabei zum größten Teil ab. Die Niederschläge im Mai waren wie im April unterdurchschnittlich. (siehe Abbildung 3.3 sowie Kapitel 5 ab Seite 79)

3.2.1 Entnahme der Bodenproben

Die Entnahme der Bodenproben erfolgte zu Beginn und zu Ende des Versuchs:

Zu Beginn des Versuchs (26.3.2012) wurde eine Mischprobe aus allen Parzellen (ein Einstich pro Parzelle) mit dem Ø 2.5 cm Bohrstock auf 20 cm Bodentiefe entnommen. Die Mischprobe wurde später hinsichtlich des *CAL-Phosphor* (P_{CAL}) und auf den gesamten *Phosphorgehalt* (P_{ges}) analysiert.

Zum Ende des Versuchs (4.6.2012) wurden aus jeder Parzelle mit dem Ø 2.5 cm Bohrstock auf 20 cm jeweils vier Einstiche in der Reihe und vier Einstiche zwischen der Reihe entnommen. Daraus wurden zwei Mischproben („Reihe“ und „Zwischenreihe“) pro Parzelle erstellt. Die dadurch entstandenen 48 Bodenproben wurden auf -20°C tiefgefroren und später auf die *Phosphataseaktivität*, deren *pH-Werte*,

⁴<https://www.zamg.ac.at/cms/de/klima/klima-aktuell/monatsrueckblick/wetterrueckblick?monat=04&jahr=2012>. Zugriff, am 2.3.2014

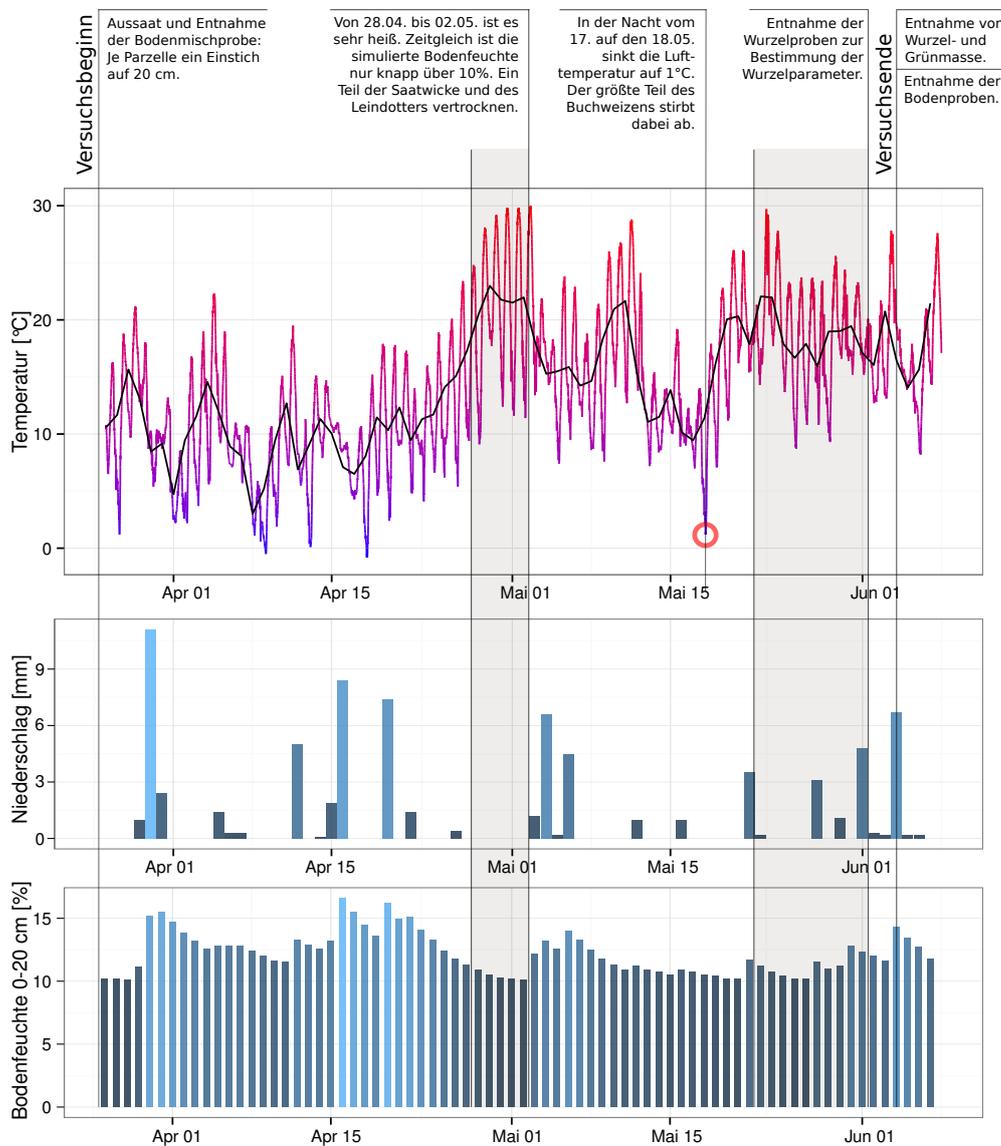


Abbildung 3.3: Temperaturverlauf, Niederschläge (Quelle: ZAMG, 2014) und simulierte Bodenfeuchte für mittelschwere Böden in Groß-Enzersdorf (Quelle: Institut für Meteorologie, Boku, Wien, 2014) für den Versuchszeitraum. Die Zeitpunkte der Probenentnahmen sowie Zeitpunkte, an denen umweltbedingte Schäden an den Kulturen auftraten, sind über der Grafik vermerkt. Die dargestellte Temperaturkurve stellt die Lufttemperatur dar. Die Temperatur an der Bodenoberfläche kann davon abweichen.

3 Material und Methoden

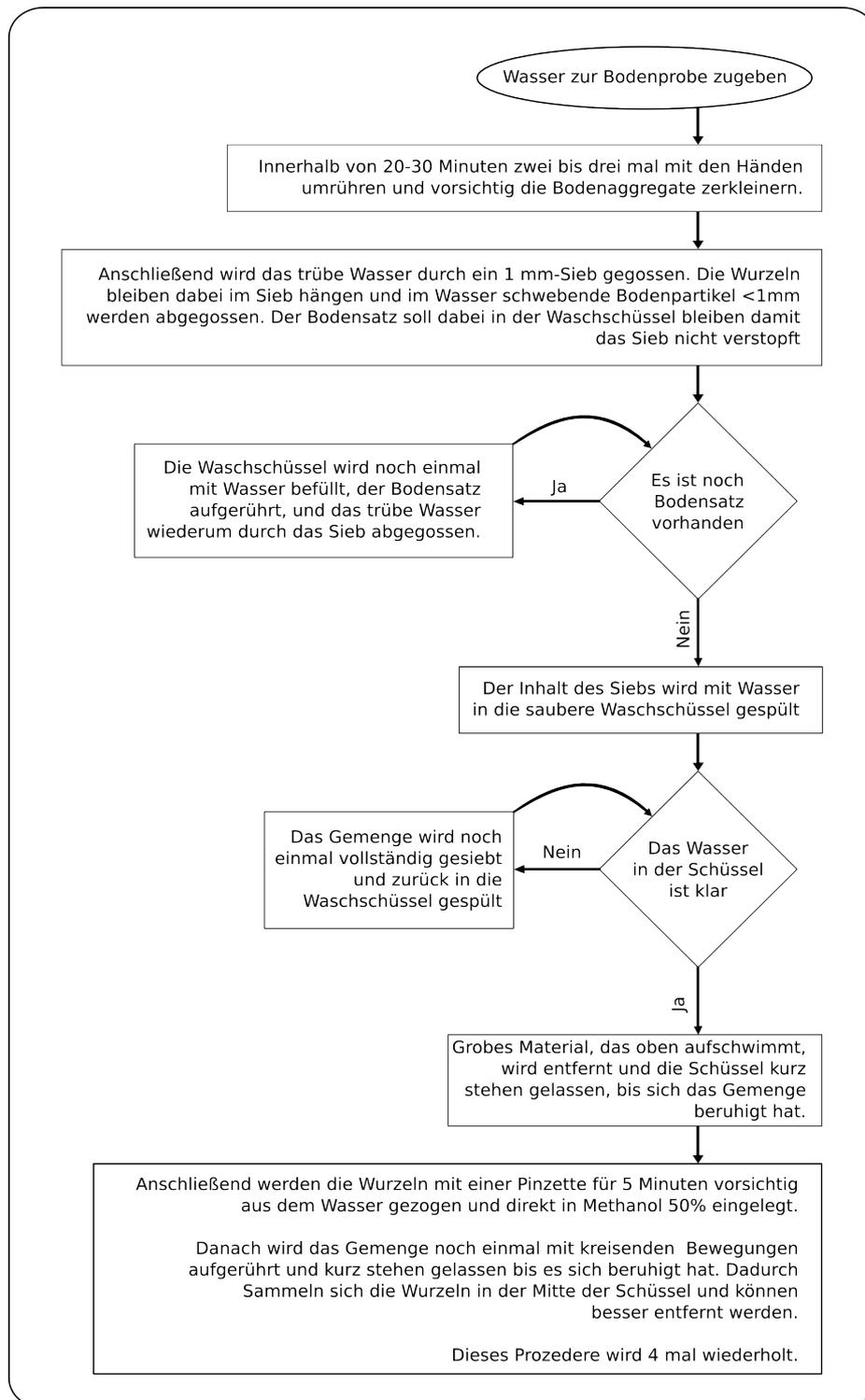


Abbildung 3.4: Flowchart für das „Wurzelwaschen“.

den *Wassergehalt* sowie auf P_{CAL} und P_{ges} analysiert.

3.2.2 Entnahme der Wurzelproben

Zur Bestimmung der *Wurzellänge*, der *Wurzelhaarlänge* und der *Wurzelhaardichte* wurden die Proben während der Blüte der Kulturen innerhalb von zwei Wochen, von Mitte bis Ende Mai 2012, entnommen. Mit einem $\varnothing 2.5$ cm Bohrstock wurden pro Parzelle fünf Einstiche aus der Reihe und fünf zwischen den Reihen auf 20 cm Bodentiefe entnommen und damit zwei Mischproben („Reihe“ und „Zwischenreihe“) erstellt. Anschließend wurden die Mischproben für 20 bis 30 Minuten in Wasser eingeweicht und die Wurzeln nach dem Schema in Abbildung 3.4 (S.54) von der Erde getrennt und in Ethanol 50% konserviert.

3.2.3 Ernte der Wurzel- und Sprossmasse

Zum Ende des Versuches (4.6.2012) wurde die oberirdische Pflanzenmasse geerntet. Je nachdem, wie gut die jeweilige Kultur gewachsen war (siehe Kapitel 5), wurden 1 oder 2 m² geerntet, gehäckselt, gewogen und ein Anteil davon für die späteren Analysen bei 60°C für 48 Stunden getrocknet. Für die schlecht gewachsenen Kulturen wurde je Parzelle die am dichtesten bewachsene Stelle geerntet. Die Ernte der Wurzeln erfolgte mit einem Soil-Corer (Durchmesser 10 cm). Pro Parzelle wurden jeweils ein Einstich in der Reihe und zwischen der Reihe entnommen und über Nacht in Salzwasser⁵ eingelegt, damit die Bodenstruktur besser dispergiert. Am darauffolgenden Tag wurden die Wurzeln nach dem Schema in Abbildung 3.4 (S.54) gewaschen, getrocknet und gewogen. Sowohl Sprossmaterial als auch Wurzeln wurden später auf P_{ges} analysiert.

3.3 Laboranalysen

In diesem Kapitel wird die Analyse der Phosphataseaktivität, der Calcium-Acetat-Lactat Auszug, die Analyse von Boden-pH sowie der Phosphoraufschluss von Pflanzensubstanz und Boden beschrieben. Als Photometer wurde für alle Analysen das Mikrotiterplattenlesegerät *Infinite M200 PRO* der Firma *TECAN* verwendet

3.3.1 Bestimmen der Phosphataseaktivität

Die Idee hinter der Bestimmung der Phosphataseaktivität im Boden ist, dass die Bodenenzyme ein künstliches, organisches Phosphor-Molekül aufspalten, welches sich im alkalischen Bereich gelb färbt. Die Intensität der Gelbfärbung spiegelt dabei wieder, welche Menge des Moleküls aufgespalten worden ist. Dies kann photometrisch bestimmt werden und dient als Indikator der Phosphataseaktivität.

⁵Auf etwa 10 l Wasser eine Handvoll Salz.

3 Material und Methoden

Es wurde die Methode von Tabatabai und Bremner (1969) in abgeänderter Form verwendet. Die Substratlösung wurde ausschließlich mit Deionat und ohne pH-Puffer hergestellt. Als Substratlösung wurde eine 0.115 M p-Nitrophenyl-Dinatriumsalz-Hexahydrat-Lösung hergestellt. Die Lösung musste täglich neu angesetzt werden. Für 25 ml Substratlösung wurden 1.067 g P-Nitrophenylphosphat-Dinatriumsalz-Hexahydrat in 25 ml deionisiertem Wasser gelöst. Für die Eichreihe wurden je 5 ml p-Nitrophenol-Lösung in den Konzentrationen 0 µg/ml, 4 µg/ml, 8 µg/ml, 12 µg/ml, 16 µg/ml und 20 µg/ml hergestellt. Zu den Konzentrationen wurde jeweils 1 ml 0.5 M CaCl₂-Lösung und 4 ml 0.5 M NaOH-Lösung beigemischt. Der feuchte Boden wurde auf 2 mm gesiebt. Drei Mal wurde 1 g in 100 ml-Fläschchen eingewogen. Zwei der Fläschchen wurden anschließend mit 4 ml A. dest., 1 ml Substratlösung versetzt (Vollproben). Das dritte Fläschchen nur mit 4 ml A. dest. (Leerprobe). Anschließend wurden die Proben bei 37°C für eine Stunde inkubiert. Im Anschluss wurde zu den Proben je 1 ml 0.5 M CaCl₂-Lösung, 4 ml 0.5 M NaOH-Lösung sowie 90 ml A. dest. hinzugefügt. Zur Leerprobe kam nach der Inkubation weiters 1 ml Substratlösung.

Vor der Messung mussten die Proben und die Eichreihe gefiltert werden. Die Intensität der Färbung wurde schließlich bei 200 nm im Photometer bestimmt. Der p-Nitrophenolgehalt [µg] konnte anschließend nach folgender Formel berechnet werden.

$$\frac{(VP - LP) \cdot F_{verd}}{\%TS_{Bod}} = \frac{p - Nitrophenol[\mu g]}{TrockensubstanzBoden[g]}$$

VP ... Konzentration der Vollprobe

LP ... Konzentration der Leerprobe

F_{verd} ... Verdünnungsfaktor (=10, da 10 ml Lösung + 90 ml Aqua dest.)

$\% TS_{Bod}$... Prozentuelle Trockensubstanz der Bodenprobe

3.3.2 CAL-extrahierbarer Phosphor

Zur Bestimmung des pflanzenverfügbaren Phosphors (P_{cal}) im Boden wurden je Parzelle die zwei Mischproben á vier Einstiche vom Ende des Versuchs sowie die Bodenmischprobe vom Beginn des Versuchs (siehe Kapitel 3.2.1) in zweifacher Ausführung mittels CAL-Auszug auf den pflanzenverfügbaren Phosphor untersucht. Die Durchführung der Extraktion erfolgte nach der ÖNORM L 1080. Der Bodenproben wurden bis zu der Analyse maximal ein Jahr luftgetrocknet gelagert.

Für die Vorratslösung wurden 77 g Calciumlaktat und 39.5 g Calciumazetat in heißem Wasser gelöst. Nach dem Vermischen der beiden Lösungen wurden 89.5 ml Essigsäure hinzugefügt und auf 1 000 ml mit Deionat aufgefüllt. Die Extraktionslösung erhält man schließlich durch 1:4-Verdünnung der Calciumlaktat-Calciumazetat-Essigsäure-Lösung mit Wasser. Das Gemisch wird mit Essigsäure auf pH 4.1 eingestellt. Für die Extraktion wurden 2.5 g lufttrockener Boden eingewogen, mit 50 ml Extraktionslösung versetzt und für zwei Stunden geschüttelt. Die

Extrakte wurden gefiltert und nach der Molybdänblau-Methode-II (siehe ÖNORM L 1080) eingefärbt und deren P-Gehalte im Photometer gemessen. Die P-Mengen im Boden wurden nach folgender Formel berechnet:

$$\frac{P_{\text{CAL-Konz}} \left[\frac{\mu\text{g}}{\text{ml}} \right] \cdot \text{Vol}_{\text{Extr}} [\text{ml}]}{\text{Einwaage} [\text{g}]} = \frac{P_{\text{CAL}} [\mu\text{g}]}{\text{Boden} [\text{g}]}$$

$P_{\text{CAL-Konz}}$... P_{CAL} -Konzentration [mg/l] im Extrakt

Vol_{Extr} ... Volumen der Extraktionslösung [ml]

3.3.3 Boden-pH

Der pH-Wert wurde für eine Bodenmischprobe jeder Parzelle sowie für vier Sub-Samples der Bodenmischprobe vom Beginn des Versuchs bestimmt. Für die Bestimmung wurden jeweils in zweifacher Wiederholung 10 g lufttrockener Boden eingewogen und mit 25 ml 0.1 M CaCl_2 -Lösung versetzt und über Nacht stehen gelassen (Schlichting et al., 1995, S. 132). Der pH-Wert wurde elektrochemisch mit pH-Meter (WTW 538) und Einstabelektrode (Sentix 81) bestimmt.

3.3.4 Aufschluss des Bodenphosphors

Alle Bodenproben wurden in zweifacher Wiederholung auf deren Gesamtphosphorgehalt untersucht. Zuerst wurde ein Teil jeder Probe in einer Kugelmühle (Retsch MM 2000) für 5 Minuten bei 70 Hz homogenisiert. Der Bodenaufschluss erfolgte mittels Königswasser nach ÖNORM L1085. Bei jedem Durchgang wurden 17 Bodenproben in doppelter Wiederholung, Standardboden in dreifacher Wiederholung und vier Blanks aufgeschlossen. Dafür wurden je 0.5 g Boden in die mit Säure gewaschenen Aufschlusskolben eingewogen, mit 1.5 ml HCl , 1.5 ml HNO_3 sowie einem Tropfen Octanol versetzt. Die Proben wurden zusammen mit einem Kühlrohr über Nacht stehen gelassen.

Am nächsten Tag wurde das Gemisch bei 150°C für drei Stunden gekocht. Nach dem Abkühlen wurden die Innenwände der Kühlrohre und Aufschlusskolben mit Deionat gespült und das Säure-Boden-Gemisch auf etwa 50 ml aufgefüllt. Zuletzt wurden die Aufschlusskolben ein letztes Mal gewogen, der Säureextrakt mittels Vortex-Shaker vermischt und in säurefeste Gefäße filtriert.

3.3.5 Aufschluss des Pflanzenphosphors

Für die Bestimmung der Phosphormenge in den Pflanzen wurde sowohl die oberirdische als auch unterirdische Pflanzensubstanz herangezogen und nach den Laborrichtlinien von (Zivkovic, 2005, S.3) aufgeschlossen. Die getrocknete Pflanzensubstanz wurde vor dem Säureaufschluss in der Kugelmühle (Retsch MM 2000) für 5 Minuten bei 70 Hz homogenisiert und anschließend je 0.2 g in die mit Säure gewaschenen Aufschlusskolben eingewogen. Nach dem Hinzufügen von 5 ml HNO_3 , 1 ml

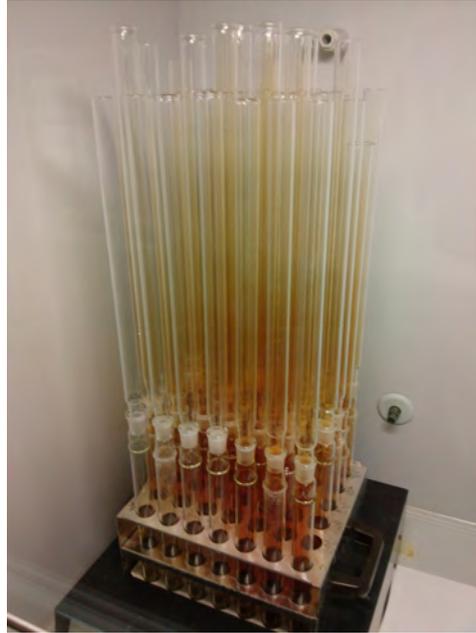


Abbildung 3.5: Pflanzenaufschluss: Heizblock mit Aufschlusskolben und Kühlrohren während der Aufheizphase. In den Kühlrohren steigen nitrose Dämpfe auf.

H₂O₂ und einem Tropfen Octanol wurden die Proben über Nacht mit aufgesetzten Kühlrohren stehen gelassen.

Am nächsten Morgen wurden die Proben langsam auf 155°C erhitzt, damit das Säure-Pflanzen-Gemisch nicht zu intensiv reagiert. Zuerst wurden die Proben auf 65°C erhitzt und die Temperatur für 25 Minuten gehalten, dann weiters auf 110°C und die Temperatur für 10 Minuten gehalten. Schließlich wurden die Proben auf 155°C erhitzt und für drei Stunden gekocht. Nach dem Abkühlen wurden die Rohre an den Innenseiten mit Deionat gespült und bis etwa 50 ml aufgefüllt. Schließlich wurden die Kolben gewogen, der Säureextrakt mit dem Vortex-Shaker aufgemischt und in säurefeste Behälter filtriert. In Abbildung 3.5 ist der Heizblock mit den Aufschlusskolben und den Kühlrohren während der Aufheizphase dargestellt.

3.3.6 Messung der Phosphormengen in den Säureaufschlüssen

Zur Phosphorgehaltbestimmung wurde die Methode von Zhang (2003, S.23) verwendet. Für die Färbelösung wurden zunächst vier Reagentien hergestellt:

- A) H₂SO₄ (2.5 M)
- B) Ammoniummolybdate (20 g in 500 ml Wasser)
- C) Potassiumantimonyltartrate (0.28 g in 100 ml Wasser)
- D) Ascorbic acid (1.76 g in 100 ml Wasser)

Die Blinds und Standards wurden mit den Blinds der Säureaufschlüsse hergestellt. Für die Färbelösung wurden die Reagentien A bis D nach dem Schlüssel 1 ml A + 3 ml B + 1 ml C + 6 ml D gemischt und im Verhältnis 1:5 (1 Teil Färbelösung, 5 Teile Säureaufschluss/Blind/Standard) in die Mikrotiterplatte einpipettiert. Nachdem sich innerhalb von 15 bis 20 Minuten eine blaue Farbe entwickeln konnte, wurden die Proben bei 880 nm im Photometer gemessen.

3.4 Auswertung der Wurzelparameter

Ziel der Wurzelanalyse ist es, die *Wurzellänge pro Wurzeldurchmesser*, die *Wurzelhaarlänge* sowie die *Wurzelhaardichte* der Kulturen zu analysieren. Für die digitale Wurzellängenanalyse verwendet man je nach Fragestellung üblicherweise Wurzelcans mit 300 bis 1 200 dots per inch (dpi) Auflösung. Höhere Auflösungen werden wegen der mit dem Quadrat der Auflösung steigenden Analysezeit kaum verwendet.

Wurzelhaare werden normalerweise anhand von Mikroskopbildern analysiert. Scannt man Wurzeln mit 6 400 dpi so erhält man eine Pixelgröße von 3.9 µm Seitenlänge. Wurzelhaare haben nach Dittmer (1949, S.153) einen Durchmesser zwischen 5 und 17 µm. Die Abbildung von Wurzelhaaren ist daher mit hochauflösenden Wurzelhaarscans möglich (Abbildung 3.6). So konnte etwa Hammac et al. (2010) mittels hochauflösender Scans In-situ-Trockenstresseffekte bei Wurzelhaaren untersuchen. Jenseits davon gibt es jedoch wenig Erfahrung im Bereich der Wurzelhaarscans. So war zu Beginn dieser Arbeit nicht klar, wie man Wurzelhaare optimal scannt beziehungsweise wo die Möglichkeiten und Grenzen der Methode liegen. Ein großer Vorteil beim hochauflösenden Scannen von Wurzelhaaren wäre, dass man große Mengen an Wurzelhaaren in einem einzelnen Bild digitalisieren kann. In diesem Kapitel soll nun zuerst auf das hochauflösende Scannen von Wurzeln eingegangen werden und in Folge die Analyse der Wurzellänge, der Wurzelhaarlänge und der Wurzelhaardichte beschrieben werden.

3.4.1 Erstellen hochauflösender Wurzel(haar)scans

Für die Scans wurde ein Epson V700 verwendet. Er verfügt über zwei fest einstellbare Fokusebenen: die eine ist unmittelbar über der Glasplatte und für das Scannen von Fotos oder Dokumenten gedacht, die andere befindet sich 3.5 mm über der Glasplatte und ermöglicht das Scannen von Dias/Filmen, die mit einem speziellen Filmhalter in der Fokusebene fixiert werden können. Für das Scannen der Wurzelhaare wurden beide Varianten ausprobiert.

Um mit dem Fokus unmittelbar über der Glasplatte zu scannen, wurde der Scanner mit einer Klarsichtfolie ausgelegt, auf der die Wurzeln gescannt wurden. Um mit dem Fokus auf 3.5 mm zu scannen, wurde eine 3 mm hohe Glaswanne verwendet (siehe Abbildung 3.7). Bei beiden Varianten wurden die Wurzeln in Ethanol 50%-Film eingelegt. Alle Scans erfolgten mit deaktivierten Bildverbesserungsoptionen der Epson-Scan-Software. Um die Bilder möglichst klein zu halten, wurde im 8-Bit-Graustufen-Modus gescannt.

3 Material und Methoden

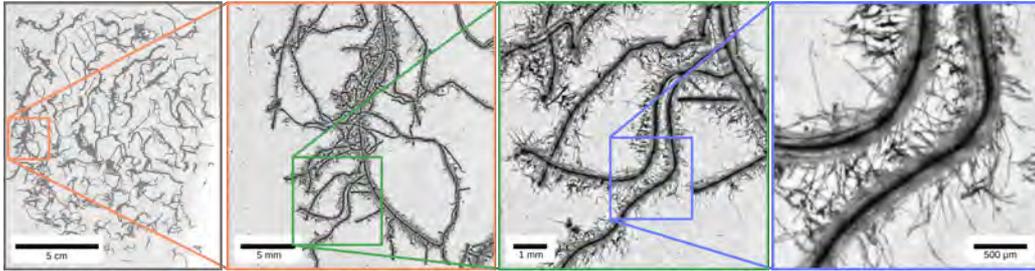


Abbildung 3.6: Schrittweise Vergrößerung eines hochauflösenden Wurzelscans von *Phacelia* (6400dpi; 33520 x 42872 px; 1.3 GB). Die Wurzeln wurden nach sechs Wochen Wachstum aus einer Mischprobe aus 0.49 dm³ Boden gewaschen und in Ethanol 50% in einer 3 mm dicken Glaswanne gescannt. Die Bilder wurden mittels ImageJ⁶ kontrastverstärkt (Contrast Limited Adaptive Histogram Equalization: blocksize: 50px, hist.bins: 256, max.slope: 30).

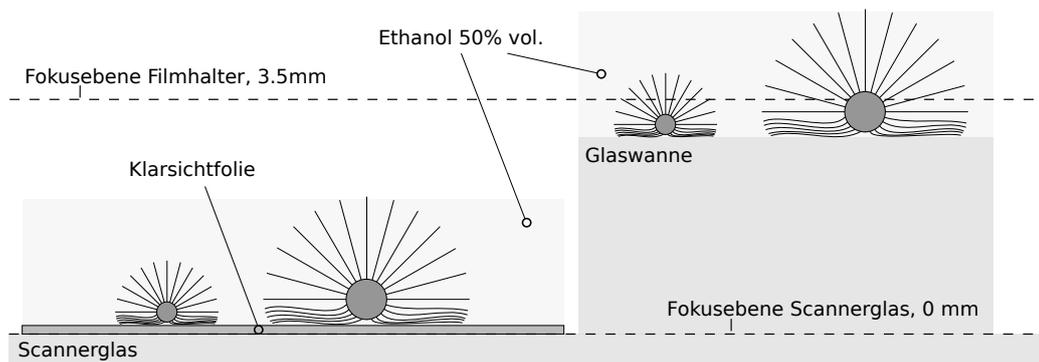


Abbildung 3.7: Zwei Varianten zum Wurzelscannen beim Epson V700: Die Wurzeln werden in eine Ethanol 50%-Film auf eine Klarsichtfolie, die zum Schutz des Scannerglases dient, gelegt. Der Fokus liegt bei dieser Variante direkt an der Oberkante des Scannerglases (**links**). Die Wurzeln werden in einen Ethanol 50%-Film in eine 3 mm dicke Glaswanne gelegt. Der Fokus befindet sich 3.5 mm über der Glaswanne. Die Bezeichnung „Filmhalter“ rührt vom ursprünglichen Zweck, Dias oder Filme im Durchlichtmodus in einem Filmhalter zu scannen. (**rechts**). Für die Illustration der Wurzelquerschnitte wurde auf Basis der Erkenntnisse von (Bibikova et al., 1997), davon ausgegangen, dass alle Wurzelhaare in einem Winkel von 90° von der Wurzeloberfläche wachsen und auch im Ethanolfilm im selben Winkel von den Wurzeln abstehen. Für *Arabidopsis thaliana* wurde dies experimentell beobachtet. Auch nachdem die Haare einer mechanischen Barriere ausgesetzt waren und anfänglich ihren Wachstumswinkel der Barriere anpassen mussten, wuchsen sie nach der Überwindung der Barriere wieder in ihrem ursprünglichen Wachstumswinkel von 90° zur Wurzeloberfläche weiter (Bibikova et al., 1997, S.502).

Zu Beginn wurden die Scans mit der Klarsichtfolie produziert. Da die Scans, die mit der Glaswanne gemacht wurden, jedoch eine höhere Bildqualität hatten, wurde nach einigen Scans auf das Scannen in der Glaswanne gewechselt. Für die Bestimmung der Wurzelhaarlänge wurde davon ausgegangen, dass beide Methoden gleichwertig sind.

Beim Scannen mit hohen Auflösungen werden binnen kurzer Zeit enorme Datenmengen generiert. Ein Scan einer Wurzelprobe umfasste zwischen 0.8 bis 2 Gigabyte (GB). Um diese Datenmengen flüssig analysieren zu können, wird moderne Computerhardware benötigt. Dazu zählen zumindest 4 GB Arbeitsspeicher sowie vorzugsweise ein Dual-Core-Prozessor.

3.4.2 Bestimmung der Wurzellänge mit WinRhizo

Für die automatische Bestimmung der Wurzellänge gibt es verschiedene Programme⁷ (Lobet et al., 2013). In dieser Arbeit wurde WinRHIZO Reg 2012b verwendet. Damit wurden die Wurzellänge sowie die Durchmesser der Wurzeln bestimmt. Aus diesen beiden Parametern kann in Folge die Wurzeloberfläche sowie das Wurzelvolumen berechnet werden (Kapitel 3.5.1).

Die Genauigkeit der digitalen Wurzeldurchmesseranalyse ist unter anderem von der Auflösung der Bilder abhängig. Dies liegt an der rasterartigen Anordnung der Pixel. Dadurch kann die Analysesoftware senkrechte und waagrechte Wurzeln sehr genau messen. Weicht die Wurzel jedoch von der „geraden“ Ausrichtung ab, so kommt es zu einer Pixelverschiebung, die vor allem nahe der Auflösungsgrenze zu Ungenauigkeiten führen kann. Daher sollte für eine exakte Analyse die Pixelgröße kleiner als 1/3 des kleinsten zu messenden Durchmessers gewählt werden. (Zobel, 2003, p.589f)

Verwendet man aus Gründen der Messgenauigkeit eine sehr hohe Auflösung, kann dies zu enorm langen Analysezeiten führen. WinRhizo schien nicht für diese Auflösungen ausgelegt zu sein. Die Übergabe der Bilder an die Software führte zu regelmäßigen Programmabstürzen. Auch das Zerteilen der Bilder in Sub-Bilder, die kleiner als 100 Megabyte (MB) waren, führte meist nach wenigen Stunden zum Programmversagen. Um die Analysen durchführen zu können, wurde daher eine niedrigere Auflösung von 1 600 dpi mit einer Pixelgröße von 15.9 μm gewählt. Dabei kann ab einem Durchmesser von 63.6 $\mu\text{m} \pm 15.9 \mu\text{m}$ und größer exakt gemessen werden (vgl. Zobel, 2003). Die Originalbilder (6 400 dpi) wurden mit ImageJ⁸ und bipolarer Interpolation auf 1 600 dpi verkleinert. Da auch diese Bilder in der Regel größer als 100 MB sind, wurden sie mittels ImageJ in vier Teile geteilt und in „Batchmode“ an WinRhizo übergeben.

Die Analyse mit WinRhizo erfolgte mit den Einstellungen „Precision - *maximum*“ und „Diameter interpolation - “. Als Durchmesserklassifizierung wurde die Pixelgröße (15.9 μm) gewählt, um möglichst exakt Wurzelfläche, Wurzelvolumen und

⁷Eine ausführliche Liste für Pflanzenanalysesoftware findet man unter <http://www.plant-image-analysis.org>

⁸ImageJ ist eine freie Bildanalyse- und Bildbearbeitungssoftware <http://rsbweb.nih.gov/ij/>

Wurzelhaarzylinder berechnen zu können. (Kapitel 3.5) Anschließend wurden die Wurzellängen aus „Reihe“ und „Zwischenreihe“ nach dem Schema, das in Kapitel 3.5.3 ab Seite 64 beschrieben ist, gewichtet.

3.4.3 Bestimmung der Wurzelhaarparameter

Wurzelscans sind zweidimensionale Projektionen von dreidimensionalen Objekten. Unter Annahme gleichmäßiger Verteilung der Wurzelhaare über die Wurzeloberfläche werden dabei unvermeidlich Wurzelhaare durch den Wurzelzylinder verdeckt. Dadurch kann es zu Messfehlern kommen. Theoretisch werden umso mehr Wurzelhaare verdeckt, je kleiner das Verhältnis von Wurzelhaarlänge zu Durchmesser ist. Sind die Wurzelhaare viel länger als der Wurzeldurchmesser, so werden in Relation zur Wurzelhaarlänge nur wenige Wurzelhaarabschnitte verdeckt, und der Messfehler ist relativ klein. Sind die Wurzelhaare nur wenig länger oder gar kürzer als der Wurzeldurchmesser, so wird der Messfehler groß. Unter der Grundannahme, dass Wurzelhaare desselben Wurzelabschnittes in ihrer Länge ähnlich sind und nur jene Wurzelhaare, die nicht verdeckt werden, mit ihrer tatsächlichen Länge projiziert werden, wurden daher nur die längsten Haare zur Bestimmung der Wurzelhaarlänge gemessen.

Die Auswertung der Wurzelhaare erfolgte ausschließlich mit der freien und plattformübergreifenden Bildanalyse-Software Fiji⁹ (Schindelin et al., 2012), welches eine Distribution von ImageJ¹⁰ ist. Nach der Skalierung der Bilder (Analyse → Set scale...) wurden an mindestens zehn Wurzelfragmenten je Mischprobe an Stellen mit intakten Wurzelhaaren insgesamt 100 Wurzelhaare vermessen. Pro Kultur wurden also 800 Wurzelhaare vermessen. Insgesamt wurde die Länge von 4800 Wurzelhaaren gemessen.

Für die Bestimmung der Wurzelhaardichte wurden je Wurzelprobe vier Wurzelabschnitte analysiert. Dies entspricht 32 Stichproben je Kultur. Insgesamt wurden 7501 Wurzelhaare gezählt. Die gemessenen Wurzelhaardichten wurden anschließend mittels Faktormodell gewichtet. Die theoretische Herleitung und Beschreibung des Faktormodelles ist in Kapitel 4 ab Seite 69 nachzulesen. Da für die Anwendung des Faktormodells Scans benötigt werden, die mit der Glaswanne produziert worden sind, wurden alle Scans, die zu Beginn mit der Folie produziert worden sind, nochmals mit einer kleineren Wurzelstichprobe wiederholt.

3.5 Mathematische und Statistische Auswertung

Je nach Bedarf erfolgte die statistische Auswertung mittels R oder LibreOffice-Calc. Es wurden für jeden analysierten Parameter multiple Mittelwertsvergleiche zwischen den Kulturen angestellt. In den folgenden beiden Kapiteln werden die *Berechnung von Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen*, die Herleitung der *Gewichtung der*

⁹Fiji is just ImageJ <http://fiji.sc/Fiji>

¹⁰<http://rsbweb.nih.gov/ij/>

Bohrstockproben aus „Reihe“ und „Zwischenreihe“ hinsichtlich der Wurzellänge und die Berechnung von Wurzelhaarabstand und Gesamtwurzeloberfläche beschrieben. Alle Ergebnisse wurden auf mittels Levene-Test ($\alpha < 5\%$) auf Varianzhomogenität überprüft. Im Falle von Varianzhomogenität wurden mittels Tukey-Test ($\alpha < 5\%$) die Mittelwerte verglichen. Bei heterogenen Varianzen wurden Mittelwertsvergleiche mittels zweiseitigem Wilcoxon-Rangsummentest durchgeführt ($\alpha < 5\%$). Die Korrelationen wurden mittels Spearman's Rangkorrelationskoeffizient berechnet.

3.5.1 Berechnung von Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen

Da bei der Analyse mit WinRhizo ausschließlich die Wurzellänge L analysiert wurde, mussten die Wurzeloberfläche O und das Wurzelvolumen V separat berechnet werden. Die Wurzellängen wurden von WinRhizo für jeden Durchmesser, der einem Vielfachen der Seitenlänge eines Pixels entspricht, analysiert. Da die Analyse anhand von Bildern mit einer Auflösung von 1600 dpi erfolgte, ist der kleinste gemessene Durchmesser $D=15.875 \mu\text{m}$. Jedem Durchmesser wird eine Durchmesserklasse k mit $k=1 \dots n$ zugewiesen. Dem Durchmesser $15.875 \mu\text{m}$ wird $k=1$ zugewiesen ($D_1=15.875 \mu\text{m}$). Für jeden weiteren Durchmesser D_k gilt $k = \frac{D_k}{D_1}$. Für jeden D_k wird die zugehörige Oberfläche O_k (3.1) und das Volumen V_k (3.2) berechnet. Jeder Wurzelabschnitt mit gleichem Durchmesser wird dabei vereinfacht als Zylinder angenommen und die Wurzeloberfläche als die Mantelfläche des Zylinders berechnet.

$$O_k = D_k \cdot \pi \cdot L_k \quad (3.1)$$

$$V_k = \frac{D_k^2 \cdot \pi}{4} \cdot L_k \quad (3.2)$$

Die Gesamtwurzellänge L_{ges} , die Gesamtwurzeloberfläche O_{ges} und das Gesamtwurzelvolumen V_{ges} (3.3, 3.4, 3.5) ergeben sich aus der gewichteten Summe der Werte je Parzelle (siehe Kapitel 3.5.3).

$$L_{ges} = \sum_{k=1}^n L_k \quad (3.3)$$

$$O_{ges} = \sum_{k=1}^n O_k \quad (3.4)$$

$$V_{ges} = \sum_{k=1}^n V_k \quad (3.5)$$

Da die Berechnung mittels der Aufsummierung über die Durchmesserklassen erfolgt, kann damit die Summe jeder beliebigen Durchmesserklassifizierung, die einem Vielfachen der Pixelgröße entspricht, berechnet werden. Für die Auswertung und Darstellung der Ergebnisse wurde eine Durchmesserklassifizierung mit

3 Material und Methoden

$<100\ \mu\text{m}$, $100\text{-}200\ \mu\text{m}$, $200\text{-}300\ \mu\text{m}$, $300\text{-}400\ \mu\text{m}$, $400\text{-}500\ \mu\text{m}$ und $500+\ \mu\text{m}$ gewählt. Weiters wurden die Gesamtwerte (Gleichungen 3.3, 3.4, 3.5) verwendet. Für die Berechnungen und Klassifizierungen wurde die Statistiksoftware R verwendet.

3.5.2 Berechnung des Wurzelhaarzylinders

Der Wurzelhaarzylinder ¹¹ (WHZ) ist das Volumen eines Hohlzylinders dessen Umfang durch die mittlere Wurzelhaarlänge begrenzt wird. Der innere, hohle Bereich entspricht dem Wurzelzylinder. Der WHZ lässt sich ähnlich wie Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen über jede Durchmesserklasse berechnen. Dafür wird angenommen, dass die Wurzelhaare potentiell auf der gesamten Wurzeloberfläche wachsen können. Für die Berechnung wird die mittlere Wurzelhaarlänge L_{wh} , die Durchmesser D_k jeder Durchmesserklasse $k = 1 \dots n$ sowie die Länge je Durchmesserklasse L_k verwendet (3.6). Dabei entsteht je Wurzelabschnitt ein Hohlzylinder, der Wurzelhaarzylinder.

$$WHZ = \sum_{k=1}^n L_k \cdot \left[\left(\frac{D_k}{2} + L_{wh} \right)^2 \cdot \pi - \left(\frac{D_k}{2} \right)^2 \cdot \pi \right] \quad (3.6)$$

3.5.3 Gewichtung der Bohrstockproben

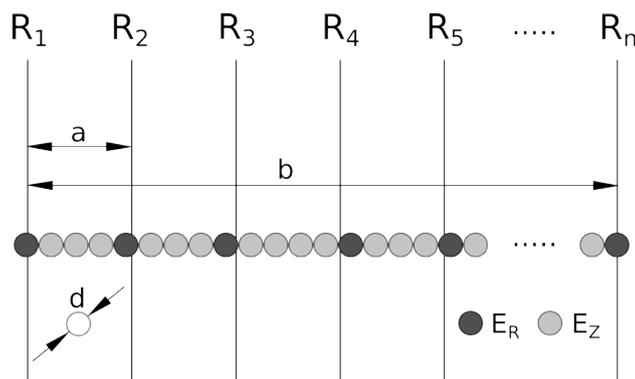


Abbildung 3.8: Schematisierte Parzelle: R_1 bis R_n ... Reihen 1 bis n ; a ... Reihenabstand, b ... Parzellenbreite, d ... Bohrstockdurchmesser, E_R Einstiche Reihe, E_Z ... Einstiche Zwischenreihe

Die Entnahme der Wurzelproben erfolgte mit je fünf Einstichen in der Reihe und zwischen der Reihe, jeweils bis auf 20 cm Bodentiefe (siehe Kapitel 3.2.2, S. 55). Da die flächenmäßigen Anteile aller möglichen Einstiche in der Reihe bzw. in der Zwischenreihe abhängig von Reihenabstand und Bohrstockdurchmesser sind, müssen die Mischproben gewichtet werden. Die Berechnung kann über verschiedene

¹¹Der Querschnitt des Wurzelhaarzylinders wurde auch von (Gahoonia und Nielsen, 1997, S.179) berechnet.

Wege hergeleitet werden, siehe auch (Anthes, 2005, S.21ff)). Im Folgenden wird die Gewichtung über den Limes hergeleitet.

Die Faktoren F_R (Faktor Reihe) und F_Z (Faktor Zwischenreihe) ergeben sich aus dem Verhältnis von allen möglichen E_R (Einstichen in den Reihen) bzw. E_Z (Einstichen zwischen den Reihen) zu allen möglichen Einstichen in der Parzelle (E_P). Über die Summe der Faktoren kann man steuern, für welches Volumen man gewichtet. Setzt man etwa die beiden Faktoren F_R und $F_Z = 1$, so erhält man durch die Gewichtung den Wert für das Volumen einer Mischprobe. Bei $F_R + F_Z = 2$ erhält man das Volumen für zwei Mischproben usw. Hier wird die Summe der Faktoren gleich 1 gesetzt. (Gleichung 3.7)

$$F_R = \frac{E_R}{E_P} \quad F_Z = \frac{E_Z}{E_P} \quad F_R + F_Z = 1 \quad (3.7)$$

Wenn man entlang der gesamten Parzellenbreite hintereinander mit dem Bohrstock einsticht (Abbildung 3.8), erhält man mit der Parzellenbreite b und dem Bohrstockdurchmesser d exakt $\frac{b}{d}$ Einstiche in der Parzelle (Gl. 3.9). Die Parzellenbreite b ergibt sich aus dem Produkt von Reihenabstand a mal Reihenanzahl $n - 1$. (Gl. 3.9)

$$E_P = \frac{b}{d} = \frac{a \cdot (n - 1)}{d} \quad (3.8)$$

$$b = a \cdot (n - 1) \quad (3.9)$$

Bei $\frac{b}{d}$ Einstichen trifft man genau n -mal die Reihe. E_R kann daher mit n gleichgesetzt werden. (3.10)

$$E_R = n \quad (3.10)$$

Die Einstiche zwischen der Reihe erhält man weiters durch subtrahieren der Einstiche in der Reihe E_R von den gesamten Einstichen E_P in der Parzelle.

$$E_Z = E_P - E_R \quad (3.11)$$

Durch Einsetzen (Gleichungen 3.13) erhält man für die beiden Faktoren.

$$F_R = \frac{E_R}{E_P} = \frac{n}{\frac{a \cdot (n - 1)}{d}} \quad (3.12)$$

$$F_Z = \frac{E_Z}{E_P} = \frac{E_P - E_R}{E_P} = \frac{\frac{a \cdot (n - 1)}{d} - n}{\frac{a \cdot (n - 1)}{d}} \quad (3.13)$$

Mittels Limes kann man schließlich für unendlich viele Einstiche $n \rightarrow \infty$ den Grenzwert berechnen. (Gleichung 1.15 bis 1.16)

3 Material und Methoden

Für F_Z :

$$\begin{aligned}
 F_Z &= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\frac{a \cdot (n-1)}{d} - n}{\frac{a \cdot (n-1)}{d}} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\left(\frac{a \cdot (n-1)}{d} - n\right) \div n}{\left(\frac{a \cdot (n-1)}{d}\right) \div n} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\frac{a - \cancel{\frac{a}{n}}}{d} - \cancel{\frac{n}{n}}}{\frac{a - \cancel{\frac{a}{n}}}{d}} \\
 &= \frac{\frac{a-0}{d} - 1}{\frac{a-0}{d}} = \frac{\frac{a}{d} \cdot \left(1 - \frac{d}{a}\right)}{\frac{a}{d}} \quad (3.14)
 \end{aligned}$$

$$\boxed{F_Z = 1 - \frac{d}{a}} \quad (3.15)$$

Für F_R :

$$F_R = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{n}{\frac{a \cdot (n-1)}{d}} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{n \div n}{\left(\frac{a \cdot (n-1)}{d}\right) \div n} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{\frac{a - \frac{a}{n}}{d}} = \frac{1}{\frac{a-0}{d}} \quad (3.16)$$

$$\boxed{F_R = \frac{d}{a}} \quad (3.17)$$

Anwendung der Faktoren auf den Versuch Es wurden mit einem Bohrstockdurchmesser $d=2.5$ cm bei einem Reihenabstand $a=10$ cm je fünf Einstiche in den Reihen und Zwischenreihen gemacht. Setzt man $F_R = \frac{d}{a}$ bzw. $F_Z = 1 - \frac{d}{a}$ in die Bedingung $F_R + F_Z = 1$ ein, so erhält man für die Faktoren:

$$F_R + 1 - \frac{d}{a} = 1 \Rightarrow F_R = \cancel{1} - \cancel{1} + \frac{d}{a} = \frac{2.5}{10} = 0.25 \quad (3.18)$$

$$F_Z + \frac{d}{a} = 1 \Rightarrow F_Z = 1 - \frac{d}{a} = 1 - \frac{2.5}{10} = 0.75 \quad (3.19)$$

Die gemessenen Werte aller Proben aus der Zwischenreihe müssen also mit dem Faktor $F_Z = 0.75$ und die Proben aus den Reihen mit dem Faktor $F_R = 0.25$ multipliziert werden. Durch Addition der gewichteten Werte aus Reihe und Zwischenreihe erhält man die gewichtete Wurzellänge je Mischprobenvolumen. Durch Division der Länge dieser gewichteten Mischprobe L_{gew} durch das Volumen einer Mischprobe V_m , bei $n=5$ Einstichen, einem Bohrstockdurchmesser $d_b=2.5$ cm und der Einstichtiefe $t=20$ cm erhält man die Wurzellänge L_w pro cm^3 Boden. (Gleichung 3.20)

$$L_w = \frac{L_{gew}}{V_m} = \frac{L_{gew}}{\frac{d_b^2 \cdot \pi}{4} \cdot t \cdot n} = \frac{L_{gew}}{\frac{2.5^2 \cdot \pi}{4} \cdot 20 \cdot 5} = \frac{L_{gew}}{490.9 \text{ cm}^3} \quad (3.20)$$

3.5.4 Berechnen des mittleren Wurzelhaarabstandes

Für die Berechnung des Wurzelhaarabstandes wird zuerst die Grundfläche je Wurzelhaar A_{wh} berechnet 3.21.

$$A_{wh} = \frac{\text{Wurzeloberfläche/mmWurzelabschnitt}}{\text{Wurzelhaare/mmWurzelabschnitt}} \quad (3.21)$$

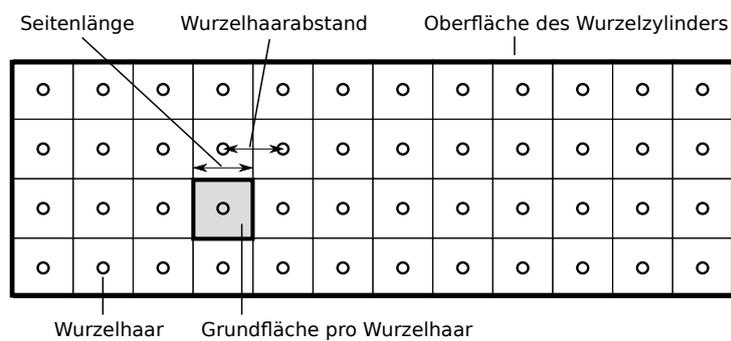


Abbildung 3.9: Schematisierte Wurzeloberfläche mit gleichmäßig verteilten Wurzelhaaren. Unter der Grundannahme, dass die Grundfläche jedes Wurzelhaares quadratisch ist, entspricht die Seitenlänge der Quadrate dem Wurzelhaarabstand. (vgl. Leitner et al., 2010, S.793)

Unter Grundannahme, dass die Wurzelhaare gleichmäßig über die Wurzeloberfläche verteilt und die Flächen unter den Wurzelhaaren quadratisch sind, gilt 3.22. Siehe auch Abbildung 3.9.

$$\text{Wurzelhaarabstand} = \text{Seitenlänge der Quadrate} \quad (3.22)$$

Über die Quadratwurzel der Grundfläche je Wurzelhaar erhält man den Wurzelhaarabstand a_{wh} (3.23).

$$a_{wh} = \sqrt{\frac{\text{Wurzeloberfläche/mm}}{\text{Wurzelhaare/mm}}} \quad (3.23)$$

3 Material und Methoden

4 Ein Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte bei hochauflösenden Wurzelscans

Wurzelhaare können bei vernachlässigbaren metabolischen Kosten (Lynch et al., 2005, S.48) die Wurzeloberfläche enorm vergrößern (Dittmer, 1938, S.655f) und können dadurch, vor allem bei wenig mobilen Nährstoffen (wie etwa Phosphor), einen wichtigen Beitrag zur Nährstoffaufnahme leisten. Bei *Trifolium repens* L. ist es bereits gelungen, auf längere Wurzelhaare zu selektieren (Heritabilität $h=0.33$) (Caradus, 1979, S.489). Gahoonia et al. (2001, S.215) konnte bei Gerste durch Kreuzung eines wurzelhaarlosen Mutanten mit einer Pflanze, die normal mit Wurzelhaaren bewachsen war, eine 1:3-Aufspaltung beim Wurzelhaarwachstums der F2-Generation zeigen. Beide Studien deuten darauf hin, dass Wurzelhaare auch für die Züchtung von Bedeutung sein könnten.

Wurzelhaare sind zwischen 5 und 17 μm breit (Dittmer, 1949, S.153). Üblicherweise werden für die Analyse von Wurzelhaaren daher analoge oder digitale Mikroskopbilder herangezogen (z.B.: Gahoonia und Nielsen, 1998, 1997; Schweiger et al., 1995; Itoh und Barber, 1983; Dittmer, 1949, 1938, 1937). Moderne Scanner verfügen heute über Auflösungen von 6 400 dpi und mehr. Bei 6 400 dpi beträgt die Pixelgröße 4 μm . Wurzelhaare können daher aufgelöst werden. Mittels hochauflösender Wurzelscans (Wurzelhaarscans) wäre es möglich, große Mengen an Wurzeln auf Wurzelhaarebene aufzulösen.

Es gibt jedoch noch relativ wenig Erfahrung mit der Methode. Hammac et al. (2010) konnte in situ Trockenstresseffekte an Wurzelhaaren mittels hochauflösender Scans untersuchen, für eine ex situ-Wurzelhaaranalyse ist jedoch zum Zeitpunkt des Verfassens der vorliegenden Arbeit noch keine Publikationen bekannt.

Bei der Bestimmung von Wurzelhaarparametern sind einerseits die Wurzelhaarlänge, andererseits die Wurzelhaardichte von Bedeutung (Kapitel 2.3.2). Bezüglich der Wurzelhaarlänge wird davon ausgegangen, dass sie bei Wurzelhaarscans gleich gut zu messen ist wie bei Mikroskopbildern.

Bei der Bestimmung der Wurzelhaardichte anhand von 6 400 dpi-Scans liegt die Auflösungsgrenze bei 4 μm . Alle Strukturen, die unter dieser Auflösungsgrenze liegen, können theoretisch nicht mehr erkannt werden. In dieser Arbeit soll nun untersucht werden, ob Wurzelhaarscans zum Bestimmen der Wurzelhaardichte geeignet sind.

4.1 Vorversuch

In einem Vorversuch wurde an einer Handvoll Wurzelabschnitten der sechs Kulturen, die in Kapitel 3.2 beschrieben wurden, je ein Mikroskopbild und ein Wurzelhaarscan aufgenommen und hinsichtlich der Wurzelhaardichte verglichen (Abbildung 4.2). Die Mikroskopbilder wurden mit 40-facher Vergrößerung, einer 6-Megapixel-Kamera (Nikon-D40) und einem Dunkelfeldkondensor auf mehreren Fokusebenen erstellt, um alle Wurzelhaare entlang des Wurzelzylinders zählen zu können. Gescannt wurde mit einem Epson-V700 bei 6 400 dpi. Dabei gibt es zwei fest einstellbare Fokusebenen: Die eine ist für das Scannen von Dokumenten gedacht und ist unmittelbar an der Scanneroberfläche, die zweite ist für das Scannen von Dias und liegt 3.5 mm über dem Scannerglas. Für die Vergleiche wurden die Wurzeln in einer 3 mm hohen Glaswanne in einem Ethanolfilm (50%) gescannt. Fokussiert wurde auf 3.5 mm (Abbildung 4.1). Die Auswertung erfolgte mittels ImageJ.

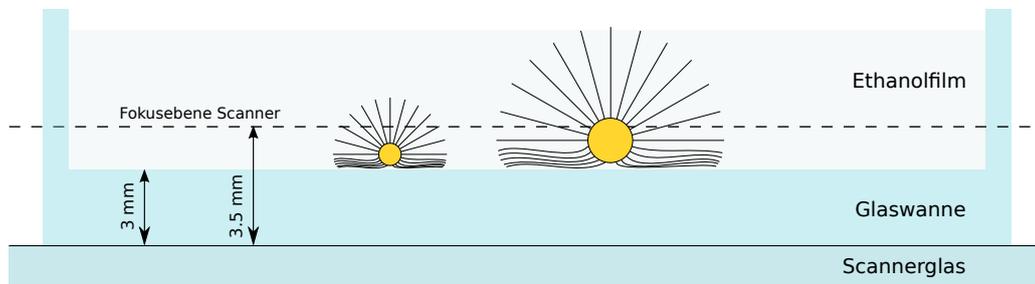


Abbildung 4.1: Scannen der Wurzelhaare: Die Wurzeln wurden auf einer 3 mm dicken Glaswanne in Ethanol-50% eingelegt und gescannt. Der Fokus des Scanners kann auf 0 mm bzw. 3.5 mm über der Glasplatte eingestellt werden. Es wurde der Fokus mit 3.5 mm gewählt.

Es stellte sich bereits nach den ersten Messungen heraus, dass mit dem Scanner nur etwa 50 bis 75% der tatsächlichen Wurzelhaare gezählt werden konnten. Der Grund dafür schien in einer Unschärfe begründet zu sein, die beim Scannen auftritt. Einige Wurzelhaare, die mittels Mikroskop gut abgebildet werden, fehlen beim Scanner gänzlich. (Abb. 4.3)

Daher wurde versucht die Glaswanne mittels 0.1 mm dicken und in kleine Stücke geschnittenen Klarsichtfolien an den Rändern anzuheben und damit die Wurzelhaare besser zu fokussieren. Es wurden wiederum Vergleiche angestellt und drei Varianten an zwei Wurzelabschnitten verglichen: *Scannen in der Glaswanne*, *Scannen in der Glaswanne + 400 μ m* sowie *Mikroskopbild*. Durch das Anheben der Glaswanne um 400 μ m wurden die Wurzeln möglichst in die Fokusebene gebracht. Dadurch konnten bei beiden Wurzelabschnitten mehr Wurzelhaare gezählt werden, jedoch nicht so viele wie mit dem Mikroskop. Die Vergleiche sind in Tabelle 4.1 zu finden. Daraus wurde geschlossen, dass die Auflösung zum begrenzenden Faktor wird, wenn keine Unschärfe an den Haaren wirksam ist.

In weiterer Folge konnte ein Faktormodell entwickelt werden, das anhand der Un-

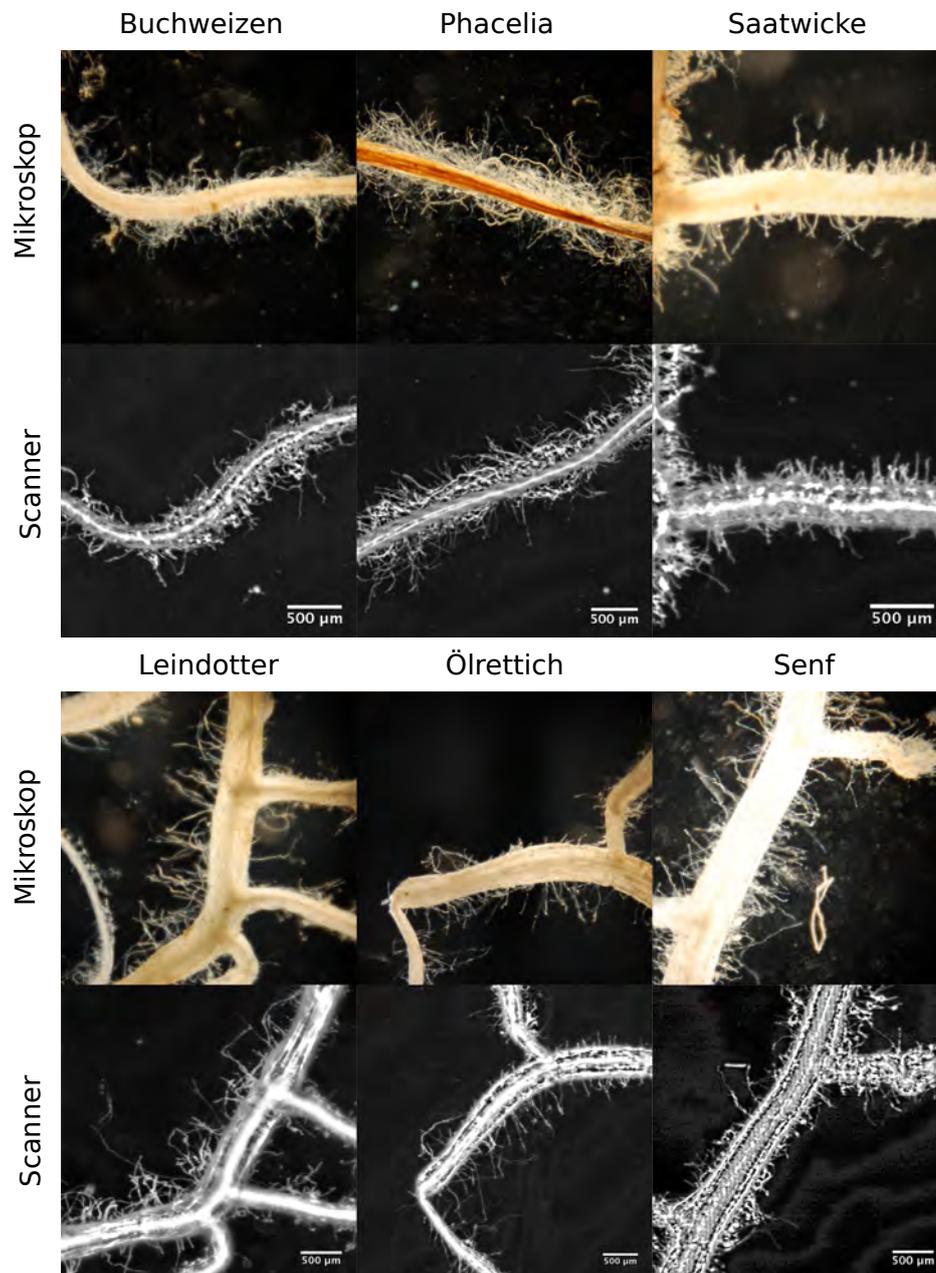


Abbildung 4.2: Vergleiche der Wurzelabschnitte: Es wurden immer dieselben Wurzelabschnitte miteinander verglichen. In der Abbildung ist zur Veranschaulichung je Kultur ein Bildpaar dargestellt. Die Mikroskopbilder sind Überlagerungen mehrerer Aufnahmen, die auf unterschiedlichen Fokusebenen gemacht wurden. Die Scannerbilder sind kontrastverstärkt und invertiert.

4 Ein Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte bei hochauflösenden Wurzelscans

Variante	Wurzel ₁ d=330 µm	Wurzel ₂ d=247 µm
	Wurzelhaare mm ⁻¹	
Scanner	43	22
Scanner + 400 µm	54	25
Scanner + Faktormodell	66	38
Mikroskop	67	38

Tabelle 4.1: Gezählte Wurzelhaardichten (Scanner, Scanner + 400 µm, Mikroskop) und geschätzte Wurzelhaardichten (Scanner + Faktormodell).

schärfe, die beim Scannen in der Glaswanne auftritt, das Schätzen der tatsächlichen Wurzelhaardichte ermöglicht. Unter Anwendung dieses Faktormodelles konnten für alle bis zu dem Zeitpunkt untersuchten Wurzelabschnitte die tatsächlichen Wurzelhaardichten geschätzt werden (Tabelle 4.1).

Im Weiteren wird nun die theoretische Herleitung des Faktormodelles beschrieben und anschließend geprüft, wie gut und unter welchen Voraussetzungen es in der Praxis angewendet werden kann.

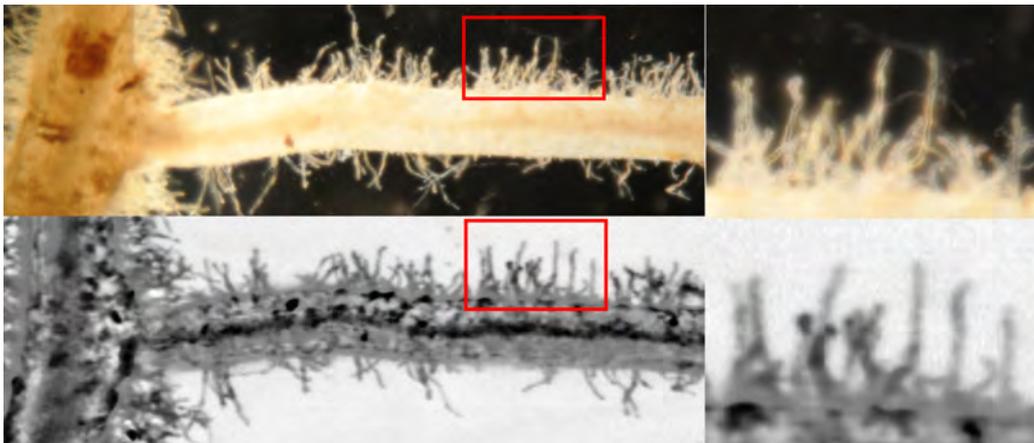


Abbildung 4.3: Oben - Überlagerung von Mikroskopbildern mit unterschiedlichem Fokus. Unten - 6400 dpi-Scan. Bei direktem Vergleich des Scans (**unten**) mit dem Mikroskopbild(**oben**) fällt auf, dass beim Scan die Wurzelhaare einerseits schlechter aufgelöst sind und andererseits gewisse Haare komplett fehlen. Es scheint also nicht nur die Auflösung zu sein, die einen Unterschied bei der Bestimmung der Wurzelhaardichte macht, sondern auch eine Unschärfe, durch die bestimmte Haare nicht von der Scanneroptik erfasst werden.

4.2 Formulieren des Faktormodelles

Für die Formulierung des Faktormodelles wurden fünf Grundannahmen getroffen. Darauf aufbauend konnte das Modell skizziert und der Faktor zur Schätzung der Wurzelhaardichte hergeleitet werden (Abbildung 4.4). Die Grundannahmen sind:

1. Der Wurzelzylinder ist kreisrund und kann durch seinen Durchmesser bzw. Radius vollständig beschrieben werden.
2. Die Wurzelhaare sind gleichmäßig über die Wurzeloberfläche verteilt und stehen im rechten Winkel von der Wurzeloberfläche ab. (siehe auch (Bibikova et al., 1997, S.502))
3. Mit Zunahme der Entfernung zum Fokuspunkt¹ kommt es zu einer Unschärfe (u_s) an den Wurzelhaaren, die knapp über der Glaswanne wirksam wird, in der die Wurzeln gescannt werden.
4. Die Wurzeln liegen nicht zu 100% auf der Glasoberfläche. Daher wird an ihnen die *Effektive Unschärfe* u_e wirksam.
5. Sowohl u_s als auch u_e werden für alle Wurzeln als konstant angenommen.

Aufbauend darauf kann der Faktor (F) wie folgt hergeleitet werden: Die gesamt zählbaren Wurzelhaare (WH_{ges}) erhält man, wenn man sichtbare (WH_s) und unsichtbare (WH_u) Wurzelhaare addiert (Gleichung 4.1) (siehe auch Abb. 4.4). Weiters entspricht das Verhältnis von sichtbaren (WH_s) zu unsichtbaren (WH_u) Wurzelhaaren gleich dem Verhältnis des „sichtbaren“ Umfanges B zum „unsichtbaren“ Umfang A und dies wiederum dem Verhältnis der zugrundeliegenden Winkel β und α (Gl.4.2).

$$WH_{ges} = WH_s + WH_u \quad (4.1)$$

$$\frac{WH_s}{WH_u} = \frac{B}{A} = \frac{\alpha}{\beta} \quad (4.2)$$

Der Faktor zwischen sichtbaren (WH_s) und unsichtbaren (WH_u) Wurzelhaaren ergibt sich weiters durch (4.3).

$$F = \frac{WH_{ges}}{WH_s} = \frac{WH_{ges}}{WH_{ges} - WH_u} = \frac{A + B}{(A + B) - A} = \frac{\alpha + \beta}{(\alpha + \beta) - \alpha} \quad (4.3)$$

Die Summe der Winkel $\alpha + \beta$ entspricht 180° bzw. π und α über den Arkuscosinus berechnet werden (Gl. 4.4).

$$\alpha + \beta = 180^\circ = \pi \quad \alpha = \arccos \frac{r - u}{r} \quad (4.4)$$

Setzt man (Gl. 4.4) u in (Gl. 4.3) ein, erhält man schließlich (Gl. 4.5).

$$F = \frac{\pi}{\pi - \arccos \frac{r - u}{r}} \quad (4.5)$$

¹Der Fokuspunkt liegt 3.5 mm über dem Scannerglas (Abbildung4.1)

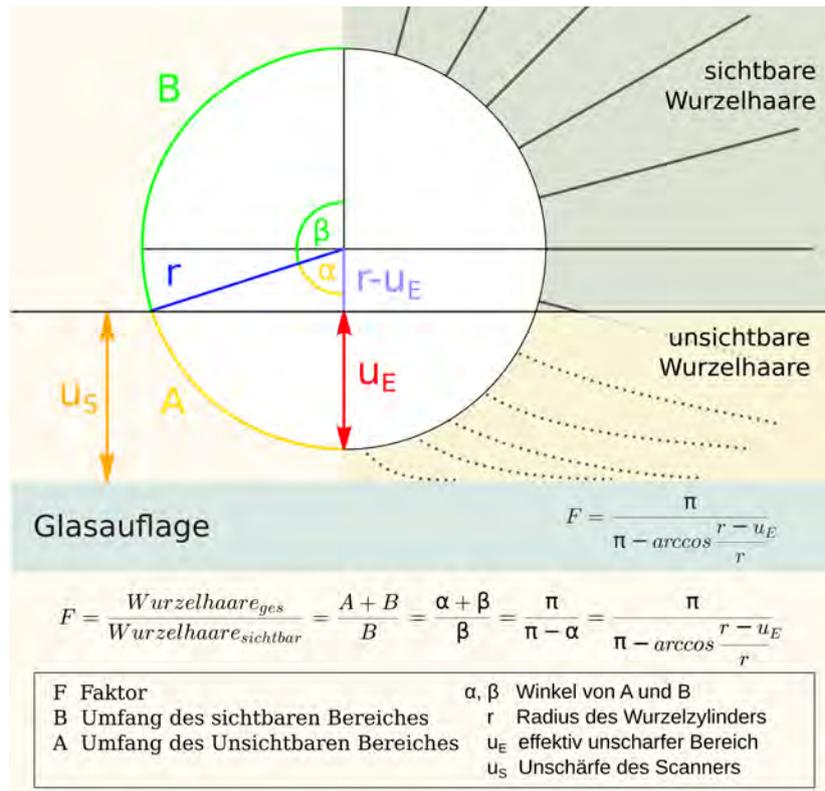


Abbildung 4.4: Faktormodell zur Schätzung der tatsächlichen Wurzelhaare in Abhängigkeit des Wurzelradius r bei empirisch bestimmbarer Unschärfe u_e . Die Abbildung zeigt schematisch eine idealisierte Wurzel im Querschnitt, die in der Glaswanne in einem Alkoholfilm liegt. Die Wurzelhaare werden an der Auflagefläche durch das Gewicht der Wurzel umgebogen. Die Wurzelhaare sind weiters gleichmäßig über die Oberfläche verteilt. Anhand der Formel in der Abbildung lässt sich die Wurzelhaardichte bei Wurzelhaarscans schätzen.

Die Effektive Unschärfe u_e kann nur durch Kalibrierung ermittelt werden. Dazu müssen Vergleiche identischer Wurzelabschnitte von Mikroskop und Scanner gemacht werden. Im Folgenden ist, sofern von Unschärfe die Rede ist, immer die effektive Unschärfe u_e gemeint.

4.3 Überprüfung des Faktormodelles

Nachdem das Faktormodell im vorherigen Kapitel zugrunde gelegt worden ist, sollte im Weiteren untersucht werden, wie gut sich die Theorie in die Praxis umsetzen lässt. Dafür wurden weitere Vergleiche gemacht. Insgesamt wurden, ergänzend zu den bereits durchgeführten Vergleichen, pro Kultur jeweils zwei bis fünf Wurzelabschnitte mit Scanner und Mikroskop analysiert. Anschließend wurde in einem zweiten Durchgang untersucht, ob sich, unter Ausnutzung der Oberflächenspannung des Ethanol-50%-Films, die Wurzeln näher an das Glas pressen lassen, damit

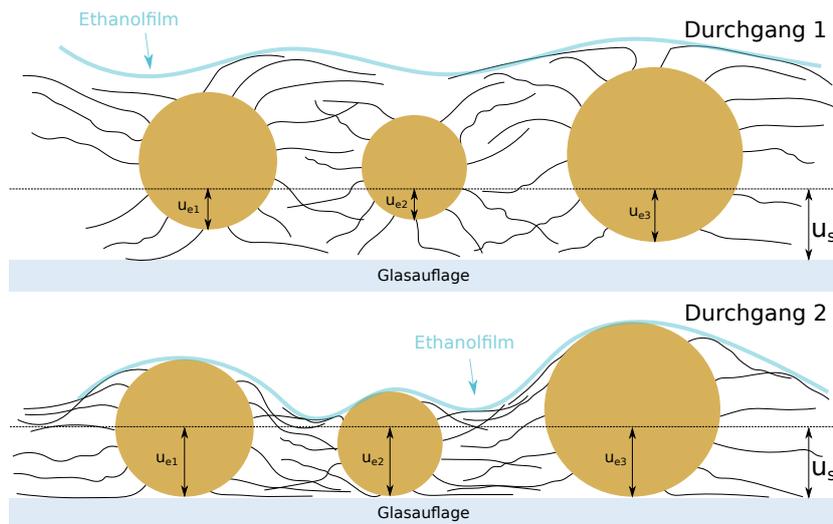


Abbildung 4.5: Zwei Durchgänge zur Überprüfung des Faktormodelles und der Auswirkung des Ethanol-50%-Films auf die Streuung der Effektiven Unschärfe: Bei Durchgang 1 wurden die Wurzeln in einem normalen Ethanolfilm eingelegt. Die Wurzeln liegen dabei nicht zu 100% am Glas auf. Dies führt an verschiedenen Wurzeln zu verschiedenen Effektiven Unschärfen und damit zu einem Schätzfehler beim Modell. Für Durchgang zwei ist die Hypothese, dass ein dünnerer Ethanolfilm die Wurzeln an die Glasfläche presst und dadurch sowohl die Streuung der Effektiven Unschärfen u_e als auch der Schätzfehler abnimmt.

man ein konstanteres u_e erhält. Für diesen Durchgang wurden weitere zwei bis drei Wurzeln je Kultur herangezogen. Die Hypothese zu beiden Durchgängen ist in Abbildung 4.5 skizziert. In Abbildung 4.6 wird das Verstreichen des Ethanolfilms beschrieben. Die statistische Auswertung erfolgte mit R.

4.4 Ergebnisse

Durch Anwendung des Faktors konnte in allen Fällen (außer bei Senf) die lineare Korrelation an Signifikanz gewinnen bzw. beibehalten werden. Bei den Mittelwertvergleichen nach Wilcoxon konnte nach Faktoranzwendung bei allen Kulturen (außer bei Senf) kein signifikanter Unterschied festgestellt werden. Vor der Faktoranzwendung konnten für alle Kulturen (außer bei Senf) signifikante Unterschiede gefunden werden. Abbildung 4.7 stellt die bestimmten Wurzelhaardichten vor und nach der Faktoranzwendung dar.

Bei Durchgang 1 konnten die besten Schätzungen mit einer Unschärfe von $90\ \mu\text{m}$ (u_{e90}) erzielt werden (siehe Abb. 4.5). Bei Durchgang 2 mit einer Unschärfe von $110\ \mu\text{m}$ (u_{e110}). Es scheint also, dass die Oberflächenspannung des Ethanol-50% die Wurzeln um $20\ \mu\text{m}$ näher an die Glasplatte gepresst hat. Die Streuung der Schätzwerte konnte jedoch nicht verbessert werden (F-Test, $p=0.85$). Abbildung 4.8 stellt das Verhältnis von geschätzten zu tatsächlichen Messwerten als Boxplot für beide Durchgänge dar.

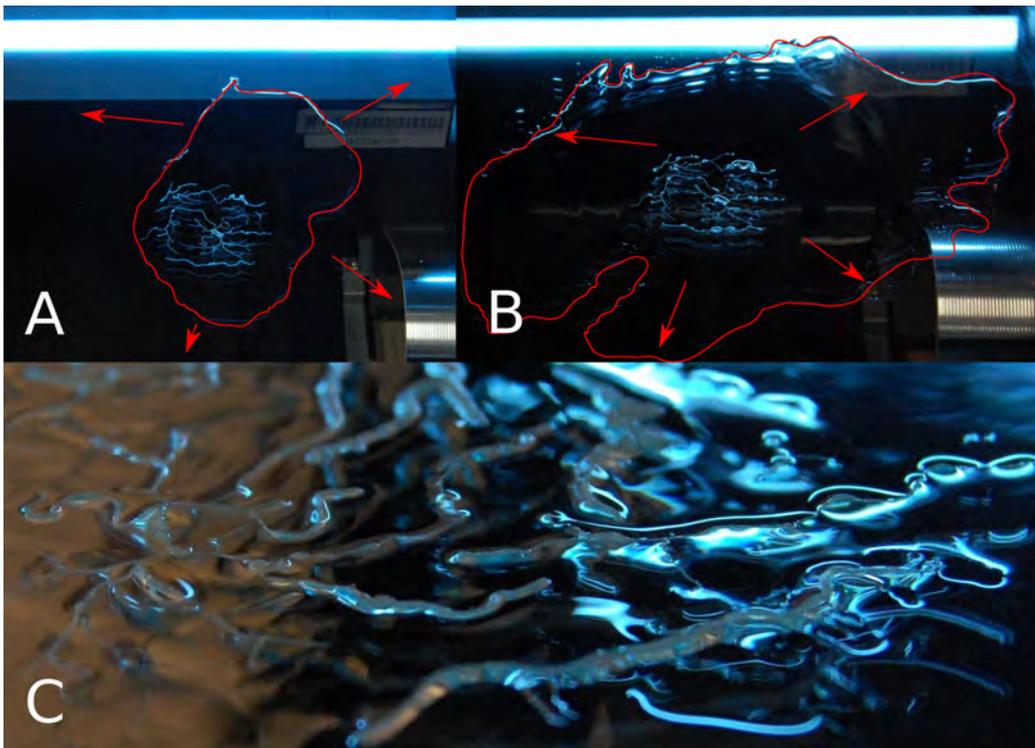


Abbildung 4.6: Die Wurzeln werden in einen Ethanolfilm gelegt. Anschließend wird der Ethanolfilm verstrichen (A). Durch die Vergrößerung der Oberfläche nimmt die Höhe des Ethanolfilms ab (B). Dabei wird der Ethanolfilm teilweise dünner als die Wurzeln. Die Wurzeln bleiben jedoch mit Ethanol bedeckt (C). Theoretisch übt dabei die Oberflächenspannung des Ethanols Druck auf die Wurzeln aus. Dieser Druck könnte dazu führen, dass die Wurzeln näher an die Glasoberfläche gepresst werden und die Effektive Unschärfe u_e konstanter wird.

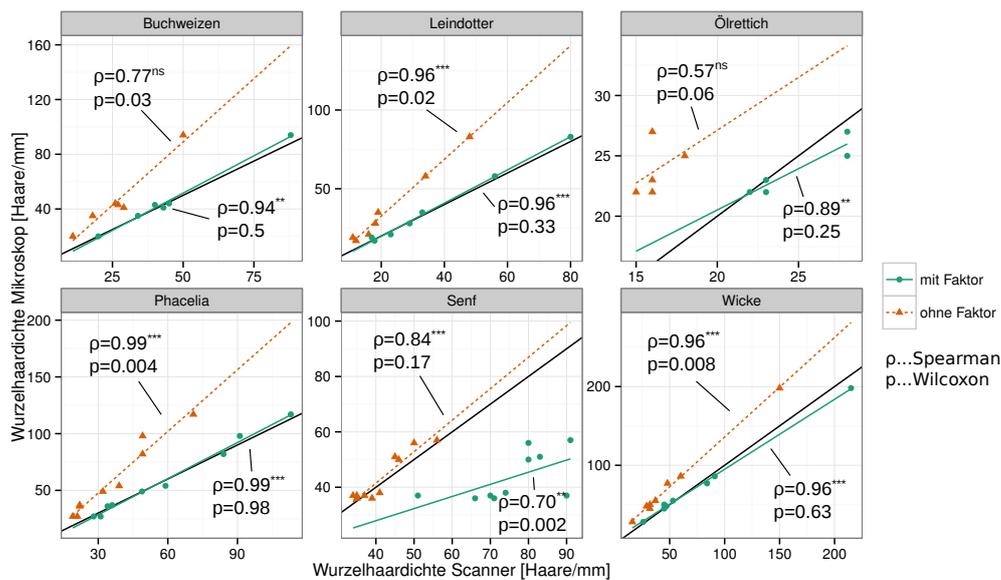


Abbildung 4.7: Wurzelhaardichten von Mikroskop und Scanner beider Durchgänge, für alle Kulturen sowie mit Faktor- (grün) und ohne Faktoranwendung (rot) gegenübergestellt. Die schwarze Linie entspricht den 1:1-Werten. Die Regression erfolgte mittels Spearman (ρ -Werte mit Signifikanzniveau * $p < 0.1$, ** $p < 0.05$, *** $p < 0.01$, ^{ns} nicht signifikant). Die Mittelwerte der Verteilungen wurden mittels zweiseitigem, gepaartem Wilcoxon-Test verglichen (p-Werte: Bei p-Werten kleiner 0.1, 0.05, 0.01 können signifikante Unterschiede der Verteilungen beim entsprechenden Signifikanzniveau festgestellt werden.)

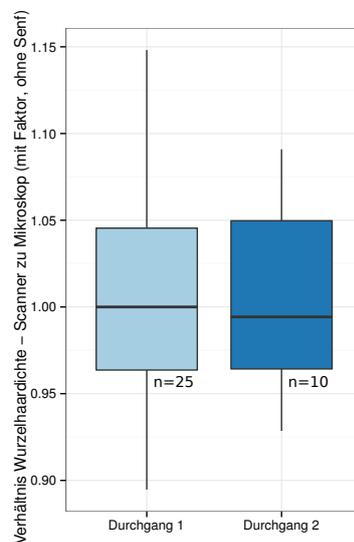


Abbildung 4.8: Streuung der gewichteten Wurzelhaardichte zur Mikroskop-Wurzelhaardichte bei Durchgang 1 und Durchgang 2. Bei Durchgang 2 scheinen die Schätzungen geringer gestreut zu sein. Dies ist jedoch mittels F-Test nicht nachweisbar ($p = 0.85$).

4.5 Diskussion

Die Diskussion zum „Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte bei hochauflösenden Wurzelhaarscans“ ist in Kapitel 6.3 ab Seite 117 zu finden.

5 Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in vier Kapitel gegliedert. 1. Wachstum, Erträge und Phosphoraufnahmen der Kulturen, 2. Bodenparameter und 3. Wurzelparameter. Im vierten Teil werden die Korrelationen aller Kulturen und für jede einzelne Kultur dargestellt.

5.1 Wachstum, Erträge und Phosphoraufnahmen der Kulturen

Nur drei der sechs Kulturen konnten sich stressfrei entwickeln. Leindotter und Saatwicke erlitten Ende April Trockenschäden. Buchweizen wurde aufgrund seiner Frostempfindlichkeit erst Ende April ausgesät. Zwei Wochen später kam es zu einem Kältesturz (vgl. Kapitel 3.2). Der größte Teil des Buchweizens froh dabei ab. Leindotter, Wicke und Buchweizen konnten im Vergleich zu den anderen drei Kulturen nur einen Bruchteil der Sprossmasse aufbauen (siehe Abbildungen 5.1 und 5.2). Dies spiegelte sich auch in den Phosphoraufnahmen der Kulturen wieder. Im Folgenden werden daher bei Bedarf die Bezeichnungen *gut gewachsenen* (Ölrettich, Phacelia, Senf) bzw. *schlecht gewachsenen* (Saatwicke, Buchweizen, Leindotter) verwendet.

5.1.1 Trockenmasse

Zwischen Ölrettich, Phacelia und Senf konnten sowohl bei der Sprossmasse als auch bei der gesamten Trockenmasse keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Bei den schlecht gewachsenen Kulturen hatte Leindotter vor Buchweizen und Saatwicke am meisten Trockenmassezuwachs, jedoch nicht signifikant. Bei der Wurzelmasse unterschieden sich einzig Leindotter und Wicke signifikant voneinander (siehe Abb. 5.2).

5.1.2 Phosphorkonzentrationen im Pflanzengewebe

Die Varianzen der Phosphorkonzentrationen waren nicht homogen. Daher wurden die Mittelwerte mit Wilcoxon's Rangsummentest verglichen. Die Phosphorkonzentrationen im Sprossgewebe waren bei den schlecht gewachsenen Kulturen signifikant höher als bei den gut gewachsenen Kulturen. Auch zwischen den schlecht gewachsenen Kulturen konnten Unterschiede festgestellt werden: Buchweizen (4.7 ± 0.7 g/kg) hatte die höchste P-Konzentration, gefolgt von Saatwicke

5 Ergebnisse



Abbildung 5.1: Aufwuchs der Kulturen, in der zweiten Wiederholung. Phacelia, Senf und Örettich konnten sich gut entwickeln. Leindotter und Saatwicke hatten Ende April Trockenstress, Buchweizen wurde durch einen späten Frost stark geschädigt. (siehe auch Kapitel 3.2)

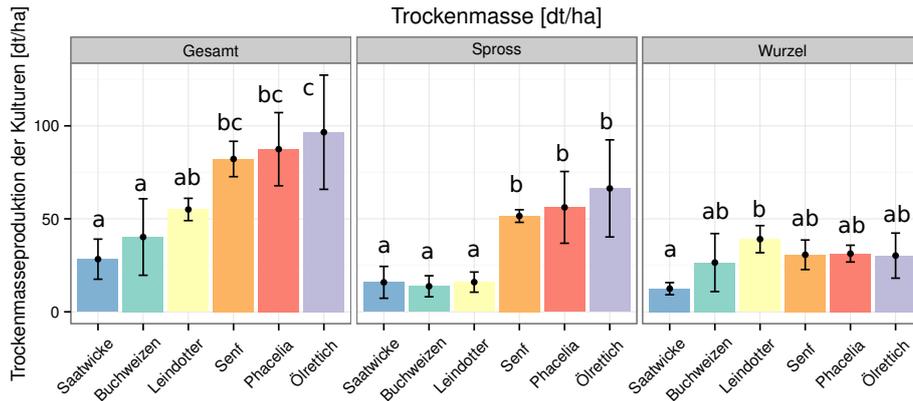


Abbildung 5.2: Trockenmasseproduktion. Mittelwerte \pm Standardabweichung ($n=4$). Der Tukey-Test wurde für Gesamt, Spross und Wurzel separat durchgeführt. Balken, die mit den denselben Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich nicht signifikant ($\alpha=0.05$).

(4.0 ± 0.3 g/kg), gefolgt von Leindotter (3.6 ± 0.5 g/kg). Zwischen den gut gewachsenen Kulturen gab es keine Unterschiede bezüglich der Phosphorkonzentration im Sprossgewebe. Im Wurzelgewebe hatten Leindotter (2.3 ± 0.6 g/kg) und Saatwicke (2.3 ± 0.5 g/kg) die höchsten P-Konzentrationen, gefolgt von Phacelia, Buchweizen und Ölrettich. Senf hatte die niedrigste P-Konzentration in der Wurzel. (Abb. 5.3)

5.1.3 Phosphoraufnahme der Kulturen

Ölrettich (20.6 kg/ha) und Phacelia (16.5 kg/ha) nahmen mit Senf (18.3 kg/ha) und Leindotter (15.2 kg/ha) den meisten Phosphor auf. Zwischen diesen vier Kulturen waren keine signifikanten Unterschiede feststellbar. Bei den ersten diesen drei Kulturen war der größte Teil des Phosphors in der Sprossmasse gebunden. Bei Leindotter der größte Teil in der Wurzelmasse. Sowohl unter den gut gewachsenen Kulturen als auch unter den schlecht gewachsenen Kulturen gab es keine signifikanten Unterschiede bei der Gesamtphosphoraufnahme. Senf und Leindotter waren bei der Gesamtphosphoraufnahme weder von den gut gewachsenen noch von den schlecht gewachsenen Kulturen zu unterscheiden.

Beim Sprossphosphor waren die gut gewachsenen Kulturen nicht signifikant voneinander zu unterscheiden. Phacelia und Ölrettich wiesen dabei die höchsten Phosphorgehalte auf und waren signifikant von den schlecht gewachsenen Kulturen zu unterscheiden. Beim Wurzelphosphor hatte Leindotter am meisten Phosphor aufgenommen. Dies war signifikant gegenüber Saatwicke, Buchweizen und Senf.

5.2 Bodenparameter

Im folgenden Kapitel sind die Ergebnisse der Bodenuntersuchungen dargestellt. Dazu zählen der Gesamtbodenphosphor, der P_{cal} sowie der Boden-pH.

5 Ergebnisse

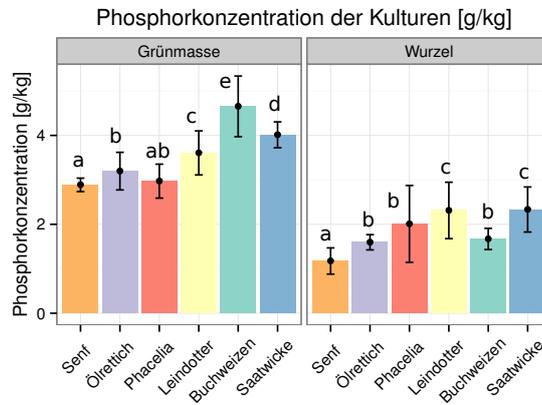


Abbildung 5.3: Phosphorkonzentrationen im Pflanzengewebe. Mittelwerte \pm Standardabweichung ($n=16$). Da die Phosphorkonzentrationen der Kulturen keine homogenen Varianzen aufweisen, wurden die Verteilungen von Spross und Wurzel separat mittels Wilcoxon's Rangsummentest verglichen. Balken, die mit denselben Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich nicht signifikant ($\alpha=0.05$).

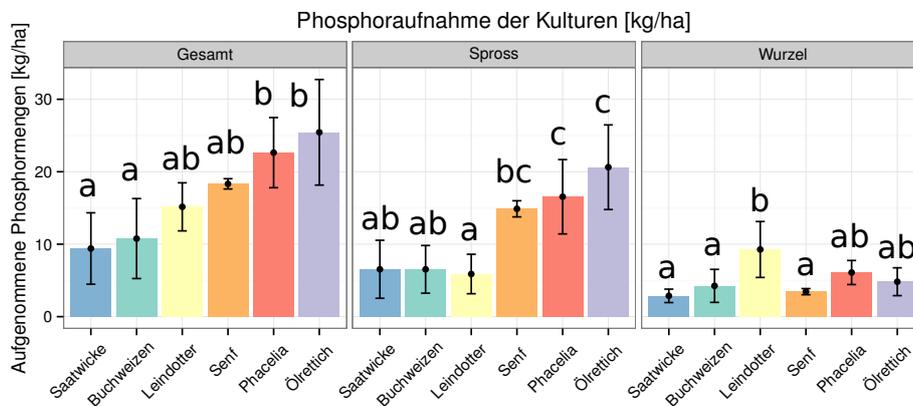


Abbildung 5.4: Aufgenommene Phosphormengen der Zwischenfrüchte: Mittelwerte $\pm \sigma$ ($n=4$). Der Tukey-Test wurde für Gesamt, Spross und Wurzel separat durchgeführt. Balken, die mit denselben Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich nicht signifikant. ($\alpha=0.05$)

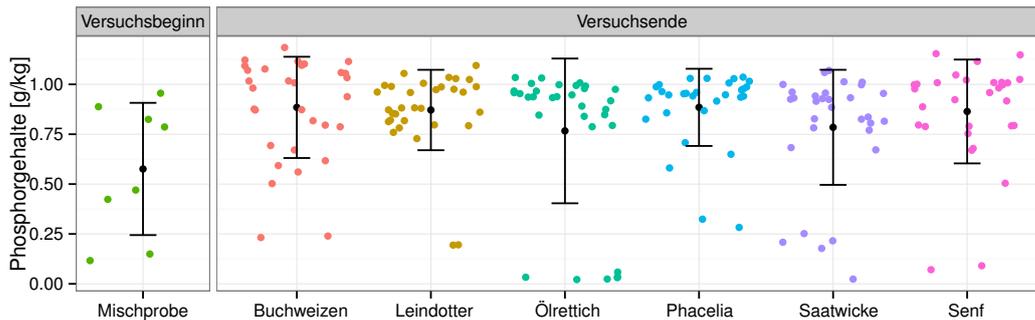


Abbildung 5.5: Gesamtbodenphosphor. Mittelwerte \pm Standardabweichung und Jitter-Plot (Phacelia und Senf $n=30$, Saatwicke $n=31$, Rest $n=32$, Mischprobe $n=8$). Zwischen Beginn und Ende des Versuches sowie zwischen den Kulturen gibt es keine signifikanten Unterschiede.

5.2.1 Gesamtbodenphosphor

Beim Gesamtbodenphosphor war unter allen Kulturen sowie zwischen Beginn und Ende des Versuches kein Unterschied festzustellen. Bei Senf und Phacelia wurden dafür 30 Messungen, bei Saatwicke 31 und bei den anderen Kulturen 32 Messungen ausgewertet¹, bei der Bodenmischprobe acht Messungen analysiert. Der geringste Wert wurde unter Ölrettich mit 0.026 g/kg Boden, der höchste Wert 1.18 g/kg unter Buchweizen gemessen. Die Daten sind in Abbildung 5.5 dargestellt. Die Mittelwerte der Phosphorgehalte unter den Kulturen bewegen sich zwischen 0.88 und 0.77 g/kg. Die Bodenmischprobe vom Beginn des Versuches weist den geringsten Mittelwert auf (0.58 g/kg \pm 0.33 g/kg) auf. Nach Tukey wurde weder ein Unterschied zwischen den Kulturen, noch im Vergleich mit der Mischprobe festgestellt.

5.2.2 CAL-extrahierbarer Phosphor

Es wurden zwischen 75.4 und 203.22 mg P_{CAL} /kg Boden bei den Proben extrahiert. Im Mittel bewegte sich die CAL-lösliche Phosphorgehalte des Bodens zu Ende des Versuches zwischen 113.6 und 117.8 mg P_{CAL} /kg. Zu Beginn des Versuches lag der P_{CAL} -Gehalt im Mittel niedriger, bei 98.1 g/kg. Zwischen Beginn und Ende konnten jedoch keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Die Ergebnisse sind in Abb. 5.6 gegenübergestellt.

5.2.3 Boden-pH

Die pH-Werte des Versuchsstandortes bewegen sich zwischen 7.09 und 7.41 ($n=4$), wobei es räumlich zwei deutlich voneinander getrennte Bereiche gibt (siehe Abbildung 5.7). In den Parzellen 1 bis 16 bewegte sich der pH-Wert im Mittel von 7.11 bis 7.185, in den Parzellen 17 bis 24 von 7.37 bis 7.41. Die Unterschiede zwischen

¹Nach Abzug der Blanks entstanden bei Senf, Phacelia und Saatwicke teilweise negative Phosphorwerte. Diese wurden für die Auswertung entfernt.

5 Ergebnisse

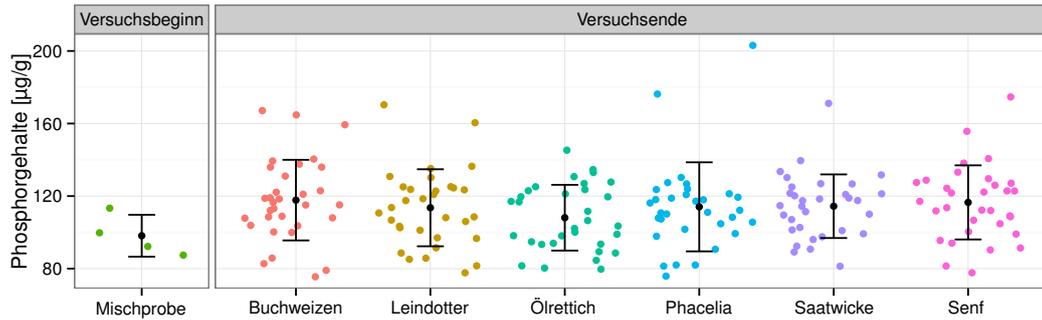


Abbildung 5.6: Pcal. Mittelwerte \pm Standardabweichung und Jitter-Plot (Zwischenfrüchte $n=32$, Mischprobe $n=4$). Zwischen den CAL-Werten über jeder Kultur sowie im Vergleich zum Versuchsbeginn ist kein signifikanter Unterschied feststellbar.

1.Wiederholung	2.Wiederholung	3.Wiederholung	4.Wiederholung	pH-Wert
7.12	7.17	Sw 7.14	7.38	
7.12	7.15	Ph 7.12	7.37	7.3
7.11	7.14	Ld 7.15	7.41	7.2
7.12	7.18	Se 7.13	7.38	7.1
7.12	7.17	Ör 7.38	7.38	7.0
7.12	7.18	Bw 7.37	7.38	

Abbildung 5.7: Boden-pH (CaCl_2). Räumliche Verteilung der gemittelten pH-Werte (CaCl_2) über die Versuchspartellen ($n=4$). In der dritten Wiederholung sind Ör (Ölrettich) und Bw (Buchweizen) über einem anderen Boden-pH gewachsen als die anderen Kulturen. In der vierten Wiederholung wuchsen die Kulturen zur Gänze über einem anderen Boden-pH als bei den ersten beiden Wiederholungen.

den beiden Bereichen sind zwar sehr gering, aber dennoch signifikant (ANOVA, $\alpha=0.05$).

5.3 Wurzelparameter

In diesem Kapitel werden die Phosphataseaktivität und die mit ImageJ analysierten Parameter Wurzelhaarlänge und Wurzelhaardichte dargestellt. Weiters wird die mittels WinRhizo analysierte Wurzellängendichte und die daraus berechnete Wurzeloberfläche und das Wurzelvolumen sowie der Wurzelhaarzyylinder dargestellt.

5.3.1 Phosphataseaktivität

Die Phosphataseaktivität der Kulturen lag zwischen $133.7 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ bei Phacelia und $581.4 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ bei Saatwicke. Im Mittel konnte bei Senf die höchste Aktivität ($429.6 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$) und bei Saatwicke die niedrigste Aktivität ($341.6 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$)

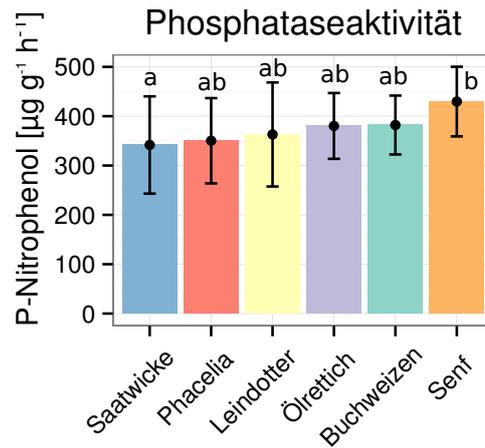


Abbildung 5.8: Phosphataseaktivität in [µg P-Nitrophenol/g]. Mittelwerte ± Standardabweichung (n=16). Balken, die mit denselben Buchstaben gekennzeichnet sind, unterscheiden sich nicht signifikant. ($\alpha=0.05$)

festgestellt werden. Mittels Tukey konnten zwischen diesen beiden Kulturen signifikante Unterschiede festgestellt werden. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5.8 dargestellt.

5.3.2 Wurzelhaarlänge

Die Wurzelhaarlängen der Kulturen bewegten sich im Mittel zwischen $1069 \pm 319 \mu\text{m}$ (Senf) und $521 \pm 163 \mu\text{m}$ (Saatwicke). Da die Varianzen der Wurzelhaare nicht homogen sind, wurden die Verteilungen mittels zweiseitigem Wilcoxon verglichen. Dabei stellte sich heraus, dass bei $\alpha=5\%$ keine der Kulturen die selbe Wurzellängenverteilung hatte. Beim α -Niveau 1% waren die Wurzelhaarlängen von Leindotter und Phacelia nicht zu unterscheiden. Im Mittel hatte Senf die längsten Haare, gefolgt von Ölrettich, Leindotter, Phacelia, Buchweizen und Saatwicke. (Abb. 5.9)

5.3.3 Wurzelhaardichte

Die Wurzelhaardichte wurde an unterschiedlichen Durchmessern gemessen. Bei den Kulturen, mit Ausnahme von Senf, streuten die Messungen über die Durchmesser von 200^2 bis $815 \mu\text{m}$. Bei Buchweizen wurde die Wurzelhaardichte an Durchmessern von 207 bis $641 \mu\text{m}$, bei Leindotter von 209 bis $466 \mu\text{m}$, bei Ölrettich von 215 bis $812 \mu\text{m}$, bei Phacelia von 182 bis $719 \mu\text{m}$, bei Senf von 108 bis $953 \mu\text{m}$ und bei Wicke von 195 bis $661 \mu\text{m}$ gemessen.

²Mit Ausnahme von Phacelia und Saatwicke, bei denen je ein Messpunkt aus der Kalibrierung (siehe Kapitel 4), von Wurzelabschnitten mit Durchmessern unter $200 \mu\text{m}$, für die Ergebnisse übernommen wurde.

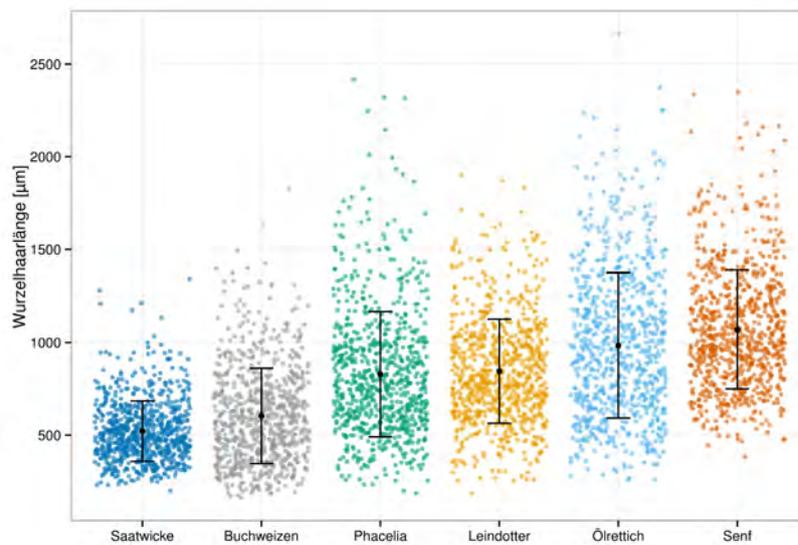


Abbildung 5.9: Wurzelhaarlänge: Mittelwerte \pm Standardabweichung und Jitter-Plot ($n=800$).

Bei der Auswertung stellte sich heraus, dass die Wurzelhaardichte in unterschiedlichem Maße vom Wurzeldurchmesser abhängig ist. Während bei Buchweizen und Phacelia die Wurzelhaardichte und Durchmesser nicht korreliert sind, gibt es bei Ölrettich und Senf eine schwach signifikante Korrelation ($\alpha=10\%$) und bei Leindotter und Saatwicke eine signifikante Korrelation ($\alpha=5\%$) (Abb. 5.11). Bei Betrachtung des Wurzelhaarabstandes ist dieser Zusammenhang noch deutlicher zu erkennen als bei der Wurzelhaardichte. In Abb. 5.11 sind alle Wurzelhaarabstände mit Korrelationsgeraden über die Durchmesserklassen hinweg dargestellt.

Da die Durchmesser der Wurzelabschnitte, die für die Messungen herangezogen wurden, bei allen Kulturen und auch teilweise zwischen den einzelnen Parzellen nur ähnlich, aber nicht gleich, verteilt waren, wären Mittelwerte über alle Durchmesser und Parzellen hinweg nicht vergleichbar.

Dennoch sollen die Unterschiede der Wurzelhaarabstände anhand der Regressionsgeraden beschrieben werden: Abbildung 5.10 zeigt die Wurzelhaarabstände mit Korrelationsgeraden. Saatwicke hat bei $200\ \mu\text{m}$ den geringsten Wurzelhaarabstand, die Regressionsgerade überschneidet sich jedoch bei etwa $500\ \mu\text{m}$ mit Phacelia. Die Regressionsgerade von Phacelia würde sich außerdem, unter Annahme der Linearität, mit den Regressionsgeraden von Ölrettich und Leindotter bei etwa $170\ \mu\text{m}$ treffen. Auch würde es mit abnehmendem Durchmesser zu einer Annäherung des Wurzelhaarabstandes von Buchweizen und Phacelia kommen. Buchweizen hat also bei alleiniger Betrachtung der Regressionsgerade einen höheren Wurzelhaarabstand als Phacelia. Bei $200\ \mu\text{m}$ streuen die Wurzelhaarabstände von Buchweizen, Leindotter und Ölrettich in einem ähnlichen Bereich. Bei Buchweizen nimmt der Wurzelhaarabstand mit zunehmendem Durchmesser jedoch weniger zu

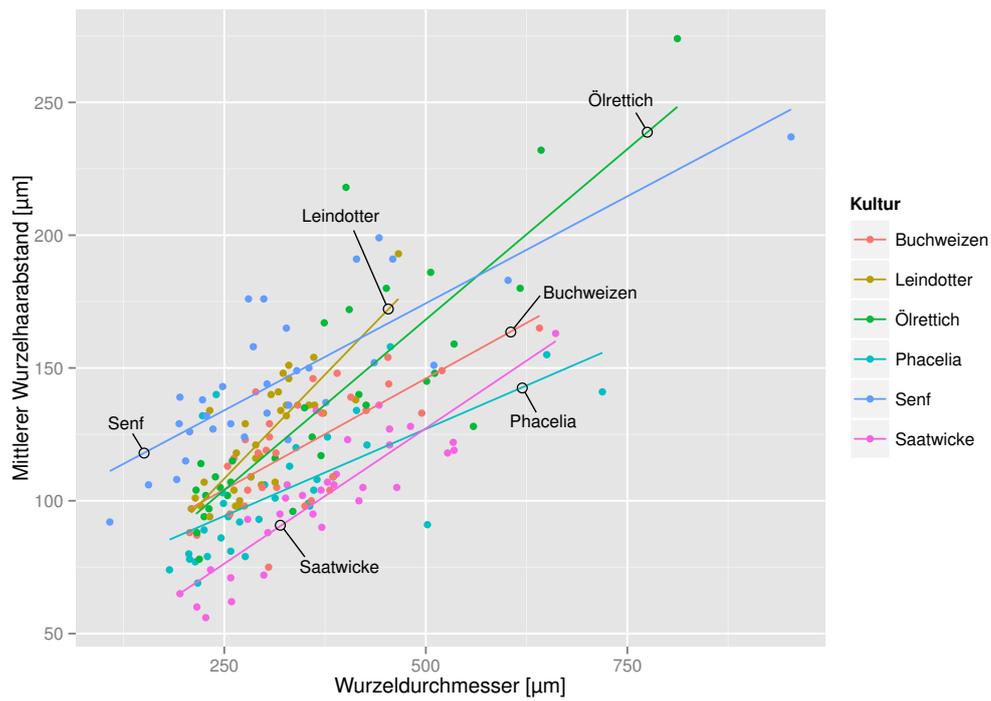


Abbildung 5.10: Wurzelhaarabstand über dem Wurzeldurchmessern mit Regressionsgeraden. (n=32 je Kultur)

als bei Ölrettich und Leindotter. Senf hat die Regressionsgerade mit dem größten Wurzelhaarabstand. Die Regressionsgeraden Senf wird bei etwa 425 μm von Leindotter, bei etwa 560 μm von Ölrettich geschnitten.

5.3.4 Wurzellängendichte, -oberfläche, -volumen und Wurzelhaarzylinder

Im Mittel hat Phacelia das längste Wurzelsystem $138 \pm 35.9 \text{ mm/cm}^3$, Saatwicke das kürzeste $52.6 \pm 12.1 \text{ mm/cm}^3$. Diese beiden Kulturen unterscheiden sich nach Tukey signifikant. Alle anderen Kulturen sind statistisch nicht verschieden. Die Wurzellängendichte nimmt bei allen Kulturen, ausgenommen Wicke, mit Abnahme des Durchmessers zu. Diese ist am stärksten bei Leindotter und Phacelia ausgeprägt. Bei Buchweizen ist zwischen den beiden niedrigsten Durchmesserklassen kaum ein Anstieg zu erkennen. Bei Ölrettich und Senf sind am meisten Wurzeln in der Durchmesserklasse 100 bis 200 μm . Saatwicke hat am meisten Wurzeln in der Klasse 300 bis 400 μm .

Die Wurzeloberfläche der Kulturen bewegt sich zwischen 24.8 und 93.1 mm^2/cm^3 . Im Mittel hat Phacelia die größte Wurzeloberfläche $78.3 \pm 16.0 \text{ mm}^2/\text{cm}^3$. Die kleinste hat Leindotter $39.5 \pm 8.1 \text{ mm}^2/\text{cm}^3$. Beide Kulturen unterscheiden sich signifikant. Ansonsten sind keine Unterschiede statistischer Natur festzustellen.

Das Wurzelvolumen bewegt sich zwischen 1.9 und 10.2 mm^3/cm^3 . Im Mittel hat Phacelia das größte Volumen mit $7.5 \pm 1.9 \text{ mm}^3/\text{cm}^3$ und Leindotter mit $2.4 \pm 0.7 \text{ mm}^3/\text{cm}^3$ das geringste Gesamtvolumen. Kulturen die sich nicht signifikant unterscheiden sind in Abb. 5.12 B mit demselben Buchstaben gekennzeichnet.

Beim Wurzelhaarzylinder (WHZ) wies Ölrettich eine andere Varianz als die anderen Kulturen auf. Daher wurde der Tukey-Test ohne Ölrettich durchgeführt und Ölrettich mit einem „x“ gekennzeichnet. Bei den anderen Kulturen haben Senf und Phacelia signifikant den größten WHZ, Saatwicke und Buchweizen den kleinsten. Bei der Verteilung des WHZ über die Durchmesser gewinnen die kleineren Durchmesser im Gegensatz zum Wurzelvolumen bei allen Kulturen wieder an Bedeutung.

5.4 Korrelationen

Um die Lesbarkeit der Korrelationen zu vereinfachen, wurden hier die Abkürzungen der Parameter zusammengefasst.

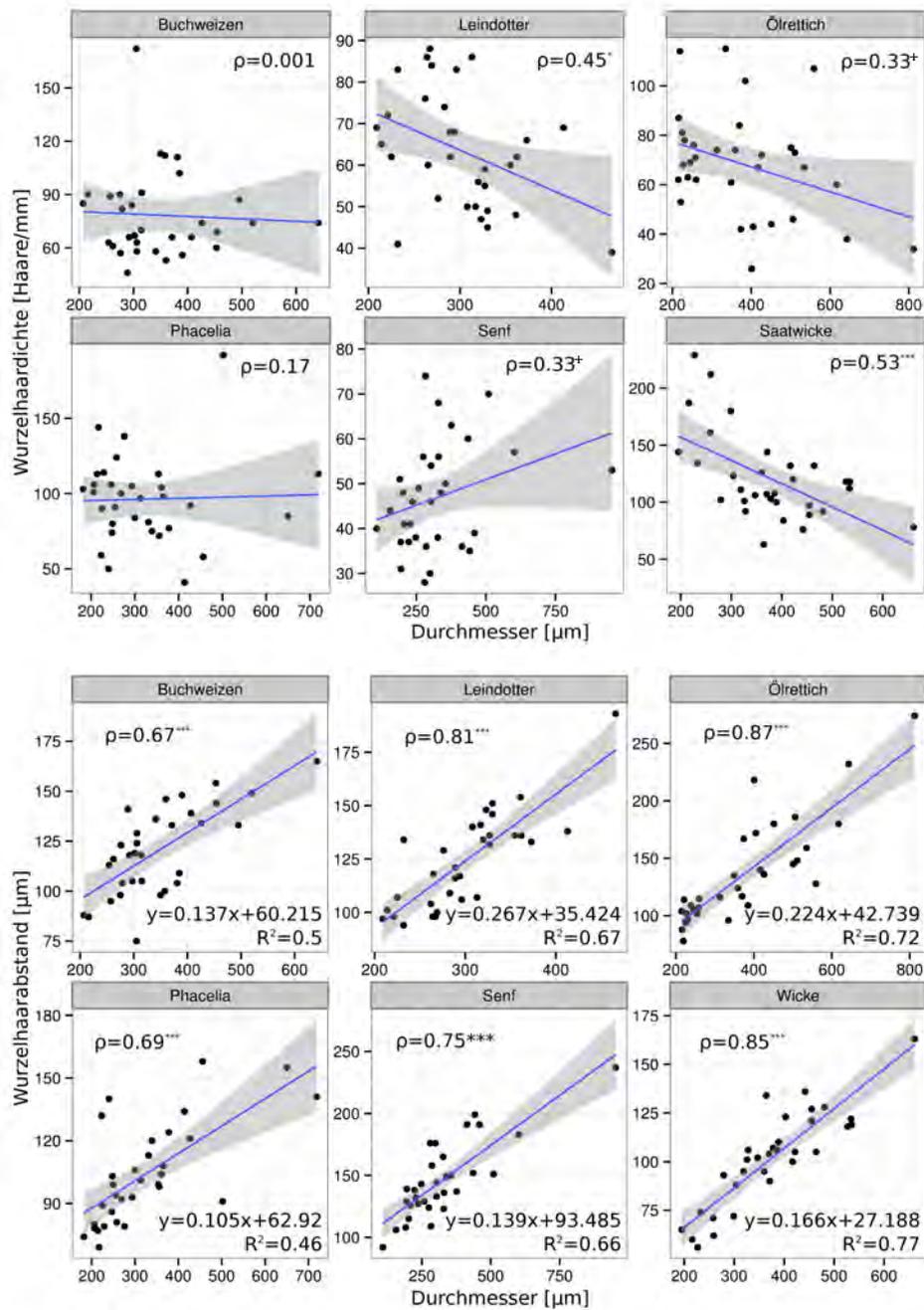


Abbildung 5.11: Wurzelhaardichte (**oben**) und Wurzelhaarabstand über Wurzelradius mit Regressionsgeraden und Konfidenzintervalle 95% (grau hinterlegt). ρ ... Korrelationskoeffizient nach Spearman. Signifikante Korrelation durch Punkt bzw. Sternchen markiert ($^+=0.1$, $^*=0.05$, $^{**}=0.01$, $^{***}=0.001$). Beim Wurzelhaarabstand wurden die Regressionsfunktionen und das Bestimmtheitsmaß R^2 angeführt. ($n=32$)

5 Ergebnisse

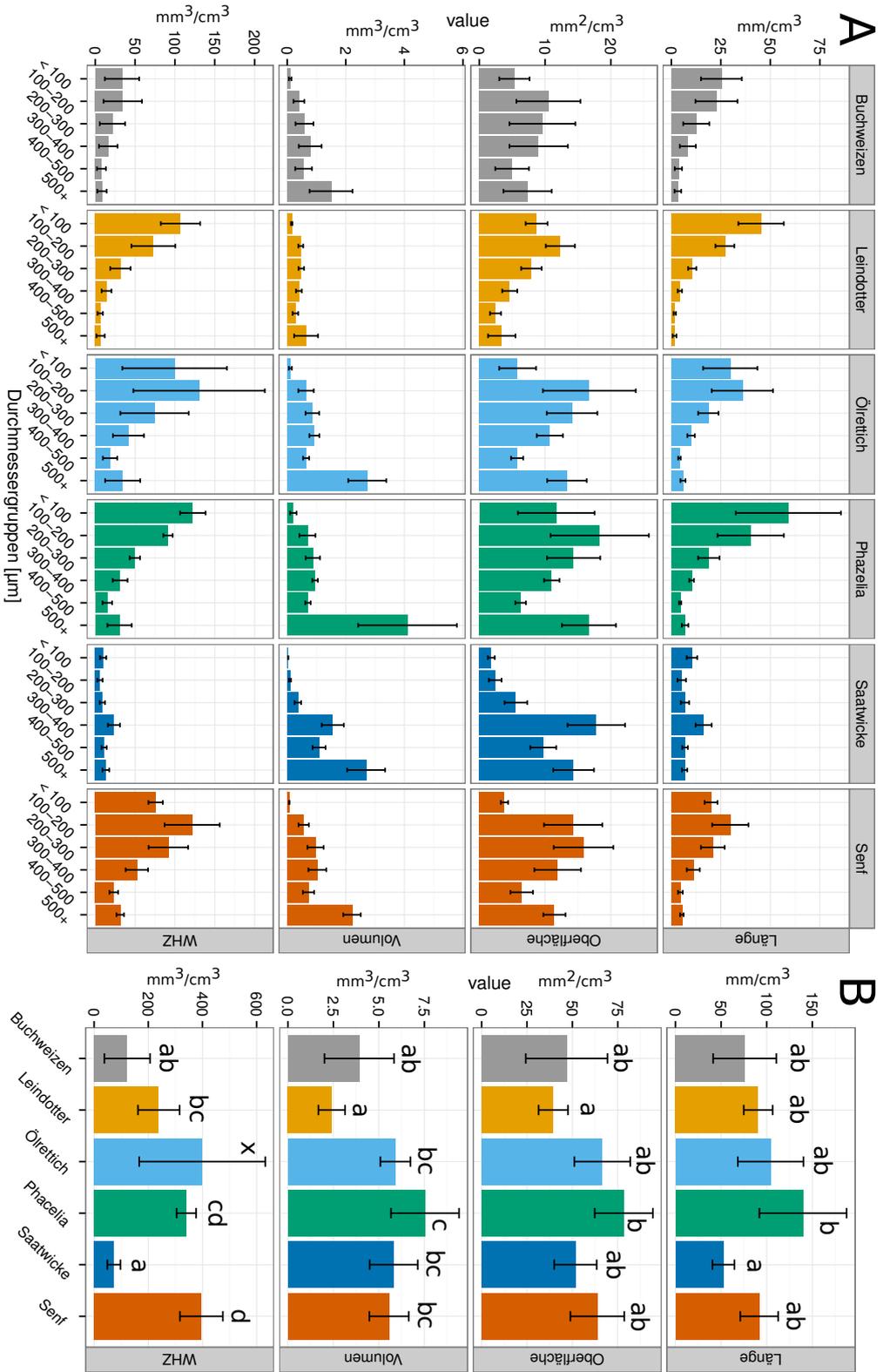


Abbildung 5.12: Gewichte, gemittelte und mit Standardabweichung versehene Wurzellängendichte [mm/cm³] und -volumen [mm³/cm³] und Wurzelhaarzyklen (WHZ) [mm³/cm³] für die Durchmessergruppen < 100 µm, 100-200 µm, 200-300 µm, 300-400 µm und 400 µm + und für jede Kultur (A). Gewichtete, gemittelte und mit Standardabweichung versehene Gesamtwurzellänge [mm/cm³], -oberfläche [mm²/cm³], -volumen [mm³/cm³] und WHZ [mm³/cm³] für jede Kultur. Kulturen die mit denselben Buchstaben markiert sind unterscheiden sich nicht signifikant. Der Tukey-Test wurde für Länge, Volumen, Oberfläche und WHZ separat berechnet. Für den WHZ wies Örztlich eine andere Varianz als der Rest der Kulturen auf. Er wurde daher bei der Varianzanalyse nicht berücksichtigt und mit einem x gekennzeichnet. (B). (n=4)

UTM	...	Unterirdische Trockenmasse bzw. Wurzelmasse [dt/ha]
OTM	...	Oberirdische Trockenmasse bzw. Sprossmasse [dt/ha]
TM	...	Gesamte Trockenmasse (Wurzelmasse + Sprossmasse) [dt/ha]
Pkwu	...	Phosphorkonzentration in der Wurzeltrockenmasse [mg/g]
Pksp	...	Phosphorkonzentration in der Sprosstrockenmasse [mg/g]
Psp	...	Phosphormenge in der Sprosstrockenmasse [kg/ha]
Pwu	...	Phosphormenge in der Wurzeltrockenmasse [kg/ha]
Pges	...	Gesamte aufgenommene Phosphormenge [kg/ha]
Pbod	...	Bodenphosphor zum Ende des Versuches [g/kg]
Pcal	...	Cal-löslicher Phosphor [μ g/g]
Pase	...	Phosphataseaktivität [μ g P-Nitrophenol/g Boden]
pH	...	Boden-pH
WuL	...	Wurzellängendichte [mm/cm ³]
WuO	...	Wurzeloberfläche [mm ² /cm ³]
WuV	...	Wurzelvolumen [mm ³ /cm ³]
WHL	...	Wurzelhaarlänge [μ m]
WHZ	...	Wurzelhaarzylinder [mm ³ /cm ³]

Für die Korrelationen wurden die Parzellenmittelwerte

- a) über aller Kulturen hinweg (n=24)
- b) der gut bzw. schlecht gewachsenen Kulturen (n=12) und
- c) der einzelnen Kulturen (n=4) verwendet.

Für a) und b) wird mit dem α -Niveau 5% gearbeitet. Da für die Korrelationen der einzelnen Kulturen nur vier Mittelwerte zur Verfügung standen, wurde dafür das α -Niveau 10% verwendet. Die Korrelationen wurden mit Spearman durchgeführt (+ $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). Dabei werden unter anderem die Begriffe direkter Zusammenhang, indirekter Zusammenhang und Korrelationsnetzwerk verwendet. Direkter Zusammenhang bedeutet, dass zwischen zwei Parametern A und B eine signifikante Korrelation besteht. Ein indirekter Zusammenhang kann auftreten wenn zwei Parameter A und B untereinander nicht signifikant korrelieren, jedoch mit einem dritten Parameter C signifikant korrelieren. Zum Beispiel könnte die P-Aufnahme mit der Phosphataseausscheidung korreliert sein und die Phosphataseausscheidung wiederum mit der Wurzelhaarlänge. Zwischen Wurzelhaarlänge und der P-Aufnahme besteht jedoch kein signifikanter Zusammenhang. Von einem Korrelationsnetzwerk ist die Rede, wenn zumindest drei Parameter miteinander direkt oder indirekt verknüpft sind. Es werden nun zuerst die Korrelationen der einzelnen Kulturen, dann die Korrelationen aller Kulturen und schließlich die Korrelationen der gut bzw. schlecht gewachsenen Zwischenfrüchte beschrieben.

5.4.1 Korrelationen bei Senf

Bei Senf gibt es zwischen den meisten analysierten Parametern direkte und indirekte Zusammenhänge (siehe Abb. 5.13). Es korrelieren Pges, Psp, Pwu und OTM signifikant ($\rho = 1^+$ bis 1^{**}). OTM, Pges und Psp sind miteinander positiv und

mit Pwu negativ korreliert. Weiters sind OTM, Psp und Pges mit Pase negativ (jeweils $\rho=0.8^+$ bis $\rho=0.8^*$) und Pwu mit Pase positiv verbunden ($\rho=1^+$). OTM ist außerdem mit Pcal positiv korreliert ($\rho=0.8^*$). Pcal korreliert weiters mit Pase ($\rho=1^+$) und pH ($\rho=0.95^+$) negativ und mit WuL und dem Wurzelhaarzylinder (WHZ) positiv (jeweils $\rho=1^+$). Die Wurzellängendichte, der WHZ und die WuO und WuV sind untereinander positiv verbunden ($\rho=1^+$ bis $\rho=1^*$). WuL, WuO, WuV und WHZ sind positiv mit der Trockenmasse ($\rho=1^*$ bis $\rho=1^{**}$) und negativ mit der Wurzelphosphorkonzentration ($\rho=1^+$ bis $\rho=1^{**}$) verknüpft. Die WuO und das WuV korrelieren schließlich mit der UTM. UTM ist positiv mit der TM korreliert ($\rho=0.8^+$), TM ist negativ mit der Pkwu korreliert ($\rho=1^*$), und Pkwu steht in Zusammenhang mit der Pase-Ausscheidung ($\rho=1^+$). Die Trockenmasse und die WuPk stehen also in direktem Zusammenhang mit den Wurzelparametern. OTM, Pwu, Psp und Pges sind hingegen nur indirekt über Pkwu, Pcal oder Pase mit den Wurzelparametern verknüpft. Die Wurzelhaarlänge und der Gesamtbodenphosphor stehen in keinem signifikanten Verhältnis mit der Phosphoraufnahme.

5.4.2 Korrelationen bei Leindotter

Bei Leindotter sind Pges und Pwu mit Pbod positiv verknüpft (jeweils $\rho=0.8^+$). $Pbod \sim Pase$ ($\rho=1^*$) sowie $Pges \sim Pase$ ($\rho=0.8^*$) sind negativ korreliert. Weiters korrelieren Pges und WHL ($\rho=0.8^+$) sowie $Pbod \sim WHL$ ($\rho=1^*$) positiv und Pase korreliert mit WHL negativ ($\rho=1^{**}$) (siehe Abbildung 5.14). Mit der WHL steigt außerdem die UTM ($\rho=0.8^+$) und die UTM ist schließlich negativ mit dem Pcal verknüpft ($\rho=0.8^*$). Der Wurzelphosphor ist im Gegensatz zum Pbod und Pges nicht mit der Pase und der WHL verknüpft, sondern positiv mit dem WHZ ($\rho=0.8^*$) korreliert. Außerdem steht sie in engem Zusammenhang mit der WuPk ($\rho=0.8^*$) und der WuPk mit dem Wurzelhaarzylinder ($\rho=1^{**}$). Schließlich gibt es noch eine schwache Korrelation zwischen WHZ, WuPk und WuV ($\rho=0.4^+$). Psp und OTM sind positiv korreliert ($\rho=1^+$), sind jedoch mit keinem anderen Parameter verknüpft. Der pH-Wert und die Wurzellängendichte waren mit keinem anderen Parameter signifikant verbunden.

5.4.3 Korrelationen bei Buchweizen

Bei Buchweizen waren die Phosphoraufnahme (Pges, Psp, Pwu) und auch die Trockenmasseproduktion (OTM, UTM, TM) signifikant mit der Wurzellängendichte, der WuO und dem WuV korreliert ($\rho=0.8^+$ bis $\rho=1^{**}$)! (siehe auch Abb. 5.15). Der WHZ ist im Gegensatz dazu nur mit der UTM ($\rho=0.8^*$), der TM ($\rho=0.8^+$) und dem WuP verknüpft ($\rho=0.8^+$). Weiters ist die Spross-P-Konzentration negativ mit der Pase-Ausscheidung verknüpft ($\rho=0.4^+$). Außerdem sank mit Zunahme des Pcal die Wurzelhaarlänge ($\rho=1^*$). Es konnten keine Wechselwirkungen mit dem Boden-P oder dem pH-Wert festgestellt werden. (siehe Abb. 5.15)

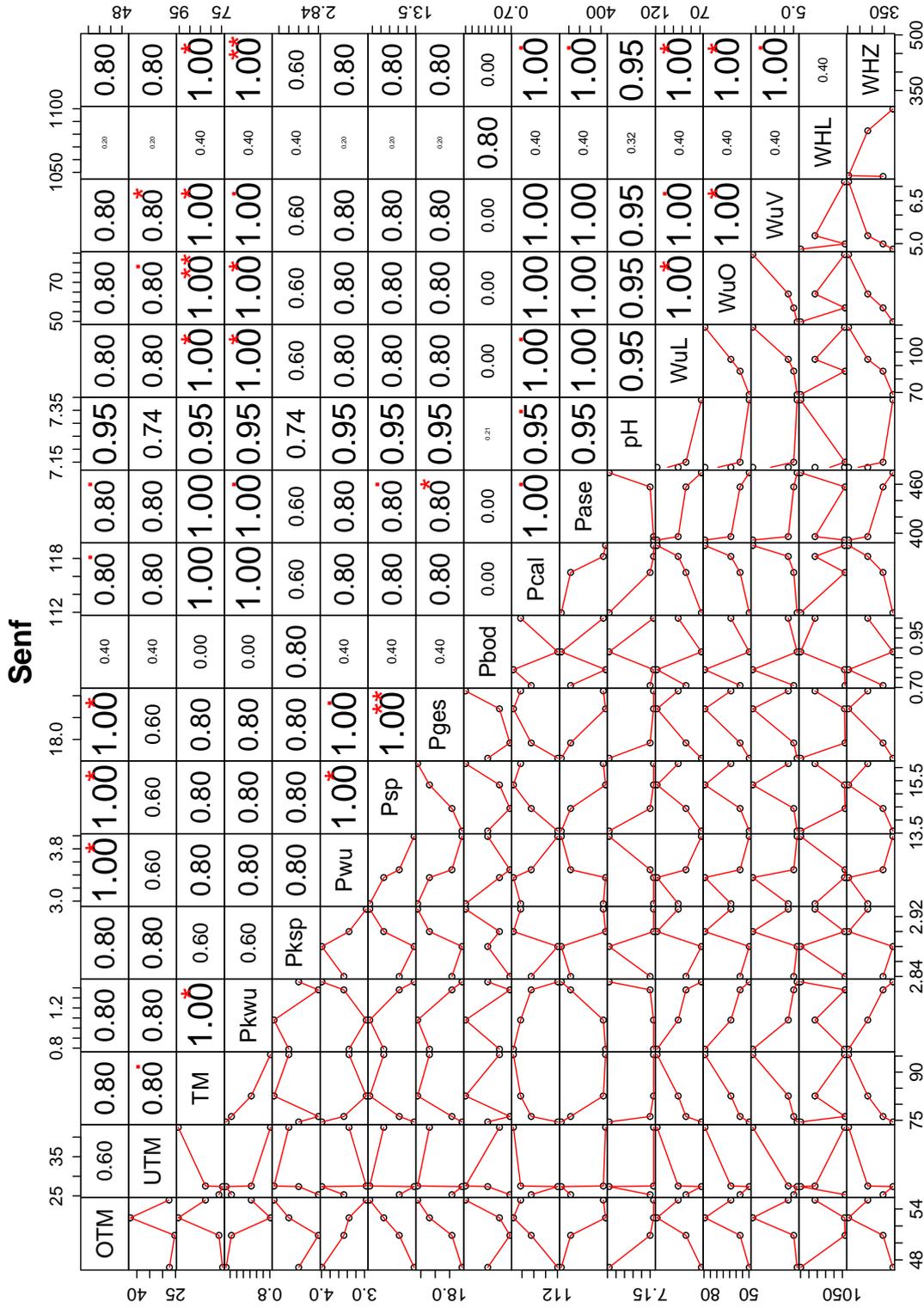


Abbildung 5.13: Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Senf nach Spearman (* p<0.1, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001) (n=4) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellenmittelwerte mit lokaler Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

5 Ergebnisse

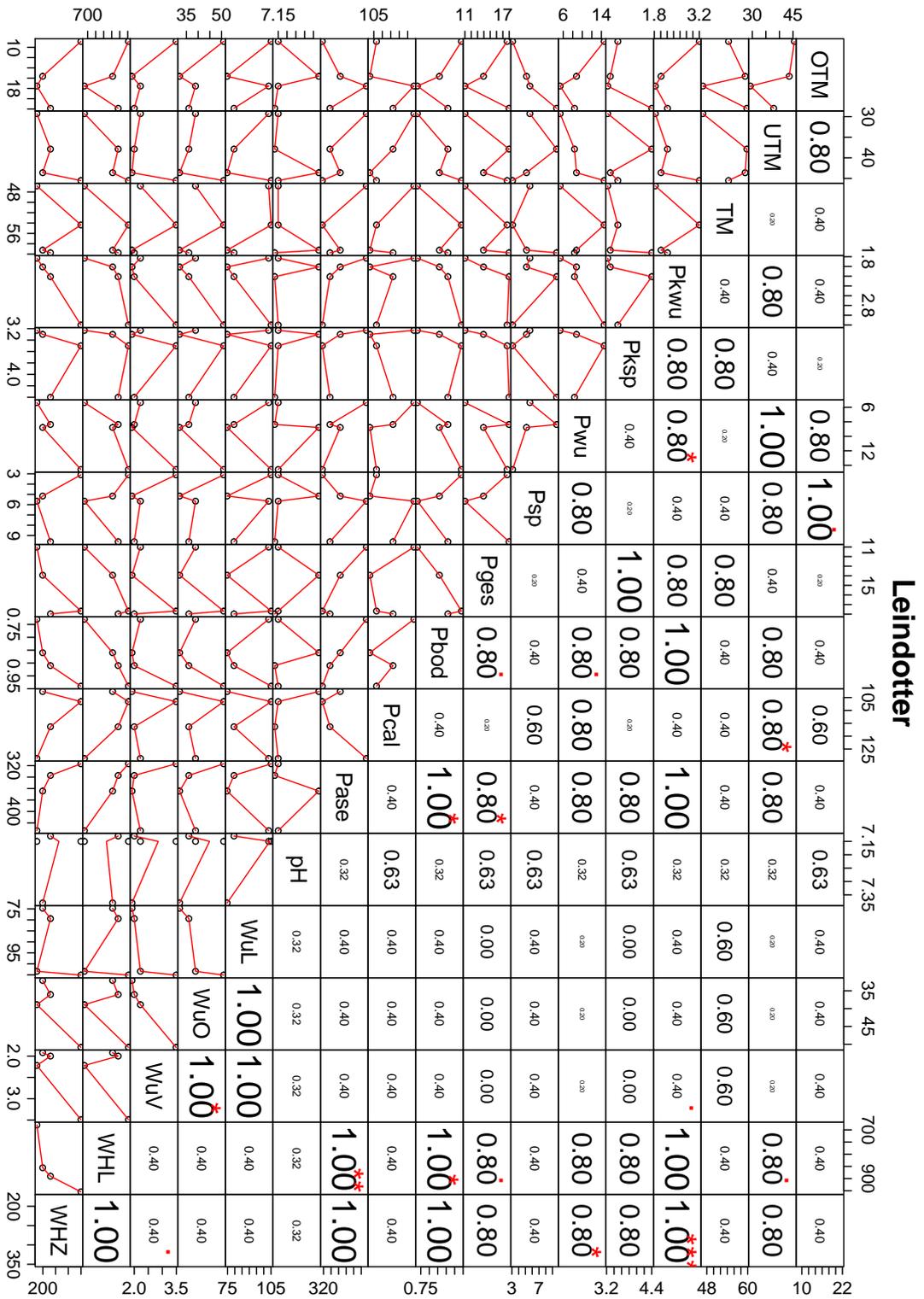


Abbildung 5.14: Korrelationen der Parzellennittelwerte von Leindotter nach Spearman ($p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$) ($n=4$) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellennittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

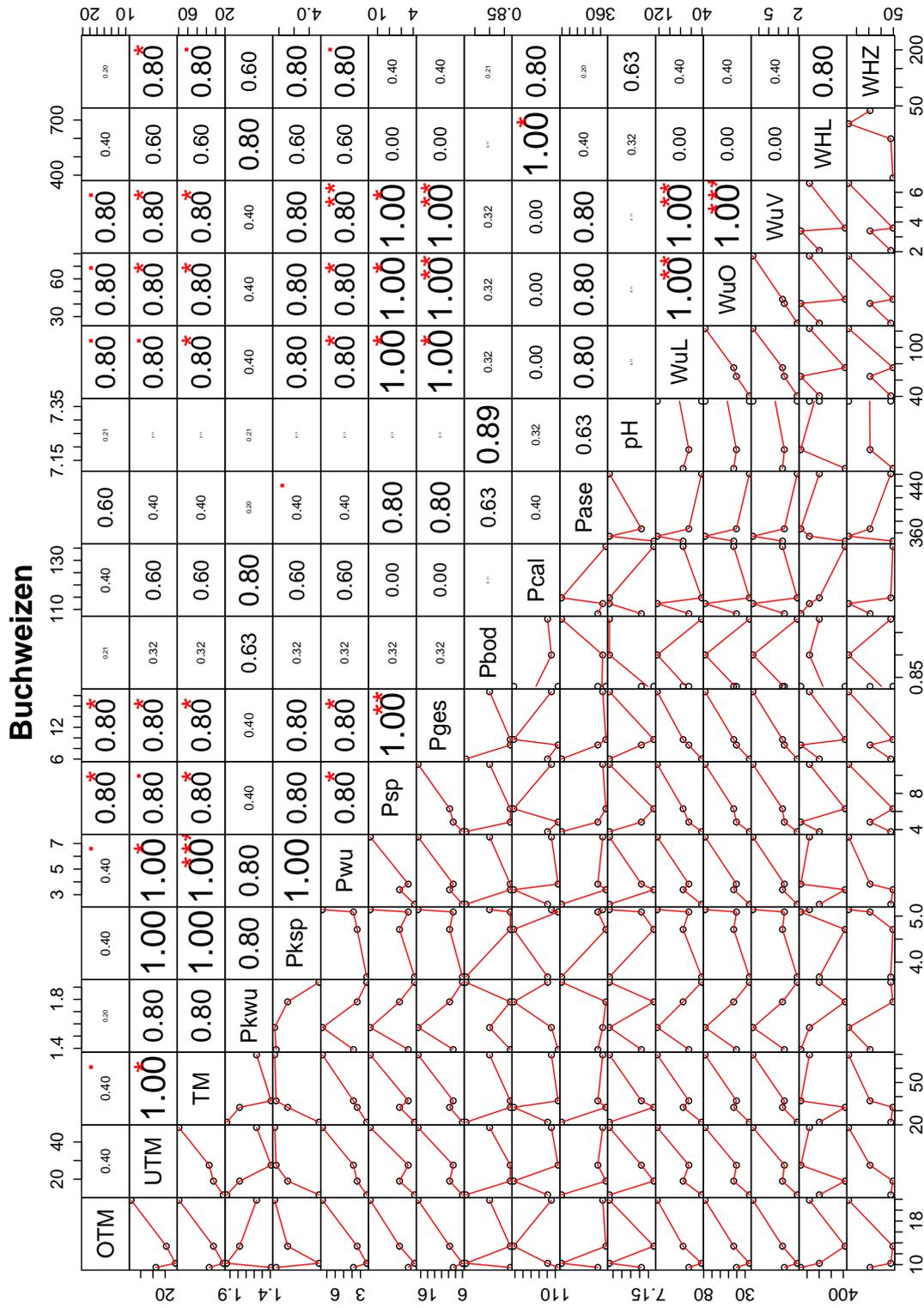


Abbildung 5.15: Korrelationen der Parzellenmittelwerte von Buchweizen nach Spearman (* p<0.1, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001) (n=4) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellenmittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

5.4.4 Korrelationen bei Ölrettich

Beim Ölrettich gibt es drei voneinander getrennte Korrelationsnetzwerke. Das erste Netzwerk besteht zwischen den Pase, Pcal sowie OTM, TM, Pges und Psp (siehe Abb.5.16). Zwischen Pase und den Parametern Pges ($\rho=0.8^+$), Psp ($\rho=0.8^*$), OTM ($\rho=0.4^*$) und TM ($\rho=0.8^+$) besteht ein signifiant negativer Zusammenhang. Zwischen OTM~Pcal ($\rho=0.4^*$) sowie Psp~Pcal ($\rho=0.8^+$) ist auch ein negativer Zusammenhang zu erkennen. Pcal und Pase waren signifikant positiv korreliert ($\rho=1^*$). Die OTM ist außerdem mit der Wurzelphosphorkonzentration positiv korreliert ($\rho=1^*$).

Das zweite Korrelationsnetzwerk besteht zwischen UTM, Pwu, dem Boden-pH sowie den Wurzelparametern WHL und WHZ. UTM und Pwu korrelieren positiv miteinander ($\rho=1^*$) sowie mit dem pH ($\rho=0.95^+$ bei Pwu bzw. $\rho=0.95^*$ bei UTM) und der WHL (jeweils $\rho=1^*$). Der Wurzelphosphor ($\rho=0.6^*$) und der pH-Wert (0.74^*) sind außerdem mit dem Wurzelhaarzylinder korreliert.

Das dritte Korrelationsnetzwerk besteht zwischen dem Boden-P, dem Wurzelvolumen, der Wurzeloberfläche und indirekt mit der Wurzellängendichte. Sowohl das Wurzelvolumen ($\rho=1^*$) als auch die Wuzeloberfläche ($\rho=0.8^+$) nehmen mit steigendem Bodenphosphor ab. Die Wurzellängendichte ist positiv mit der Wurzeloberfläche korreliert ($\rho=1^*$). Der Spross-P war mit keinem anderen Parameter korreliert.

5.4.5 Korrelationen bei Phacelia

Bei Phacelia gibt es zwei nebeneinander stehende Korrelationsnetzwerke sowie zwei Korrelationen, die je nur zwischen zwei Parametern bestehen. Das *erste Netzwerk* besteht aus OTM, TM, Psp, Pges, Pbod sowie der Wurzellängendichte, der WuO und der WHL. OTM, TM und Psp korrelieren positiv miteinander (jeweils $\rho=1^*$) und negativ mit dem Boden-P (jeweils $\rho=1^*$). Psp ist weiters mit Pges positiv ($\rho=0.8^+$) und mit der Wurzellängendichte negativ korreliert (siehe auch Abb.5.17). Die Wurzellängendichte ist wiederum mit der Wurzeloberfläche korreliert ($\rho=0.8^*$). WuL und WuO korrelieren negativ mit der WHL: WuL~WHL ($\rho=0.8^*$), WuO~WHL ($\rho=1^*$). Das *zweite Netzwerk* besteht zwischen dem Wurzelhaarzylinder, dem Pcal und der Pase-Aktivität. WHZ und Pase-Aktivität korrelieren positiv ($\rho=1^{**}$), WHZ mit Pcal negativ ($\rho=0.8^+$). Pase und Pcal sind folglich auch negativ korreliert ($\rho=0.8^*$). Neben den beiden Netzwerken sind der WuP mit der WuPk ($\rho=1^*$) und das Wurzelvolumen mit der UTM ($\rho=1^{**}$) jeweils positiv korreliert.

5.4.6 Korrelationen bei Saatwicke

Bei Saatwicke ist die UTM der einzige Parameter der Pflanzenproduktivität, welcher mit Wurzel-/Bodenparameter signifikant korreliert (Abb. 5.18). Sie ist positiv mit dem Pcal ($\rho=1^*$) und negativ mit dem pH-Wert und der Wurzelhaarlänge korreliert. Die Wurzelhaarlänge korreliert wiederum negativ mit dem Boden-P

5 Ergebnisse

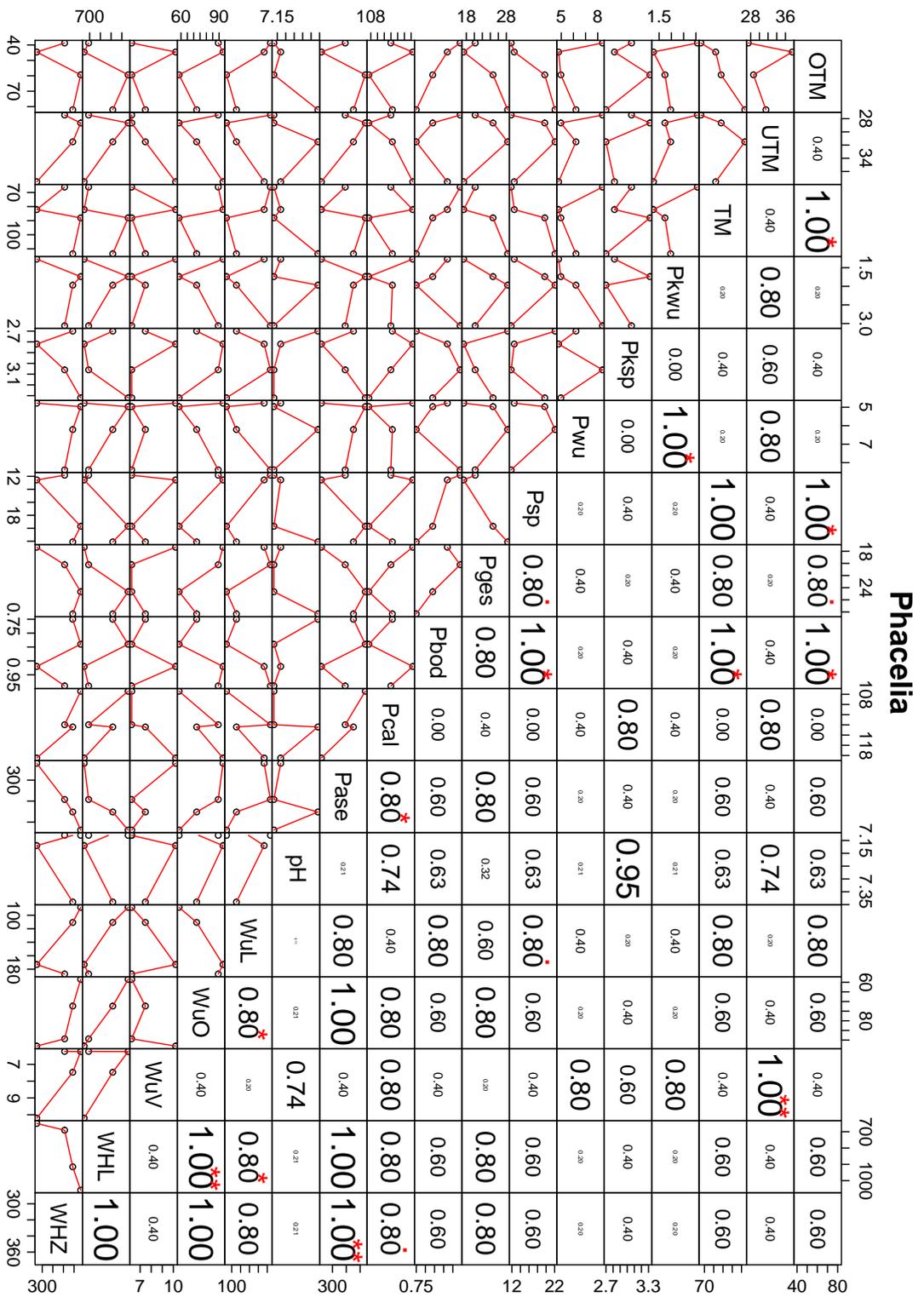


Abbildung 5.17: Korrelationen der Parzellennittelwerte von Phacelia nach Spearman ($p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$) ($n=4$) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellennittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

($\rho=0.95^+$) und mit dem Pcal ($\rho=1^*$). Der Boden-P ist weiters negativ mit der Palse ($\rho=0.95^+$), diese wiederum positiv mit dem WHZ korreliert ($\rho=1^+$). OTM, TM, Psp, Pwu und Pges sind allesamt miteinander positiv korreliert ($\rho=1^+$ bis $\rho=1^{***}$). Jedoch gibt es zwischen diesen Werten und den Boden-/Wurzelparametern keine signifikanten Zusammenhänge.

5.4.7 Korrelationen aller Zwischenfrüchte

Bei Betrachtung aller Kulturen gibt es zwischen den Merkmalen der Pflanzenproduktivität hochsignifikante Wechselwirkungen (siehe Abb. 5.19). Pges, Psp, OTM und TM sind höchst signifikant positiv korreliert (**). Weiters ist die unterirdische Trockenmasse sehr eng mit dem Wurzelposphor verknüpft ($\rho=0.79^{***}$). Es ist außerdem zwischen den Wurzelparametern WuL, WuO, WuV, WHL, WHZ und den Merkmalen der Pflanzenproduktivität ein signifikanter positiver Zusammenhang festzustellen. WHL und WHZ sind weiters mit der Pksp negativ korreliert. Der kleinste gemeinsame Nenner der über alle Kulturen hinweg die Pflanzenproduktivität am besten beschreibt, ist der WHZ ($\rho=0.61^{**}$ bis $\rho=0.89^{***}$). Außerdem kann über alle Kulturen hinweg ein negativer Zusammenhang zwischen Pcal und der WHL gefunden werden ($\rho=0.36^*$). Dieser ist jedoch nicht sonderlich stark ausgeprägt.

5.4.8 Korrelationen der gut gewachsenen Zwischenfrüchte

Die TM, OTM, Psp und Pges waren dabei sehr eng miteinander korreliert (***) (siehe Abb. 5.20). Psp, Pges und OTM korrelieren negativ mit dem Pcal (* bis **). Die Trockenmasse ist dabei am schwächsten korreliert ($\rho=0.18^*$), Pges am stärksten ($\rho=0.66^{**}$). Weiters gibt es zwischen Psp und Boden-P einen negativen Zusammenhang ($\rho=0.59^*$). TM und Pges sind außerdem mit dem pH-Wert korreliert ($\rho=0.24^*$ bei Pges; $\rho=0.42^*$ bei TM). Zwischen UTM ($\rho=0.71^{**}$), TM ($\rho=0.76^*$), Pges ($\rho=0.45^*$) und dem WHZ gibt es weitere Korrelationen. Der WHZ ist positiv mit der WHL korreliert ($\rho=0.77^{**}$), die WHL ist negativ mit der Wurzellängendichte verbunden ($\rho=0.34^*$), und die Wurzellängendichte negativ mit der Phosphatase ($\rho=0.72^{**}$) verknüpft.

5.4.9 Korrelationen der schlecht gewachsenen Zwischenfrüchte

Bei den schlecht gewachsenen Zwischenfrüchten korrelieren vor allem UTM, TM, Pwu und Pges ($\rho \geq 0.9^{**}$) (siehe Abb. 5.21). Psp und OTM sind auch miteinander korreliert, hängen jedoch in geringerem Maße mit Pges zusammen (Psp $\rho=0.57^*$, OTM $\rho=0.58^*$). UTM, TM, Pwu und Pges korrelieren weiters signifikant mit der Wurzellängendichte (* bis **) und dem WHZ (* bis ***). Die WHL korreliert signifikant mit TM, UTM und Pwu ($\rho \geq 0.61^*$ bis **). Weiters gibt es einen negativen Zusammenhang zwischen WHL und Pcal ($\rho=0.58^*$).

5 Ergebnisse

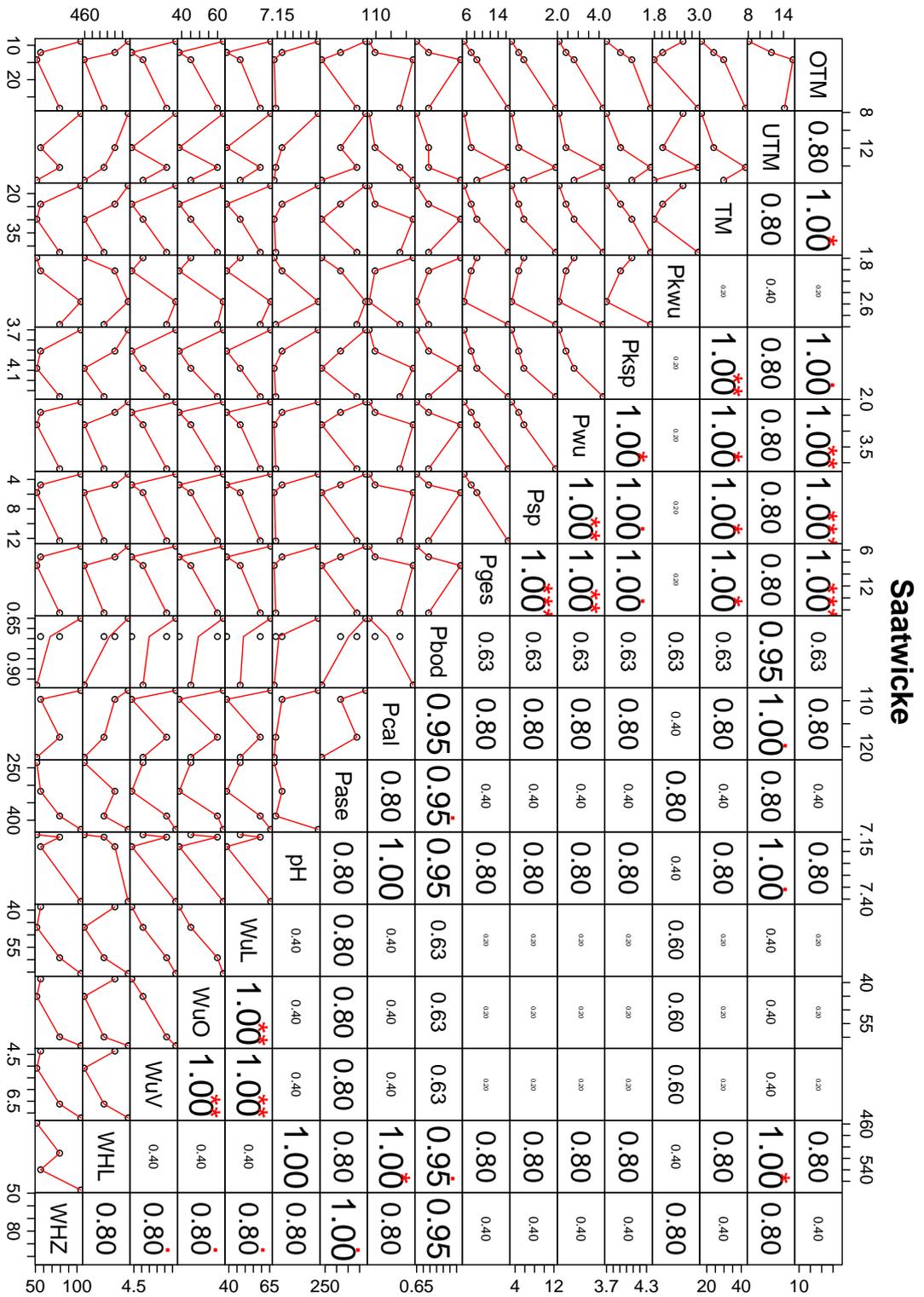


Abbildung 5.18: Korrelationen der Parzellennittelwerte von Saatwicke nach Spearman (* $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$) ($n=4$) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellennittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

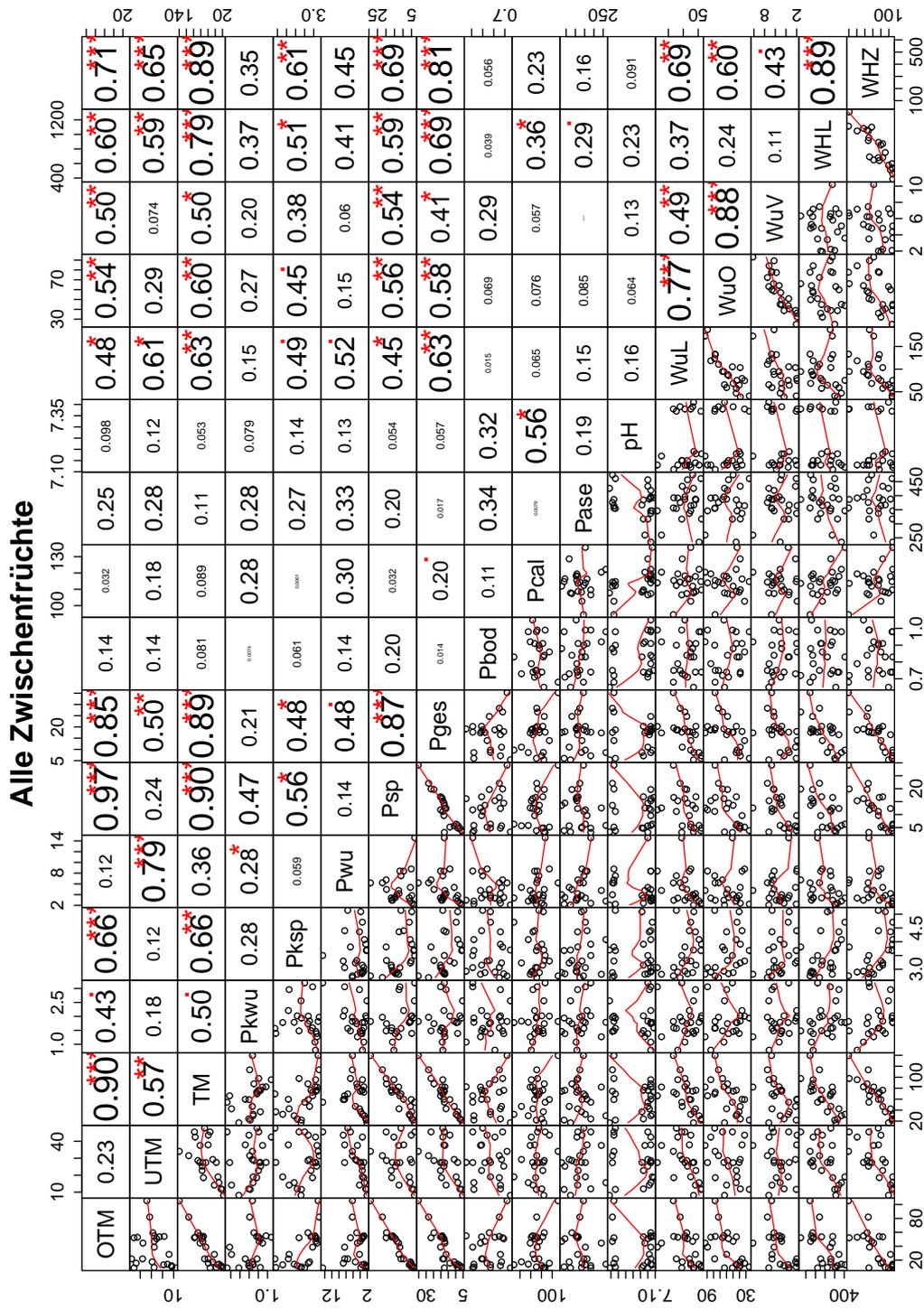


Abbildung 5.19: Korrelationen aller Parzellenmittelwerte nach Spearman (* p<0.1, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001) (n=24) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellenmittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

5 Ergebnisse

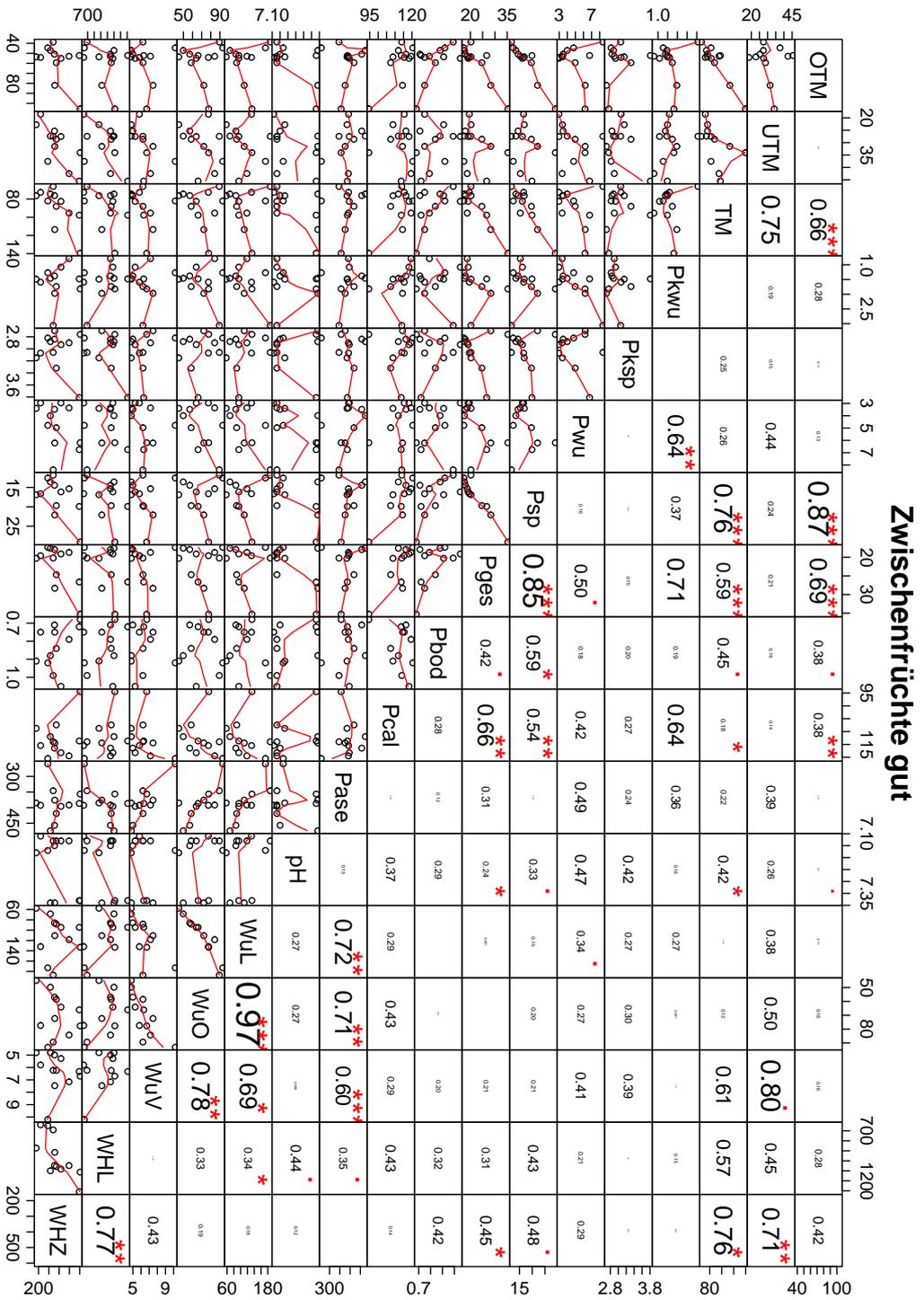


Abbildung 5.20: Korrelationen der Parzellennittelwerte der gut gewachsenen Kulturen, Örtlich, Senf und Phacelia, nach Spearman (* $p < 0.1$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$) ($n=12$) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellennittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

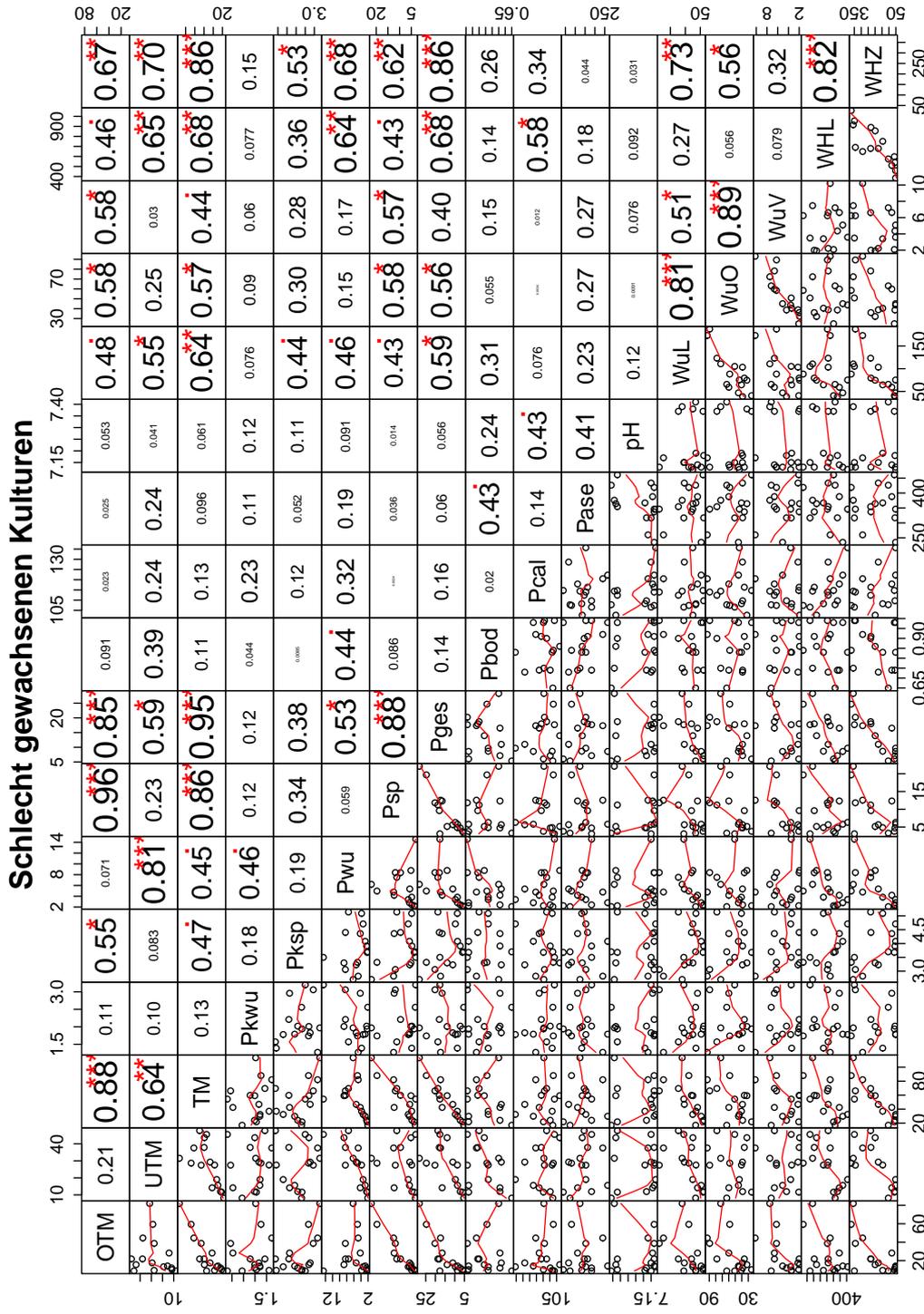


Abbildung 5.21: Korrelationen der Parzellenmittelwerte der schlecht gewachsenen Kulturen, Leindotter, Saatwicke und Buchweizen, nach Spearmann ($p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$) ($n=12$) (oberhalb der Diagonale). Scatterplots aller Parzellenmittelwerte mit lokalen Regressionskurven (loess) (unterhalb der Diagonale).

6 Diskussion

In der Diskussion sollen nun zuerst Anfangs der Phosphorversorgung des Standortes dargelegt werden bevor die Hypothesen dieser Arbeit besprochen und weiters mögliche kausale Zusammenhänge innerhalb und zwischen den Kulturen diskutiert werden. Danach folgt ein kurzer Abschnitt in dem eine potentielle Düngerwirkung der Kulturen diskutiert wird. Zuletzt werden die Ergebnisse der Methode zum Schätzen der Wurzelhaardichte diskutiert.

Phosphorversorgung des Standortes Der Versuchsstandort war gut mit Phosphor versorgt. Nach der *Richtlinie für Sachgerechte Düngung* befand sich der Boden zu Ende des Versuches in Gehaltsklasse D (Nährstoffgehalt: hoch; 112-174 g/kg), zu Beginn des Versuches in Gehaltsklasse C (Nährstoffgehalt: ausreichend; 47-111 g/kg) (vgl. Baumgarten et al., 2006, S.15). Der Pcal wies bei allen Kulturen am Ende des Versuches einen höheren Mittelwert als zu Beginn des Versuches auf. Dies zeigt wie dynamisch sich der Pcal im Jahreslauf verhalten kann. Der Phosphorgehalt im Boden war um ein vielfaches höher als der Pcal.

Im Mittel lag der Phosphorgehalt im Boden zu Ende des Versuches bei 0.84 g/kg. Geht man bei dem Standort (schluffiger Lehm) von einer Lagerungsdichte von 1.2 - 2.0 g/cm³ aus (vgl. Blume et al., 2010, S.180), entspricht das im Oberboden (0-20 cm) zwischen 2020 und 3360 kg P/ha. Diese Werte stimmen relativ gut mit den Berechnungen von Lindenthal (2000, S.5) überein, der bei einer mittleren Lagerungsdichte von 1.5 g/cm³ für österreichische Böden im Schnitt 1700 bis 3000 kg P/ha angibt. Im Unterboden und im Ausgangsgestein sind vermutlich noch viel höhere P-Gehalte zu finden Lindenthal (2000, S.5f). Bei den Gesamtphosphormessungen gab es eine Reihe von Ausreißern mit viel geringeren P-Mengen als die mittleren gemessenen Phosphormengen. Dies zeigt, dass Phosphor in Böden sehr heterogen verteilt sein kann.

6.1 Die Hypothesen

Hypothese 1 *Zwischen den Kulturen ist bezüglich der Phosphoraufnahme kein Unterschied festzustellen.*

Buchweizen und Leindotter wuchsen teilweise sehr schwach, sodass sowohl die oberirdische als auch unterirdische Pflanzenmasse an den dichtest bewachsenen Stellen geerntet wurde. Es wurden dabei teilweise, je nach Parzelle, fast alle Pflanzen geerntet. Die Trockenmassen und Phosphoraufnahmen von Buchweizen und

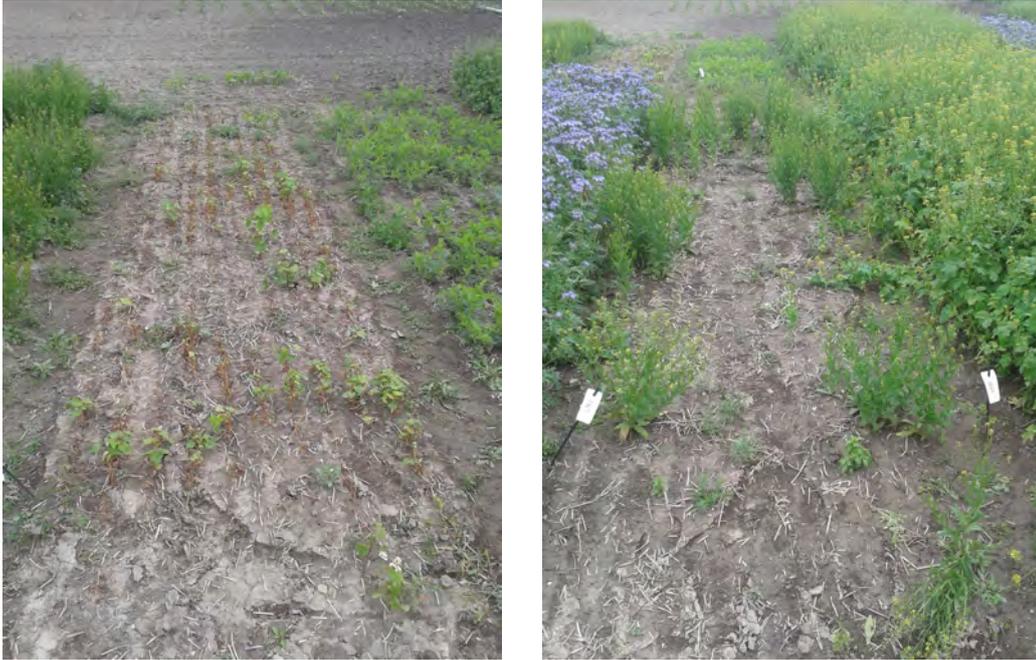


Abbildung 6.1: Besonders schlecht bewachsene Parzellen. Buchweizen (**links**), Leindotter (**rechts**). Die Ernte der Sprossmasse zur Bestimmung der Trockensubstanz und die Ernte der Wurzeln wurde an den am dichtesten bewachsenen Stellen durchgeführt. Die Trockenmasse und Phosphoraufnahme von Buchweizen und Leindotter sind daher als potentielle Trockenmasse bzw. Phosphoraufnahme anzusehen.

Leindotter sind daher als Maximalwerte zu betrachten, die potentiell von einem schlecht gewachsenen, aber geschlossenen Bestand aufgenommen worden wären. Buchweizen wies dabei noch größere Wachstumslücken als Leindotter auf (siehe Abbildung 6.1).

Für Ölrettich, Senf und Phacelia entspricht die berechnete Phosphoraufnahme tatsächlichen Mittelwerten. Ölrettich konnte am meisten P aufnehmen, dies war jedoch gegenüber Senf und Phacelia nicht signifikant unterschiedlich. Auch unter alleiniger Betrachtung des Spross-Phosphors beziehungsweise des Wurzel-Phosphors konnten keine Unterschiede zwischen den drei Kulturen festgestellt werden. Da die schlecht gewachsenen Kulturen außer Konkurrenz stehen, kann die erste Arbeitshypothese, „Zwischen den Kulturen ist bezüglich der Phosphoraufnahme kein Unterschied festzustellen“, angenommen werden.

Hypothese 2 *Die Kulturen unterscheiden sich hinsichtlich der Phosphataseausscheidungen, Wurzelhaarlängen, Wurzelhaardichten, Wurzellängen, Wurzeloberflächen, dem Wurzelvolumen und dem Wurzelhaarzylinder nicht.*

Bei den *Phosphataseausscheidungen* konnte einzig zwischen Senf und Saatwicke ein signifikanter Unterschied gefunden werden. Die anderen Kulturen waren sehr

ähnlich.

Die Verteilungen der Wurzelhaarlängen waren zwischen allen Kulturen bei einem α -Niveau von 5% signifikant verschieden.

Bei der Messung der *Wurzelhaardichte* an unterschiedlichen Wurzeldurchmessern wurden Mittelwertsvergleiche ad absurdum geführt. Dies wurde erst entdeckt als die Wurzelhaardichte über dem Wurzeldurchmesser grafisch dargestellt wurde. Dabei konnte festgestellt werden, dass sich die Wurzelhaardichte mit Änderung des Wurzeldurchmessers wesentlich verändern kann (siehe Kapitel 5.3.3). Hypothese 2 konnte für die Wurzelhaardichte daher nicht geprüft werden.

Die *Wurzellängen* konnten einzig zwischen Phacelia und Saatwicke statistisch unterschieden werden, bei der *Wurzeloberfläche* nur zwischen Phacelia und Leindotter. Beim *Wurzelvolumen* waren die Unterschiede stärker ausgeprägt: Leindotter hatte das kleinste Volumen, gefolgt von Buchweizen, gefolgt von Ölrettich, Saatwicke und Senf, und zuletzt Phacelia mit dem größten Wurzelvolumen. Der *Wurzelhaarzylinder* streute zwischen den Kulturen viel stärker als Wurzellänge/-oberfläche oder -volumen. Ölrettich hatte eine signifikant andere Varianz als die anderen Kulturen und wurde daher nicht bei den Mittelwertsvergleichen miteinbezogen. Saatwicke hatte gemeinsam mit Buchweizen den kleinsten Wurzelhaarzylinder, Phacelia und Senf den größten. Für Wurzellänge, Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen gilt Hypothese 2 am ehesten für die Wurzellänge und die Wurzeloberfläche, da dabei jeweils nur ein signifikanter Unterschied feststellbar war. Beim Wurzelvolumen und dem Wurzelhaarzylinder gab es eine Reihe an Unterschieden bei den Kulturen. Hypothese 2 stimmt also für Wurzelvolumen und Wurzelhaarzylinder am wenigsten.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass immer zumindest ein Unterschied zwischen Kulturen festgestellt werden konnte. Für die Phosphataseaktivität, die Wurzellänge und die Wurzeloberfläche sind jeweils zwei Kulturen signifikant voneinander unterscheidbar. Für Wurzelvolumen und Wurzelhaarzylinder mehr als zwei Kulturen und für die Wurzelhaarlänge alle Kulturen. Hypothese 2 muss also Verworfen werden.

Hypothese 3 Die Schwankungen der Phosphoraufnahme zwischen den Kulturen und auch innerhalb der Kulturen lassen sich nicht durch die Wurzelparameter erklären.

Dies gilt für Saatwicke und Phacelia, jedoch nicht für Buchweizen ($P_{ges} \sim WuL$, $P_{ges} \sim WuO$, $P_{ges} \sim WuV$), Senf ($P_{ges} \sim Pase$), Leindotter ($P_{ges} \sim Pase$, $P_{ges} \sim WHL$) und Ölrettich ($P_{ges} \sim Pase$). Bei der Betrachtung aller Kulturen ($P_{ges} \sim WuL$, $P_{ges} \sim WuO$, $P_{ges} \sim WuV$, $P_{ges} \sim WHL$, $P_{ges} \sim WHZ$), der gut gewachsenen ($P_{ges} \sim WHZ$) und der schlecht gewachsenen Zwischenfrüchte ($P_{ges} \sim WuL$, $P_{ges} \sim WHL$) konnte die Streuung der Phosphoraufnahme in unterschiedlichem Maße durch die Wurzelparameter erklärt werden. Hypothese 3 muss also für den gesamten Versuch, als auch für die gut/schlecht gewachsenen Kulturen verworfen werden. Unter

alleiniger Betrachtung von Phacelia oder Saatwicke kann die Hypothese jedoch angenommen werden.

Hypothese 4 Die Wurzelparameter stehen in keiner signifikanten Wechselwirkung mit dem gesamten Bodenphosphor und dem Pcal.

Für Leindotter (Pbod~Pase, Pbod~WHL), Ölrettich (Pbod~WuO, Pbod~WuV) und Saatwicke (Pbod~Pase, Pbod~WHL) gibt es signifikante Zusammenhänge zwischen Pbod und den Wurzelparametern. Weiters sind bei Saatwicke (Pcal~WHL), Phacelia (Pcal~Pase, Pcal~WHZ), Buchweizen (Pcal~WHL), Senf (Pcal~Pase, Pcal~WuL, Pcal~WHZ), Ölrettich (Pcal~Pase) und Leindotter (Pcal~WHL) signifikante Wechselwirkungen zwischen Pcal und zumindest einem Wurzelparameter zu finden. Auch für den gesamten Versuch (Pcal~WHL) und die schlecht gewachsenen Zwischenfrüchte (Pcal~WHL) findet sich ein derartiger Zusammenhang. Es gibt also für jede einzelne Kultur, aus Perspektive des gesamten Versuchs und bei alleiniger Betrachtung der schlecht gewachsenen Zwischenfrüchte signifikante Zusammenhänge zwischen Pcal und zumindest einem Wurzelparameter. Im Gegensatz dazu korreliert Pbod nur bei Leindotter, Ölrettich und Saatwicke mit Wurzelparametern. Hypothese 4 muss demnach für Pcal für jede einzelne Kultur, sowie für die schlecht gewachsenen Kulturen und auch für den gesamten Versuch verworfen werden, kann jedoch für die gut gewachsenen Kulturen angenommen werden. Für Pbod kann Hypothese 4 angenommen werden da nur teilweise Zusammenhänge zwischen Wurzel- und Bodenparametern erklärt werden können.

Hypothese 5 Zwischen der Phosphoraufnahme der Kulturen und dem Bodenphosphor ist keine Wechselwirkung feststellbar.

Diese Hypothese stimmt für den gesamten Versuch und für jede Kultur außer für Pges~Pbod bei Leinotter, und für Pges~Pcal bei Ölrettich. Auch bei Betrachtung der gut gewachsenen Zwischenfrüchte ist der Zusammenhang Pges~Pcal zu finden. Hypothese 5 kann also größtenteils angenommen werden.

6.2 Korrelationen und mögliche kausale Zusammenhänge

An dieser Stelle werden erst die Korrelationsnetzwerke der Kulturen diskutiert und in Folge gegenübergestellt. Als Datengrundlage dienen je Kultur die Analyse-daten von vier Parzellen (n=4). Die Ergebnisse haben daher wenig Aussagekraft, sollen aber dennoch diskutiert werden. Die zu den einzelnen Kulturen gehörenden Korrelationstabellen sind in Kapitel 5.4 ab Seite 88 zu finden.

Senf

Bei Senf sind die Pase-Ausscheidungen negativ mit der OTM, Psp und Pges korreliert. Pase wurde also vermutlich vor allem bei P-Mangel produziert. Da die

6.2 Korrelationen und mögliche kausale Zusammenhänge

Pase-Ausscheidungen weiters negativ mit Pcal und dem WHZ korreliert und dieser wiederum mit der WuL positiv in Zusammenhang steht liegt die Vermutung nahe, dass bei ausreichender P-Versorgung ein größerer Wurzelhaarzylinder ausgebildet werden konnte. Bei P-Mangel konnte sich im Gegensatz dazu die Wurzel nicht ungehemmt entwickeln. Da bei P-Mangel die Aufnahme von leicht löslichen Phosphaten im Bereich des WHZ nicht zufriedenstellend war, wurden vermehrt Phosphatasen ausgeschieden. Da aber der Phosphormangel dabei nicht vollständig behoben werden konnte, entstand ein negativer Zusammenhang zwischen OTM, Psp, Pges und Pase.

Leindotter

Bei Leindotter besteht ein ähnlich negativer Zusammenhang zwischen Pase und Pges wie bei Senf. Es kann jedoch zusätzlich eine positive Korrelation von Pges und dem Boden-P beobachtet werden. Mit Anstieg von Pges und Boden-P steigt simultan die Wurzelhaarlängendichte, welche eng mit dem Wurzelhaarzylinder in Wechselwirkung steht. Der Zusammenhang zwischen Pbod und WHL erscheint auf den ersten Blick etwas eigen, da Wurzelhaare tendenziell unter P-Mangel länger und nicht kürzer werden (vgl. Zhu et al., 2005b). Da es jedoch zwischen Wurzelhaarlänge und UTM einen positiven, zwischen UTM und Pcal aber einen negativen Zusammenhang gibt, wird davon ausgegangen, dass mehr Boden-P in diesem Fall mit einer geringeren P-Pflanzenverfügbarkeit einhergeht. Die Anpassung an P-Mangel dürfte also wie bei Senf durch Pase-Ausscheidungen erfolgen, welche dann produziert werden, wenn sich die Wurzel aufgrund von P-Mangel nicht ungehemmt entwickeln kann.

Buchweizen und der Beitrag der Wurzellängendichte

Die Trockenmasseproduktion und Phosphoraufnahme bei Buchweizen lässt sich zum allergrößten Teil auf Wurzellängendichte, Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen zurückführen (siehe Abb. 6.2). Eine mögliche Erklärung dafür könnte sein, dass Phosphor speziell in landwirtschaftlich genutzten Böden zumeist im Oberboden akkumuliert ist (Szogi et al. 2011; Jobbágy und Jackson 2001). Daher haben Genotypen mit flachen Wurzelsystemen, im Gegensatz zu tief wurzelnden Genotypen, unter P-Mangelbedingungen hinsichtlich der Phosphoraufnahme einen komparativen Vorteil (Lynch und Brown, 2001). Buchweizen hat ein flacheres Wurzelwachstum als die anderen Kulturen (siehe Abb. 3.1 (S.50)).

Vor dem Hintergrund verschieden tiefer Wurzelsysteme könnte eine Erklärung für die signifikanten Korrelationen zwischen der WuL und der Pflanzenproduktivität bei Buchweizen sein, dass durch die einseitige Probenentnahme aus dem Oberboden (0-20 cm) ein viel größerer relativer Anteil des Wurzelsystems für die Analysen herangezogen werden konnte als es bei zum Beispiel bei Leindotter oder Ölrettich der Fall war. Wenn dies der Hauptgrund für den statistisch signifikanten Beitrag der WuL von Buchweizen zur P-Aufnahme wäre, so würde dies bedeu-

6 Diskussion

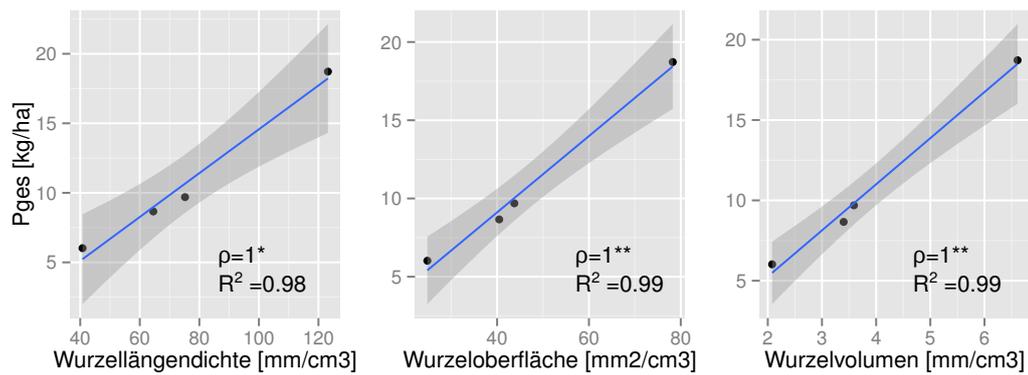


Abbildung 6.2: Bei Buchweizen sind $P_{ges} \sim WuL$ ($\rho=1^*$), $P_{ges} \sim WuO$ ($\rho=1^{**}$) sowie $P_{ges} \sim WuV$ ($\rho=1^{**}$) sehr eng miteinander korreliert. Der grau hinterlegte Bereich stellt den Konfidenzbereich (95%) dar.

ten, dass mit zunehmender Tiefe des Wurzelsystems der messbare Beitrag der Wurzellängendichte zur P-Aufnahme sinkt. Durch Analyse der Wurzelsysteme aus Abb.3.1 (S.50) mittels WinRhizo konnte der relative Anteil der Wurzellängendichte in den obersten 20 cm Boden in Relation zur Gesamtwurzellänge bestimmt werden (=Wurzelsystemanteil der obersten 20 cm Boden). Stellt man diese in Bezug zum Auftreten signifikanter direkter und indirekter Korrelationen der WuL mit der Phosphoraufnahme bzw. Trockenmasseproduktion der einzelnen Kulturen, so ist erkennbar, dass mit Abnahme des Wurzelsystemanteils in den obersten 20 cm weniger signifikante Wechselwirkungen der Wurzellängendichte auf die Phosphoraufnahme und Trockenmasseproduktion festgestellt werden können (siehe Tabelle6.1). Dies könnte ein Hinweis sein, dass sich die signifikanten Wechselwirkungen zwischen WuL und P_{ges} , P_{sp} , P_{wu} , TM, OTM, UTM bei Buchweizen aufgrund einer vollständigeren Beprobung des Wurzelsystems ergeben haben. Dafür würde auch sprechen, dass bei Betrachtung aller Kulturen die Phosphoraufnahmeunterschiede sehr gut durch die Wurzellängendichte erklärt werden können ($\rho = 0.63^{**}$). Andere Einflussfaktoren können dennoch nicht ausgeschlossen werden.

Weiters scheint es bei Buchweizen mit ansteigender Spross-P-Konzentration eine negative Regulation der Pse-Ausscheidung zu geben. Außerdem nimmt die Wurzelhaarlänge mit zunehmendem P_{cal} ab. Diese Anpassungen können jedoch die P-Aufnahmeschwankungen bei Buchweizen nicht erklären.

Ölrettich

Bei Ölrettich können drei Korrelationsnetzwerke beobachtet werden. Erstens stehen P_{se} und P_{cal} mit P_{sp} bzw. P_{ges} in engem negativen Zusammenhang: Je mehr P aufgenommen wurde, umso weniger P_{cal} wurde im Boden gemessen und umso weniger P_{se} wurde produziert. Zweitens stehen der Wurzelphosphor und die WHL bzw. der WHL sowie der pH-Wert in engem Verhältnis. Je höher der

6.2 Korrelationen und mögliche kausale Zusammenhänge

Kultur	Wurzelsystemanteil (0-20 cm)	Direkte Korrelation der WuL mit	Indirekte Korrelation der WuL mit
Buchweizen	55%	Pges, Psp, Pwu, TM, OTM, UTM	-
Phacelia	45%	Psp	Pges, OTM, TM
Senf	43%	TM	UTM, Pges, Psp, OTM
Leindotter	33%	-	-
Ölrettich	23%	-	-
Saatwicke	-	-	-

Tabelle 6.1: Gegenüberstellung des Wurzelsystemanteils im Oberboden zum Auftreten signifikanter direkter und indirekter Korrelationen zwischen Wurzellängendichte und P-Aufnahme (Pges, Psp, Pwu) bzw. TM-Produktion (TM, OTM, UTM). Als Wurzelsystemanteil im Oberboden wurde der theoretische Anteil der Wurzellänge in den obersten 20 cm Boden in Relation zum gesamten Wurzelsystem [%]. Zur Bestimmung des Anteils wurden die Wurzelportraits aus (Kutschera et al., 2009) gescannt und mittels WinRhizo analysiert. Da es für Saatwicke kein Wurzelportrait gab, konnte der Wurzelsystemanteil nicht berechnet werden. Je höher der Wurzelsystemanteil, umso häufiger korreliert die WuL mit Parametern der Pflanzenproduktivität. Dies könnte eine Erklärung sein, dass bei Buchweizen alle P-Aufnahme- und TM-Parameter mit der WuL statistisch in Wechselwirkung stehen.

Boden-pH war, desto länger waren die Wurzelhaare. Dies führte zu mehr Wurzelphosphor und zu mehr unterirdischer Trockenmasse. Die längeren Wurzelhaare führten außerdem zu einem größeren Wurzelhaarzylinder. Drittens gibt es eine negative Wechselwirkung zwischen dem Boden-P und dem Wurzelvolumen bzw. der Wurzeloberfläche. Je mehr Phosphor im Boden, umso weniger Wurzelvolumen wurde aufgebaut. Der einzige mögliche Kausalzusammenhang, der zwischen Pges bzw. TM mit Wurzelparametern hergestellt werden kann, ist also, dass bei mehr P-Aufnahme und Trockenmasseproduktion weniger Pase ausgeschieden wurde. Die Pase-Ausscheidung scheint also wie bei den anderen Kreuzblütlern, Senf und Leindotter, eine Anpassung an P-Mangel zu sein.

Phacelia

Bei Phacelia kann etwas völlig Gegensätzliches im Vergleich zu Buchweizen und den Kreuzblütlern beobachtet werden. Phacelia konnte mit einem kürzeren Wurzelsystem, bei weniger P_{bod} mehr Phosphor aufnehmen. Indirekt scheint dabei mit Abnahme der Wurzellängendichte die Wurzelhaarlänge zugenommen haben. Dies sind die einzigen Wurzelparameter die bei Phacelia mit der Phosphoraufnahme statistisch in Zusammenhang stehen.

Es gibt zwar noch eine positive Wechselwirkung zwischen WHZ und Pase ($\rho=1^{**}$) sowie Korrelationen der beiden Parameter mit Pges ($\rho=0.8$), diese sind jedoch nicht signifikant. Stellt man diese Korrelation ins Verhältnis mit den Kreuzblütlern so

erhält man ein widersprüchliches Verhältnis. Bei den Kreuzblütlern kommt es zu einer Abnahme der Pase mit Zunahme der Phosphoraufnahme, bei Phacelia zu einer Zunahme. außerdem ist die Korrelation zwischen Wurzelhaarlänge und Pase-Ausscheidung umgekehrt proportional.

Saatwicke

Bei Saatwicke kann einzig die UTM in Zusammenhang mit den Wurzel- und Bodenparametern gebracht werden. Mit steigender Pcal konnte mehr UTM gebildet werden, dabei sank die WHL. Die WHL war außerdem mit dem Boden-P negativ korreliert, der Boden-P negativ mit der Pase und Pase positiv mit dem WHZ der wiederum eng mit der Wurzellängendichte, dem Wurzelvolumen und der WuO korreliert ist. Die restliche Pflanzenproduktivität war in keinster Weise mit diesen Parametern korreliert. Die Schwankungen der Phosphoraufnahme von Saatwicke konnte also durch die gemessenen Wurzelparameter nicht erklärt werden. In Relation zu den anderen Kulturen hatte Wicke das kürzeste Wurzelsystem und auch weniger dünne Wurzeln als andere Kulturen. Dies könnte ein Hinweis sein, dass Wicke stärker auf die Symbiose mit Mykorrhiza angewiesen ist als andere Kulturen. Dies könnte auch die Ursache für keinen signifikanten Zusammenhänge zwischen den Wurzelparametern und der Phosphoraufnahme sein.

Alle Kulturen

Die Streuung der Phosphoraufnahmen und der Trockenproduktion aller Kulturen lässt sich sowohl durch Wurzellängendichte, Wurzeloberfläche und Wurzelvolumen als auch durch die Wurzelhaarlänge und den Wurzelhaarzylinder in den oberen 20 cm Boden erklären. Am besten funktioniert dies mit dem Wurzelhaarzylinder (siehe auch Abbildung 5.19 auf Seite 101). Die Phosphataseausscheidung spielt bezüglich der Phosphoraufnahme und TM-Produktion nur eine untergeordnete Rolle, die zwar innerhalb der Kulturen teilweise die Streuung der Phosphoraufnahme erklären kann jedoch über die Kulturen neben dem Wurzelwachstum eine wenig bedeutende Rolle spielt. Der Wurzelhaarzylinder konnte die Trockenmasseproduktion noch besser erklären als die Phosphoraufnahme. Eine Erklärung dafür könnte sein, dass die Wurzelhaare nicht nur die Phosphoraufnahme, sondern auch die Aufnahme anderer wenig mobiler Nährstoffe, wie zum Beispiel Kalium (Blume et al. 2010, S.426; Marschner und Rengel 2012, S.316), verbessern, und daher eine Vergrößerung des Wurzelhaarzylinders in erster Linie zu einem besseren Wachstum führt. Die hohe Korrelation des WHZ verdeutlicht weiters, dass sowohl das Wurzelwachstum als auch die Wurzelhaarlänge einen wesentlichen Betrag zur Phosphoraufnahme liefern können. An dieser Stelle sei auch noch erwähnt, dass die alleinige Betrachtung der Korrelation der Wurzelhaarlänge insofern problematisch ist, dass jene Kulturen mit den kürzesten Wurzelhaaren den größten Schaden durch Trockenheit und Frost erlitten haben. Es liegt daher nahe zu vermuten, dass die klimatischen Umstände den größeren Einfluss auf die Phosphoraufnahme und den

6.2 Korrelationen und mögliche kausale Zusammenhänge

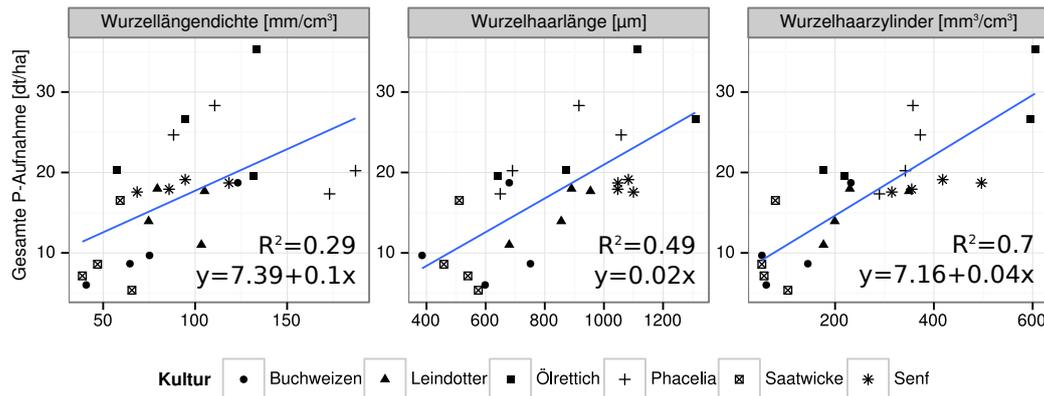


Abbildung 6.3: Scatterplots, Regressionsgeraden und Bestimmtheitsmaße von Pges über Wurzellängendichte, Wurzelhaarlänge und WHZ.

TM-Aufwuchs hatten als die Wurzelhaare.

Bei alleiniger Betrachtung der gut gewachsenen Zwischenfrüchte könnten TM und Pges auch durch den Wurzelhaarzylinder am besten erklärt werden, jedoch nicht so eindeutig wie bei Betrachtung aller Kulturen. Mittels der Wurzellängendichte, Wurzeloberfläche, dem Wurzelvolumen oder der Wurzelhaarlänge konnte jedoch weder TM noch Pges signifikant erklärt werden. Bei den schlecht gewachsenen Kulturen können sowohl mit dem WHZ als auch mit der Wurzellängendichte TM und Pges erklärt werden.

Schätzung der Phosphoraufnahme Die P-Aufnahme kann am besten durch die Trockenmasseproduktion, die Spross-P-Aufnahme durch die OTM und die P-Aufnahme der Wurzel durch die UTM beschrieben werden konnte (siehe Abb.6.4). Dies könnte man möglicherweise nutzen, um die P-Aufnahme verschiedener Kulturen, die unter gleichen Bedingungen bzw. auf dem selben Standort gewachsen sind, zu schätzen. Da die Phosphoraufnahme stark standortabhängig und sich die P-Konzentration im Pflanzengewebe im Lauf des Wachstums stark ändern kann (Mat Hassan et al., 2011, S.154), könnten mit einer derartigen Schätzung vermutlich nur relative Aussagen zur P-Aufnahme gemacht werden. Zum Beispiel: Kultur A hat mehr Trockenmasse als Kultur B und C produziert und daher wahrscheinlich mehr P aufgenommen.

Überlegungen zum Wurzelhaarzylinder Die größte Korrelation wurde zwischen WHZ und Trockenmasseproduktion und zwischen Wurzelhaarzylinder und Pges gefunden. Zum Zeitpunkt des Verfassens dieser Arbeit ist keine Arbeit bekannt in der dieser Zusammenhang statistisch beschrieben wurde. TM und Pges waren gleich stark korreliert wie WHZ und Pges. Es scheint also, dass man mit hochauflösenden Analysen relativ gut die P-Verarmungszone anhand des Wurzelhaarzylinders schätzen kann. Dies funktioniert jedoch nur bei Betrachtung des gesamten Ver-

6 Diskussion

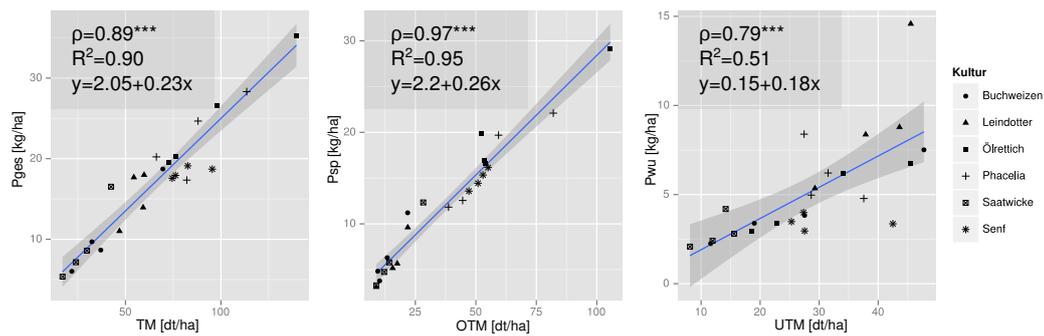


Abbildung 6.4: Regression zwischen Trockenmasse und Phosphoraufnahme

suches. Bei separater Betrachtung der einzelnen Kulturen ist der WHZ nur bei Buchweizen und Senf mit der TM korreliert. Bei keiner Kultur war der WHZ mit Pges korreliert. Eine mögliche Erklärung wäre, dass der WHZ auf der einen Seite eine zu grobe Schätzung der P-Verarmungszone ist, um die Schwankungen der P-Aufnahme für einzelnen Kulturen erklären zu können. Auf der anderen Seite hat er aber dennoch eine herausragende Bedeutung für die Phosphoraufnahme, weshalb über viele Kulturen hinweg, deren Wachstum zudem teilweise stark beeinträchtigt war, eine hoch signifikante Korrelation berechnet werden kann.

6.2.1 Ähnliche und gegensätzliche Korrelationen und Streuungen der Kulturen

In diesem Kapitel wird nun auf ähnliche Korrelationen hinsichtlich positiver oder negativer Korrelation bei denselben Parametern eingegangen. Wie bereits erwähnt ist die zugrunde liegende Stichprobe für die einzelnen Kulturen sehr klein ($n=4$). Daher sind die Ergebnisse wenig aussagekräftig.

Pcal und die Wurzelhaarlänge

In einigen Fällen konnte ein negativer Zusammenhang zwischen der Wurzelhaarlänge und dem Pcal gefunden werden. Dies gilt bei Betrachtung aller Zwischenfrüchte $\rho=0.36^*$, bei den schlecht gewachsenen Zwischenfrüchten $\rho=0.58^*$, sowie bei Saatwicke $\rho=1^*$ und Buchweizen $\rho=1^*$. Diese negativen Korrelationen stimmen gut mit der Untersuchung von Zhu et al. (2005b) überein, der den Zusammenhang zwischen P-Verfügbarkeit und Wurzelhaarlänge an Inzuchtlinien von Mais untersuchte. Bei Leindotter war ein Zusammenhang zwischen WHL und Pcal indirekt über UTM feststellbar ($WHL \sim UTM$ $\rho=0.8$ und $UTM \sim Pcal$ $\rho=0.8^*$). Für Ölrettich, Phacelia und Senf ist der Zusammenhang nicht signifikant. In Abb. 6.5 sind die Abhängigkeiten von WHL zu Pcal der einzelnen Kulturen dargestellt.

6.2 Korrelationen und mögliche kausale Zusammenhänge

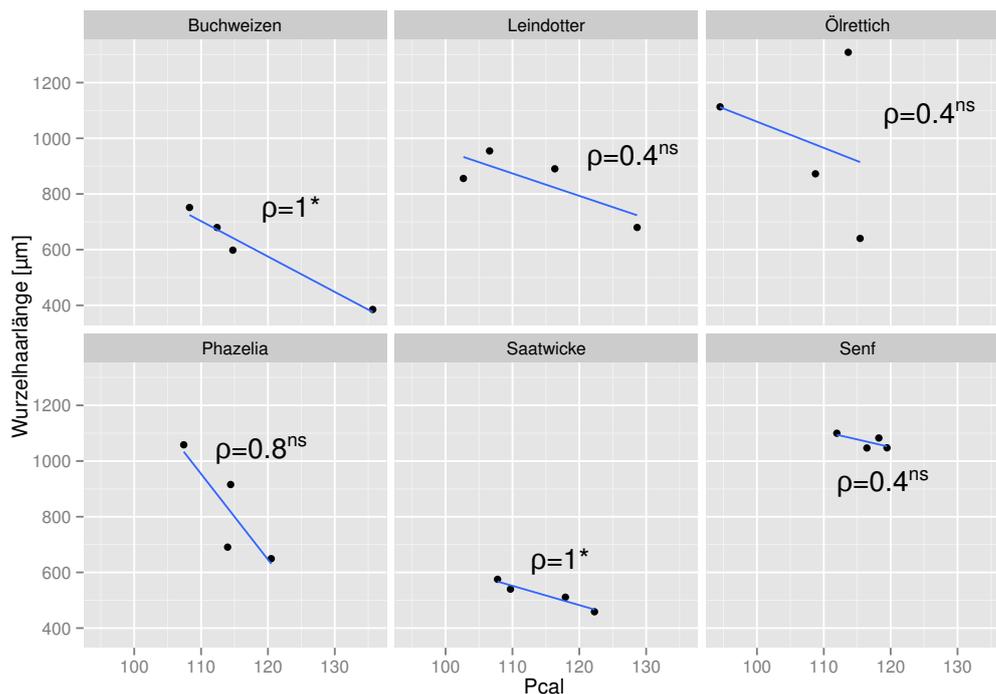


Abbildung 6.5: Negativer Zusammenhang zwischen Pcal und WHD: Dieser Zusammenhang ist nur bei Saatwicke und Buchweizen signifikant. Bei Leindotter gibt es einen indirekten Zusammenhang. Für Phacelia, Ölrettich und Senf sind die Korrelationen nicht signifikant. Korrelationen nach Spearman ($^{\circ}$ $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns nicht signifikant)

Korrelation zwischen Wurzelhaarzylinder und Pcal

Bei Senf und Phacelia war kein Zusammenhang zwischen WHL und Pcal zu finden, dafür für WHZ und Pcal. Bei Senf war der Zusammenhang positiv ($\rho = 1.0^{\circ}$) und bei Phacelia negativ ($\rho = 0.8^{\circ}$). Außerdem war bei Senf der Zusammenhang zwischen WHZ und Pase negativ ($\rho = 1.0^{\circ}$) und bei Phacelia positiv ($\rho = 1.0^{**}$). Bei beiden führte ein größerer WHZ tendenziell zu mehr P-Aufnahme ($\rho = 0.8$), jedoch nicht signifikant. Die beiden Pflanzen könnten also völlig andere Strategien im Umgang mit P-Mangel zu haben.

Zusammenspiel zwischen Pase-Ausscheidungen und Phosphoraufnahme

Bei allen Kreuzblütlern gab es einen signifikant negativen Zusammenhang zwischen der Pase-Ausscheidung und Pges (siehe Abb.6.6). Dieser ist unterschiedlich stark ausgeprägt. Ölrettich zeigt die schwächste Änderung der Phosphataseaktivität bei gleichzeitig größter Zunahme der P-Aufnahme. Bei Senf ist das umgekehrt. Senf hat eine starke Änderung der Pase-Aktivität bei wenig Änderung der P-Aufnahme. Bei Leindotter ändert sich sowohl die Pase-Aktivität als auch die P-Aufnahme stark. Die Pflanzen schieden also weniger Pase bei höherer P-Aufnahme aus. Wenn

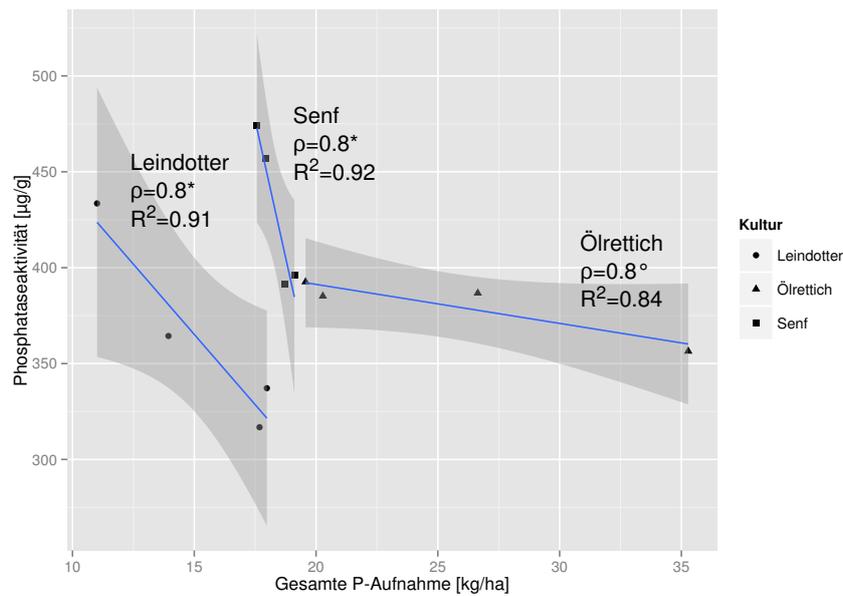


Abbildung 6.6: Bei den drei Kreuzblütlern Leindotter, Senf und Ölrettich gibt es eine negative Korrelation zwischen der Phosphataseausscheidung und der gesamten P-Aufnahme. Die Regressionsgeraden sind mit den Korrelationskoeffizienten ρ nach Spearman und dem Bestimmtheitsmaß R^2 beschriftet.

der Grund für die geringere P-Aufnahme eine P-Mangelsituation war, dann wäre die Pse-Ausscheidung eine Anpassung an diese Mangelsituation. Eine derartige Anpassung wurde zum Beispiel von Gaume et al. (2001) bei verschiedenen Mais-Genotypen beobachtet. Bei P-Mangel scheidet Mais mehr Phosphatasen aus als bei ausreichender P-Zufuhr. Aus dieser Perspektive könnten die Pse-Ausscheidungen von Leindotter, Senf und Ölrettich eine Form der Anpassung an P-Mangel darstellen.

Mögliche Fehlerquellen bei der Phosphatasemessung Bei der Messung der Phosphataseaktivität konnte nur zwischen Wicke und Senf signifikante Unterschiede festgestellt werden. Eine Ursache dafür könnte in der Methode liegen: Einerseits wurden die Proben nach der Ernte einen Monat bei -20°C gelagert, bevor sie gemessen wurden. Währenddessen könnte die Phosphataseaktivität abgenommen haben. (vgl. Lee et al., 2007, S.1301) Andererseits wurde die Phosphataseaktivität in Bodenmischproben gemessen. Phosphataseausscheidungen diffundieren von der Wurzel in den Bodenraum. Die Phosphatasekonzentration ist daher in der Rhizosphäre am höchsten. Durch Vermischen der Rhizosphäre mit dem restlichen Boden kann theoretisch die Enzymdichte stark verringert werden. Beide Umstände könnten die Phosphataseaktivität beeinflusst haben.

Korrelationen mit dem Boden-pH

Der Boden-pH war beim Versuchsfeld räumlich in zwei Bereiche getrennt. Dies war auch statistisch signifikant. Der pH korrelierte dabei mit unterschiedlichsten Parametern: Mit dem Pcal über alle Zwischenfrüchte hinweg, mit Pges bzw. TM bei den gut gewachsenen Zwischenfrüchten. Bei Saatwicke war UTM negativ mit dem pH verknüpft, bei Ölrettich der Wurzelphosphor signifikant mit dem pH korreliert. Bei Senf war wiederum ein Zusammenhang mit Pcal und pH schwach signifikant. Da die Änderung des pH-Wertes zwischen den beiden pH-Bereichen des Versuchsfeldes sehr gering ist (7.1 bis 7.4), ist nicht klar ob einzig der pH für die Korrelationen ausschlaggebend war. Möglich wäre zum Beispiel, dass andere Bodeneigenschaften mit der Änderung des pH-Wertes einhergehen (z.B.: Textur, Nährstoffe), die in Folge auch das Pflanzenwachstum und damit die P-Aufnahme beeinflussen. Da jedoch keine Messungen diesbezüglich durchgeführt wurden, können keine weiteren Aussagen zu dem Thema gemacht werden. Fakt ist jedoch, dass eine Korrelation des pH-Wertes aus verschiedenen Perspektiven feststellbar war. Für einen weiteren Versuch würde sich daher anbieten, bereits im Vorfeld pH-, Nährstoff- und Texturbestimmungen zu machen, um möglichst homogene Bedingungen für einen Feldversuch sicherzustellen.

Gesamtbodenphosphor und Phosphoraufnahme der Pflanzen Bei Betrachtung verschiedener Parzellenmittelwerte gab es wenige Korrelationen mit Pbod. Bei Leindotter war Pbod mit Pges positiv korreliert, bei Ölrettich gab es Zusammenhänge zwischen Pbod und dem Wurzelvolumen bzw. der Wurzeloberfläche, bei Saatwicke war Pbod über die WHL mit der UTM verknüpft und bei Phacelia korreliert Pbod negativ mit Psp. Bei den gut gewachsenen Zwischenfrüchte hinweg gab es eine negative Korrelation zwischen Pbod und Psp ($\rho=0.59^*$). Es gibt also außer bei Leindotter keinen konsistenten Zusammenhang zwischen Pges und Pbod, der auf einen gegenseitigen Einfluss schließen lassen würde. Dies überrascht nicht, da die höchste von den Kulturen aufgenommene Phosphormenge (ca. 25 kg/ha bei Ölrettich) ca. einem hundertstel der Phosphormenge im Boden (ca. 2-3 t) entspricht.

6.3 Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte

Die Wurzelhaardichte lässt sich bei allen Kulturen (außer bei Senf) anhand des Faktormodelles relativ genau schätzen. Mittels zweiseitiger, gepaarter Mittelwertvergleiche nach Wilcoxon konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den faktorgewichteten Wurzelhaardichten, die anhand der Scans bestimmt wurden, und der mikroskopisch bestimmten Wurzelhaardichten festgestellt werden. Ohne Faktoranwendung waren diese Unterschiede bei Ölrettich bei $\alpha = 10\%$, bei den anderen Kulturen bei $\alpha = 5\%$ signifikant. Bei Senf konnte auch ohne Faktormodell die Wurzelhaardichte bestimmt werden. Die Ursache dafür ist nicht genauer bekannt könnte aber ein stärkerer Kontrast der Senfwurzelhaare sein.

6 Diskussion

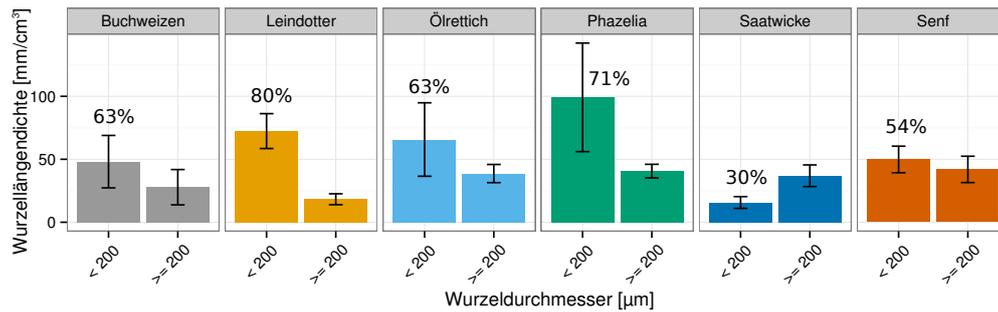


Abbildung 6.7: Wurzellängendichte über den Durchmessergruppen $< 200 \mu\text{m}$ und $\geq 200 \mu\text{m}$. Die Balken repräsentieren Mittelwerte \pm Standardabweichung ($n=4$). Der Prozentsatz entspricht dem prozentuellen Längenanteil an der Wurzellängendichte.

Bei den zwei Durchgängen stellte sich heraus, dass für jede Variante eine andere effektive Unschärfe wirksam war. Außerdem wurde das Faktormodell nur an einem einzigen Scanner getestet. Es ist nicht sicher, ob bei anderen Scannern, auch wenn es sich um den selben Typ (Epson V700) handelt, die selben Unschärfen auftreten.

Im zweiten Durchgang konnte eine etwas geringere Streuung der Schätzwerte festgestellt werden (Abb. 4.8). Dies war jedoch mittels F-Test nicht signifikant. Da jedoch die Unschärfe um $20 \mu\text{m}$ größer war, kann man davon ausgehen, dass die Wurzeln näher an die Glasplatte gepresst waren und dadurch die Ausgangsbedingung des Faktormodelles ($u_e = \text{konstant}$) besser erfüllt ist.

Die Streuung, die nach der Gewichtung mit dem Faktormodell auftritt, muss nicht ausschließlich mit dem Faktorfehler zusammen hängen. Sie könnte auch durch das wiederholte Ablichten der Wurzeln entstanden sein, zum Beispiel durch das Verdecken von Wurzelhaaren beim Transfer vom Scanner in die Petrischale.

Die Schätzung der Wurzelhaardichte mittels Faktormodell hat beim Epson V700 und einer 3 mm-Glaswanne ihre Grenzen für beide Unschärfen, $90 \mu\text{m}$ (u_{e90}) und $110 \mu\text{m}$ (u_{e110}), im Bereich von etwa $200 \mu\text{m}$ Wurzelradius und weniger, da dabei der Faktor steil anzusteigen beginnt. Mit steigender Unschärfe wird die Funktion nach links verschoben. So tritt zum Beispiel der Faktor 2 bei u_{e90} bei $d=180 \mu\text{m}$, bei u_{e110} bei $d=220 \mu\text{m}$ auf. (Abbildung 6.8, links). Unter ca. $200 \mu\text{m}$ steigt auch der potentielle Fehler stark an. Bei den in dieser Arbeit verwendeten Kulturen (außer bei Wicke) hatten die meisten Kulturen anteilmäßig am meisten Wurzellängendichte bei Wurzelradien $< 200 \mu\text{m}$ (siehe Abb.6.7). Das Modell kann also nur einen Anhaltspunkt zur tatsächlichen Wurzelhaardichte liefern.

Der potentielle Faktorfehler verhält sich ähnlich wie die Faktorfunktion. Er wird mit abnehmendem Durchmesser sowie mit zunehmender Unschärfe größer. Durch Messabweichung vom tatsächlichen Durchmesser bzw. Falschschätzung der Unschärfe kommt es bei kleinen Wurzelradien zu größeren Fehlern als bei großen. Sowohl bei der u_{e90} als auch bei u_{e110} liegen die zu den ± 10 -Prozent-Fehlern gehörigen Durchmesser dabei nicht weit auseinander. Mit Zunahme der Mess-

6.3 Faktormodell zur Schätzung der Wurzelhaardichte

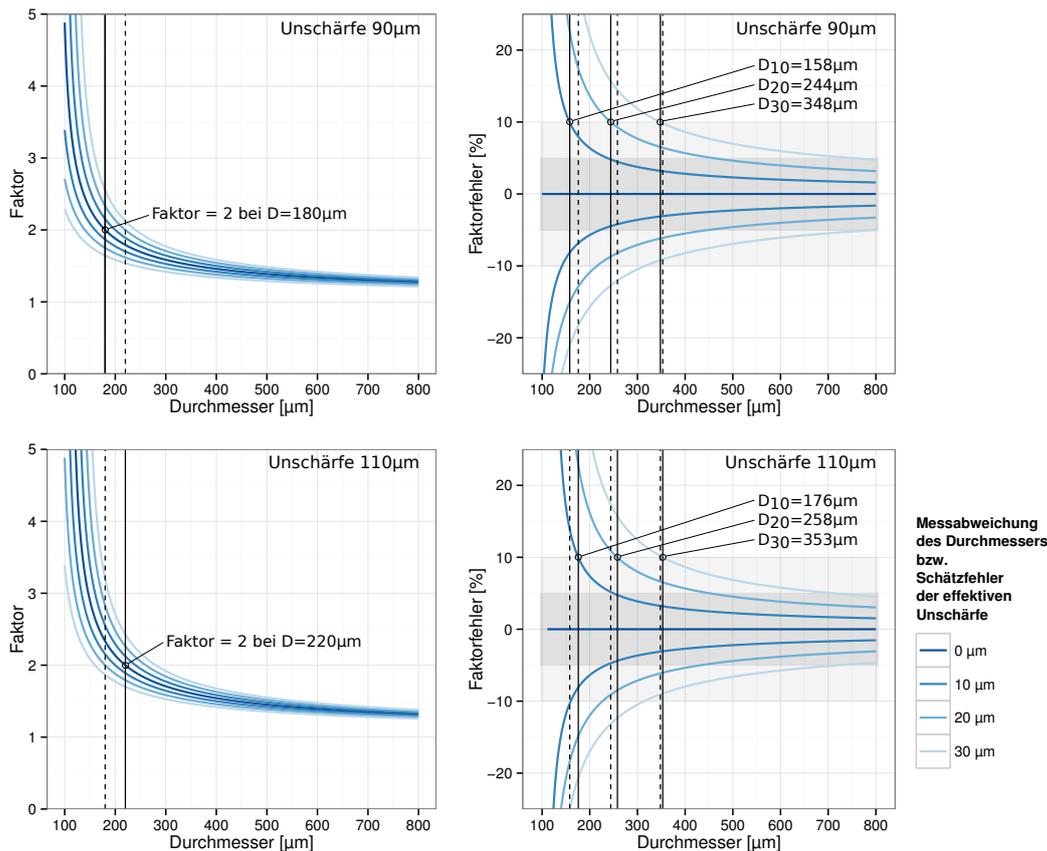


Abbildung 6.8: Funktionsverläufe der Faktorfunktion über dem Durchmesser. Der Faktor „2“ ist in beiden Diagrammen markiert und als gestrichelte Linie in das jeweils darüber bzw. darunter liegende Diagramm übertragen. Der Faktor „2“ wurde gewählt, da er in der Bereich liegt, wo der Faktor steil anzusteigen beginnt. **(Links)**. Der Faktorfehler [%] über dem Durchmesser. Die 5%- bzw. 10%-Fehlerbereiche sind mit grauen Balken markiert. Für den 10%-Fehler und die positiven Fehlerfunktionsverläufe sind die dazugehörigen Durchmesser markiert und in das jeweils darüber bzw. darunter liegende Diagramm als gestrichelte Linie übertragen **(Rechts)**. **Oben** sind die Funktionsverläufe für die Unschärfe 90 µm dargestellt, **unten** für 110 µm.

abweichung vom tatsächlichen Durchmesser bzw. Falschschätzung der Unschärfe nähern sich die Durchmesser für denselben Faktorfehler an. Für „Abweichung +10 µm“ tritt der selbe Faktorfehler bei den Durchmessern 158 bzw. 176 µm, für Abweichung +20 µm bei 244 bzw. 258 µm und für die Abweichung +30 µm bei 348 bzw. 353 µm auf. Je größer der Wurzelradius umso weniger Rolle spielt daher die Unschärfe. Die Durchmesser für die Negativ-Fehler (=Unterschätzung der Wurzelhaardichte) sind in der Grafik nicht markiert. (Abbildung 6.8, rechts)

Die Schätzsicherheit des Faktormodelles ist also vom Wurzelradius, der Unschärfe, der Genauigkeit der Messung sowie der Wahl eines passenden Wurzelabschnittes abhängig. Die Unschärfe wiederum ist vor allem vom Versuchsaufbau (z.B.: Ethanolfilm, Glaswanne), von der Scanneroptik aber auch von der Kultur

6 Diskussion

(z.B.: Senf) abhängig. Abweichungen im μm -Bereich können bereits zu Schätzabweichungen führen. Um eine gute Schätzung machen zu können, muss daher im Vorfeld eine Kalibrierung erfolgen, bei der an mehreren Wurzelabschnitten Hunderte Wurzelhaare in doppelter Ausführung gezählt werden müssen. Außerdem hat das Modell seine Grenzen bei Wurzeldurchmessern, die kleiner als $200\ \mu\text{m}$ sind. Wenn man die Wurzelhaardichte mit einem Mikroskop untersucht, muss man weder kalibrieren noch gibt es einen Schätzfehler. Aus Perspektive der Wurzelhaardichtebestimmung scheint das Mikroskop dem Scanner daher überlegen zu sein.

7 Ausblick

Wie in der Arbeit des Öfteren erwähnt könnte mittels P-effizienter Zwischenfrüchte die P-Nachhaltigkeit in der Landwirtschaft verbessert werden. In welchem Ausmaß die Zwischenfrüchte dieser Masterarbeit zur Phosphordüngung geeignet sind, kann hier jedoch nicht beantwortet werden. Dennoch soll an dieser Stelle die Phosphoraufnahme der Zwischenfrüchte mit den P-Düngeempfehlungen der *Richtlinie für die sachgerechte Düngung* gegenübergestellt werden, um ein Verständnis für die Größenordnungen von Phosphormobilisierung und Phosphordüngerbedarf herzustellen.

In der *Richtlinie für die sachgerechte Düngung* werden für eine Reihe von Ackerkulturen P-Düngeempfehlungen angegeben (Baumgarten et al., 2006, S.35). Getreide hat darunter die geringsten P-Düngeransprüche mit 24 kg P/ha. Einzig Ölrettich würde mit der im Versuch gemessenen mittleren Phosphoraufnahme von 25.4 kg P/ha diesen Ansprüchen genügen. Phacelia würde mit 22.6 kg P/ha fast genügend Phosphor bereitstellen. Die anderen Zwischenfrüchte würden für eine ausreichende Düngung nicht in Frage kommen (siehe Abb. 7.1).

Ob und in welchem Ausmaß der von der Zwischenfrucht aufgenommene Phosphor für die Nachfrucht zur Verfügung steht, ist von einer Reihe von Faktoren abhängig, die noch nicht vollständig erklärt sind (z.B.: Mat Hassan et al. 2012; Eichler-Löbermann et al. 2009; Cavigelli und Thien 2003). Zu diesen Faktoren zählen

- die Fähigkeit der Zwischenfrucht P aus P-Pools zu erschließen, auf die die Nachfrucht keinen Zugriff hat (Mat Hassan et al., 2011, S.156),
- die Zusammensetzung der P-Spezies in der Zwischenfrucht (vgl. Noack et al., 2012),
- die Phosphorkonzentration im Pflanzengewebe (Cavigelli und Thien 2003, S.1191),
- das C/P-Verhältnis im Pflanzengewebe der Zwischenfrucht (Mat Hassan et al. 2012, S.783),
- die chemischen und physikalischen Bodeneigenschaften, die mit der P-Mobilisierung bzw. P-Festlagerung in enger Wechselwirkung stehen (siehe Kapitel 2.2),
- und die Fähigkeit der Nachfrucht, die von der Zwischenfrucht mobilisierten Phosphate aufzunehmen (siehe Kapitel 2.3).

7 Ausblick

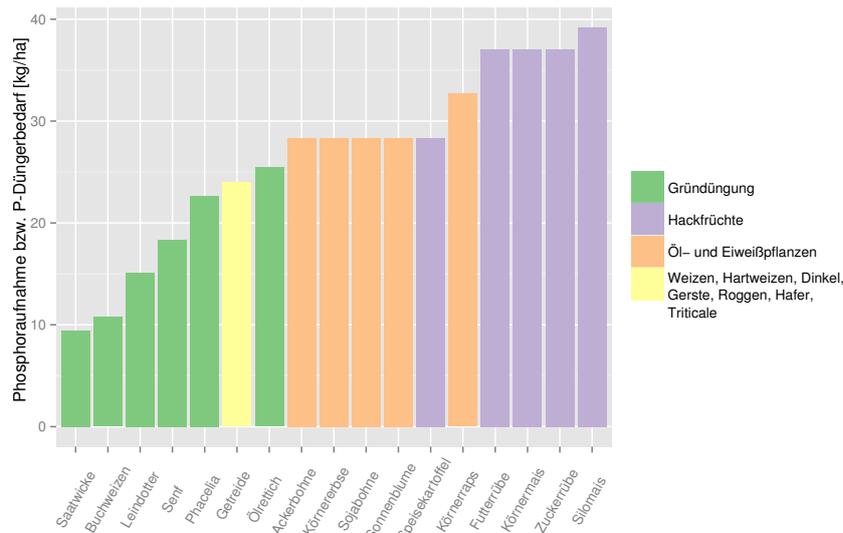


Abbildung 7.1: Gegenüberstellung der Phosphoraufnahme der Zwischenfrüchte und dem P-Düngerbedarf verschiedener Ackerkulturen (Baumgarten et al., 2006, S.34)

In dieser Arbeit können nur Aussagen bezüglich der sechs Zwischenfrüchte dieses Versuches gemacht werden. Die engste Korrelation wurde dabei zwischen Phosphoraufnahme und Trockenmasseproduktion gefunden. Diese Erkenntnis könnte bei der Suche nach P-effizienten Sorten insofern von Nutzen sein, dass die Trockenmasseproduktion viel einfacher und schneller zu messen ist als die P-Aufnahme.

Weiters konnte eine sehr enge Korrelation zwischen dem Wurzelhaarzylinder und der Phosphoraufnahme gefunden werden. Alle Wurzelparameter wurden anhand von hochauflösenden Scans untersucht. Die Wurzellänge konnte automatisch analysiert werden. Für die Wurzelhaaranalysen wurden tausende Wurzelhaare „händisch“ am Computer gezählt und deren Länge gemessen. Dennoch konnte nur ein Bruchteil aller Wurzelhaare gemessen werden. Theoretisch würde einer automatischen Analyse der Wurzelhaarlänge nichts im Weg stehen. Es müsste jedoch spezielle Software entwickelt werden, welche einerseits Wurzelhaare in Schwarz-Weiß-Bilder umwandeln (siehe Abbildung 7.2) und diese in weiterer Folge auswerten müsste. Bei der Umwandlung in S/W-Bilder werden derzeit noch Wurzelhaare verdeckt. Für die Bestimmung der Wurzelhaardichte kommen die umgewandelten Bilder also nicht in Frage. Eine automatisierte Bestimmung der Wurzelhaarlänge anhand von Wurzelhaarscans wäre aber grundsätzlich möglich.

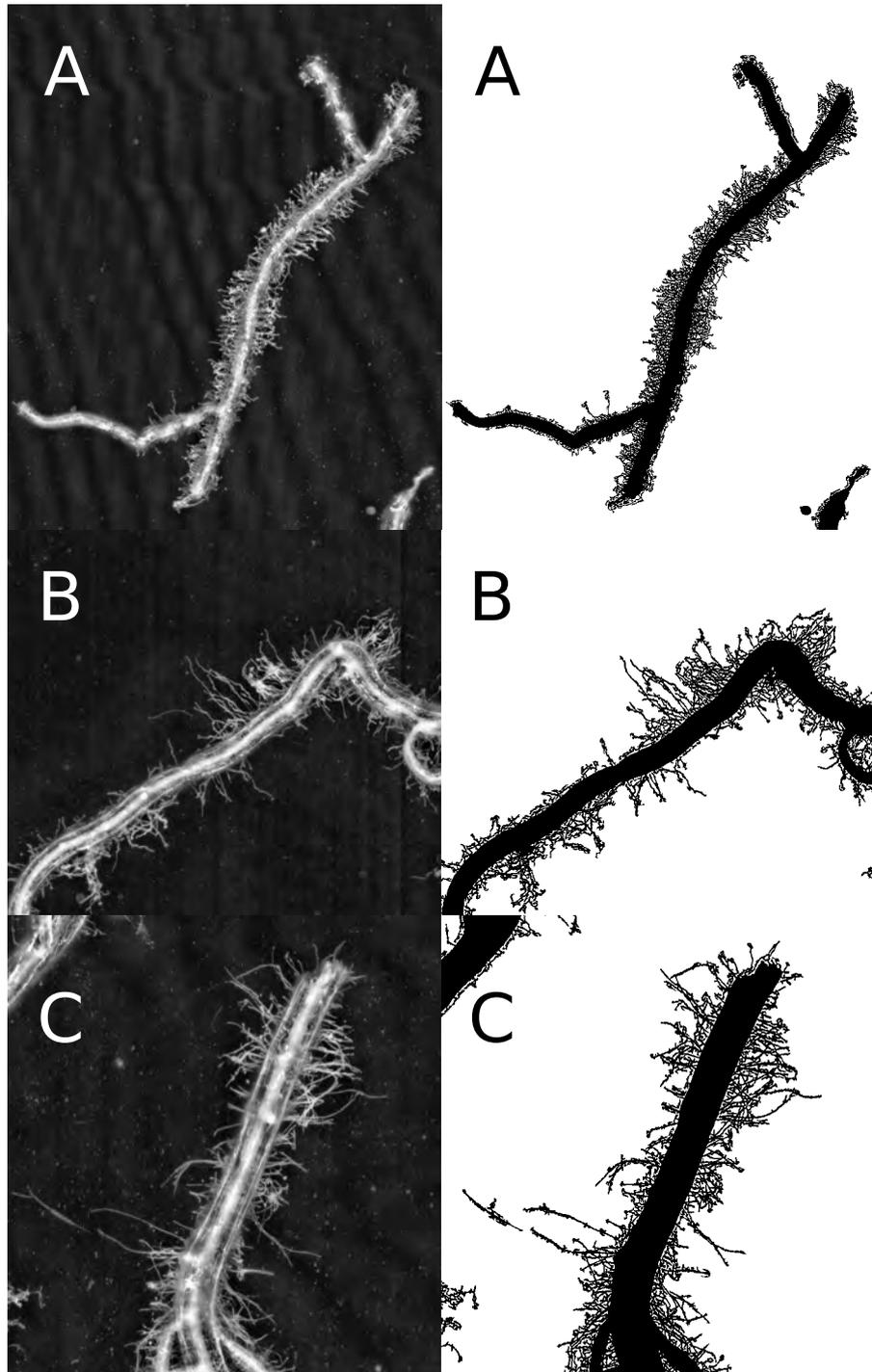


Abbildung 7.2: Umwandlung der Wurzelhaarscans von Graustufe in Schwarz-Weiß-Bilder. Saatwicke (A), Leindotter (B), Ölrettich (C). **Links:** kontrastverstärkte Ausgangsbilder. **Rechts:** Schwarz-Weiß-Bilder. Die Schwarz-Weiß-Umwandlung der Wurzelhaare ist eine Grundlage ist für eine automatisierte Bestimmung der Wurzelhaarlänge.

7 Ausblick

Literaturverzeichnis

- AHLEMEYER, J. UND FRIEDT, W. (2010): Entwicklung der Weizenerträge in Deutschland - Welchen Anteil hat der Zuchtfortschritt. In 61. Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs, 19–23. Lehr- und Forschungszentrum für Landwirtschaft Raumberg-Gumpenstein.
- AJIBOYE, B., AKINREMI, O.O., HU, Y. UND JÜRGENSEN, A. (2008): XANES Speciation of Phosphorus in Organically Amended and Fertilized Vertisol and Mollisol. *Soil Science Society of America Journal*, 72(5):1256. ISSN 1435-0661.
- ANTHES, J. (2005): Beitrag von Ackerbohne (*Vicia faba* L.), Luzerne (*Medicago sativa* L.) und Saatwicke (*Vicia sativa* L.) zur Selbstregelung der N-Zufuhr in leguminosenbasierten Fruchtfolgen. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen.
- ASHLEY, K., CORDELL, D. UND MAVINIC, D. (2011): A brief history of phosphorus: from the philosopher's stone to nutrient recovery and reuse. *Chemosphere*, 84(6):737–746. ISSN 1879-1298. doi:10.1016/j.chemosphere.2011.03.001.
- BALIGAR, V. UND BARBER, S. (1979): Genotypic differences of corn for ion uptake. *Agronomy Journal*, 71(5):870–873.
- BARBER, S.A. (1995): *Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach*. John Wiley & Sons.
- BAUMGARTEN, A., AMLINGER, F., BÄCK, E., BUCHGRABER, K., DACHLER, M., DERSCH, G., EGGER, R., EIGNER, H., FROSCHAUER, J., FENZ, R., GALLER, J., GRUBER, L., HOFMAIR, W., HÖLZL, F.X., HOLZNER, H., HÖSCH, J., HUMER, J., HÜTTER, M., JURITSCH, G., KLAGHOFER, E., KUDERNA, M., MAYER, K., PRILLER, H., PÖTSCH, E., RECH, T., REHEIS, W., SCHWARZL, B., SPRINGER, J., SPIEGEL, H., STEINWIDDER, A., TOMEK, H., TRAUDTNER, F. UND WINKOVITSCH, C. (2006): *Richtlinien für die Sachgerechte Düngung*, Bd. 6. Auflage. Bundesministerium für Land und Forstwirtschaft.
- BEAUCHEMIN, S., HESTERBERG, D., CHOU, J., BEAUCHEMIN, M., SIMARD, R.R. UND SAYERS, D.E. (1985): Speciation of phosphorus in phosphorus-enriched agricultural soils using X-ray absorption near-edge structure spectroscopy and chemical fractionation. *Journal of environmental quality*, 32(5):1809–19. ISSN 0047-2425.
- BERTRAND, I., HOLLOWAY, R.E., ARMSTRONG, R.D. UND McLAUGHLIN, M.J. (2003): Chemical characteristics of phosphorus in alkaline soils from southern australia. *Soil Research*, 41(1):61–76.
- BETHLENFALVAY, G. (1992): Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in nitrogen-fixing legumes: problems and prospects. *Methods Microbiol*, 24:375–389.
- BETHLENFALVAY, G.J., FRANSON, R.L., BROWN, M.S. UND MIHARA, K.L. (1989): The Glycine-Glomus-Bradyrhizobium symbiosis. IX. Nutritional, morphological and physiological responses of nodulated soybean to geographic isolates of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Physiologia Plantarum*, (76):226–232.
- BFW (2014): Digitale Bodenkarte von Österreich, 1km-Raster. Zugriff, 2.3.2014. URL <http://bfw.ac.at/rz/bfwcms2.web?dok=7066>

Literaturverzeichnis

- BIBIKOVA, T.N., ZHIGILEI, A. UND GILROY, S. (1997): Root hair growth in *Arabidopsis thaliana* is directed by calcium and an endogenous polarity. *Planta*, 203(4):495–505. ISSN 0032-0935.
- BLUME, H.P., BRÜMMER, G.W., HORN, R., KANDELER, E., KÖGEL-KNABNER, I., KRETZSCHMAR, R., STAHR, K. UND WILKE, B.M. (2010): Scheffer/Schachtschabel: Lehrbuch der Bodenkunde. Spektrum Akademischer Verlag.
- BODEN.WASSER.SCHUTZ.BERATUNG (2012): Zwischenfruchtanbau. Zugriff, am 21.3.2014.
URL <http://www.bwsb.at/?+Zwischenfruechte&id=2500%2C%2C1789067%2C>
- BODEN.WASSER.SCHUTZ.BERATUNG (2014): ZWF-Fruchttabelle abfrostend. Zugriff, am 21.3.2014.
URL <http://www.bwsb.at/?+Zwischenfruechte&id=2500%2C%2C1789067%2C>
- BOLAN, N. (1991): A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and soil*, 134(2):189–207.
- BOLAN, N., ROBSON, A. UND BARROW, N. (1984): Increasing phosphorus supply can increase the infection of plant roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 16(4):419–420.
- BORCH, K. UND BOUMA, T. (1999): Ethylene: a regulator of root architectural responses to soil phosphorus availability. *Plant, Cell and Environment*, 100:425–431.
- BÜNEMANN, E.K., OBERSON, A. UND FROSSARD, E. (2011): Phosphorus in action: biological processes in soil phosphorus cycling. Springer.
- CARADUS, J. (1979): Selection for root hair length in white clover (*trifolium repens* l.). *Euphytica*, 28(2):489–494.
- CASTRO, B. UND TORRENT, J. (1998): Phosphate sorption by calcareous Vertisols and Inceptisols as evaluated from extended P-sorption curves. *European Journal of Soil Science*, (49):661–667.
- CAVIGELLI, M. UND THIEN, S. (2003): Phosphorus bioavailability following incorporation of green manure crops. *Soil Science Society of America Journal*, (67):1186–1194.
- COLE, C., OLSEN, S.R. UND SCOTT, C. (1953): The nature of phosphate sorption by calcium carbonate. *Soil Science Society of America Journal*, 17(4):352–356.
- CORDELL, D., DRANGERT, J.O. UND WHITE, S. (2009): The story of phosphorus: Global food security and food for thought. *Global Environmental Change*, 19(2):292–305. ISSN 09593780. doi:10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009.
- CORDELL, D., ROSEMARIN, A., SCHRÖDER, J.J. UND SMIT, A.L. (2011): Towards global phosphorus security: a systems framework for phosphorus recovery and reuse options. *Chemosphere*, 84(6):747–58. ISSN 1879-1298. doi:10.1016/j.chemosphere.2011.02.032.
- CORDELL, D. UND WHITE, S. (2011): Peak Phosphorus: Clarifying the Key Issues of a Vigorous Debate about Long-Term Phosphorus Security. *Sustainability*, 3(12):2027–2049. ISSN 2071-1050. doi:10.3390/su3102027.
- CORDELL, D. UND WHITE, S. (2013): Sustainable Phosphorus Measures: Strategies and Technologies for Achieving Phosphorus Security. *Agronomy*, 86–116. doi:10.3390/agronomy3010086.
- DE SWART, P. UND VAN DIEST, A. (1987): The rock-phosphate solubilizing capacity of *pueraria javanica* as affected by soil ph, superphosphate priming effect and symbiotic n₂ fixation. In *Plant and Soil Interfaces and Interactions*, 135–147. Springer.

- DIEPENBROCK, W. (1999): Spezieller Pflanzenbau: 92 Tabellen. Ulmer.
- DITTMER, H. (1937): A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *American Journal of Botany*, 24:417–420.
- DITTMER, H. (1938): A quantitative study of the subterranean members of three field grasses. *American Journal of Botany*, 25:654–657.
- DITTMER, H. (1949): Root hair variations in plant species. *American Journal of Botany*, 36:152–155.
- EICHLER, B., GRÜNER, A. UND VÁGÓ, I. (2003): Untersuchungen zur Phosphataufnahme von Zwischenfrüchten bei unterschiedlicher P-Versorgung des Bodens. unpublished, 1–8.
- EICHLER-LÖBERMANN, B., GAJ, R. UND SCHNUG, E. (2009): Improvement of soil phosphorus availability by green fertilization with catch crops. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, (40):70–81.
- FAOSTAT (2013a): Fertilizers - Resources. Zugriff, am: 4.11.2013.
URL <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/R/RF/E>
- FAOSTAT (2013b): Fertilizers archive - Resources. Zugriff, am: 4.11.2013.
URL <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/R/RA/E>
- FREEMAN, J. UND ROWELL, D. (1981): The adsorption and precipitation of phosphate onto calcite. *Journal of Soil Science*, 32(1):75–84.
- FREYER, B. (2003): Fruchtfolgen - konventionell, integriert, biologisch. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FROMM, H.J. UND HARGROVE, M. (2012): *Essentials of biochemistry*. Springer.
- FROSSARD, E., ACHAT, D.L., BERNASCONI, S.M., BÜNEMANN, E.K., FARDEAU, J.C., JANSA, J., MOREL, C., RABEHARISOA, L., RANDRIAMANANTSOA, L., SINAJ, S. ET AL. (2011): The use of tracers to investigate phosphate cycling in soil–plant systems. In *Phosphorus in Action*, 59–91. Springer.
- FURT, F., SIMON-PLAS, F. UND MONGRAND, S. (2011): Lipids of the plant plasma membrane. In A.S. Murphy, B. Schulz und W. Peer (Hg.), *The Plant Plasma Membrane*, Bd. 19 von *Plant Cell Monographs*, 3–30. Springer Berlin Heidelberg. ISBN 978-3-642-13430-2. doi: 10.1007/978-3-642-13431-9_1.
- GAHOONIA, T. UND NIELSEN, N. (1997): Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake. *Euphytica*, 98:177–182.
- GAHOONIA, T. UND NIELSEN, N. (1998): Direct evidence on participation of root hairs in phosphorus (32 P) uptake from soil. *Plant and Soil*, 198:147–152.
- GAHOONIA, T., NIELSEN, N., JOSHI, P. UND JAHOR, A. (2001): A root hairless barley mutant for elucidating genetic of root hairs and phosphorus uptake. *Plant and Soil*, 235:211–219.
- GAHOONIA, T.S., CARE, D. UND NIELSEN, N. (1997): Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant and Soil*, 191:181–188.
- GAUME, A., MÄCHLER, F., LEÓN, C.D., NARRO, L. UND FROSSARD, E. (2001): Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *Plant and soil*, (228):253–264.

Literaturverzeichnis

- GEISLER, G. (1988): Pflanzenbau. Ein Lehrbuch. Biologische Grundlagen und Techniken der Pflanzenproduktion. Verlag Paul Parey, Berlin Hamburg, zweite neubearbeitete und erweiterte auflage Aufl.
- GLASSOP, D., SMITH, S.E. UND SMITH, F.W. (2005): Cereal phosphate transporters associated with the mycorrhizal pathway of phosphate uptake into roots. *Planta*, 222(4):688–98. ISSN 0032-0935. doi:10.1007/s00425-005-0015-0.
- GRAW, J. (2010): Genetik. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- GUPPY, C.N. UND MCCLAUGHLIN, M.J. (2009): Options for increasing the biological cycling of phosphorus in low-input and organic agricultural systems. *Crop and Pasture Science*, 60(2):116. ISSN 1836-0947. doi:10.1071/CP07157.
- HAMMAC, W.A., PAN, W.L., BOLTON, R.P. UND KOENIG, R.T. (2010): High resolution imaging to assess oilseed species' root hair responses to soil water stress. *Plant and Soil*, 339(1-2):125–135. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-010-0335-0.
- HAWKESFORD, M., HORST, W., KICHEY, T., LAMBERS, H., SCHJOERRING, J., MØLLER, I.S. UND WHITE, P. (2012): Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, Bd. 3, Kap. 6 - Functions of Macronutrients, 135–189. Elsevier Ltd.
- HE, Z., MA, Z., BROWN, K.M. UND LYNCH, J.P. (2005): Assessment of inequality of root hair density in *Arabidopsis thaliana* using the Gini coefficient: a close look at the effect of phosphorus and its interaction with ethylene. *Annals of botany*, 95(2):287–93. ISSN 0305-7364. doi:10.1093/aob/mci024.
- HELAL, H.M. (1990): Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates. *Plant and Soil*, 123(2):161–163. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/BF00011262.
- HINSINGER, P., BENGOUGH, A.G., VETTERLEIN, D. UND YOUNG, I.M. (2009): Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil*, 321(1-2):117–152. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-008-9885-9.
- HUBBERT, M.K. (1949): Energy from Fossil Fuels. *Science (New York, N.Y.)*, 109(2823):103–9. ISSN 0036-8075. doi:10.1126/science.109.2823.103.
- ITOH, S. UND BARBER, S.A. (1983): Phosphorus Uptake by Six Plant Species as Related to Root Hairs. 75:457–461.
- JASINSKI, S.M. (2012): Mineral Commodity Summaries: 2013. U.S. Geological Survey.
- JOBBÁGY, E. UND JACKSON, R. (2001): The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry*, (53):51–77.
- KOLBE, H., SCHUSTER, M., HÄNSEL, M., GRÜNBECK, A., KÖHLER, I.S.E.A., KARALUS, W., KRELLIG, B., POMMER, R. UND FACHBEREICH, B.A. (2004): Zwischenfrüchte im Ökologischen Landbau. August 2004. Sächsische Landesanstalt für Landwirtschaft.
- KÖSTENBAUER, H., SARG, A., HEIN, W., HUSS, H., FISCHL, M., TRAUDTNER, F. UND BÖHM, M. (2010): Biofrühjahrsanbau 2010, Informationen zu Sorten, Saatgut, Krankheiten und Kulturführung. Ländliches Fortbildungsinstitut Österreich.
- KUTSCHERA, L., LICHTENEGGER, E. UND SOBOTIK, M. (2009): Wurzelatlas der Kulturpflanzen gemäßigter Gebiete: mit Arten des Feldgemüsebaues. DLG-Verlag.

- LAMBERS, H., SHANE, M.W., CRAMER, M.D., PEARSE, S.J. UND VENEKLAAS, E.J. (2006): Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. *Annals of botany*, 98(4):693–713. ISSN 0305-7364. doi:10.1093/aob/mcl114.
- LATSCHA, H.P. UND KLEIN, H.A. (2007): *Anorganische Chemie - Chemie Basiswissen I*, Bd. 1. Springer DE.
- LEE, Y.B., LORENZ, N., DICK, L.K. UND DICK, R.P. (2007): Cold Storage and Pretreatment Incubation Effects on Soil Microbial Properties. *Soil Science Society of America Journal*, 71(4):1299. ISSN 1435-0661. doi:10.2136/sssaj2006.0245.
- LEITNER, D., KLEPSCH, S., BODNER, G. UND SCHNEPF, A. (2010): A dynamic root system growth model based on L-Systems. *Plant and Soil*, 332(1-2):177–192. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-010-0284-7.
- LI, M., OSAKI, M., RAO, I. UND TADANO, T. (1997): Secretion of phytase from the roots of several plant species under phosphorus-deficient conditions. *Plant and soil*, (195):161–169.
- LI, X.L., GEORGE, E. UND MARSCHNER, H. (1991): Extension of the phosphorus depletion zone in va-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil*, 136(1):41–48.
- LIEBIG, J. (1841): *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*. Friedrich Bieweg und Sohn, Braunschweig.
- LINDENTHAL, T. (2000): *Phosphorvorräte in Böden, betriebliche Phosphorbilanzen, und Phosphorversorgung im biologischen Landbau*. Dissertation, Universität für Bodenkultur, Wien.
- LOBET, G., DRAYE, X. UND PÉRILLEUX, C. (2013): An online database for plant image analysis software tools. *Plant Methods*, 9(38):1–7.
- LOMBI, E., SCHEKEL, K.G., ARMSTRONG, R.D., FORRESTER, S., CUTLER, J.N. UND PATERSON, D. (2006): Speciation and distribution of phosphorus in a fertilized soil; a synchrotron-based investigation. *Soil Science Society of America Journal*, 70(6):2038–2048. ISSN 1435-0661. doi:10.2136/sssaj2006.0051.
- LYNCH, J. UND BROWN, K. (2001): Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 237:225–237.
- LYNCH, J.P. (2011): Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant physiology*, 156(3):1041–9. ISSN 1532-2548. doi:10.1104/pp.111.175414.
- LYNCH, J.P., HO, M.D. UND PHOSPHORUS, L. (2005): Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. *Plant and Soil*, 269(1-2):45–56. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-004-1096-4.
- MA, Z., BIELENBERG, D.G., BROWN, K.M. UND LYNCH, J.P. (2001a): Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell and Environment*, 24(4):459–467. ISSN 0140-7791. doi:10.1046/j.1365-3040.2001.00695.x.
- MA, Z., WALK, T.C., MARCUS, A. UND LYNCH, J.P. (2001b): Morphological synergism in root hair length , density , initiation and geometry for phosphorus acquisition in *Arabidopsis thaliana* : A modeling approach. 221–235.
- MARSCHNER, P. (2012): *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, Bd. 3, Kap. 15 - Rhizosphere Biology, 369–388. Elsevier Ltd.

Literaturverzeichnis

- MARSCHNER, P. UND RENGEL, Z. (2012): Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, Bd. 3, Kap. 12 - Nutrient Availability in Soils, 315–330. Elsevier Ltd.
- MAT HASSAN, H., HASBULLAH, H. UND MARSCHNER, P. (2012): Growth and rhizosphere P pools of legume–wheat rotations at low P supply. *Biology and Fertility of Soils*, 49(1):41–49. ISSN 0178-2762. doi:10.1007/s00374-012-0695-0.
- MAT HASSAN, H., MARSCHNER, P., MCNEILL, A. UND TANG, C. (2011): Growth, P uptake in grain legumes and changes in rhizosphere soil P pools. In *Soil sampling and methods of analysis*, Bd. 48, 151–159. ISBN 0037401106. doi:10.1007/s00374-011-0612-y.
- MCBEATH, T. (2006): *Chemical Reactions of Polyphosphate Fertilisers in Soils and Solutions*. Dissertation, The University of Adelaide.
- MCCULLY, M.E. (1999): ROOTS IN SOIL: Unearthing the Complexities of Roots and Their Rhizospheres. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 50:695–718. ISSN 1040-2519. doi:10.1146/annurev.arplant.50.1.695.
- MCLAUGHLIN, M.J., MCBEATH, T.M., SMERNIK, R., STACEY, S.P., AJIBOYE, B. UND GUPPY, C. (2011): The chemical nature of P accumulation in agricultural soils - implications for fertiliser management and design: an Australian perspective. *Plant and Soil*, 349(1-2):69–87. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-011-0907-7.
- MIGUEL, M.A. (2012): *Functional role and synergistic effect of root traits for phosphorus acquisition efficiency and their genetic basis in common bean (Phaseolus vulgaris L.)*. Dissertation, The Pennsylvania State University.
- MORTIMER, P., PÉREZ-FERNÁNDEZ, M. UND VALENTINE, A. (2008): The role of arbuscular mycorrhizal colonization in the carbon and nutrient economy of the tripartite symbiosis with nodulated *Phaseolus vulgaris*. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(5):1019–1027. ISSN 00380717. doi:10.1016/j.soilbio.2007.11.014.
- NEUMANN, G. UND MARTINOIA, E. (2002): Cluster roots - an underground adaptation for survival in extreme environments. *Trends in plant science*, 7(4):162–7. ISSN 1360-1385.
- NEUMANN, G. UND RÖMHELD, V. (2007): *The release of root exudates as affected by the plant physiological status. The Rhizosphere Biochemistry and Organic Substances at the Soil–Plant Interface*, 2nd edn. CRC Press/Taylor and Francis: New York, 23–72.
- NEUMANN, G. UND RÖMHELD, V. (2012): Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, Bd. 3, Kap. 14 - Rhizosphere Chemistry in Relation to Plant Nutrition, 347–368. Elsevier Ltd.
- NOACK, S.R., MCLAUGHLIN, M.J., SMERNIK, R.J., MCBEATH, T.M. UND ARMSTRONG, R.D. (2012): Crop residue phosphorus: speciation and potential bio-availability. *Plant and Soil*, 359(1-2):375–385. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-012-1216-5.
- NYE, P.H. UND TINKER, P.B. (1977): *Solute movement in the soil-root system*, Bd. 4. Univ of California Press.
- OGILUY, G. (2006): *The Alchemist's Kitchen, Extraordinary potions & curious notions*. Frank R Walker.
- POSSINGER, A.R., BYRNE, L.B. UND BREEN, N.E. (2013): Effect of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) on soil-phosphorus availability and organic acids. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176(1):16–18. ISSN 14368730. doi:10.1002/jpln.201200337.

- PRUD'HOMME, M. (2010): World phosphate rock flows, losses and uses. In International Fertilizer Industry Association, Phosphates 2010 International Conference, 22–24.
- PYNE, S.J. (2001): Fire: a brief history. Jeremy Mills Publishing.
- RAO, M., VIOLANTE, A. UND GIANFREDA, L. (2000): Interaction of acid phosphatase with clays, organic molecules and organo-mineral complexes: kinetics and stability. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(7):1007–1014. ISSN 00380717. doi:10.1016/S0038-0717(00)00010-9.
- RAVEN, J., ROTHEMUND, C. UND WOLLENWEBER, B. (1991): Acid-base regulation by *Azolla* spp. with N₂ as sole N source and with supplementation by NH₄⁺ or NO₃⁻. *Botanica acta*, 104:132–138.
- READ, D.B., BENGOUGH, A.G., GREGORY, P.J., CRAWFORD, J.W., ROBINSON, D., SCRIMGEOUR, C.M., YOUNG, I.M., ZHANG, K. UND ZHANG, X. (2003): Plant roots release phospholipid surfactants that modify the physical and chemical properties of soil. *New Phytologist*, 157(2):315–326. ISSN 0028646X. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00665.x.
- READ, D.J. (1991): Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47(4):376–391.
- RÖMER, W., BEISSNER, L., SCHENK, H. UND JUNGK, A. (1995): Einfluß von Sorte und Phosphordüngung auf den Phosphorgehalt und die Aktivität der sauren Phosphatasen von Weizen und Gerste. - Ein Beitrag zur Diagnose der P-Versorgung von Pflanzen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 158(1):3–8.
- ROOSE, T. UND KIRK, G.J.D. (2008): The solution of convection – diffusion equations for solute transport to plant roots. *Plant and Soil*, 316(1-2):257–264. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-008-9777-z.
- SAMADI, A. UND GILKES, R. (1999): Phosphorus transformations and their relationships with calcareous soil properties of southern western australia. *Soil Science Society of America Journal*, 63(4):809–815.
- SAMPLE, E.C., SOPER, R.J. UND RACZ, G.J. (1980): Reactions of Phosphate Fertilizers in Soils, Kap. 11, 263–310. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin USA.
- SCHINDELIN, J., ARGANDA-CARRERAS, I., FRISE, E., KAYNIG, V., LONGAIR, M., PIETZSCH, T., PREIBISCH, S., RUEDEN, C., SAALFELD, S., SCHMID, B., TINEVEZ, J.Y., WHITE, D.J., HARTENSTEIN, V., ELICEIRI, K., TOMANCAK, P. UND CARDONA, A. (2012): Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*, 9(7):676–82. ISSN 1548-7105. doi:10.1038/nmeth.2019.
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.P. UND STAHR, K. (1995): *Bodenkundliches Praktikum*. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien.
- SCHWEIGER, P., ROBSON, A. UND BARROW, N. (1995): Root hair length determines beneficial effect of a *Glomus* species on shoot growth of some pasture species. *New Phytologist*, 247–254.
- SCHWEIGER, P., ROBSON, A., BARROW, N. UND ABBOTT, L. (2007): Arbuscular mycorrhizal fungi from three genera induce two-phase plant growth responses on a high P-fixing soil. *Plant and soil*, 292:181–192. doi:10.1007/s11104-007-9214-8.
- SIMPSON, R.J., OBERSON, A., CULVENOR, R.A., RYAN, M.H., VENEKLAAS, E.J., LAMBERS, H., LYNCH, J.P., RYAN, P.R., DELHAIZE, E., SMITH, F.A., SMITH, S.E., HARVEY, P.R. UND RICHARDSON, A.E. (2011): Strategies and agronomic interventions to improve the phosphorus-use efficiency of farming systems. ISBN 1110401108. doi:10.1007/s11104-011-0880-1.

Literaturverzeichnis

- SINGH GAHOONIA, T. UND NIELSEN, N.E. (2004): Root traits as tools for creating phosphorus efficient crop varieties. *Plant and Soil*, 260(1/2):47–57. ISSN 0032-079X. doi:10.1023/B:PLSO.0000030168.53340.bc.
- SML, V. (2000): Phosphorus in the environment: natural flows and human interferences. *Annual review of energy and the environment*, 53–88.
- SMITH, S., SMITH, F. UND JAKOBSEN, I. (2003): Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant physiology*, 133(September):16–20. doi:10.1104/pp.103.024380.We.
- SMITH, S.E. UND SMITH, F.A. (2012): Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia*, 104(1):1–13. ISSN 0027-5514. doi:10.3852/11-229.
- SOINNE, H. (2010): Extraction Methods in Soil Phosphorus Characterisation. Dissertation, University of Helsinki.
- STEVENSON, F.J. UND COLE, M.A. (1999): Cycles of soils: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients. John Wiley & Sons.
- STRAUSS, R., BRÜMMER, G. UND BARROW, N. (1997): Effects of crystallinity of goethite: II. Rates of sorption and desorption of phosphate. *European Journal of Soil Science*, (48):101–114.
- SZOZI, A.A., BAUER, P.J. UND VANOTTI, M.B. (2011): Vertical distribution of phosphorus in a sandy soil fertilized with recovered manure phosphates. *Journal of Soils and Sediments*, 12(3):334–340. ISSN 1439-0108. doi:10.1007/s11368-011-0452-2.
- TABATABAI, M. UND BREMNER, J. (1969): Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil biology and biochemistry*, 1(4):301–307.
- TARAFDAR, J. UND MARSCHNER, H. (1994): Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of a mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(3):387–395.
- TEPPER, Y. (2007): Soil improvement and agricultural pesticides in antiquity: examples from archaeological research in Israel. In *Proceeding Middle East Gardens Traditions: Unity and Diversity*, Dumbarton Oaks Colloquium on the History of Landscape Architecture, Bd. 31, 41–52.
- TINKER, P., JONES, M. UND DURALL, D. (1992): A functional comparison of ecto- and endomycorrhizas. *Mycorrhizae in Ecosystems*, 303–310.
- TURNER, B.L., CONDRON, L.M., RICHARDSON, S.J., PELTZER, D.A. UND ALLISON, V.J. (2007): Soil Organic Phosphorus Transformations During Pedogenesis. *Ecosystems*, 10(7):1166–1181. ISSN 1432-9840. doi:10.1007/s10021-007-9086-z.
- WATT, M., MCCULLY E., M. UND CANNY J., M. (1994): Formation and Stabilization of Rhizospheres of *Zea mays*. *Plant physiology*, (106):179–186.
- WEBER, E., SAXENA, M.C., GEORGE, E. UND MARSCHNER, H. (1993): Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza on vegetative growth and harvest index of chickpea grown in northern Syria. *Field Crops Research*, 32(1):115–128.
- WHITE, P.J. (2012): Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, Bd. 3, Kap. 2 - Ion Uptake Mechanisms of Individual Cells and Roots: Short-distance Transport, 7–47. Elsevier Ltd.

- ZHANG, H. (2003): DGT-for measurements in waters, soils and sediments. Lancaster, United Kingdom: DGT Research Ltd, 1–58.
- ZHU, J., KAEPLER, S. UND LYNCH, J. (2005a): Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*). *Functional Plant Biology*, 32(8):749–762. ISSN 1445-4408. doi:10.1071/FP05005.
- ZHU, J., KAEPLER, S.M. UND LYNCH, J.P. (2005b): Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. *Plant and Soil*, 270(1):299–310. ISSN 0032-079X. doi:10.1007/s11104-004-1697-y.
- ZHU, J. UND LYNCH, J. (2004): The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. *Functional Plant Biology*, 31:949–958.
- ZIVKOVIC, M. (2005): Laboratory guidelines for the Laboratory-Althanstrasse. unpublished.
- ZOBEL, R. (2003): Sensitivity analysis of computer-based diameter measurement from digital images. *Crop science*, 43:583–591.