

OPPTAK OG FUNKSJON AV FOSFOR OG KALIUM I PLANTER

-med eksempler på tilpasninger som kan øke opptaket fra jorda



Anne-Kristin Løes
Norsk senter for økologisk landbruk,
NORSØK

ISBN 82-7687-075-9

Bilder på forsiden:

Øverst til venstre: Fra et pottforsøk med hvitkløver dyrket i kaliumfattig siltjord, utført ved Institutt for jord- og vannfag, NLH i 1998. Pottene er klar til femte gangs høsting. Potta til venstre har fått tilførsel av alle næringsstoffer unntatt nitrogen. Potta til høyre har fått tilførsel av alle næringsstoffer unntatt nitrogen og kalium.

Øverst til høyre: Margeritter dyrket med økende tilgang på fosfor mot høyre. Som vi ser avtar da rot-topp forholdet. (Wang Hansen & Lønne Nielsen 1999).

Nederst til venstre: utfelling av jern på røtter av hvit lupin. (Marschner et al 1986).

Nederst til høyre: pH-senkning rundt proteoide røtter av hvit lupin vises som gule områder i den røde agaren. (Marschner et al 1986).

Anne-Kristin Løes

Opptak og funksjon av fosfor og kalium i planter- med eksempler på tilpasninger som kan øke opptaket fra jorda

Norsk senter for økologisk landbruk, NORSØK 1999
ISBN 82-7687-75-9

Opptak og funksjon av fosfor og kalium i planter, med eksempler på tilpasninger som kan øke opptaket av fosfor og kalium fra jorda.

Forord

Dette forelesningsnotatet er skrevet som en del av et støttefag i plantefysiologi i dr.scient-studiet til undertegnede. Studiet inngår i SIP "Næringstilgang til økologiske dyrkingssystem med lite husdyrgjødsel" (1998-2002) som Planteforsk, Norsk senter for økologisk landbruk og Institutt for jord- og vannfag ved NLH samarbeider om. Hensikten med dette notatet har vært å fordype seg i den delen av plantefysiologien som omhandler opptak og funksjon av fosfor og kalium. Disse næringsstoffene kan det lett bli mangel på i økologiske dyrkingssystem med lite husdyrgjødsel.

I kapitlene om funksjon og opptak er mye av stoffet hentet fra to lærebøker: Marschner 1995 "Mineral nutrition of higher plants" og Barber 1995 "Soil nutrient bioavailability". Næringsopptak er svært komplisert å undersøke i detalj, og mesteparten av forskningen som ligger til grunn for kunnskapen om hvordan planter tar opp næringsstoff via røttene er basert på laboratorieforsøk med planter dyrket i næringsløsning, evt rotbiter eller cellebestanddel. Detaljerte studier under kontrollerte forhold gir mye nyttig informasjon om planteregenskaper. Men det må understrekes at det er veldig mye vi ikke vet om planteregenskaper under naturlige forhold, og at kunnskap fra laboratorieforsøk og drivhus ikke kan overføres til jordbruksvekster i felt uten til dels betydelige forbehold.

Kapitlene med eksempler på strategier planter bruker for å effektivisere opptaket av fosfor og kalium fra jorda er basert på primærpublikasjoner funnet blant annet ut fra referanser i lærebøkene. Med denne måten å drive litteratursøk på blir det vanskelig å få med seg den nyeste forskningen som har foregått på feltet. Planteregenskaper til å utnytte næringsstoffreservene i jorda er imidlertid et tema som har vakt interesse i lang tid, og siden metodene for undersøkelse ikke er drastisk endret de siste årene er undersøkelser fra noe tid tilbake fortsatt relevante. Det må understrekes at oppgaven viser eksempler på hvordan ulike tilpasninger hos planter kan øke tilgjengeligheten og/eller opptaket av fosfor og kalium fra jorda. Temaet er omfattende, og en fullstendig oversikt over slike tilpasninger ligger langt utenfor rammen av oppgaven.

Olav Arne Bævre ved Planteforsk forskningssenter Kvithamar har vært veileder for dette arbeidet, og fortjener takk for god hjelp underveis. Takk også til Sissel Hansen og Anne Falk Øgaard for gode kommentarer, og til Anita Land for hjelp med lysark!

Tingvoll april 1999

Anne-Kristin Løes

Anne-Kristin Løes

Innhold

1. Jordbruksveksters behov for P og K og disse næringsstoffenes funksjoner i plantene

1.1 Innhold av fosfor og kalium i jordbruksvekster.....	1
1.2 Fosforets oppgaver i plantene	1
1.3 Kalium sine oppgaver i plantene.....	3

2. Næringsopptak i røtter

2.1 Røttenes funksjon	5
2.2 Overgangssonen mellom rot og jord	6
2.3 Røttenes kationebindingskapasitet	7
2.4 Næringsstoffene følger vannet	7
2.5 Transport av ioner på tvers av rota – apoplast og symplast	9
2.6 Aktivt og passivt ioneopptak	10
2.7 Uniport, symport og antiport	11
2.8 Opptakshastighet og netto opptak	12

3. Eksempler på tilpasninger hos planter som kan øke/effektivisere fosforopptaket

3.1 Redusert vekst hos ville planter	13
3.2 P-effektivitet og internt/eksternt P-behov	13
3.3 Økt rotmasse i P-fattig jord og næringssløsning	14
3.4 Økt absorberende rotoverflate i P-fattig jord	15
3.5 Mykorrhiza	17
3.6 pH-endringer i rhizosfæren	19
3.7 Proteoide røtter og utskilling av citrat	21
3.8 Organisk P i jorda og utskilling av fosfatase	22
3.9 Tilpasning til økt opptak av både Fe og P	23
3.10 Litt om sortsvariasjoner	24

4. Eksempler på tilpasninger hos planter som kan øke/effektivisere kaliumopptaket

4.1 Tilpasninger som øker opptaket av både P og K	25
4.2 Variasjon i K-influx og K-opptak hos ulike plantearter	25
4.3 Sortsvariasjoner i K-opptak og intern K-effektivitet	26
4.4 Endringer i K-mobilitet i plantene	27
4.5 Frigjøring av tungt tilgjengelig kalium	28

5. Hva kan slike tilpasninger bety i økologisk landbruk?

29

6. Litteratur

30

1. Jordbruksveksters behov for P og K og disse næringsstoffenes funksjoner i plantene

1.1 Innhold av fosfor og kalium i jordbruksvekster

Essensielle plantenæringsstoff kaller vi de mineralene som plantene trenger for å fullføre livssyklus. Stoffene grupperes i makronæringsstoff: N, S, P, K, Ca, Mg og mikronæringsstoff: B, Cu, Cl, Fe, Mn, Mo, Ni og Zn. Tabell 1 viser vanlig innhold av fosfor og kalium i tørrstoffet i en del viktige jordbruksvekster. Til sammenlikning er innholdet av N, Ca og Mg tatt med.

Tabell 1. Tilstrekkelig innhold (% av tørrstoff) for å unngå mangelsymptomer av de viktigste makronæringsstoffene (Bergmann 1993). Innholdet gjelder overjordisk plantemateriale til 0-5 cm over jordoverflaten*.

Vekst	N	P	K	Ca	Mg
Rødkløver	2,5-4	0,3-0,6	1,8-3	1-2	0,25-0,60
Gulrot	2-3,5	0,3-0,5	2,7-4	1,2-2	0,40-0,80
Poteter	4,5-6	0,3-0,61	4-6,4	1-2,2	0,24-0,60
Timotei	2,5-4	0,3-0,5	2-3,5	0,6-1,2	0,15-0,50
Bygg	1,7-3,3	0,3-0,52	2-4,2	0,3-1	0,07-0,15
Havre	1,7-2,6	0,18-0,4	2,5-4,8	0,3-0,7	0,08-0,15
Hvete	1,6-2,8	0,2-0,43	2,5-3,9	0,28-0,85	0,06-0,18

*) For poteter er innholdet oppgitt ved begynnende blomstring, for kornartene "in boot" dvs rett før skyting, verdi 10 etter Feekes skala.

Vi ser altså at N og K som regel vil utgjøre ca 2-4% av tørrstoffet, mens innholdet av Mg og P er vesentlig lavere, typisk 0,2-0,5%. Ca-innholdet varierer en del (fra ca 0,3 – 2%), og er høyere i rødkløver, gulrot og potet (tofrøbladede vekster) enn i gras og kornvekster (enfrøbladede).

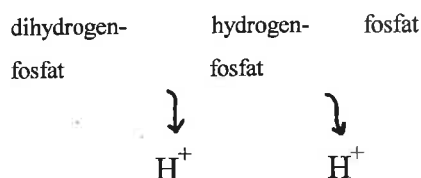
1.2 Fosforets oppgaver i plantene

Fosfor inngår i organiske forbindelser som er viktige både i fotosyntese, respirasjon, energioverføring og genmateriale. I plantene er fosfor også tilstede som uorganisk fosfor (Pi), dvs ulike former av fosfation (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-). Vekslingen mellom uorganisk P og P i organiske forbindelser går meget raskt. For eksempel er det vist at 1 g friske rotspisser av mais kan syntetisere ca 5 g ATP per dag! (Pradet & Raymond 1983). I ATP (adenosintrifosfat) danner fosfationet en spesielt energirik dobbelt P-binding (pyrofosfatbinding): $-\text{C}-\text{O}-\text{P}-\text{P}-$. Når ATP avgir et fosfation og blir til ADP (adenosindifosfat), frigjøres energi, ved motsatt reaksjon kan energi lagres i en celle. Fosfationet kan også bindes til en karbonkjede via en hydroksylgruppe: $-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{P}$ og inngå som et stabiliserende ledd

mellom to C-atomer: -C-P-C- i forbindelser som nukleinsyrer (DNA, RNA) og fosfolipider (viktig bestanddel av membraner).

Hvilke egenskaper ved fosfor er det egentlig som gjør dette grunnstoffet så unikt? Fosfor er i samme gruppe som nitrogen og arsen i det periodiske system (5B), og står også nær grunnstoffet svovel (S), men selv om N, P og S alle er viktige plantenæringsstoff og står nær hverandre i det periodiske systemet så har de helt ulike funksjoner i plantene. En viktig forskjell er f eks at P ikke veksler mellom oksydert og redusert tilstand i planten, noe både S og N gjør. Clarkson & Hanson (1980) peker på fosforets evne til å danne et treverdige anion med oksygen, PO_4^{3-} som et viktig særtrekk, ikke minst fordi dette ionet har en svært stabil tetraederstruktur. Dette skyldes at fosfor har lav elektronegativitet og ledige 3d-orbitaler, og er lite polariserbart slik at fosfater kan danne lite vannløselige forbindelser.

Avhengig av pH i miljøet der fosfatet befinner seg, dannes ulike former av fosfation:



Dihydrogenfosfat trenger betydelig raskere gjennom cellemembranene enn hydrogenfosfat, som igjen trenger raskere gjennom enn orthofosfat (Salisbury & Ross 1991). Ved pH 7, som er vanlig i cytosol¹ er det omtrent like mye hydrogenfosfat som dihydrogenfosfat til stede. Dette bidrar til en god bufferkapasitet i cellesaften. Dihydrogenfosfat dominerer når pH er < 6. Celleveggene har lavere bufferkapasitet, og vanligvis en pH på 5,5 - 5,0. Se avsnitt 2.6.

Fosforet er mobilt og transporteres fra eldre til yngre blad. Fosformangel gir generelt dårlig vekst, færre reproduktive organer dannes, og planten kan få en forsert utvikling ("tvangsmodning"). For eksempel viste en undersøkelse av vårhvete dyrket med henholdsvis 0,05 og 0,5 mM P i næringsløsningen, men ellers tilstrekkelig tilgang på øvrige næringsstoffer, betydelig mindre busking hos plantene som ble dyrket ved lavest P-nivå. Videre ble det lavere tusenkornvekt, færre korn per aks og mindre P-innhold i kornet. Plantene med lav P-tilgang gikk dessuten tidligere inn i blomstring og modning, slik at vekstfasen ble betydelig kortere (Wieneke 1986). En undersøkelse av ulike maissorter dyrket fram til modning i syrevasket sand med varierende P-tilgang viste betydningen av når i vekstperioden planten fikk tilgang på P. Etter 9-10 ukers vekst uten P-tilgang var det for sent for plantene å nyttiggjøre seg P som de da fikk tilført, mens planter som fikk tilført P etter ca 6-7 uker ga god respons på P-gjødslingen (Lyness 1936). Strekningsveksten hemmes mer av P-mangel enn dannelsen av kloroplaster og klorofyll (Hecht-Buchholz 1967). Ved lav P-tilgang kan dette vise seg som små, mørkt grønne, bronseaktige blad. P-mangel kan også gi rødfargede soner i bladene på grunn av opphopning av anthocyaniner. Ved dårlig P-tilgang øker rot/topp (skudd) forholdet i plantene (se kapittel 3).

¹ Protoplasma er betegnelsen på alt celleinnholdet inkludert cellekjernen. Plasmalemma eller plasmamembranen kler celleveggen innvendig og holder celleinnholdet samlet. Cytoplasma er alt celleinnholdet unntatt cellekjernen, og cytosol er celleinnholdet utenom cellekjerne, membransystem, vakuolen og andre organeller (Salisbury & Ross 1991).

Ved god fosfortilgang lagres mye uorganisk fosfor i vakuolene i plantecellene. Motsatt er nesten alt P_i i plantene til stede i cytosol og kloroplaster ved liten P-tilgang. Innholdet av uorganisk P i cytosol varierer lite, og er vanligvis ca 5 mM så lenge det er noe P_i i vakuolen som kan opprettholde nivået. Dette viser at planten prioriterer å opprettholde fotosynteseapparatet hvis P-tilgangen blir dårlig. Det kan bli en opphopning av sukrose og stivelseskorn i kloroplastene ved P-mangel, blant annet fordi transporten av organisk materiale fra kloroplastene og videre ut i cellen hemmes ved lave P_i -konsentrasjoner i cytosol.

Ved god P-tilgang kan lavere planter lagre P_i som polyfosfater i cellene. Polyfosfat er påvist også hos enkelte høyerestående planter, men er mer vanlig i f eks sopphyfer. Polyfosfat er viktig bl a for at mykorrhiza kan bedre P-tilgangen for vertsplanten. I høyere planter er fytat en viktigere lagringsform for P, som vi finner særlig i frø, røtter og andre underjordiske plantedeler og pollen. Fytat er et tungtløselig CaMg-salt av fytinsyre. Fytinsyre dannes av en ringformet alkohol (myoinositol) hvor fosfationer bytter ut hydroksylgruppene:
 $C_6(OH)_6 \rightarrow C_6(HPO_4)_6$. De negativt ladde fosfationene er effektive kationebindere.

1.3 Kalium sine oppgaver i plantene

I motsetning til fosfor inngår ikke kalium i organiske forbindelser i plantene i nevneverdig grad. K^+ er det vanligste kationet i planteceller, og ionet er svært mobilt i planten. De viktigste oppgavene er å regulere det osmotiske potensialet (turgortrykket) i cellene, og å nøytralisere organiske anioner og bidra til pH-regulering i cellene. Men kalium har også en viktig rolle ved å stimulere aktiviteten til ulike enzymer. Ved K-mangel hemmes veksten, og kalium vil overføres til områder med aktiv vekst fra eldre vev, slik at eldre blad får lyse flekker eller visner. K-mangel vil også hemme lignifisering av støttevev og gi fysisk svakere planter. Planter med liten tilgang på K kan bli mer utsatt for frostskafer, antakelig fordi de lettere tørker ut når vannet krystalliserer til is. Det er også påvist at planter med liten tilgang på K lettere blir angrepet av sopp, både fakultative (som lever på døende plantevev) og obligate (som lever av assimilater produsert av levende planteceller). For planter med voluminøse overlevelsesorganer, som poteter og de fleste grønnsaker, har K-tilgangen mye å si for avlingsnivået. Planter med mer konsentrerte overlevelsesorganer (frø) har et relativt konstant K-innhold i frøene hvis ikke K-tilgangen blir svært dårlig, og i slike vekster er ikke den salgbare avlingen like avhengig av K-gjødslingen. Vi skal ellers være oppmerksom på plantenes evne til å ta opp vesentlig mer K fra jorda enn de trenger for optimal vekst (luksusopptak), som kan hemme opptaket av andre viktige næringsstoff som Ca og Mg. Som beskrevet for P (Lyness, 1936) er det viktig at plantene får tilstrekkelig tilgang på kalium relativt tidlig i vekstsesongen.

Kaliumkonsentrasjonen i cytoplasma (cellesaft inklusive membraner og organeller) er gjerne 100-200 mM. I vakuolene varierer K-innholdet mye mer, men bortsett fra i lukkeceller blir det sjelden >200 mM. Kalium er svært viktig i plantenes kation-anionbalanse. Kaliumionene bidrar til å nøytralisere den store overvekten av organiske anioner i fht kationer i cytoplasma, og utskilling av protoner (H^+) foregår ofte parallelt med opptak av K^+ for å beholde den elektriske likevekten. Overvekten av anioner skyldes dissosierte organiske syrer, særlig eplesyre, malic acid med anionet malat. Motsatt har plantene mulighet til å utlikne et eventuelt overskudd av kaliumioner ved å produsere organiske syrer og skille ut hydrogenionene. K^+ er også viktig for effektiv transport av anioner gjennom membraner.

Uten at planten har god tilgang på kalium hemmes både strekningsvekst og bevegelser i celler som f.eks. lukkeceller, celler som lar bladoverflaten følge solstrålene og andre typer bevegelse hos planter. Både strekningsvekst og bevegelser er avhengig av at vakuolene i ekspanderende celler fylles med tilstrekkelig mye vann (i tillegg til at celleveggen må være elastisk). Kalium (fulgt av organiske anioner, og/eller "i bytte" med H^+) akkumuleres i celler i strekningsvekst, og bidrar både til å stabilisere pH i cytoplasma og øke det osmotiske potensialet i vakuolene slik at mer vann trenger inn i disse. Avhengig av planteart og K-tilgang, kan også ulike sukkerarter bidra til å regulere det osmotiske potensialet i cellene, og i røtter som gulrot og sukkerbeter erstattes kalium og organiske syrer med sukker mot slutten av vekstperioden.

Kalium bidrar til å regulere pH i de ulike områdene av celler og vev. F.eks. trengs det høy pH i phloemet (silvevet) for å kunne overføre sukrose dit og få en effektiv transport i planten.

Kalium regulerer pH ved å erstatte H^+ . Ladningsmessig er disse ionene like effektive til å nøytralisere anioner, men i motsetning til hydrogenionene har ikke kaliumionene noen forsurenende virkning. En interessant del av K-dynamikken i plantene er at kalium og nitrater (eventuelt ladede aminosyrer) transporteres sammen fra rot til skudd i xylemet, men i bladene reduseres nitrat til ammonium (og videre til protein). Kaliumionene som blir "til overs" nøytraliseres av organiske anioner som planten produserer, og transporteres tilbake til røttene igjen.

En tilstrekkelig høy kaliumkonsentrasjon er viktig for å aktivere en rekke enzymer. Ved K-konsentrasjoner på 100-200 mM er det elektriske dobbeltlaget som opptrer rundt alle store molekyler (som alltid er hydratisert) maksimalt sammenpresset, og dermed er molekylene (f.eks. enzymer) lettere utsatt for strukturendringer (konformasjonsendringer). Manglende stimulering av enzymer som overfører sukkerarter til stivelse antas å være årsaken til at K-mangel kan føre til akkumulering av lettløselige karbohydrater, men nedgang i stivelsesinnholdet i plantene. Akkumulering av sukker er antakelig hovedårsaken til at planter med K-mangel er mer utsatt for soppsjukdommer, som nevnt ovenfor. K^+ er også viktig for proteinproduksjonen, og i planter med lite tilgang på K, men rikelig tilgang på N kan aminosyrer, amid og nitrat hope seg opp fordi proteinsyntesen hemmes. Forklaringen er sannsynligvis også her at viktige enzymer ikke stimuleres tilstrekkelig.

Kalium trengs i relativt store mengder, og følger til en viss grad væskestrømmen i plantene (transpirasjonen). Planter med liten tilgang på K takler tørkestress dårligere enn planter med god tilgang, antakelig fordi det blir vanskeligere for plantene å styre lukking og åpning av spalteåpningene effektivt nok ved dårligere K-tilgang, noe som selvsagt er ekstra viktig ved tørkestress. K-mangel reduserer fotosyntesen generelt, sannsynligvis både via dårligere regulering av spalteåpningene og via mindre effektiv enzymstimulering.

Kalium tilhører alkalimetallene (gruppe 1A) i det periodiske system, sammen med H, Li, Na, Rb og Cs. Ionet har en sfærisk form og er lite polariserbart, og inngår hovedsakelig ionebindinger. Enkelte chelater² der K inngår kan imidlertid ha en kovalent bindingsform.

Og hvilke kjemiske egenskaper er med på å gjøre akkurat kalium til et essensielt plantenæringsstoff? Plantene har behov for et lett tilgjengelig og vanlig forekommende enverdig kation til å nøytralisere syrer og anioner og holde det osmotiske potensialet oppe. Dette ionet må passere lett gjennom membraner, og ikke konkurrere nevneverdig med toverdige kation om bindingssteder på enzymer som er tilpasset toverdige ioner. Kalium

² Et kompleks består av et positivt ladet sentralt atom, omgitt av negativt ladde partikler som kalles ligander. Ligander som binder mer enn en positiv ladning på sentralatomet, kalles chelaterende forbindelser, og kompleks dannet av slike ligander kalles chelater.

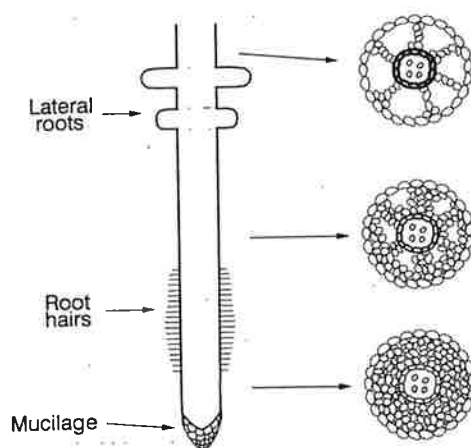
tilfredsstiller alle disse kravene (Clarkson & Hanson 1980), men hvorfor kunne ikke plantene like gjerne bruke Na som også er et vanlig grunnstoff i de fleste jordtyper? Kalium er ikke like spesifikt i sine funksjoner i planter som fosfor, og både NH_4^+ og Rb^+ kan erstatte kalium til en viss grad som enzym-aktivatorer og bidragsyttere til osmotisk potensial. Disse ionene har om lag samme (hydratiserte) ioneradius som K^+ . Na^+ har en større hydratasjonsenergi og noe større hydratisert ioneradius og kan også erstatte kalium til en viss grad, men dette ionet holder mer på hydratasjonsvannet enn kaliumionene gjør. En mulig forklaring på at Na ikke kan erstatte K er at i komplekser der K er sentralatom blir O-holdige ligander (f.eks. karboksylat, eter eller alkoholgrupper) lettere substituert med H_2O -holdige, enn i tilsvarende komplekser med Na som sentralatom. Komplekser med H_2O -holdige ligander slipper sannsynligvis lettere gjennom membraner enn O-holdige (Clarkson & Hanson 1980).

2. Næringsopptak i røtter

2.1 Røttenes funksjon

Røttene fester planten til underlaget, sørger for opptak av vann og næring og fungerer som et lager for næringsstoffer. For at opptak og videre transport av næring via xylemet skal kunne foregå, er det viktig at rotcellene har evne til respirasjon og metabolisme. Uten god tilgang på oksygen stanser respirasjonen og dermed næringsopptaket. Mye av kunnskapen vi har om hvilke ioner som tas opp aktivt (energikrevende næringsopptak) og passivt kommer fra forsøk der næringsopptak er studert i røtter med/uten tilsetning av respirasjonshemmende stoff, eller ved temperaturer som hemmer/tillater respirasjonen.

Ulike planter har til dels svært ulike rotsystem. Innen jordbruksvekstene kan vi trekke et grovt skille mellom enfrøbladede planter (gras- og liljefamilien) som har knipperøtter, og tofrøbladede planter, der de fleste artene har pælerot (Barber 1995). Rota vokser via aktiv celledeling i rotspissene. Her er cellene små, med tynne vegger og uten vakuole - lengdeveksten har ikke begynt enda. Det er i denne sonen at det skilles ut "mucilage" eller rotslim. Se figur 1.

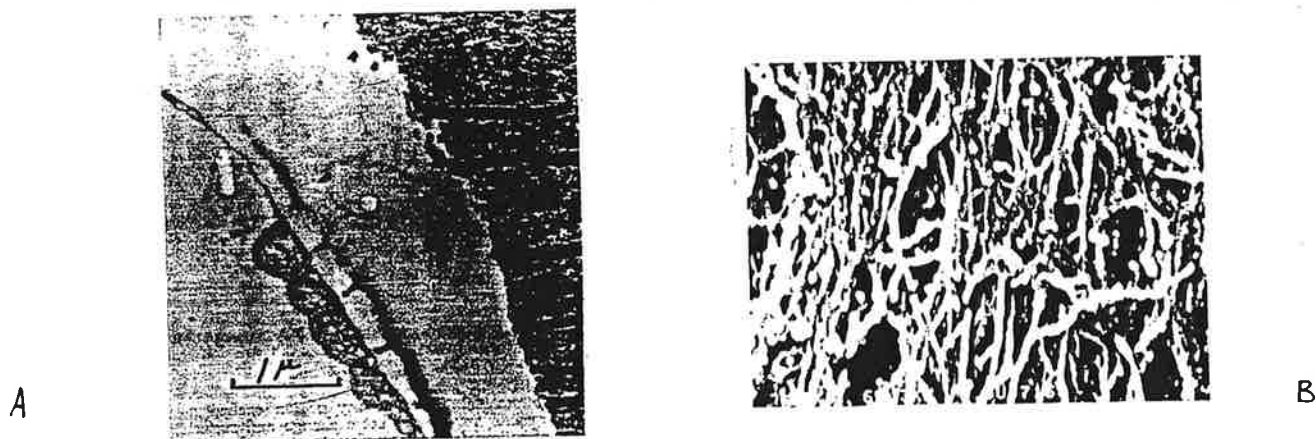


Figur 1. Skjematisk framstilling av anatomiske endringer langs rotaksen, her vist for en siderot av mais. Legg merke til dannelse av hulrom i cortex (midterste tegning), og av et tertiært endodermis (rundt ledningsvevet) i de eldste delene av rota (øverst). (Marschner 1995).

Litt innenfor rotspissen har røttene evne til å danne siderøtter, og ikke minst til å utvide absorpsjonsoverflaten sin ved å produsere rothår. Et rothår dannes ved at en epidermiscelle utvider seg. Mesteparten av cytoplasmaet i vedkommende celle samles i rothåret, og cellekjernen plasseres seg nær spissen av rothåret. Rothår kan leve i opptil flere uker, og dekke betydelige områder av røttene i porøs jord. Både rothårmengde og -lengde varierer fra planteart til planteart, evt også med sortsvariasjoner.

2.2 Overgangssonen mellom rot og jord

Ei rot (rothår) har selvsagt ikke bare direkte kontakt med jordpartikler, men også med luft, vann og med andre levende organismer. Grenseflaten mellom jordpartikler og rotceller er imidlertid et område som har vekket mange forskeres interesse, og som er relativt grundig undersøkt bl a gjennom tynnslip og elektronmikroskopi. Enkelte forfattere hevder at det er en glidende overgang mellom plante og jord slik at de må sees som et sammenhengende system (se referanser i Jenny & Grossenbacher 1963). Dette skyldes ikke minst rotslimet som skilles ut (fig. 2A). Det styrker kontakten mellom plante og jord og gjør overgangen mellom disse mindre skarp. "... the outer boundary of a root, and therefore of a plant, is an arbitrary thing".



Figur 2. A: Overgang mellom rotcelle (til venstre) og jordpartikkel (mørk, til høyre), fylt av rotslim. Målestokk vist på figuren (Jenny & Grossenbacher 1963). B: Fiberstrukturen i rotslim på hvitløk. Forstørrelse 1: 75 000 (Gessa & Deiana 1992). Begge figurer framstilt ved elektronmikroskopi.

Rotslimet består av polysakkarider, vesentlig polygalakturonsyre, og har en fiberstruktur som vist for røtter av hvitløk (fig. 2B). En fiberstruktur i rotslim skilt ut nær rotspisser hos hvete dyrket i jord ble også påvist av Leppard (1974). Næringsstoff kan akkumuleres i dette laget i likhet med i apoplast (se neste avsnitt), og dette kan ha betydning for diffusjonen av ioner inn mot rotcellene (Gessa & Deiana 1992). Rotslimet har også viktige funksjoner for å beskytte rotspissen mot jordpartikler og minske den mekaniske motstanden mellom jord og rot når rota beveger seg framover. Rotslim er bare en gruppe av en lang rekke organiske forbindelser som planter kan skille ut eller lekke ut passivt via røttene. Roteksudater er samlebetegnelse på dette, og eksudater omfatter også celledeler som løsner fra rota etter som den eldes, evt brytes ned av mikroorganismer. Antall bakterier og sopp er mye høyere nær inntil rotoverflaten enn lenger unna, og eksudatene fungerer som næringskilde. En viktig funksjon av dette kan være at rhizosfæren anrikes med levende organismer som f eks kan bidra i plantenes næringsforsyning, men rotslimet kan også være en forsvarsmekanisme mot infeksjoner.

2.3 Røttenes kationebindingskapasitet

Når det er rikelig med vann i jorda, vil røttene være delvis badet i jordvæske, som trenger inn i celleveggene. Røttene har kationebytte-egenskaper i form av karboksylgrupper ($\text{R-COOH}/\text{R-COO}^-$) som kan "fange" kationer i jordvæsken. Det er særlig pektinet i celleveggene som bidrar til kationebyttekapasiteten. Røttene har også en viss evne til å binde anioner via positivt ladde aminogrupeer på proteiner i celleveggene (Haynes 1980). Tofrøbladete planter som bønne, tobakk og tomat har generelt høyere kationebindingskapasitet enn enfrøbladete som mais og hvete (Keller & Deuel 1957). Dette forklares med lavere pektininnhold og færre karboksylgrupper i pektinet i de to kornslagene som ble undersøkt.

Celleveggene (apoplast) utgjør ca 10-15% av rotas samlede volum. I forbindelse med ionebinding til et medium er begrepet "free space" nyttig. I det fritt tilgjengelige området (water free space) beveger ionene seg uhindret av ladningene på den absorberende overflaten (f.eks. en rotcellevegg). Området der ionene kommer så nær bindingsoverflaten at de påvirkes av ionene som er bundet her (slik at evt. ombytting kan skje) kalles Donnan free space. Ioner med liten hydratisering og sterkere valens bindes hardere enn sterkt hydratiserte ioner og ioner med lavere ladning. Det betyr at K^+ fraktes raskere inn i plantecellene enn f.eks. Ca^{2+} , som i sterkere grad holdes igjen på utsiden av røttene og i celleveggene.

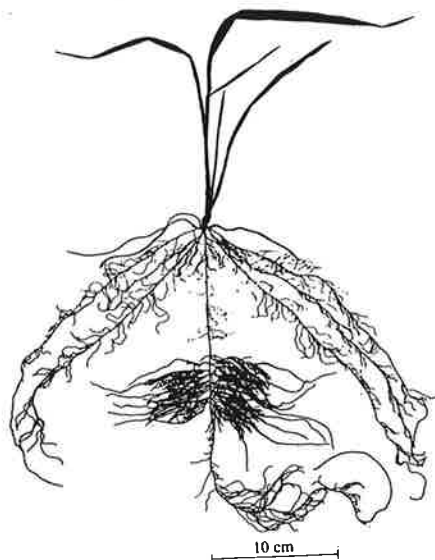
Det er omdiskutert hvilken betydning bindingen av ioner til rotcelleveggene egentlig har for plantens næringsopptak. Mekanismen kan betraktes som en oppkonsentrasjon av ioner i rotmiljøet, som bidrar til å gjøre selve opptaksprosessen enklere. Spesielt for flerverdige ioner som Ca og Mg er dette av betydning. Mekanismen kan også ha betydning for å binde giftige metaller som f.eks. Hg og unngå at disse stoffene kommer lenger inn i planten. Fe og Al felles også ofte ut i ytre deler av rota. Et annet forhold er at ioner kan byttes ut mellom rot og jordpartikkel når disse to overflatene kommer tilstrekkelig nær hverandre, og rota kan da få adgang til ioner som ikke ville løst seg ut i jordvæsken og blitt tilgjengelige via den (Haynes 1980).

Betydningen av røttenes ionebindingskapasitet kan variere med ionekonsentrasjonen i jordvæsken. Er det lite fosfat i løsningen kan opptakskapasiteten i de ytterste rotcellene være tilstrekkelig til å ta seg av P-opptaket. Hvis det er mer fosfat tilgjengelig, kan et større område av rota aktiveres til P-opptak siden fosfationene da via apoplast vil bevege seg dypere inn i rota. En slik økt permeabilitet for anioner med økende saltkonsentrasjon i næringsløsningen ble vist i en undersøkelse med unge solsikkeplanter (Pettersson 1975). Flere forsøk har vist at å "mette" røttene med et polyvalent kation stimulerer opptaket av f.eks. P. En mulig forklaring på dette fenomenet er at flerverdige ioner bindes tettere inn mot celleveggen enn enverdige, slik at det blir mer plass for f.eks. fosfationene å vandre i (Haynes 1980). Undersøkelser har også vist at planter med stor kationebindingskapasitet i røttene inneholder relativt mer Ca og Mg enn K og Na, og omvendt. Dette tyder på at kationbyttingskapasiteten har en betydning for plantens opptak av ioner.

2.4 Næringsstoffene følger vannet

Røttene gjennomvever jorda for å søke etter vann og næringsstoffer. I felt under norske forhold vil det som regel oppstå en eller flere perioder i løpet av en vekstsesong der vanntilførselen er underoptimal for planteveksten, og i slike perioder vil antakelig rotveksten først og fremst foregå i områder der røttene kan finne vann. Men røtter har også evne til å

reagere på ulikheter i næringskonsentrasjoner i omgivelsene. Byggplanter dyrket i et tredelt kammer med tilfredsstillende nitratkonsentrasjon i det midterste kammeret, og underoptimal nitratkonsentrasjon i de to andre, utviklet en tett matte av forgreinede siderøtter i det midterste kammeret. Når denne rotmatta ble etablert var den effektiv nok til å gi hele planten en tilfredsstillende vekst (Drew & Saker 1975). Røttene som vokste i kamre med underoptimalt nitratnivå, utviklet få siderøtter. Se figur 3.



Figur 3. Utviklingen av rotsystemet hos bygg når røttene ble plassert i kamre med ulike nitratkonsentrasjon. Midtre del av frørota midt på figuren fikk tilgang på 1,0 mM nitrat, rotsystemet for øvrig 0,1 mM (Drew & Saker 1975).

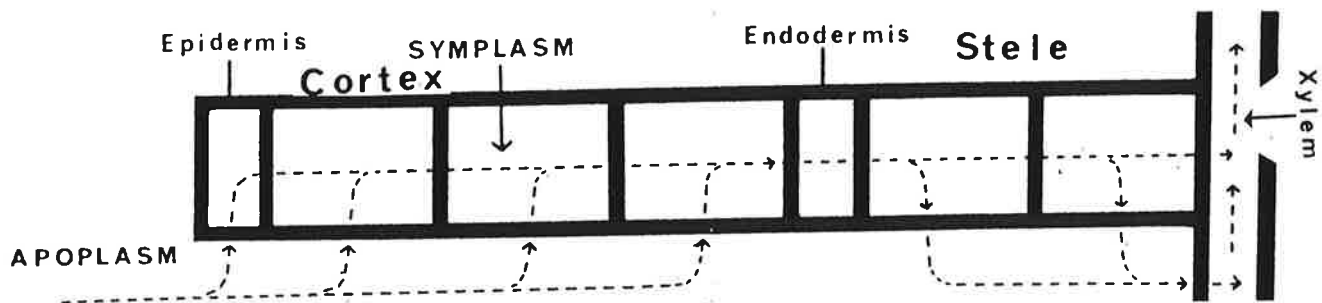
O₂ og CO₂ tar plantene opp i gassform, mens vann tas opp som molekyler. Mineralske næringsstoff som plantene kan få tak i befinner seg i ioneform i jordvæsken. Når plantene mangler vann, mangler de også transportmiddelet for næringsstoff. Konsentrasjonen av løste ioner i jordvæsken varierer med jordas kjemiske sammensetning og vannmengden i jorda, men også med temperatur, biologisk aktivitet med mere. Etter en tørkeperiode kan vanning eller nedbør løse opp en del ioner og transportere dem til planterøttene, men blir det for mye nedbør kan mye næringsstoff tapes gjennom avrenning.

Når ioner transporteres fra jord og inn i planterøtter skiller vi mellom tre grunnleggende prosesser: Ioner som følger vannopptaket i rota (transpirasjonsstrømmen, "mass flow"), ioner som beveger seg mot rotoverflaten via diffusjon fordi rota hele tiden tapper jordvæsken for ioner slik at det oppstår en konsentrasjonsgradient, og endelig ioner som kommer i kontakt med rotoverflaten fordi rota vokser seg inn i nye områder (interception).

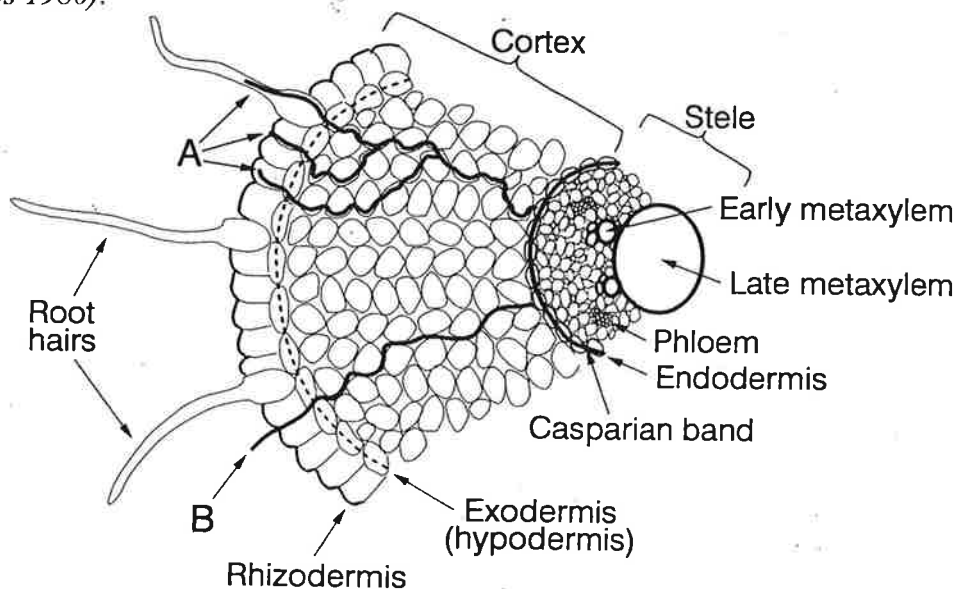
Diffusjonen blir først av betydning når planten ikke får nok ioner tilført via vannopptak og direkte rotkontakt. I vann med samme temperatur er diffusjonskoeffisienten (måles i cm² per sekund) for fosfationer om lag halvdelen av koeffisienten for kaliumioner. I jord kan forskjellen være enda større. Når diffusjonen pga lavt vanninnhold i jorda må foregå nær faste partikler med elektriske ladninger, vil hastigheten avta. Siden diffusjon av næringsstoffer gjennom jorda er en langsam prosess, kan det være en fornuftig strategi for plantene å utvide den absorberende rotoverflaten mest mulig for å få ionene raskere inn i et system hvor transporten foregår meget raskt sammenliknet med i jord eller jordvæske.

2.5 Transport av ioner på tvers av rota – apoplast og symplast

Når et ion i vann beveger seg fra jorda og inn i planten via rotcellene, skjer det en transport på tvers innover i rota før ionet (eventuelt) kommer inn i transportsystemet fra rot til overjordiske plantedeler – xylemet eller vedvevet. I de ytre delene av rota (epidermis og cortex) skilles det mellom transport via apoplast og symplast. Apostast er det sammenhengende mediet som dannes av celleveggene i alle rotcellene. Her kan ionene bevege seg via diffusjon (de følger vannet). I mange tilfeller kan rotcellene være dekket av en tynn vannfilm der de grenser mot intercellularrommene (dvs mellomrommene mellom cellene), og i denne filmen vil diffusjon kunne foregå mer effektivt enn i selve celleveggen og via symplast (Berner 1996). Når et ion får passere cellemembranen (plasmalemma) i en rotcelle kan ionet transporteres videre fra celle til celle via plasmodesmene, små åpninger i celleveggene. Dette kalles symplast-transport.



Figur 4. Skjematisk framstilling av apoplast og symplast transport av ioner gjennom ei rot (Haynes 1980).



Figur 5. Tverrsnitt av maisrot som viser oppbygningen av rota, samt symplast (A) og apoplast (B) transport av ioner gjennom rota (Marschner 1995).

Ioner som følger apoplast-veien vil støte på en hindring i det de treffer Casparis bånd (vannavstøtende suberinavsetninger i celleveggene i endodermis). Videre transport inn mot vedvevet må skje via symplast til endodermis er gjennomtrengt, deretter kan ionene eventuelt bevege seg ut i apoplasten igjen. Hvor definitivt Casparis bånd egentlig begrenser apoplast-transporten er imidlertid omdiskutert (Marschner 1995), og i unge røtter og områder der røttene danner siderøtter er endodermis lettere gjennomtrengelig for vann via apoplast fordi Casparis bånd enda ikke er fullstendig utviklet (Haynes 1980). En annen side av saken er at suberinannelser også foregår i eksodermis hos mange arter ettersom rota eldes (Marschner 1995). Dette kan fungere som en beskyttelse mot mikroorganismer, og bidra til å unngå at rota taper for mye oksygen til omgivelsene i vannmettet jord.

2.6 Aktivt og passivt ioneopptak

Ved ioneopptak via symplast tas ionene inn gjennom porer i celleveggene, og videre gjennom plasmalemma. Membraner er hovedsakelig bygget opp av to lag lipider (fosfo- glukolipid eller sulfolipid) som er organisert med de hydrofobe fettsyre"halene" innover og de hydrofile, ladede delene av molekylene rettet utover. Ulike proteiner er bygget inn i lipidlaget og fungerer blant annet som transportkanaler eller bærere for stoffer som skal inn eller ut gjennom membranen. Graden av metning i fettsyredelene av lipidene, og lipidsammensetningen i en membran, kan endres som følge av endringer i miljøet (temperatur, pH, vanninnhold i jorda etc) og varierer også mellom ulike planteslag. Sammensetningen har mye å si for hvilke ioner som får passere membranene.

En vesentlig del av plantens energiforbruk, særlig i første del av vekstperioden, brukes til opptak av ioner. Ved opptak gjennom plasmalemma, så vel som opptak gjennom tonoplast (fra cytosol til vakuole), skiller vi mellom næringsopptak *langs* (downhill) eller *mot* (uphill) et elektrokjemisk potensial, et energipotensial. Opptak langs gradienten kalles passivt opptak og krever ikke ekstra energi. Ved passivt opptak siver ionene inn gjennom kanaler i plasmamembranen. Ved aktivt opptak må planten bruke energi for å overvinne den motgående gradienten. Energipotensialet dannes dels kjemisk gjennom konsentrasjonsforskjeller. En riktigere betegnelse enn konsentrasjonsforskjeller er aktivitetsforskjeller, fordi ioner i en løsning som ikke er svært sterkt fortynnet påvirker hverandre slik at de får en aktivitet som er noe lavere enn konsentrasjonen. Men ubalanse mellom kationer og anioner skaper et elektrisk potensial, og bidrar til den samlede potensialforskjellen. Som betegnelse på det elektriske potensialet brukes hyperpolarisering om en membran med stor forskjell i elektronegativitet på hver side, mens depolarisering brukes om en situasjon der potensialet avtar, altså at det blir mindre forskjell på hver side av membranen.

Det er en svak elektronegativ ladning (underskudd på kationer) i cytosol sammenliknet med cellevegg, og i vakuolen igjen sammenliknet med cytosol, som skaper et "sug" etter at kationer skal transporteres inn i cellene og videre inn i vakuolen. "Sug" vedlikeholdes av at kationer som tas opp nøytraliseres, at det aktivt tas opp anioner som f.eks fosfat og/eller at det aktivt pumpes protoner (H^+) og kationer som Na^+ , Cl^- og Ca^{2+} fra cytosol og ut i celleveggen. Protonpumpingen er samtidig et viktig virkemiddel for å regulere pH i vakuole, cytosol og cellevegg som man grovt sett kan regne med at har pH verdier på henholdsvis 4.5-5.9, 7.3-7.6 og om lag 5.5 (Kurdjian & Guern 1989). For hvert enkelt ion vil det aktuelle energipotensialet variere, slik at i en situasjon kan opptaket av f.eks kalium være passivt, mens i en annen situasjon kreves aktivt opptak av kalium. Siden toverdige kationer bindes og anrikes i apoplast, vil opptaket av Ca og Mg i mange tilfeller foregå som en passiv prosess.

I de første undersøkelser av det elektriske potensialet i planteceller ble det benyttet tynne elektroder som ble ført inn i cellene og målte elektronegativiteten på hver side av membranen rett før og rett etter at elektroden hadde punktert membranen. Slike målinger demonstrerte at elektriske spenningsforskjeller var en drivkraft i ioneopptaket i planteceller, men de var belastet med en del feilkilder, særlig hvis målingene ble utført for mer enn en celle i et vev. Elektrodene var f.eks. følsomme for trykk, de ble lett forurensset av rester av cellebestanddeler, og det kunne ikke utelukkes at ioner fra punkterte celler påvirket elektronegativiteten i nabocellene (Anderson & Higinbotham 1975). En bedre metode for måling av spenningsforskjeller ble utviklet på 1980-tallet, og kalles patch-clamp teknikk. Her måler man spenningsforskjeller på hver side av en membran, eventuelt en del av en membran, som er isolert fra resten av cellen, og ligger badet i to adskilte løsninger. Når sammensetningen av løsningene er kjent, eventuelt før og etter en opptaksperiode, kan man relatere ulike elektriske potensial til sammensetningen av løsningene.

2.7 Uniport, symport og antiport

Som vi var inne på i presentasjonen av fosfor og kalium sine kjemiske egenskaper har hvert enkelt kjemisk element sine spesielle egenskaper – ionestørrelse, ladning, hydratasjonsenergi, evne til kompleksdannelse etc., og forekommer i ulike mengde og tilgjengelighet i jorda. Alt dette påvirker hvordan plantene tar opp og eventuelt skiller ut igjen de ulike stoffene, og det generelle bildet av at planten pumper ut protoner (H^+) i bytte med næringsstoff i kationform, og bikarbonat (HCO_3^-) og/eller OH^- -ioner i bytte med næringsstoff i anionform, er en grov forenkling av de mange ulike prosessene som foregår. En noe mer detaljert bilde er å skille mellom proteinkanaler og bærer-proteiner i membranene. Kanalene slipper ioner og små molekyler rett gjennom membranen, en prosess som kalles uniport eller "facilitated diffusion" (Salisbury & Ross 1991). Det diskuteres hvorvidt det er egne kanaler for ulike kjemiske forbindelser, eller om kanalene har en mer generell funksjon. Bærer-proteinene spiller en tilsvarende rolle som enzymer. De fester seg til et kation eller (ladet) molekyl og transporterer det inn i cellen, eventuelt parallelt med at de tar ned seg et proton (eller annet kation) ut i celleveggen. Dette kalles antiport eller countertransport. Uttrykket "anti" virker litt forvirrende fordi man da lett tenker på motsatte ladninger, men ved antiport byttes et ion ut med et annet med samme lading. Antiport er godt dokumentert for kationer, men for anioner er det eksperimentelle vanskeligheter med å hindre diffusjon av OH^- og HCO_3^- gjennom membraner så denne (eventuelle) formen for countertransport er vanskelig å undersøke (Marschner 1995). Opptaket av anioner kan også foregå ved at ett eller flere protoner fester seg til et anion (parvis ioneopptak, cotransport eller symport). For eksempel viste en studie av rotceller av hvitkløver (Dunlop 1989) at hvert $H_2PO_4^-$ som ble transportert inn gjennom plasmamembranen ble fulgt av ett proton. Argumentasjonen for at prosessen foregikk på denne måten, er at det elektriske potensialet ikke ble forandret (patch clamp-teknikk, se avsnitt 2.5). Studien viste også at planter med mangel på P i vekstmediet hadde en mindre elektrisk potensialforskjell enn planter med rikelig P i vekstmediet, henholdsvis -118 og -130 mV.

Det er altså ingen enkel "oppskrift" på hvordan verken K^+ eller fosfationer kommer inn gjennom plasmalemma. Som beskrevet er opptaket en dynamisk prosess der mange forhold griper inn i hverandre. Oppsummerende kan vi si at kalium følger "kjørereglene" for kationer mens fosfat følger "kjørereglene" for anioner. Temaet kunne selvsagt vært utdypet vesentlig mer enn her.

2.8 Opptakshastighet og netto opptak

Hastigheten av ioneopptaket bestemmes blant annet av konsentrasjonen av ioner i jordvæsken. $C_{\min}$ er den laveste konsentrasjonen en næringsløsning kan ha av et ion for at plantene skal kunne greie å ta det opp. $C_{\min}$ varierer fra næringsstoff til næringsstoff, men også med planteart og andre faktorer som f.eks. jordtemperatur. Med økende jordtemperatur (innen det aktuelle temperaturregimet ved naturlige forhold) avtar $C_{\min}$. Men plantene lagrer ikke alle ionene som kommer inn i rotcellene. Transporten inn i cellen kalles influx (I), mens transporten ut igjen kalles efflux (E), og ved lave næringskonsentrasjoner kan efflux nærme seg influx slik at netto opptak (I_n) av næring blir svært lavt. Gjennomsnittlig maksimalt netto ioneopptak per rotlengde ved en gitt ionekonsentrasjon kalles $I_{\max}$. Innen visse konsentrasjonsgrenser har ioneopptaket gjerne samme forløp som enzymreaksjoner, og Michaelis-Mentens konstant, K_m er da konsentrasjonen i næringsløsningen når netto influx er lik halvparten av maksimal influx.

For planter som vokser i jord er raske endringer i næringskonsentrasjon i jordvæsken (fluctuations) like typiske som brå endringer i innstråling, temperatur og vanntilgang, og plantene har utviklet en rekke strategier for å overleve slike stressituasjoner. Et eksempel er at det er ulike opptakssystem som settes i verk avhengig av konsentrasjonen av et næringsstoff i jordvæsken. For fosfor er det f.eks. påvist to ulike opptakssystem, et system tilpasset lavt innhold av fosfationer (evt hydrogen- eller dihydrogenfosfationer), og et annet system som raskt kan induseres til å ta opp mye fosfat på kort tid hvis fosfatkonsentrasjonen i jordvæsken øker. Dette skyldes muligens at det raskt syntetiseres nye bindingssteder (bærer-proteiner) i plasmamembranen når fosfattilgangen øker. Fosfationene transporteres raskt videre til de overjordiske plantedelene, og dette påvirker antakelig opptaksprosessen slik at høy-kapasitets systemet kan fungere i lengre tid (Marschner 1995). Andre strategier er at planten skiller ut ulike organiske forbindelser via røttene ved næringsmangel. F.eks. er det godt undersøkt hvordan tofrøbladede planter og enfrøbladede planter med unntak av grasfamilien øker utskillingen av protoner, eventuelt også chelaterende forbindelser som fenoler, i rotspissene ved jernmangel. Dette bidrar til å lette jernopptaket.

3. Eksempler på tilpasninger hos planter som kan øke/effektivisere fosforopptaket

3.1 Redusert vekst hos ville planter

Ulike planter har ulik evne til å utnytte P i jorda. Enkelte arter er bedre tilpasset P-fattig jord enn andre, og tilpasningene kan være svært ulike. Å økonomisere med knappe P-reserver gjennom lav veksthastighet er en vanlig tilpasning hos ville planter på næringsfattig jord. Langsom vekst preger både en typisk surjordsplante som smyle (*Deschampsia fluctuosa*), som er tilpasset et miljø der fosforet er bundet som Fe-Al fosfater, og enkelte typer kalkplanter som vokser i jord der fosforet er bundet som Ca-Mg fosfater (Rorison 1986). Ville planter i P-fattig jord har gjerne også utviklet en god evne til å lagre P i ulike plantedeler, i stedet for å utnytte en eventuell økt P tilgang til økt vekst. Dette er en god tilpasning til et miljø der P som regel blir tilgjengelig for plantene gjennom mineralisering av organisk materiale, noe som gjerne foregår i episoder med ujevne mellomrom. En langsom veksthastighet "fortynner" P-reservene ut i hele planten, og er generelt en god strategi for å unngå P stress. En sammenlikning av to typer alpint tuegras fra New Zealand tilpasset henholdsvis P-fattig og P-rik jord, og australsk villbygg (tilpasset P-fattig jord) sammenliknet med kultivert bygg (tilpasset P-rik jord) viste ingen vesentlig forskjell på opptakskapasiteten for P hos planter tilpasset mye eller lite P i jorda, men veksthastigheten var lavere hos artene som var tilpasset lite P og disse ga også vesentlig dårligere respons på P-gjødsling (Chapin 1983). Ved å fjerne endosperm (opplagsnæringen i frøet) fra byggplantene en dag etter spiring, ble det mindre forskjell på vekst og utvikling hos kultivert og vill bygg (Chapin & Bielecki 1982), så betydningen av at kulturvekstene har store frø med rikelig opplagsnæring ble tydelig demonstrert i dette forsøket.

3.2 P-effektivitet og internt/eksternt P-behov

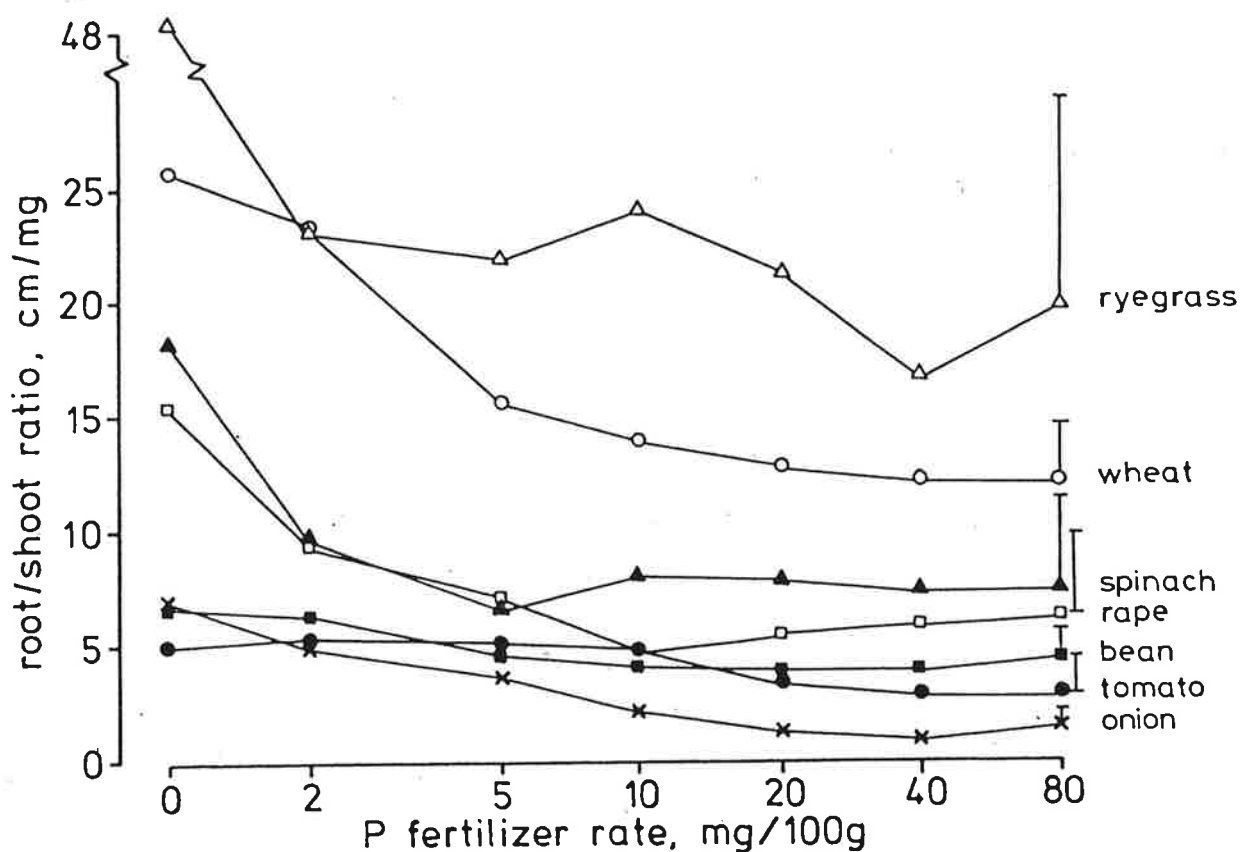
I motsetning til ville planter fra næringsfattige miljø har jordbruksvekster evne til å absorbere mye næring på kort tid og vokse raskt, slik at de kan konkurrere om lys og fuktighet. Lav veksthastighet har liten interesse som tilpasning i en agronomisk sammenheng. Hos jordbruksvekster er P-effektivitet (evt K-effektivitet osv) et sentralt begrep. Det er et viktig mål å kunne produsere mest mulig tørrstoff per kg mineralsk næringsstoff som tas opp, og den mengden P en plante må ha for å kunne produsere en kg tørrstoff kalles gjerne plantens interne P-behov (Föhse et al 1988), eller interne P-effektivitet (Zoyza et al 1998). P-konsentrasjonen i tørrstoffet ved 80% av maksimal avling kan f.eks være et uttrykk for det interne P-behovet.

P-effektivitet kan også defineres som en plantes evne til å gi et visst avlingsnivå (i % av maksimumsavling) ved et visst P-innhold i jorda (Föhse et al 1988). Snur vi om på dette og finner ut hvor mye P det må være i jorda for å få f.eks 80% av maksimal avling, finner vi plantens eksterne P behov, eller plantens eksterne opptakseffektivitet. Jungk & Claassen (1986) fant at både P-influx målt per rotlengde, og rotlengde per enhet tørrvekt av topp, varierte mye mellom ulike planteslag. Produktet av disse to faktorene var derimot sterkt korrelert med P-konsentrasjonen i topp. Det samme var for øvrig tilfelle for K.

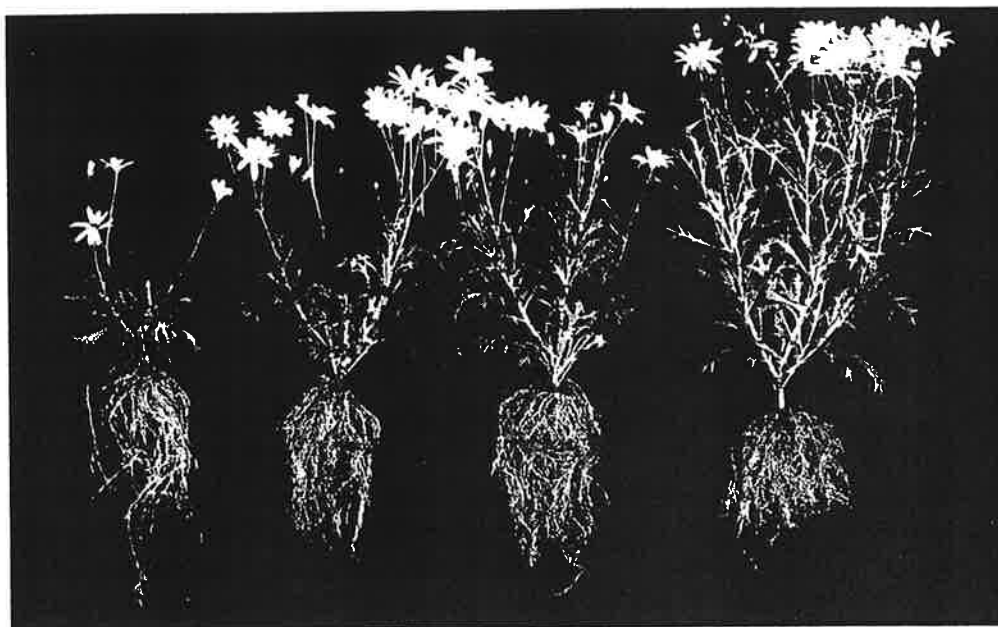
Evnen til P-opptak påvirkes bl.a. av røttenes absorpsjonskapasitet, røttenes funksjonstid og rotsystemets utforming (absorpsjonsflate, rot-topp forhold etc), men også av forhold som infeksjon med mykorrhiza, pH i rotsonen og utskilling av roteksudater.

3.3 Økt rotmasse i P-fattig jord og næringsløsning

Det er mange eksempler på at planter produserer en relativt sett større rotmasse i fosforfattig jord enn i jord med rikelig fosfortilgang, men hvor kraftig rot-topp forholdet endres, avhenger bl a av hvilken plante som undersøkes (fig. 6). Forholdet mellom tørrstoffmengden i topp og rot brukes gjerne som et mål på dette, og mange forsøk har vist et høyere rot-topp forhold i P-fattig jord (f eks Föhse et al 1988). I produksjon av prydplanter i regulert klima har man i Danmark nylig tatt i bruk redusert P-tilgang (1/20 av innholdet i vanlig praktisk dyrking) for å få kompakte og holdbare planter med rik blomstring uten bruk av kjemiske midler som Alar. Plantene får et relativt mye større rotsystem ved lavt P-innhold i dyrkingsmediet, som er sirkulerende næringsløsning (fig. 7). Et større rotsystem vil antakelig også bidra til å gi plantene økt holdbarhet ute hos forbruker (Wang Hansen & Lønne Nielsen 1999), der de gjerne får dårligere næringstilgang og vilkår for øvrig enn i veksthuset.



Figur 6. Forholdet mellom tørrvekt av rot og topp for sju ulike planter dyrket i jord med varierende P-innhold (Föhse et al 1988).



Figur 7. Margeritt, *Agyranthemum frutescens* "Dana" dyrket med varierende P-innhold i næringsløsningen (fra venstre: 10, 50, 150 og 1000 mikrom P). Som vi ser avtar rot-topp forholdet med økende P-tilgang, mens blomstringen påvirkes lite med unntak av på det laveste P-nivået. (Wang Hansen & Lønne Nielsen 1999).

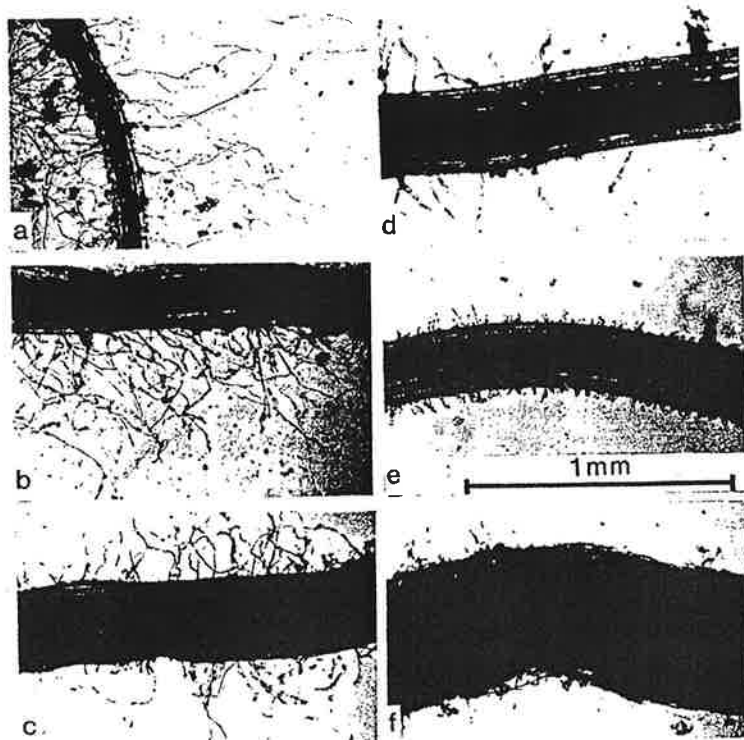
3.4 Økt absorberende rotoverflate i P-fattig jord

I et rotsystem har både rotlengden (lengden av det samlede rotsystemet), rotvolum (tykkelse) og forekomsten av rothår mye å si for den samlede rotmassen. Et bedre mål for å undersøke hvor mye av plantens samlede ressurser (photosynthate) som fordeles til røtter i forhold til overjordiske plantedeler kan derfor være å se på absorberende rotoverflate i forhold til tørrvekt av topp, i stedet for tørrvekt rot/tørrvekt topp. Rotsystem og forhold mellom rot og topp ble undersøkt i en *Carex*-art dyrket i desinfisert siltjord, med seks ulike P-nivå og ellers tilstrekkelig tilsetning av andre næringsstoffer (Powell 1974). Seljearten som ble undersøkt er tilpasset næringsfattig myrjord, danner ikke mykorrhiza og har et fibrøst, finfordelt rotsystem med lange rothår. Verken rothårenes lengde eller utbredelse ble påvirket av ulike P-nivå. I dette forsøket var forholdet mellom vekt av rot og topp upåvirket av P-gjødslingen. Forholdet mellom rotlengde og rotvekt avtok imidlertid fra ca 40 i nulleddet til ca 20 i leddet med kraftigst P-gjødsling (tykkere røtter), og forholdet mellom absorberende rotoverflate og vekt av topp avtok med økende P-gjødsling. Forsøket viste altså at planten produserte størst absorberende rotoverflate (lange, tynne røtter) ved dårligst P-tilgang.

I et forsøk med tomat, raps og spinat fant imidlertid Föhse & Jungk (1983) en tydelig sammenheng mellom P-konsentrasjon i næringsløsningen og rothårlengde. Når P-konsentrasjonen ble redusert fra 100 til 0,2 mikrom, økte rothårlengden fra ca 0,1-0,2 til 0,7 mm. Et tilleggss forsøk der en del av rotsystemet fikk tilført rikelig P mens resten ble dyrket med lite P, viste at det ble dannet rothår også på det rotsystemet som var i den P-rike løsningen. P-innholdet i både rot og topp var sterkt korrelert med rothårlengde og absorberende rotoverflate. Dette tyder på at det er P-innholdet i planten, og ikke P-innholdet i

næringsløsningen, som påvirker rothårveksten. Det er verd å merke seg at det ikke ble funnet noen tilsvarende effekt på rothårveksten av å redusere K-innholdet i næringsløsningen.

Forekomsten av rothår har mye å si for fosforopptaket. Itoh & Barber (1983a) dyrket seks vekster med ulik evne til å trives på P-fattig jord, og målte P-opptaket fra en siltjord samtidig som de beregnet opptaket med en matematisk modell som ikke tok hensyn til P-opptaket via rothår. For vekster med relativt mye rothår (en tistelart, tomat og salat) stemte beregnet og målt P-opptak dårlig overens, mens det stemte bedre overens for vekster med mindre rothår (gulrot, hvete, kepaløk). Figur 8 viser forekomsten av rothår på de seks ulike vekstene.

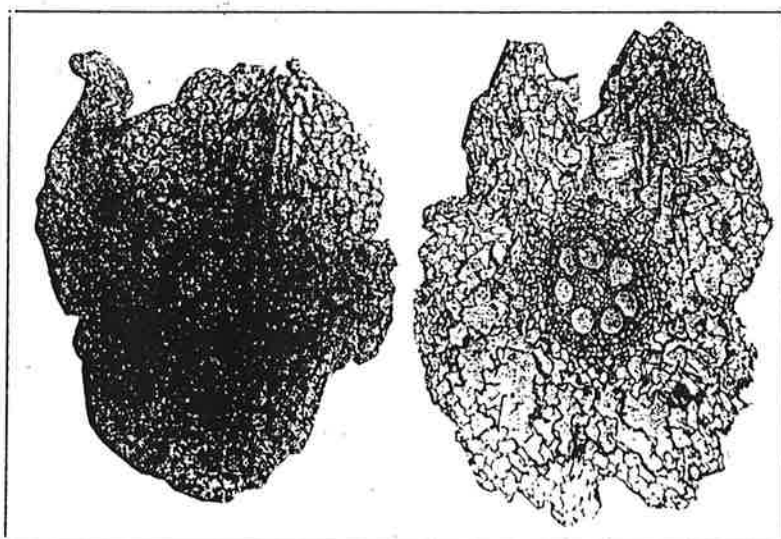


Figur 8. Mikrofotografier av rothår på røtter av a) russisk tistel, b) tomat, c) salat, d) hvete, e) gulrot, f) kepaløk. (Itoh & Barber 1983a)

Etter en grundig matematisk vurdering med følsomhetsanalyser for variasjonen i viktige parametre som $I_{\max}$ (se avsnitt 2.8), rothårtetthet, rothårets alder, jordas bufferevne for fosfor, effektiv diffusjonskoeffisient for fosfor i jorda etc konkluderer forfatterne med at både rothårlengde, rothår tetthet og rothår radius var viktig for P-opptaket, men av disse var rothårlengden viktigst (Itoh & Barber 1983b). Dette er en logisk konklusjon fordi økt rothårtetthet eller -radius ganske raskt kan føre til at jorda mellom rothårene tømmes for P, mens lengre rothår kommer i kontakt med et relativt større område med jord som det tar lengre tid å tømme for P samtidig som området der både hovedrota og rothåret bidrar til å tømme jorda for P blir relativt mindre. Rothårene til hvete er f eks så korte at de bidrar lite til P-opptaket sammenliknet med selve rota. (Men til gjengjeld har hvete et stort rotareal i forhold til tørrvekt av topp og dermed et effektivt næringsopptak likevel.) Et mer direkte bevis for at rothår tar aktivt del i P-absorpsjonen er en undersøkelse der rugplanter ble dyrket i jord inndelt med en finmasket nylonduk slik at bare rothår kunne trenge gjennom duken og inn i et område med ^{32}P -merket fosfor. Mengden av ^{32}P i overjordiske plantedeler viste en klar sammenheng med mengden av rothår som vokste i ^{32}P merket jord (Gahoonia & Nielsen 1998).

3.5 Mykorrhiza

Vesikulær-arbuskulær mykorrhiza (VAM) finnes på svært mange plantearter, bl a på de fleste jordbruksvekster med unntak av kålvekstene (Cruciferae) og enkelte andre familier (Gerdemann 1975). (NB: I nyere litteratur brukes betegnelsen arbuskulær mykorrhiza). For mange planter er det slik at et finfordelt rotsystem med rikelig forekomst av rothår i mindre grad blir infisert med VAM enn planter med grovere rotsystem. Men denne sammenhengen er ikke entydig. Sopphyfene infiserer de ytre deler av rota, enten ved å trenge inn i cellene eller ved å spre seg mellom dem. Betegnelsen arbuskulær kommer av at soppen danner små, tett forgreina hyfeutvekster (arbuskler) i celler i cortex. Slike arbuskler fortæres hurtig av vertsplanten. Betegnelsen vesikulær viser til små, runde utvekster som inneholder oljedråper og fungerer som opplagsnæring. Vesikkeldannelse og -lokalisering varierer, bl a med art av sopp og vertsplante. Oljedråper i sporene er ellers et fellestrekk for de mange ulike soppartene som danner VAM, selv om sporene kan ha svært ulikt utseende for øvrig. Antall sporer i en viss mengde jord er et godt mål for forekomsten av mykorrhiza. VAM-infeksjonen blir som regel kraftigst på næringsfattig til middels næringsrik jord. På slik jord kan mykorrhiza i mange tilfeller øke avlingsnivå og næringsopptak. En gjennomgang av en rekke forsøk med VAM viste at når innholdet av et næringsstoff i jorda er begrensende for planteveksten, vil planter med VAM generelt ha et høyere innhold av vedkommende næringsstoff enn planter uten VAM. Undersøkelsene som er gjort tyder ikke på at dette skyldes et mer effektivt næringsopptak i sopphyfer enn i ikke-infiserte røtter, eller at soppen kan utnytte P-kilder i jorda som planten selv ikke kan. Det er den indirekte utvidelsen av plantens rotsystem, og det faktum at fosfat og andre næringsstoffer transporteres vesentlig raskere gjennom sopphyfer enn i jordvæsken, som er de viktigste forklaringene på den positive effekten av mykorrhiza. Et annet forhold er at mykorrhiza kan forbedre plantens vannopptak ved å redusere motstanden i røttene. Dette er forklart med at planten utvikler et bedre transportsystem ved bedre næringstilgang. Forklaringen passer godt med undersøkelsen til Lyness (1936), som fant tykkere cellevegger ved dårligere P-tilgang (fig. 9).



Figur 9. Tverrsnitt av røtter av mais (samme sort). Til venstre fra en plante som er dyrket ved tilstrekkelig P-tilgang, til høyre fra en plante med P-mangel. Merk vesentlig tynnere cellevegger ved normal P-tilgang. (Lyness 1936).

En undersøkelse av bygg dyrket i P-rik og P-fattig jord i 15x15x50 cm beholdere nedgravd i felt viste at mykorrhizainfeksjonen på røttene avtok med økende P-gjødsling (Jensen 1983). I dette forsøket fant man ingen avlingseffekt av mykorrhiza, kanskje fordi de lokale VAM-artene i jorda ikke var spesielt effektive. Men på P-fattig jord bidro mykorrhiza til økt P-konsentrasjon og høyere totalt P-opptak i plantene. En undersøkelse av effekten av å smitte luserne i steril jord med VAM viste at mykorrhizainfeksjonen økte P-opptaket og avlingsnivået både i jord uten P-tilførsel og i jord gjødslet med P. Effektene var størst ved de to første av i alt fire høstinger (total veksttid 18 uker). Ved de to første høstingene var det også en tendens til økt K-opptak i planter infisert med VAM (Dissing Nielsen & Jensen 1983). En praktisk konklusjon av forsøket kan være at VAM-infeksjon kan øke utnyttelsen av tilført P-gjødsel, slik at P-gjødslingen kan reduseres. Mais dyrket i sterilisert P-fattig jord tilsatt P-holdig steinmel (STEIN) og superfosfat (SUPER), med og uten VAM-smitte (+VAM/UTEN), ga høyere avling ved tilsetning av superfosfat uavhengig av VAM. Men ved tilsetning av tyngre tilgjengelig P var det en klar effekt av VAM, selv om utslaget ikke var like stort som for superfosfat. Etter 90 dager var det relative forholdet mellom vekten av overjordiske plantedeler i de ulike forsøksleddene slik (Murdoch et al 1967):

STEIN UTEN = 1 STEIN+VAM = 2,4 SUPER UTEN = 4,6 SUPER+VAM = 4,8

En undersøkelse på to nabogårder med ulik driftsform viste at på den økologiske gården (ingen tilførsel av lettløselig P, men tilførsel av tungtløselig P i steinmel) var det betydelig forekomst av VAM. I et pottforsøk var ca 60% av røttene på hveteplanter dyrket i økologisk jord infisert med mykorrhiza ved buskingsstadiet (dvs når næringsopptaket er størst). I konvensjonelt dyrket jord (jevnlig tilførsel av lettløselig P og ca 3 ganger høyere innhold av lettløselig P) var det lite VAM-infeksjon på hveteplantene, men tørrstoffavlingene ble likevel noe høyere (Ryan et al 1994). Kraftigere mykorrhizainfeksjon i økologisk enn i konvensjonelt dyrket jord fra to nabogårder ble også funnet i et pottforsøk med soyabønner (Lengnick & King 1986). I økologisk dyrket jord var 28% av røttene infisert, i konvensjonelt dyrket jord 15% (begge resultat fra kontroll-ledd uten P-tilsetning). Her var innholdet av ekstraherbart P ca dobbelt så høyt i den konvensjonelle som i den økologiske jorda, men det ble ikke sikre avlingsforskjeller på de to kontroll-leddene.

Generelt er det funnet betydelig større effekt av mykorrhiza på planters næringsopptak i jord som først er sterilisert, og deretter smittet med mykorrhizasporer, enn i felt. En mulig forklaring på dette er at steriliseringen dreper organismer i jorda som ellers kunne ha beitet på sopphyfene, f eks springhaler (*Collembolae*) som gjerne livnærer seg av jordboende sopp (se referanser i Warnock et al 1982). Et forsøk der purre ble dyrket i sterilisert jord, med og uten henholdsvis en mykorrhiza (*Glomus fasciculatus*) og en springhaleart (*Folsomia candida*) viste at springhalene gjennom beiting reduserte plantenes vekt betydelig der plantene var smittet med mykorrhiza, og i noe mindre grad der de ikke var det. Det relative forholdet mellom vekten av planter uten springhaler, med og uten henholdsvis mykorrhiza (M+, M-) og tilsetning av næringsløsning (N+, N-) var som følger:

M-N- = 1, M-N+ = 1,7, M+N- = 3,4, M+N+ = 5,5

og for planter med springhaler, når M-N- for planter uten springhaler fortsatt = 1:

M-N- = 0,6 , M-N+ = 1,2 , M+N- = 2,0 , M+N+ = 2,5 (Warnock et al 1982).

3.6 pH-endringer i rhizosfæren

Det er vel kjent at planter skiller ut H^+ gjennom røttene for å korrigere kation-anion balansen (jfr kap 2). Mange av målingene av pH i rhizosfæren er imidlertid utført på planter dyrket i nærløsløsning, der pH i rhizosfæren er svært avhengig av hvilken type N-gjødsel plantene får siden N tas opp i store mengder. Med nitrat som N-kilde (anion) vil pH i rhizosfæren øke, med ammonium som N-kilde (kation) vil den avta. Hos en maisplante varierte f eks pH i rhizosfæren fra ca 7,5 i den delen av rotsystemet som hadde tilgang på $Ca(NO_3)_2$ til ca 4,5 i den delen som hadde tilgang på $(NH_4)_2SO_4$ (Marschner et al 1986). I jord er det vanskelig å trekke noe tilsvarende kategorisk skille mellom nitrat og ammonium, bl a pga nitrifikasjon av ammonium. Men en undersøkelse av 62 jordbruksvekster dyrket i felt viste et overskudd av anioner. Forholdet varierte mellom ulike plantearter, og anionoverskuddet ble lavere ved liten N-tilgang (Cunningham 1964). Dette tyder på at planteveksten i mange tilfeller skulle føre til økt pH i jorda. Likevel er utskillelse av hydrogenioner og pH-senkning i (områder av) rhizosfæren en strategi som kan finnes hos mange planter. Grinsted et al (1982) demonstrerte f eks en betydelig pH senkning i rhizosfæren til unge rapsplanter, til tross for at disse bare fikk nitrat som N-kilde (fig. 10). pH-senkningen ga en økning i P-konsentrasjonen i jordvæsken i rhizosfæren, og plantene tok opp vesentlig mer P enn den mengden som ble desorbert ved å riste jorda med 0,01 M $Ca(NO_3)_2$ -løsning. pH-senkningen startet når rotsystemet var såpass utviklet at røttene begynte å konkurrere om P (etter ca 14 dagers vekst). Tilsetning av P hindret pH-senkningen.

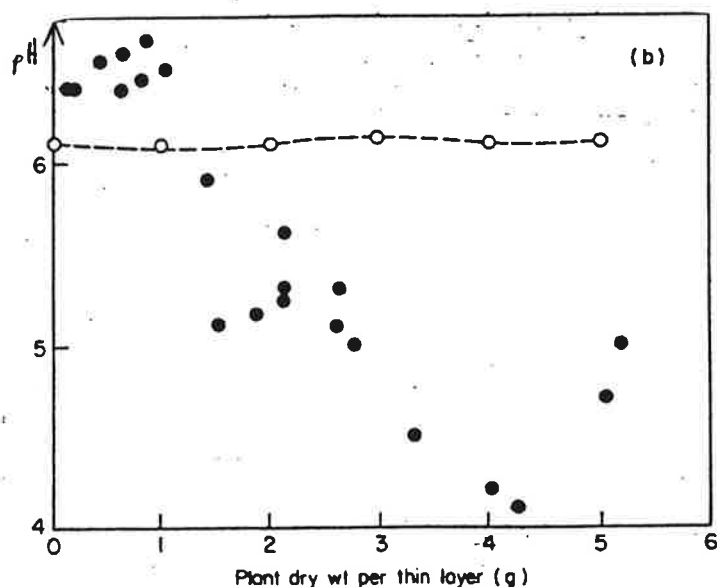
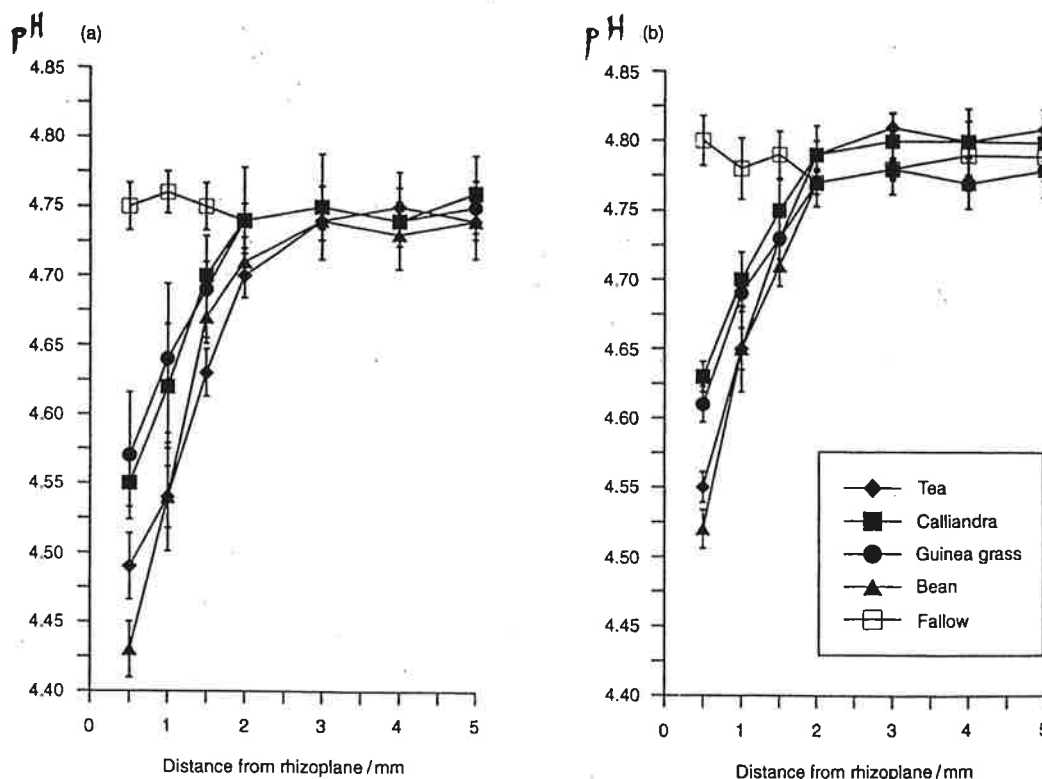


Fig. 10. pH i rhizosfærejord ved ulik vekt av rapsplanter (mørke sirkler) og pH i jord uten planter (åpne sirkler). (Grinsted et al 1982).

Det ble tatt opp et overskudd av kationer i forhold til anioner i rapsplanter både med og uten tilført P, men kationoverskuddet var større i plantene som ble dyrket uten P, og overskuddet (målt i mEq) tilsvarte den mengden hydrogenioner som trengtes for å gi jorda den aktuelle pH-senkningen (Hedley et al 1983). Denne forklaringen bestrides i et nyere arbeid, der forklaringen på pH-senkningen hevdes å være at raps produserer organiske syrer (sitronsyre og epletsyre), og at denne syreproduksjonen øker med dårligere P-tilgang (Hoffland et al 1989). Når Hedley et al (1983) ikke fant organiske syrer i rotsonen kan det kanskje skyldes at de raskt brytes ned av mikroorganismer.

En undersøkelse av P-opptak i ulike vekster i jord fra en teplantasje på Sri Lanka viste at selv i jord med pH 4,75 var det en tydelig avtakende pH-gradient fra "bulk soil" innover i rhizosfæren (fig. 11). Det ble frigjort mer P fra mineralpartikler i denne forsurede sonen enn fra resten av jorda (Zoysa et al 1998). De fire planteslagene som ble undersøkt var stiklinger av teplanter, et N-fikserende treslag (*Calliandra*), et flerårig gras (guinea grass) og bønner (*Phaseolus vulgaris* L.). Alle plantene fikk vokse i jorda i 35 dager før pH-målingene ble utført.



Figur 11. pH i rotsonen hos fire ulike planter, uten (a) og med (b) tilsetning av et P-holdig steinmel i jorda. (Zoysa et al 1998).

Totalt sett produserte Guineagraset mest hydrogenioner, men denne planten hadde også størst rotoverflate og målt per enhet rotoverflate var det lavere syreproduksjon i grasrøttene enn hos de andre plantene. Likevel var det denne planten som tok opp mest fosfor totalt, og hadde den største eksterne P-effektiviteten. Som forventet var det betydelig produksjon av H^+ i bønnerøttene, siden disse plantene er selvforsynte med N og ikke tar opp nevneverdig nitrat fra jorda (dermed blir overskuddet av kationer i forhold til anioner som planten tar opp høyere

enn hos planter som ikke fikserer N). I undersøkelsen ble halvpartene av plantene dyrket i jord som var gjødslet med P-rikt steinmel framstilt av lokale bergarter på Sri Lanka. Som vi ser på figur 11 er pH senkningen i rhizosfæren noe mindre der jorda er tilsatt steinmel, sannsynligvis fordi det forbrukes hydrogenioner når steinmelet brytes ned.

3.7 Proteoide røtter og utskilling av citrat

Hvit lupin (*Lupinus albus* L.) er en plante som vokser godt på P-fattig jord, og en spesiell utforming av rotsystemet bidrar til å effektivisere P-opptaket. Hvit lupin har en solid pælerot med mange tynne siderøtter (1-2 mm tykke) ordnet i to motstående rader. På siderøttene forekommer det med ujevne mellomrom en opphopning av korte sekundære siderøtter, som igjen er dekket med et tett lag av rothår med opp til 2 mm lengde. Disse delene av rotsystemet kalles proteoide røtter (Gardner & Parbery 1982a). Dannelse av proteoide røtter er funnet på enkelte andre planter tilpasset P-fattig jord, bl a *Lupinus cosentinii* (ikke nevnt i Lid) og en type akasia (Dinkelaker et al 1989). Hvit lupin er som regel ikke infisert med mykorrhiza. Den trives bedre på sur enn basisk jord, men kan likevel dyrkes ved mange ulike pH-nivå. Ved dyrking i ulike jordtyper avtok andelen proteoide røtter med økende P-tilsetning, og lupinene klarte ikke å utnytte fosforet i jorda med høyest pH (Gardner & Parbery 1982b). Dinkelaker et al (1989) fant imidlertid stor forekomst av proteoide røtter på hvit lupin dyrket i jord med pH 7,5 og høyt innhold av CaCO_3 , men lavt P-innhold.

Når lupinplanter dyrkes med røttene langs en agarplate tilsatt kolloider av Fe-Si og Fe- PO_4 , Al-Si og Al- PO_4 samt $\text{Fe}(\text{OH})_3$, CaHPO_4 og MnO_2 , vil disse forbindelsene løse seg opp (reduseres) i nærheten av proteoide røtter (Gardner & Parbery 1982a). Nær proteoide røtter er det også lavere pH, og det skilles ut store mengder citrat som danner komplekser med Fe og andre kation. I forsøket til Gardner et al (1983) ble lupinene dyrket i en blanding av vermikulitt og syrevasket sand. pH-verdien i avrenningen fra pletter med og uten planter var på omtrent samme nivå, henholdsvis 6,2 og 6,4. Dette tyder ikke på noen sterk forsuring i rotsonen, og Gardner et al la derfor størst vekt på betydningen av citrat- og ikke hydrogenionene. I forsøket til Dinkelaker et al ble det imidlertid en betydelig pH-senkning i rotsonen (fra 7,5 til 4,8), og hydrogenioner vil også bidra til økt P-opptak (jfr avsnitt 3.6). For en moldrik skogsjord med en del Ca-bundet P ble det beregnet at ved pH 4,5 bidro hydrogenioner til ca 25% av P-frigivelsen, citrationene til ca 35% og de øvrige 40% ble forklart med et samspill mellom H^+ og citrationer (Jones & Darrah 1994). Her ble det ikke dyrket lupiner, men jorda ble tilsatt ulike kjemiske forbindelser.

Gardner et al antar at citrationene som skilles ut danner en polymer med Fe-OH- PO_4 , som så beveger seg via diffusjon (konsentrasjonsforskjeller!) til rotoverflaten (fig. 12). Når polymeren diffunderer inn mot rota i stedet for vekk fra den, skyldes det at med økt avstand fra rota, og dermed lavere Fe/citrat-forhold, vil polymeren gå i oppløsning. Ved rotoverflaten blir polymeren degradert ved reduksjon (opptak av elektroner). Degraderingen er koplet til at store mengder Fe^{2+} ioner tas opp i rota sammen med HPO_4^- . I rota transporteres fosfationene til overjordiske plantedeler, mens toverdig jern oksyderes til treverdige Fe-ioner som så transporteres et stykke og skilles ut i spesielle soner i den ytre delen av rotoverflaten. Inntaket av toverdige jernioner balanseres med at rota skiller ut hydrogenioner. (Gardner et al 1983). Dette innebærer ikke at tungt tilgjengelig fosfor blir gjort plantetilgjengelig, men at transporthastigheten for plantetilgjengelig P inn mot rota øker slik at P-konsentrasjonen i jordvæsken øker rundt de proteoide røttene.

Økt utskilling av citrat fra røtter med liten tilgang på P ble også funnet i unge luserneplanter. Økt lekkasje på grunn av dårligere membranfunksjoner (lite P til fosfolipider i membranene) ble brukt som en mulig forklaring, og prosessen ble betraktet som en måte planten kunne påvirke omgivelsene på til å frigi mer P (Lipton et al 1987).

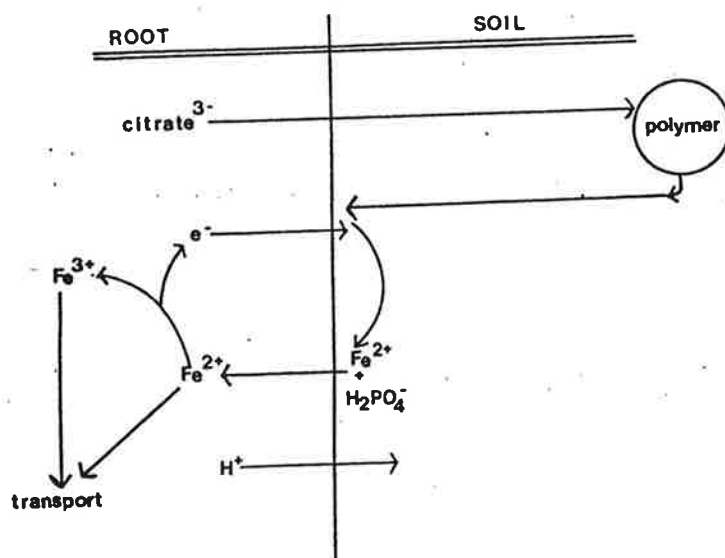


Fig. 12. Mulig mekanisme for fosfatopptak hos hvit lupin ved dannelse av jern/fosfat/citrat polymer og degradering av denne ved rotoverflaten. (Gardner et al 1983)

Et forsøk med samplanting av hvit lupin og hvete i potteså vel som i felt viste at den totale tørrstoffavlingen økte, mens hveteavlingen var på samme nivå, i en åker med begge vekstene sammenliknet med hvete alene (Gardner & Boundy 1983). Hvete tok opp mer av både N, P og Mn i samplantingssystemet, sannsynligvis på grunn av den hvite lupinens evne til å mobilisere fosfor som beskrevet ovenfor. Økt tørrstoffproduksjon og økt P-opptak i hvete i samplanting med hvit lupin ble også funnet av Marschner et al (1986).

3.8 Organisk P i jorda og utskilling av fosfatase

Betydelige P-mengder kan være bundet i organisk materiale i jorda. Organisk bundet P kan brytes ned (hydrolyseres) av enzymet fosfatase, som skilles ut både av røtter og mikroorganismer i jorda. Røttene og til dels sopphyfer skiller ut sur fosfatase, mens andre sopphyfer og bakterier skiller ut basisk fosfatase. Utskillelsen av fosfatase fra røttene øker ved dårligere P-tilgang, f.eks. i undersøkelsen av raps i P-fattig jord som er beskrevet i avsnitt 3.4 (Hedley et al 1982). En undersøkelse av kepaløk, hvete, aleksandrinekløver og raps viste at aktiviteten av både sur og basisk fosfatase er mye høyere nær rotoverflaten enn i jorda utenom rhizosfæren (fig. 13A). Mengden av bakterier er også mye høyere i rhizosfærejorda, og det er usikkert om bakterieprodusert fosfatase er årsaken til høyere fosfataseaktivitet, og/eller om rota produserer mer fosfatase som respons på bakteriefloraen (Tarafdar & Jungk 1987).

Fosfataseaktiviteten varierte både med planteart, jordtype og den økte med plantens alder til plantene var ca 20 dager gamle. Både uorganisk og organisk P ble tatt opp i sterkere grad fra rhizosfæren enn fra jorda utenfor rotsonen (fig. 13B).

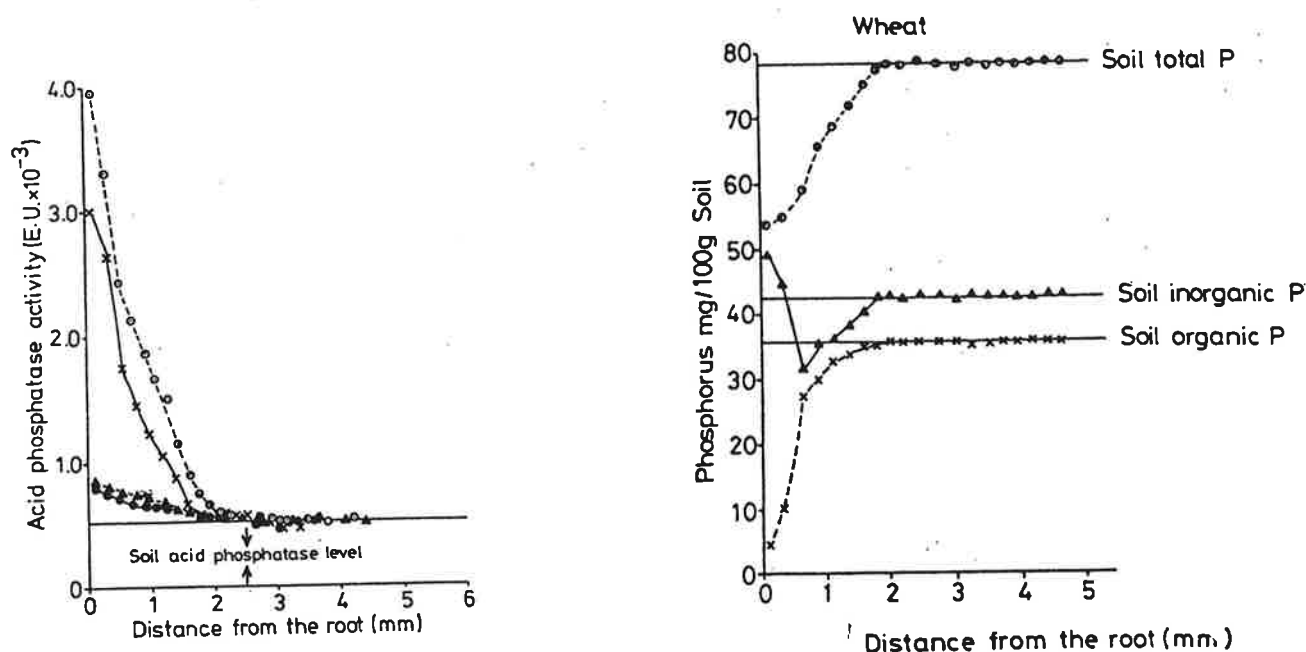


Fig. 13. A: Aktivitet av sur fosfatase i rhizosfæren hos ulike vekster. Høyeste aktivitet hos raps, deretter hvete, kepaløk og aleksandrinekløver. B: Fordeling av uorganisk, organisk og total P mengde i rhizosfæren hos hvete. Økningen i uorganisk P rett ved rotoverflaten kan skyldes at frigjøringen av fosfationer er større enn opptaket, eller det kan være en metodisk feil. (Tarafdar & Jungk 1987).

3.9 Tilpasning til økt opptak av både Fe og P

Sideroforer er stoffer som skilles ut av planterøtter, sopphyfer og bakterier, og som danner stabile komplekser (chelater) med kationer som f.eks. Fe. Det er godt dokumentert at slik kompleksdannelse kan øke opptaket av Fe. Siden Fe-fosfater er vanlig forekommende i åkerjord med $\text{pH} < 7$ er det ikke usannsynlig at sideroforer også kan påvirke opptaket av P, f.eks. gjennom å øke diffusjonshastigheten slik Gardner et al. beskrev for hvit lupin (Reid et al. 1985). For P er imidlertid betydningen av sideroforer betydelig mindre undersøkt enn for mikronæringsstoffer.

Karakteristisk for planter med Fe-mangel er dannelse av transportceller i det ytre cellelaget i rotspissene. Lokal forsuring av rhizosfæren opptrer særlig i dette området, og det er vist at plasmamembranen i slike transportceller skiller ut betydelige mengder hydrogenioner. Dannelse av tilsvarende transportceller ved P-mangel er påvist bl.a. hos raps (Haynes 1990).

3.10 Litt om sortsvariasjoner

Mange undersøkelser har vist at det er til dels betydelige sortsforskjeller både med hensyn til opptaksmekanismer for P, og med hensyn til P-effektivitet. En innholdsrik oversikt finnes f.eks. i Wright (1976). En dansk undersøkelse av seks ulike byggsorter viste godt samsvar mellom P-innholdet i plantene 60 dager etter spiring, og en del sentrale parametre for opptak av fosfor målt på 35 dager gamle byggplanter dyrket i vannkultur (Nielsen & Schjørring 1983). Det viste seg at de to sortene som tok opp mest P i felt hadde henholdsvis lavest C_{min} (Salka, tabell 2), og en kombinasjon av stor rotlengde per g tørrstoff og relativt høy I_{max} (Nürnberg, tabell 2). Resultatene stemte godt overens med at de sortene som hadde mest effektivt P-opptak også ga høyest avling på forsøksfelt med P-fattig jord.

Tabell 2. Kornavling, kg per daa (Avling 1 = med lavt P-innhold i jorda, Avling 2 = gjennomsnitt av danske feltforsøk); P opptak etter 60 dagers vekst i felt med moderat P-mangel, kg per daa; samlet rotlengde, Lr, m rot per g TS; C_{min} , mikrom; og I_{max} , pikomol per cm per s; for fire byggsorter. (Nielsen & Schjørring 1983).

Sort	Avling 1	Avling 2	P opptak	Lr	C_{min}	I_{max}
Salka	490	480	12	65	0,02	0,08
Zita	300	470	7	57	0,03	0,12
Mona	360	450	7	42	0,05	0,14
Nürnberg	360	-	12	68	0,06	0,11

Forfatterne peker på at det er en betydelig sortsvariasjon i viktige parametre i P-opptaket, og at det er et potensiale for å foredle fram P-effektive sorter ved å selekttere for lav C_{min} (evt K_m), høy I_{max} og stor rotlengde.

En sammenlikning av to kultiverte og åtte "halvville" (semi-natural) hvitkløversorter viste også betydelige forskjeller i totalt P-opptak (Caradus 1983). Det var en tydelig sammenheng mellom P-opptak og rotlengde, men målt per cm rot var det mindre forskjell i P-opptaket. Planter fra P-fattig jord hadde imidlertid et noe lavere P-opptak per cm rot enn planter fra mer P-rik jord. Også her burde det være mulig å foredle fram mer P-effektive sorter.

4. Eksempler på tilpasninger hos planter som kan øke/effektivisere kaliumopptaket

Som nevnt i kap. 1 vil tilgjengelighet og opptak av andre kation påvirke opptak og innhold i plantene av K. Luksusopptak av K kan f.eks. gi dårlig forklaringskraft fordi innholdet av Ca og Mg i grovfôret blir for lavt. Det er viktig å ha dette i tankene når vi her fokuserer på opptaket av K alene.

4.1 Tilpasninger som øker opptaket av både P og K

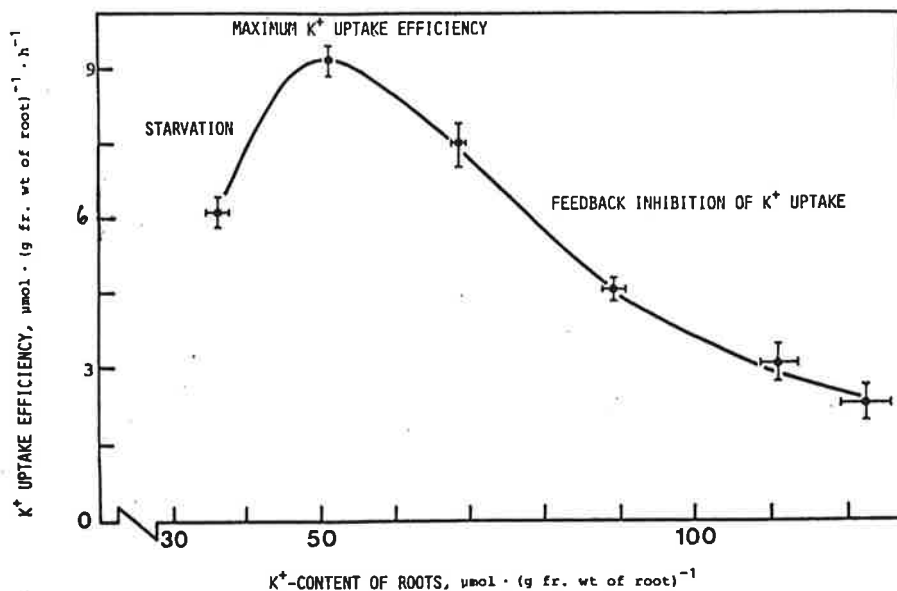
Flere av tilpasningene som er beskrevet for fosfor, kan også øke opptaket av kalium. Kaliuminnholdet i plantene øker i mange tilfeller ved infeksjon med VAM (Gerdemann 1975). Utskillelse av hydrogenioner og lokal forsuring av rhizosfæren bidrar til å gjøre ikke-ombyttbart kalium tilgjengelig for plantene ved at hydrogenioner bytter ut kaliumioner og ved at utskillingen av hydrogenioner øker konsentrasjonen (aktiviteten) i jordvæsken, noe som påvirker K-opptaket (Kuchenbuch 1987). Men generelt er litteraturen om økt samspill mellom planter og jord som kan gi økt K-opptak mindre omfattende enn for P. Dette skyldes bl.a. at fosfor forekommer både i organiske og mineralske forbindelser i jorda, mens K bare forekommer i mineralmateriale.

4.2 Variasjon i K-influx og K-opptak hos ulike plantearter

En undersøkelse av så ulike planteslag som furu, tyttebær, bjørk, bygg, hvete, solsikke og agurk viste at K-influx hos alle vekstene varierte med K-innholdet i røttene (Pettersson & Jensen 1983). Det var ikke noe felles optimalt K-innhold i rota hos de ulike vekstene som korresponderte med en maksimal verdi for K-influx, men det var heller ingen dramatisk variasjon i K-innholdet i røttene ved maksimal influx. Høyest K-innhold ved maksimal influx ble funnet hos solsikke og hvete, lavest hos bygg (henholdsvis 50 og 25 mikromol K per g friskt plantemateriale). K-influx ved ulike K-konsentrasjoner i røttene er vist for bygg i fig. 14. Som vi ser er K-influx tydelig påvirket av K-innholdet i røttene, og maksimal influx er begrenset til et relativt lite område. Maksimal K-influx hos hvete var ca 2/3 av verdien for bygg, mens alle de øvrige vekstene hadde betydelig lavere maksimal K-influx. Merk at K-influx her ble målt med ^{86}Rb som tracer. Selv om K-opptaket i bygg og hvete var større enn hos solsikke, agurk og bjørk var imidlertid veksthastigheten noe høyere i disse tre vekstene enn hos de to kornartene, og K-innholdet var heller ikke større i kornplantene enn i disse tre vekstene. Dette viser at det ikke er noen entydig sammenheng mellom maksimal K-influx og samlet K-opptak og heller ikke mellom K-influx og veksthastighet. Dette er et resultat på linje med det som ble beskrevet for P (jfr Föhse et al 1988, Jungk & Claassen 1986).

En sammenlikning av ulike vekster på samme (K-fattige) jordtype uten K-gjødsling viste at timotei tok opp vesentlig mer K enn vekster som hvete, gulrot, bygg, alfalfa og havre. Timotei tok opp tre ganger mer kalium i løpet av vekstsesongen enn det som ble målt som utbyttbart i jorda da forsøket startet. Dette begrunnes med at timotei har en lav veksthastighet og et finfordelt rotsystem, og det refereres til praktiske erfaringer med at "timothy is hard on the land" (Drake & Scarseth 1939). Grasartene har generelt en god evne til K-opptak. For eksempel viste en sammenlikning av K-opptak og rotmorfologi hos rødkløver og raigras dyrket i felt med lav K-tilgang at rødkløver hadde et høyere K-opptak målt per enhet

rotlengde, rotoverflate og friskvekt av rot, men at raigraset hadde et rotsystem som var 4-6 ganger så langt som røttene til rødkløver (Mengel & Steffens 1985). Raigrasets rothår var også lengre enn rothårene på rødkløver. Dette innebærer at ved liten K-tilgang vil raigraset vinne over rødkløveren i konkurransen om K.



Figur 14. K^+ (^{86}Rb) influx i røtter av unge byggplanter i forhold til K-innholdet i rota, målt i løpet av 1 time (Pettersson & Jensén 1983).

4.3 Sortsvariasjoner i K-opptak og intern K-effektivitet

Det er funnet forholdsvis store forskjeller i K-opptak hos ulike sorter av bygg (Glass & Perley 1980, Glass et al 1981) dyrket ved både høye og lave K-konsentrasjoner. For planter dyrket med liten K-tilgang var laveste og høyeste verdi henholdsvis ca 8 og 11 mikromol K per g fersk vekt per time. Disse forskjellene skyldtes ikke ulikt K-innhold i røttene. K_m -verdiene varierte mellom sortene på omtrent samme måte når de var dyrket med høy og liten K-tilgang. En god evne til å ta opp K ved lave K-konsentrasjoner vil gi en lav verdi for K_m , og de sortene som hadde høyest K-opptak hadde de laveste K_m -verdiene i dette forsøket.

Variasjonen i maksimale K-influx verdier ($I_{\max}$, her kalt $V_{\max}$) ga derimot et mer brokete bilde. De sortene som hadde lave $V_{\max}$ -verdier når de var dyrket ved liten K-tilgang, var ikke de samme som ga lave $V_{\max}$ -verdier når de var dyrket med rikelig K-tilgang. Det var imidlertid ingen sammenheng mellom intern K-effektivitet (mengde plantemateriale produsert per g K tatt opp) og K_m , og dermed ble det ikke de sortene som hadde mest effektivt K-opptak som ga de høyeste avlingene (i pottforsøk). En tilsvarende mangel på sammenheng mellom effektivt opptak og høy intern K-effektivitet ble funnet av Pettersson & Jensén (1983) for 11 svenske byggsorter, og de understreker at for å avle fram sorter som kan gi gode avlinger med liten K-tilgang må man ta hensyn til mange ulike faktorer: Rotsystemets utforming og vekst, opptakseffektiviteten, K-efflux, transport og lagring av K i plantene, og den interne K-effektiviteten.

Et forhold som må tas i betraktning når Rb brukes som tracer for K, spesielt i forsøk med unge byggplanter dyrket med rikelig K-tilgang, er at det er påvist sortsforskjeller i hvordan plantene foretrekker K framfor Rb (Schimansky & Marschner 1971). Alle sortene tok opp vesentlig mer K enn Rb, men hvor sterkt de foretrakk K varierte fra sort til sort.

I en amerikansk studie ble det kryssset fram linjer av både bønner (*Phaseolus vulgaris* L.) og tomat med svært ulik intern K-effektivitet når de ble dyrket ved lav K-tilgang (tabell 3).

Tabell 3. Tørrstoffavling og intern K-effektivitet (mg tørrstoff produsert per mg K tatt opp av plantene) i ineffektive og effektive linjer av to planteslag (Gerloff 1976).

Plantetype	Tørrstoffavling, g	K-innhold i TS, % *	Effektivitet
Effektiv bønne	8,83	-	294
Ineffektiv bønne	6,00	-	157
Effektiv tomat	1,97	0,29	358
Ineffektiv tomat	0,95	1,03	173

*) K-innholdet målt ved slutten av vekstperioden, dvs effektiviteten kan ikke beregnes ut fra denne verdien.

Vi ser at de effektive linjene ga høyere avling, og produserte mer tørrstoff per enhet K som ble tatt opp. Forklaringen på den høyere interne K-effektiviteten i tomat er at planten fungerte godt ved et lavt K-innhold. Alle deler av planten inneholdt mindre K enn i planter fra den ineffektive linja, dvs at metabolismen i planter fra denne linja foregår godt på et K-nivå der mindre effektive planter ville utviklet mangelsymptomer. Dette tydet på at økt K-mobiliteten i plantene (relokalisering fra eldre til yngre blad) ikke var (hoved)forklaringen på den økte K-effektiviteten (Gerloff 1976).

4.4 Endringer i K-mobilitet i plantene

I et senere arbeid med bønner og andre planteslag med ulik K-effektivitet, fikk K-ineffektive bønneplanter klorose på bladene når de ble dyrket i vannkultur med lavt K-innhold (Gabelman & Gerloff 1983). K ble transportert fra gamle blad til yngre før bladene visnet og falt av. I mer K-effektive krysninger var det høyere innhold av K i eldre blad, bladene visnet ikke og utviklet heller ikke klorose. Dessuten var det mer K i røttene på de K-effektive krysningene. Dette tyder på at K-mobiliteten i plantene er en faktor som kan variere, og som kanskje kan utnyttes til å foredle fram planter med bedre K-effektivitet. I tillegg til bønner fant man også ulik K-effektivitet i krysninger av tomat og alfalfa, men om det var endringer i K mobilitet eller K metabolisme som var årsaken til dette, ble ikke diskutert her.

At K-tilgangen påvirker K-mobiliteten i plantene ble tydelig demonstrert i et feltforsøk med tobakk i Indiana, USA i 1930-årene. Men økende K-gjødsling økte K-innholdet i de øverste bladene relativt lite, mens det ble en sterk økning i K-innholdet i de nederste bladene (Drake & Scarseth 1939).

4.5 Frigjøring av tungt tilgjengelig kalium

Når unge maisplanter ble dyrket i næringssløsning med finmalt biotitt som dominerende K-kilde, ble det betydelig kraftigere vekst både hos de plantene som var infisert med arbuskulær mykorrhiza (*Glomus mosseae*) og hos de plantene som ikke var infisert med mykorrhiza, men med ikke-symbiotisk mikroflora hentet fra rhizosfæren hos mais dyrket i jord (Berthelin & Leyval 1982). Å infisere plantene med både mykorrhiza og ikke-symbiotisk mikroflora førte ikke til statistisk sikker økning verken i avling eller K-opptaket pga stor variasjon i resultatene (tabell 4). Uansett tyder dette forsøket på at mikrofloraen i rhizosfæren kan bidra til å gjøre tungt tilgjengelig K tilgjengelig for plantene.

Tabell 4. Betydningen av mikroflora i rhizosfæren for tørrvekt av topp og K-opptak (mg per plante) hos maisplanter dyrket i sterilisert jord i 7 uker med biotitt som viktigste K-kilde. Forsøksledd: Uten = planter uten infeksjon med mikroflora, Ikke-symb = planter infisert med ikke-symbiotisk mikroflora (til forskjell fra mykorrhiza), Myko = planter infisert med mykorrhiza, Dobbel = Planter infisert med begge typer mikroflora. Variasjonsbredde (pluss-minus) er oppgitt i parentes. Statistisk sikre forskjeller mellom Uten-leddet og øvrige ledd er vist som ** ($p < 0,01$), * ($0,01 < p < 0,05$), ns= $p > 0,05$. (Berthelin & Leyval 1982).

Forsøksledd	Uten	Ikke-symb	Myko	Dobbel
Vekt av topp	456 (180)	979 (46)**	1050 (60)**	1170 (334)ns
K-opptak	1,5 (0,1)	2,6 (0,1)**	1,9 (0,1)*	2,8 (0,5)ns

Det var også statistisk sikker forskjell (**) på K-opptaket mellom Ikke-symb og Myko-leddene.

En rekke arbeider har vist at planter kan utnytte ikke-ombyttbart K i mineralpartikler i jorda, til dels i så sterk grad at det kan påvises som endringer i mineralstrukturen (vermikulittisering). F eks viste en sammenlikning mellom økologisk og konvensjonell driftsform på en leirjord med stort K-innhold at etter 14 års drift var det mindre ombyttbart K og større K-fikseringskapasitet i matjordlaget i den økologiske jorda. Det var tilført vesentlig mindre K til denne jorda enn til den konvensjonelle (som fikk både mineralsk K-gjødsel og bløtgjødsel). Leirmineralene var i sterkere grad vermikulittisert i den økologisk drevne jorda (Niederbudde et al 1989). For flere referanser, se f eks Hinsinger & Jaillard 1993. Glimmermineralene muskovitt og biotitt (inkludert Mg-rik flogopitt) er viktige K-kilder i jorda, sammen med K-holdig feltspat. Hinsinger & Jaillard (1993) dyrket italiensk raigras på agar blandet med finmalt flogopitt i 32 dager. Mineralpartiklene var den eneste K og Mg-kilden for plantene. Det ble frigitt store mengder K, men ikke noe Mg fra mineralpartiklene i dette forsøket. Nesten 20% av det totale K-innholdet i mineralpartiklene ble frigitt i løpet av 32 dager. Mesteparten av dette kaliumet var ikke-ombyttbart da forsøket startet, og kommer fra området mellom sjiktgitter-pakkene i mineralpartiklene (interlayer K). Selve mineralstrukturen forble altså uendret, men sjiktgitter-pakkene gled fra hverandre slik at K ble frigitt. Raigras og andre gras er kjent for å ta opp store mengder K (jfr kommentaren om timotei ovenfor), og forfatterne mener at raigraset må ha tatt opp så mye K fra agarløsningen at konsentrasjonen ble lavere enn det som skal til for å frigi interlayer-K. Vermikulittisering

av flogopittpartiklene ble funnet opp til 5 mm fra røttene etter 32 dager. Men vi må huske på at diffusjonshastigheten for K er betydelig større i agar enn i jord eller vann.

Et tilsvarende forsøk med raps viste at der bidro forsuring av rhizosfæren til at både interlayer-K og Mg fra selve mineralstrukturen (oktaeder-Mg) ble frigjort. K-mengdene som ble frigjort var imidlertid mindre enn for raigras. I løpet av 32 dager ble det frigjort ca 8% av det totale K-innholdet og 2% av det totale Mg-innholdet i flogopitten. Mg-frigjøringen begynte da pH i rhizosfæren kom under 5-4,5, etter ca 16 dagers vekst (Hinsinger et al 1993). Ved en så lav pH kan sjiktgitterstrukturen begynne å gå i oppløsning. Forfatterne viser til at de tidligere har dokumentert at det ikke skjer noen forsuring i rhizosfæren hos raigras. I studien av raigras foreslo forfatterne at det var Ca (tilført som næringsstoff til agaren) som erstattet K i mellomsjiktene, men dette ble ikke grundig undersøkt. I studien av raps gikk de nærmere inn på dette, og fant at det ikke var Ca, men sannsynligvis Al og Mg fra oktaedersjiktene som erstattet K mellom sjiktgitterpakkene.

5. Hva kan slike tilpasninger bety i økologisk landbruk?

Artiklene som er referert i kapittel 3 og 4 er ikke noen fullstendig oversikt over planters mulige tilpasninger til jord med liten tilgang på P og/eller K. Men kapitlene viser at tilpasningene kan være mange, svært ulike og svært dynamiske i den forstand at de påvirkes av endringer i miljøet der planten vokser. Flesteparten av forsøkene som er referert har satt fokus på ett eller noen få næringsstoff. Det er typisk at planten er dyrket i et medium med god tilgang på alle næringsstoffer unntatt P (eller K). Kan det hende at opptaksmekanismene eller -prosessene for det næringsstoffet det er mangel på blir stimulert ekstra kraftig, fordi betingelsene for god vekst ellers er til stede på alle andre måter? Og kan P eller K opptaket dermed bli større enn det ville ha vært fra de tungt tilgjengelige P og K-reservene med en mer balansert næringstilgang? Dette er et forhold som ikke er diskutert i noen av artiklene jeg har referert, men jeg lar det stå som en spekulasjon.

Et annet forhold er at når man setter fokus på ett enkelt fenomen, f.eks. mykorrhiza, og finner effekter på næringsopptak, refererer man selvsagt gjerne litteratur som belyser (og gjerne også bekrefter) ens egne resultater. I diskusjon og konklusjon blir det så formulert en del generaliseringer om hvilken betydning dette kan ha i praksis. I praksis er det imidlertid ikke bare mykorrhiza, men masse andre fenomener å ta hensyn til. Man kan da velge et pessimistisk syn: Det kan vises effekter på næringsopptak av mange ulike tilpasninger hos planter, men det er foreløpig ikke mulig å si noe om hva dette betyr i praksis. Eller et mer optimistisk: Det vide spekteret av tilpasninger viser at planter er tilpasningsdyktige, og hvis vi legger forholdene til rette for en god rotvekst og en mangfoldig jordbiologi vil plantene kunne få tak i og utnytte tilstrekkelige mengder næringsstoff i mange norske jordtyper. Velger man optimistens ståsted, kan dette notatet kanskje bidra til å øke forståelsen for hva god jordkultur betyr for økologisk landbruk.

Avsnittene om sortsvariasjoner i K- og P-opptak viste at det er mulig å utvikle sorter spesielt tilpasset jord med mindre tilgang på P og K enn det som er blitt vanlig i det industrielle landbruket. Planteforedling er imidlertid svært ressurskrevende, og satsningen til de store foredlingsfirmaene har hittil gått i helt andre retninger enn å lage mer P- eller K-effektive sorter. Genmodifisering er f.eks. ikke tillatt brukt innen økologisk landbruk. Å utvikle sorter med spesielle egenskaper for effektivt næringsopptak og -utnyttelse kan også gå på bekostning av andre egenskaper ved sorten slik at f.eks. kornet kan egne seg mindre godt til fôr eller mat. Men det ville være av stor betydning om de registreringene som i dag gjøres som del av foredlingsarbeidet kunne utvides til å omfatte mål for næringsopptak og -effektivitet. I Norge er det vel i dag vesentlig innen korn- og bær dyrking at det pågår foredling av noe omfang. Systematisk registrering av en parameter som $C_{\min}$ er kanskje ikke gjennomførbart i praksis, men å få et mål for gjennomsnittlig rotlengde i felt f.eks. ved buskingsstadiet for kornets del, og måle innholdet av mineraler i tørrstoffet f.eks. ved skyting og høsting, ville være nyttige opplysninger.

For den videre utviklingen av økologisk landbruk, ikke minst økologiske driftsformer med ekstensivt husdyrhold, vil det være interessant å studere forskjellen på en del av de tilpasningene som er beskrevet her (rotmorfologi, utskillelse av roteksudater, infeksjon og virkningsgrad av arbuskulær mykorrhiza etc) i konvensjonelle og økologiske dyrkingssystemer, evt. på nabogårder med sammenliknbare jordforhold. Men det er kanskje vel så interessant å kartlegge hvilke tilpasninger som er mest aktuelle for viktige jordbruksvekster i økologisk dyrking under norske forhold, og prøve å finne ut hvordan slike tilpasninger kan stimuleres.

6. Litteratur

Bokstav- og tallkoden i uthevet skrift (f eks **akl191**) viser til internt system for arkivering av litteratur.

Anderson, W.P. & Higinbotham, N. 1975: A cautionary note on plant root electrophysiology. *Journal of Experimental Botany* vol 26, no 93, p 533-535.**akl191**

Barber, S.A. 1995: *Soil Nutrient Bioavailability. A Mechanistic Approach*. 2.nd Ed. Wiley, 414 p.

Bergmann, W. 1993: *Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen*. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

Berner, E. 1996: *Plantefysiologi. Kompendium fra Pensumtjeneste*, Oslo. 196 s.

Berthelin, J. & Leyval, C. 1982: Ability of symbiotic and non-symbiotic rhizospheric microflora of maize (*Zea mays*) to weather micas and to promote plant growth and plant nutrition. *Plant and Soil* vol 68, p 369-377.**akl214**

Caradus, J.R. 1983: Genetic differences in phosphorus absorption among white clover populations. *Plant and Soil* vol 72, p 379-383.**akl182**

Chapin, F.S. III 1983: Adaption of selected trees and grasse to low availability of phosphorus. *Plant and Soil* vol 72, p 283-287.**akl163**

Chapin, F.S. III & Bielecki, R.L. 1983: Mild phosphorus stress in barley and a related low-phosphorus-adapted barleygrass: Phosphorus fractions and phosphate absorption in relation to growth. *Physiol. Plant.* vol 54, p 309-317. **akl179**

Clarkson, D.T. & J.B. Hanson 1980: The mineral nutrition of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31, p 239-298. **akl5**

Cunningham, R.K. 1964: Cation-anion relationships in crop nutrition. III Relationships between the ratios of sum of the cations: Sum of the anions and nitrogen concentrations in several plant species. *J.Agr.Aci.* vol 63, p 109-111.**akl230**

Dinkelaker, B., Römheld, V. & Marschner, H. 1989: Citric acid and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant, cell and environment* vol 12, p 285-292.**akl215**

Dissing Nielsen, J. & Jensen, A. 1983: Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi on growth and uptake of various nutrients as well as uptake ratio of fertilizer P for lucerne (*Medicago sativa* L.). *Plant and Soil* vol 70, p 165-172. **akl184**

Drake, M. & Scarseth, G.D. 1939: Relative abilities of different plants to absorb potassium and the effects of different levels of potassium on the absorption of calcium and magnesium. *Soil Science Society of America Proceedings*, vol. 4, p 201-204. **akl12**

Drew, M.C. & Saker, L.R. 1975: Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. **akl178**

Dunlop, J. 1989: Phosphate and membrane potentials in *Trifolium repens* L. *Journal of Experimental Botany* vol 40 (216) p 803-807.**akl175**

Föhse, D. and Jungk, A. 1983: Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant and Soil* vol 74, p 359-368.**akl208**

Föhse, D., Claassen, N. & Jungk, A. 1988: Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil* vol 110, p 101-109.**akl183**

Gabelman, W.H. & Gerloff, G.C. 1983: The search for and interpretation of genetic controls that enhance plant growth under deficiency levels of a macronutrient. *Plant and Soil* vol 72, p 335-350.**akl164**

- Gahoonia, T.S. & Nielsen, N.E. 1998: Direct evidence on participation of root hairs in phosphorus (^{32}P) uptake from soil. *Plant and Soil* vol 198, p 147-152. **akl180**
- Gardner, W.K. & Parbery, D.G. 1982a: The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. I. Some characteristics of the soil/root interface. *Plant and Soil* vol. 68, p. 19-32. **akl23**
- Gardner W.K. & Parbery, D.G. 1982b: The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. II. The effect of varying phosphorus supply and soil type on some characteristics of the soil/root interface. *Plant and Soil* vol. 68, p. 33-41. **akl24**
- Gardner, W.K., Barber, S.A & Parbery, D.G. 1983: The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant and Soil* vol. 70, p. 107-124. **akl25**
- Gardner, W.K. & Boundy, K.A. 1983: The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. IV. The effect of interplanting wheat and white lupin on the growth and mineral composition of the two species. *Plant and Soil* vol. 70, p. 391-402. **akl26**
- Gerloff, G.C. 1976: Plant efficiencies in the use of nitrogen, phosphorus and potassium. In: Wright, M.J (ed): *Plant Adaption to Mineral Stress in Problem Soils. Proceedings of a workshop held at the National Agricultural Library, Beltsville, Maryland. A Special Publication of Cornell University Agricultural Experiment Station.* p 161-173. **akl212**
- Gerdemann, J.W. 1975: Vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: Torrey, J.G. & Clarkson, D.T. (eds): *The development and function of roots. Proceedings of the 3rd Cabot symposium.* Academic press, p 575-591.
- Gessa, C. & Deiana, S. 1992: Ca-polygalacturonate as a model for a soil-root interface. *Plant and Soil* vol 140, p 1-13. **akl303**
- Glass, A.D.M. & Perley, J.E. 1980: Varietal differences in potassium uptake by barley. *Plant Physiology* vol 65, p 160-164. **akl211**
- Glass, A.D.M., Siddiqi, M.Y. & Giles, K.I. 1981: Correlations between potassium uptake and hydrogen efflux in barley varieties. A potential screening method for the isolation of efficient lines. *Plant Physiology* vol 68, p 457-459. **akl210**
- Grinstead, M.J, Hedley, M.J. & White, R.E: 1982: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. I. pH change and the increase in P concentration in the soil solution. *New Phytologist* vol 91, p 19-29. **akl187**
- Haynes, R. J. 1980: Ion exchange properties of roots and ionic interactions within the root apoplasm: Their role in ion accumulation by plants. *The Botanical Review* vol 46 (1) p 75-99. **akl171**
- Haynes, R.J. 1990: Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: A critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. *Plant and Soil* vol 126, p 247-264. **akl218**
- Hecht-Buchholz, C. 1967: Über die Dunkelfärbung des Blattgrüns bei Phosphormangel. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* vol 188 s 45-68. (ikke sett)
- Hedley, M.J., White, R.E. & Nye, P.H 1982: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. III. Changes in L-value, soil phosphate fractions and phosphatase activity. *New Phytologist* vol 91, p 45-56. **akl188**
- Hedley, M.J., Nye, P.H. & White, R.E: 1983: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. IV. The effect of rhizosphere phosphorus status on the pH, phosphatase activity and depletion of soil, phosphorus fractions in the rhizosphere and on the cation-anion balance in the plants. *New Phytologist* vol 95, p 69-82. **akl189**
- Hinsinger, P., Elsass, F., Jaillard, B. & Robert, M., 1993: Root-induced irreversible transformation of a trioctahedral mica in the rhizosphere of rape. *Journal of soil science* vol 44, p 535-545. **akl221**

Hinsinger, P. & Jaillard, B. 1993: Root-induced release of interlayer potassium and vermiculization of phlogopite as related to potassium depletion in the rhizosphere of ryegrass. *Journal of soil science* vol 44, p 525-534. **akl222**

Hoffland, E., Findenegg, G.R. & Nelemans, J.A. 1989: Solubilization of rock phosphate by rape. II Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant and Soil* vol 113, p 161-165. **akl193**

Itoh, S. & Barber, S.A. 1983a: Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. *Agronomy Journal* vol 75, p 457-461. **akl168**

Itoh, S. & Barber, S.A. 1983b: A numerical solution of whole plant nutrient uptake for soil-root systems with root hairs. *Plant and soil* 70, p 403-413. **akl22**

Jenny, H. & Grossenbacher, K. 1963: Root-soil boundary zones as seen in the electron microscope. *Soil Science Society of America Proceedings* vol 27, p 273-277. **akl174**

Jensen, A. 1983: The effect of indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and growth of barley in two Danish soils. *Plant and soil* vol 70 p 155-161. **akl173**

Jones, D.L. and Darrah, P.R. 1994: Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant and Soil* vol 166, p 247-257. **akl216**

Jungk, A. & Claassen, N. 1986: Availability of phosphate and potassium as the result of interactions between root and soil in the rhizosphere. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* vol 149, p 411-427. **akl192**

Keller, P. & Deuel, H. 1957: Kationenaustauschkapazität und Pektin Gehalt von Pflanzenwurzeln. *Zeitschrift für Pflanz. Düng. Bodenk.* vol 79 (2), p 119-131. **akl170**

Kuchenbuch, R.O. 1987: Potassium dynamics in the rhizosphere and potassium availability. In: *Methodology in Soil K-research*. International Potash Institute, Bern, Switzerland, p 215-234.

Kurdjian, A. & Guern, J. 1989: Intracellular pH: Measurement and importance in cell activity. *Annual Review of Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* vol 40 p 271-303. (ikke sett)

Leppard, G.G. 1974: Rhizoplane fibrils in wheat: Demonstration and derivation. *Science* vol 185, p 1066-1067. **akl207**

Lengnick, L.L. & King, L.D. 1986: Comparison of the phosphorus status of soils managed organically and conventionally. *American journal of alternative agriculture*, vol 1(3), p 108-114. **akl225**

Lipton, D.S., Blanchar, R.W. & Blevins, D.G. 1987: Citrate, malate and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings. *Plant Physiology* vol 85, p 315-317. **akl186**

Lyness, A.S. 1936: Varietal differences in the feeding capacity of plants. *Plant physiology* vol 11 no. 4, p 665-688. **akl172**

Marschner, H., Römheld, V., Horst, W.J. & Martin, P. 1986: Root-induced changes in the rhizosphere: Importance for the mineral nutrition of plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149, p 441-456. **akl181**

Marschner, H. 1995: Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic press, 889 p.

Mengel, K. & Steffens, D. 1985: Potassium uptake of rye-grass (*Lolium perenne*) and red clover (*Trifolium pratense*) as related to root parameters. *Biol. Fertil. Soils* vol 1, p 53-58. **akl223**

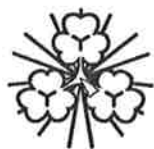
Murdoch, C.L., Jackobs, J.A. & Gerdemann, J.W. 1967: Utilization of phosphorus sources of different availability by mycorrhizal and non-mycorrhizal maize. *Plant and Soil* (3), p 329-334. **akl190**

- Niederbudde, E.A., Kaubrügger, H. & Flessa, H., 1989: Veränderungen von Tonböden bei alternativ-ökologischen und konventionellen Anbauverfahren. *Journal of Agronomy and Crop Science* vol 162, p 217-224. **akl224**
- Nielsen, N.E. & Schjørring, J.K. 1983: Efficiency and kinetics of phosphorus uptake from soil by various barley genotypes. *Plant and soil* vol 72, p 225-230. **akl161**
- Pettersson, S. 1975: Effects of ionic strength of nutrient solutions on phosphate uptake by sunflower. *Physiol. Plant.* vol 33, p 224-228. **akl203**
- Pettersson, S. & Jensen, P. 1983: Variation among species and varieties in uptake and utilization of potassium. *Plant and Soil* vol 72, p 231-237. **akl160**
- Powell, C.L. 1974: Effect of P fertilizer on root morphology and P uptake of *Carex coriacea*. *Plant and soil* vol 41, p 661-667. **akl195**
- Pradet, A. & Raymond, P. 1983: Adenine nucleotide ratios and adenylate energy charge in energy metabolism. *Annual Review of Plant Physiology* vol 34 p 199-224. (ikke sett)
- Reid, R.K., Reid, C.P.P. & Szaniszlo, P.J. 1985: Effects of synthetic and microbially produced chelates on the diffusion of iron and phosphorus to a simulated root in soil. *Biol. Fertil. Soils*, vol ? p 45-52. **akl217**
- Rorison, I.H. 1968: The response to phosphorus of some ecologically distinct plant species. I. Growth rates and phosphorus absorption. *New Phytol.* vol 67, p 913-923. **akl30**
- Ryan, M.H., Chilvers, G.A. & Dumaresq, D.C. 1994: Colonization of wheat by VA-mycorrhizal fungi was found to be higher on a farm managed in an organical manner than on a conventional neighbour. *Plant and Soil* vol 160, p 33-40. **akl209**
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W. 1991: *Plant physiology*. 4th ed. Wadsworth. 682 p.
- Schimansky, C. & Marschner, H. 1971: Suitability of Rb-86 as a tracer for potassium in studies relating to potassium uptake by maize, sugar beet and four varieties of barley. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* vol 129, p 141-147. **akl185**
- Tarafdar, J.C. & Jungk, A. 1987: Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. *Biol. Fertil Soils* vol 3, p 199-204. **akl191**
- Wang Hansen, C. & Lønne Nielsen, K. 1999: Vækstregulering af prydplanter uden brug af kemikalier. *Grøn viden havebrug* nr 121, s 1-4. **akl142**
- Warnock, A.J., Fitter, A.H. & Usher, M.B. 1982: The influence of a springtail *Folsomia candida* (insect, collembola) on the mycorrhizal association of leek *Allium porrum* and the vesicular-arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytol.* vol 90, p 285-292. **akl176**
- Wright, M.J. (ed.) 1976: *Plant Adaption to Mineral Stress in Problem Soils*. Proceedings of a workshop held at the National Agricultural Library, Beltsville, Maryland. A Special Publication of Cornell University Agricultural Experiment Station. 420 p. **akl212(utdrag)**
- Wieneke, J. 1986: Einfluss der P-Aufnahme und P-remobilisierung in der Kornfüllungsperiode auf den Ertrag von Sommerweizen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149, s 221-234. **akl143**
- Zoysa, A.K.N., Loganathan, P. & Hedley, M.J. 1998: Phosphate rock dissolution and transformation in the rhizosphere of tea (*Camellia sinensis* L.) compared with other plant species. *European Journal of Soil Science* vol 49, p 477-486. **akl15**

100
100
100

100
100
100

Rapporten kan bestilles hos:



**Norsk senter for
økologisk landbruk**

6630 TINGVOLL tlf: 71 53 20 00 faks: 71 53 20 01

E-post: norsok@norsok.no

Internettsider: www.norsok.no

Norsk senter for økologisk landbruk, NORSØK ligger i Tingvoll kommune på Nordmøre og er et forskningsinstitutt og et nasjonalt kompetansesenter innen økologisk landbruk

ISBN 82-7687-075-9