©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Stickstoffumsetzungen und mikrobielle Aktivität in der Rhizosphäre

Günter Trolldenier

Seit mehr als 150 Jahren ist bekannt, daß Pflanzen Stickstoff zum Wachstum benötigen. Der Stickstoff ist häufig, sowohl unter natürlicher Vegetation als auch im Pflanzenbau, ein das Wachstum begrenzender Nährstoff. Nur ein sehr kleiner Teil des Bodenvorrats ist direkt pflanzenverfügbar. Überwiegend liegt er in den Huminstoffen organisch gebunden vor. Aus diesem Pool wird durch allmähliche Mineralisation (Ammonifikation) Ammonium freigesetzt. Erst das Ammonium, sowie das in durchlüfteten Böden daraus im Verlauf der Nitrifikation gebildete Nitrat, werden von den Wurzeln aufgenommen. Allerdings sind einige Pflanzen, die mit bestimmten N_2-bindenden Mikroorganismen in Symbiose leben, weitgehend von mineralischem Bodenstickstoff unabhängig. Stickstoff ist ein sehr mobiles Element. Er macht einen ständigen Kreislauf zwischen der Atmosphäre, dem Boden und den Pflanzen durch. Die N-Umsetzungen sind teils physikalisch-chemischer, teils biologischer Art. Abbildung 1 veranschaulicht den N-Kreislauf in der Natur. Im folgenden sollen die biologischen N-Umsetzungen besprochen werden, die unmittelbar in der Wurzelzone, der Rhizosphäre, ablaufen und die für die Pflanzen von Bedeutung sind.

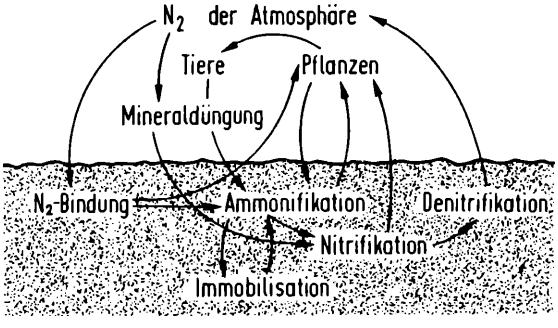


Abbildung 1

Stickstoffkreislauf in der Natur (TROLLDENIER 1971 a)

1. Stickstoffanlieferung zur Wurzel

Dem Antransport von Nährstoffen an die Wurzeln liegen drei Mechanismen zugrunde: Interzeption, Massenfluß und Diffusion. Der direkte Kontakt zwischen Wurzel und Nährionen (Interzeption), zu dem es kommt, wenn Wurzeln sich im Boden ausbreiten, reicht beim Stickstoff und den anderen Hauptnährstoffen für die Deckung des Bedarfs nicht aus. In weit größerem Maße spielen die beiden anderen Vorgänge eine Rolle. Beim Massenfluß werden im Bodenwasser gelöste Nährstoffe in dem Maße zur Wurzel transportiert wie die Pflanze Wasser aufnimmt. Entsprechend der Aufnahmerate der einzelnen Nährstoffe kann eine Ab- oder Zunahme der Konzentration in der Rhizosphäre eintreten. Halten sich Massenfluß und Aufnahme die Waage, bleibt die Konzentration gleich. Verarmt die Wurzelzone, kommt es zur Diffusion aus dem umliegenden Boden zur Wurzeloberfläche hin (MERGEL u. KIRKBY 1982). In welchem Maße beide Vorgänge an der Nitratanlieferung beteiligt sind, hängt von den Wachstumsbedingungen ab (STREBEL et al., 1980). Sowohl für austauschbares Ammonium als auch für Nitrat ist eine Abnahme der Konzentration zur Oberfläche hin gemessen worden (COLDEWEY ZUM ESCHENHOFF 1985). Diese Vorgänge, sowie weitere Milieuveränderungen, die mit der Stickstoffaufnahme der Pflanze verbunden sind, haben für die Mikroorganismentätigkeit in der Rhizosphäre Bedeutung.

2. Einfluß der Stickstofform auf den pH-Wert in der Rhizosphäre

Die Form des von der Pflanze aufgenommenen Stickstoffs wirkt sich auf den pH-Wert der Rhizosphäre aus. Bei NO_3^--Ernährung werden von der Wurzel vermehrt OH^-- bzw. HCO_3^--Ionen abgegeben, was eine Erhöhung des pH-Wertes nach sich zieht, bei NH_4^+-Ernährung vermehrt H^+-Ionen, verbunden mit einer Erniedrigung des pH-Wertes in der Rhizosphäre (KIRKBY u. MENGEL 1967). Die Veränderung des pH-Wertes beträgt bis zu 3 pH-Einheiten und läßt sich durch pH-Indikatoren sichtbar machen (MARSCHNER et al., 1982). Auch bei Leguminosen, die Stickstoff durch symbiontisch lebende Rhizobien erhalten, tritt eine Versauerung der Rhizophäre ein. Sie kommt dadurch zustande, daß Nitrat-N kaum aufgenommen wird. Bei der symbiontischen N-Ernährung ist die Summe der benötigten Kationen um ein Mehrfaches höher als die Anionensumme, was einen Netto-Efflux an Protonen aus der Wurzel in die Rhizophäre bedingt (MENGEL u. STEFFENS 1982).

3. Wirkungen der Stickstoffernährung auf organische Wurzelausscheidungen

Wurzeln reichern ihre Umgebung mit organischen Stoffen an. Die Wurzelspitze (Kalyptra) sondert, während sie sich ihren Weg durch den Boden bahnt, kohlenhydratreiche Schleimstoffe ab (Abbildung 2). Die äußeren Wurzelhaubenzellen werden abgestoßen. Außerdem setzen die jungen Wurzeln niedermolekulare organische Stoffe frei. Bei den Wurzelexsudaten handelt es sich hauptsächlich um organische Säuren, Zucker und Aminosäuren. Diese sind Nahrungsgrundlage der in der Rhizophäre vorkommenden Mikroorganismen und zum großen Teil verantwortlich für den Rhizosphäreneffekt, d.h. die starke Förderung von Kleinlebewesen im Wurzelbereich. In einer Untersuchung mit Maispflanzen wurde gefunden, daß die Aminosäuren weniger als 2% ausmachen (Tabelle 1). Ihr geringer Anteil läßt auf ein weites C/N-Verhältnis schließen, was für die mikrobiellen Umsetzungen in der Rhizosphäre von Bedeutung ist. In älteren Wurzelabschnitten verkorken die Zellen der Rhizodermis und des Rindenparenchyms allmählich und sterben ab. Die bei der Autolyse freiwerdenden Zellinhalts-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 1

Wurzelausscheidungen bei Mais[1)]
(KRAFFCZYK, TROLLDENIER u. BERINGER, 1984)

Zucker	mg g^{-1} Wurzeltrockensubstanz (WTS)	Organische Säuren		Aminosäuren µg g^{-1} WTS	
Glucose	7,4	Oxals.	2,0	Glutamis.	70,8
Arabinose	2,9	Fumars.	3,8	Asparagins.	63,3
Fructose	2,4	Äpfels.	0,3	Alanin	59,4
Saccharose	1,6	Citronens.	0,5	Glycin	39,0
		Bernsteins.	0,3	γ-Aminobutters.	30,1
		Benzoes.	0,2	Serin	26,2
		Aconits.	0,1	Arginin	31,0
		Weins.	0,1	Glutamin	12,3
				Valin	10,4
				Leucin	17,3
Σ in mg · g^{-1} WTS	14,3		7,3		0,4

[1)]Anzucht 23 Tage in Wasserkultur unter sterilen Bedingungen

stoffe werden als Lysate bezeichnet und sind weitere Nahrungsquellen der Mikroorganismen (FOSTER et al. 1983). Bis zu 60% der Nettophotosyntheseprodukte gelangen zu den Wurzeln und mehr als 30% gelangen noch zu Lebzeiten der Wurzeln in den Boden (zit. nach FOSTER et al. 1983). Die Wurzelexsudation hängt von vielen Faktoren ab, u.a. der Pflanzenernährung. So schieden Sämlinge von Pinus radiata bei N-Mangel weniger Aminosäuren aus als bei optimaler Ernährung. Hingegen führt K-Mangel bei Weizen zu einem höheren Gehalt an Aminosäuren im Wurzelraum (TROLLDENIER 1971 a).

4. Wirkungen der Stickstoffernährung auf die Mikroflora der Rhizosphäre

Das reichliche Angebot an organischen Stoffen in der Rhizophäre führt zu einer starken Vermehrung von Mikroorganismen und Vetretern der Mikro- und Mesofauna. Die Wurzelspitzen sind normalerweise noch keimfrei. Bei Sauerstoffmangel tritt allerdings auch hier schon Bakterienwachstum ein. Im Elektronenmikroskop erkennt man, daß der ausgesonderte Schleim abgebaut wird. Ältere Wurzelteile und die Wurzelhaare werden z. T. dicht von Bakterien besiedelt, wie sich im Fluoreszenzmikroskop zu erkennen gibt (Abbildung 3). In älteren Wurzelabschnitten werden auch die Rindenzellen kolonisiert (Abbildung 4).
Die Stickstoffernährung der Pflanzen hat sowohl Bedeutung für den Befall der Wurzeln mit Pathogenen als auch für Aktivität saprophytischer Organismen. Während Wurzelkrankheiten, die durch Fusarium, Rhizoctonia, Cercosporella u.a. verursacht werden, bei Nitratdüngung abnehmen, werden andere, deren Erreger Gaeumannomyces, Pythium und Streptomyces sind, gefördert. Ammoniumernährung hat einen umgekehrten Einfluß (HUBER u. WATSON 1974). Ausführliche Untersuchungen liegen über den Erreger der Schwarzbeinigkeit bei Weizen und Gerste, Gaeumannomyces graminis, vor. Zunehmende NH_4^+-Ernährung verringerte seine Schadwirkung beträchtlich (Abbildung 5). Einher geht der positive Effekt einer Ammoniumernährung mit der erwähnten Erniedrigung des pH-Wertes in der Rhizosphäre. Auf welche Weise Ammoniumernährung und geringere Schadwirkung zusammenhängen, steht noch dahin. Zu denken ist an eine Umschichtung der Rhizosphärenpopulation und eine Förderung antagonistischer Mikroorganismen (TROLLDENIER 1981). Jedenfalls haben Untersuchungen über den Einfluß der Stickstofform auf die Bakterienbesiedlung an Weizenwurzeln und auf die Wurzelatmung gezeigt, daß bei Ammoniumernährung die Zahl der saprophytischen Bakterien an den Wurzeln um ein Vielfaches höher liegt als bei Nitraternährung. Gleichzeitig tritt eine gesteigerte Wurzelatmung auf (Tabelle 2). Auch die starke CO_2-Bildung könnte zu einer Beeinträchtigung des Schaderregers beitragen.
Neben der N-Form bestimmt die Höhe des Stickstoffangebots die Besiedlungsdichte. Zunehmende N-Versorgung führt zu mehr Bakterien an den Wurzeln (u.a. TROLLDENIER 1971 b und c, TROLLDENIER u.v. RHEINBABEN 1981).

Tabelle 2

Bakterienbesatz an Weizenwurzeln und Wurzelatmung bei Ernährung mit verschiedenen Stickstofformen[1)]
(TROLLDENIER u. V. RHEINBABEN 1981)

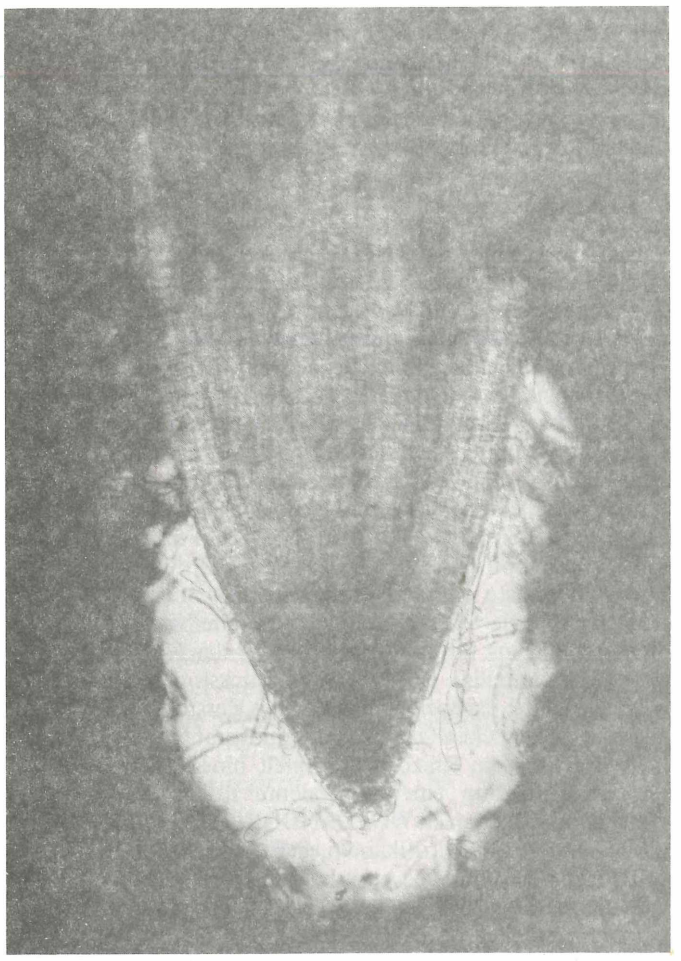
	N-Form NO_3^-	NO_3^-/NH_4^+	NH_4^+
Bakterienzahl 10^6 g^{-1} Wurzel FS[2)]	202	620	834
Wurzelatmung µl O_2 Verbrauch · $(h \cdot g)^{-1}$ Wurzel FS GD% 103	223	284	354
Sproß TS[3)] g · Gefäß$^{-1}$ GD 5% 0,49	1,89	2,40	1,88

[1)] Anzucht 4 Wochen in Wasserkultur
[2)] FS = Frischsubstanz
[3)] TS = Trockensubstanz

5. Stickstoffmineralisierung und -immobilisierung

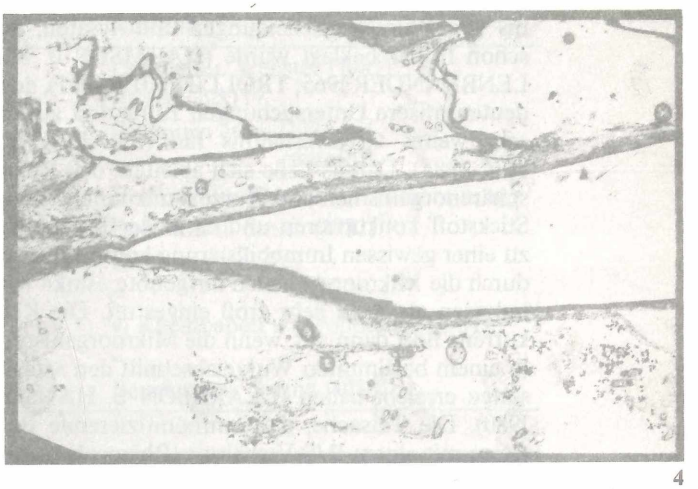
Schon lange ist bekannt, daß die Zufuhr frischen organischen Materials auch eine Mineralisierung stabiler Huminstoffe bewirkt. Dieser »Priming«-Effekt wird der Stimulierung der mikrobiellen Tätigkeit durch zugesetzte leichtabbaubare Substanzen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

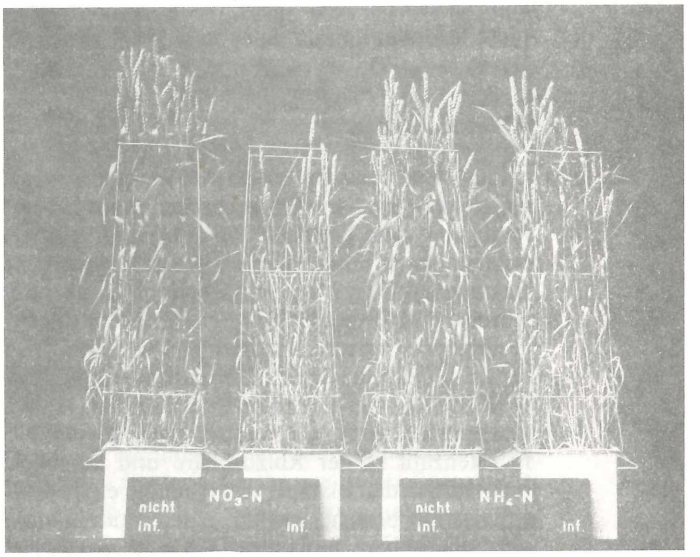


2

3



4



5

2 Wurzelspitze von Weizen, von Schleim umgeben. Die abgestoßenen Kalyptrazellen sind deutlich zu sehen.

3 Wurzeloberfläche von Rotklee, dicht mit Bakterien besetzt (TROLLDENIER 1971 a).

4 Wurzelrinde in der Seitenwurzelzone von Weizen mit zahlreichen Bakterien (b) an der Wurzeloberfläche und in den äußeren Rindenzellen (TROLLDENIER u. HECHT-BUCHHOLZ 1984).

5 Wirkung von Nitrat- und Ammoniumernährung auf die Schwarzbeinigkeit bei Weizen. Jeweils links nicht infiziert, rechts mit Gaeumannomyces graminis infizierte Pflanzen.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

zugeschrieben, wobei auch stabilere Verbindungen angegriffen werden (HARMSEN u. KOLENBRANDER 1965). Eine ähnliche Wirkung geht von wurzelbürtigen Stoffen aus. Bereits bei LÖHNIS (1910) heißt es: »Die Wurzeltätigkeit der Kulturgewächse und anderer Pflanzen ist ebenfalls ein an der Humuszersetzung mitwirkender Faktor«. Mit dieser Frage hatte sich schon LIEBIG 1862 beschäftigt (nach LÖHNIS). Neuere Untersuchungen mit ^{14}C-markierten Pflanzen bestätigen die alten Überlegungen (HELAL u. SAUERBECK 1984). Auch die N-Mineralisation (Ammonifikation) wird durch Zusatz frischer organischer Stoffe gefördert. In bewachsenen Böden ist die N-Mineralisation im Vergleich zu Bracheboden zwar viel größer, doch kommt es gleichzeitig zu einer Immobilisierung. Diese kann auch Düngerstickstoff betreffen (BARTHOLOMEW u. CLARK 1950). Zwar gibt es nach wie vor keine verläßlichen Angaben über das C/N-Verhältnis von Wurzelausscheidungen und -lysaten, was schon früher beklagt wurde (HARMSEN u. KOLENBRANDER 1965; TROLLDENIER 1961), doch deuten unsere Untersuchungen zumindest auf ein sehr weites C/N-Verhältnis hin (KRAFFCZYK et al. 1984). Daraus ließe sich ableiten, daß Rhizosphärenorganismen und Wurzeln um mineralischen Stickstoff konkurrieren und es in der Rhizophäre zu einer gewissen Immobilisierung kommt. Dieser, durch die Mikroorganismen ausgeübte »sink« wird indessen als nicht sehr groß eingestuft. Die Konkurrenz hört dann auf, wenn die Mikroorganismen in einem bestimmten Wurzelabschnitt den »steady state« erreicht haben (CLARKSON u. HANSON 1980). Die Tatsache, daß ammonifizierende Bakterien mit einem R/S-Verhältnis (Rhizosphere/Soil ratio) 50 einen deutlichen Rhizosphäreneffekt zeigen (ROUATT et al. 1960), besagt jedenfalls noch nicht, daß Ammonium auch freigesetzt wird.

6. Niktrifikation

Die Bedeutung der Nitrifikation in der Rhizosphäre ist seit den Anfängen der Rhizosphärenforschung (HILTNER 1904) umstritten gewesen. Später wurde angenommen, daß nitrifizierende Bakterien durch Wurzelausscheidungen gehemmt würden (THERON 1951).
Gelegentlich wurde aber auch ein positiver Rhizosphäreneffekt für Nitrifikanten gefunden (MOLINA u. ROVIRA 1964). Einen interessanten Hinweis gibt eine neuere Arbeit, wonach zwischen der Nitrifikantenzahl in der Rhizosphäre und der Nitratreduktase in den Blättern von Plantago eine positive Korrelation besteht, was auf eine Nitratbildung in der Rhizosphäre hindeutet (SMIT u. WOLDENDORP 1981). Hierbei ergaben sich keine Anzeichen für eine Hemmung der Nitrifikanten. Eine geringere Nitrifikation in der Rhizosphäre hängt wohl mit der niedrigen Konzentration an austauschbaren Ammonium in Wurzelnähe zusammen (CAMPBELL 1985). Fixiertes, also fester gebundenes Ammonium scheint für Pflanzen und Mikroorganismen gleichermaßen schwer verwertbar zu sein.
Ob eine Absenkung des pH-Wertes bei Ammoniumernährung der Pflanzen die Nitrifikation hemmt, ist bislang nicht untersucht worden. Es wäre denkbar, denn das pH-Optimum der nitrifizierenden Bakterien liegt im schwachalkalischen Bereich. Schon unterhalb pH 6 läßt die Nitrifikation merklich nach.
Die wichtigsten Nitrifikanten sind chemoautotroph, vertreten hauptsächlich durch die Gattungen Nitrosomonas, Nitrospira und Nitrosolobus, die Ammonium zu Nitrit oxidieren und Nitrobacter, der den Oxidationsprozeß zu Nitrat vervollständigt.

7. Denitrifikation

Die Anwesenheit von Nitrat, entstanden durch Nitrifikation oder als Mineraldünger zugeführt, ist Voraussetzung für die Denitrifikation, einen allgemein als nachteilig angesehenen Prozeß. Zur Denitrifikation sind zahlreiche aerobe, meist heterotrophe Bakterien befähigt, u.a. viele Bacillen und Pseudomonaden. In Abwesenheit von Sauerstoff nutzen diese sauerstoffhaltige Stickstoffverbindungen, hauptsächlich Nitrat und Nitrit, als terminalen Elektronenakzeptor der Atmungskette. Dabei entstehen Distickstoffoxid (N_2O) und molekularer Stickstoff (PAYNE 1981). Die gasförmigen Stickstoffverluste mindern einerseits die Bodenfruchtbarkeit, sie verringern andererseits die Nitratauswaschung ins Grundwasser. Das bei der Denitrifikation anteilig freigesetzte Distickstoffoxid (Lachgas) wird darüber hinaus für die Zerstörung des stratosphärischen Ozonschildes mit verantwortlich gemacht. Die Rhizosphäre spielt hinsichtlich der Denitrifikation eine ambivalente Rolle. Begünstigend wirken nach WOLDENDORP (1963) die große Zahl von Denitrifikanten, der starke Sauerstoffverbrauch und die Ausscheidung von Elektronendonatoren. Dem stehen Wasser- und Nitrataufnahme entgegen (v. RHEINBABEN u. TROLLDENIER 1984). Die schnellere Austrocknung bewachsenen Bodens läßt nach einer Feuchteperiode wieder mehr Sauerstoff in den Wurzelraum eindringen und beseitigt somit anaerobe Verhältnisse. Bei ausreichendem Nitratangebot und gleichzeitigem O_2-Mangel ist die Denitrifikation in der Rhizosphäre aber deutlich höher als im undurchwurzelten Boden (Abbildung 6). Niedriger Sauerstoffpartialdruck fördert die Denitrifikation, weil

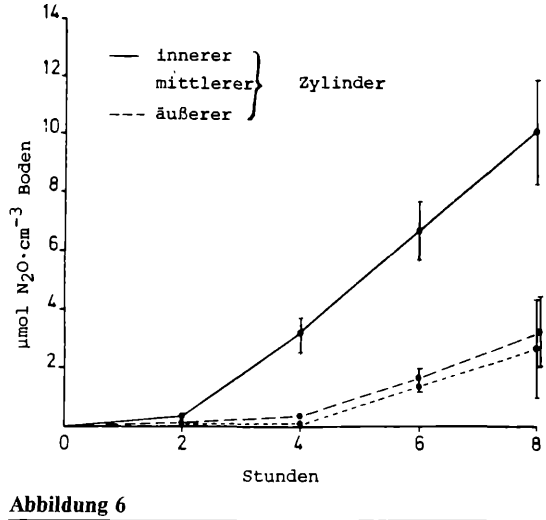


Abbildung 6

Denitrifikation im durchwurzelten (innerer) **und im wurzelfreien Boden** (äußere Zylinder).
Weizenwurzeln wuchsen, durch engmaschige Gaze begrenzt, in einem mittleren Zylinder. Dem schlossen sich zwei äußere wurzelfreie Zylinder an. Weitere Details bei (V RHEINBABEN u. TROLLDENIER (1984).

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 3

Denitrifikation und Wurzelfrischsubstanz 14-Tage alter Weizenpflanzen in Abhängigkeit von Lagerungsdichte und Wasserspannung des Bodens (Wollersheim, in Vorbereitung)

Lagerungsdichte g/cm³	Wasserspannung pF	Gesamtdenitrifikation µmol N_2O · (Gef. 12h)$^{-1}$	Wurzelfrischsubstanz g Gef.$^{-1}$	Denitrifikationsintensität µmol N_2O · g WFS^{-1}
1,3	2,3	2,05	5,65	0,40
1,3	1,7	7,17	4,78	1,50
1,6	2,3	1,85	4,47	0,44
1,6	1,7	7,61	3,27	2,49
	$GD_{0,05}$	3,91	0,97	1,11

Tabelle 4

N-Verluste durch Denitrifikation bei verschiedenen Kulturen

Kultur und N-Düngung	Jährliche N-Verluste in kg ha^{-1}	Autoren
Sommergerste	11-22	Dowdell u. Webster (1983)[1)]
Grünland	11,3	Ryden (1981)[1)]
Grünland, 210 kg N ha^{-1}	18-38	Colbourn et al. (1984a)[1)]
Winterweizen	7-13	(1984b)[1)]
Winterweizen, 140 kg N ha^{-1}	16-110	Colbourn u. Harper (in Vorbereitung)[1)]
Weide mit Gülle u. Mineraldüngung	40	Egginton u. Smith (1981)[1)]
Brache, 150 kg N ha^{-1}	170	Frede et al. (1975)
Sommerweizen, 150 kg N ha^{-1}	185	
Weidelgras, 320 kg N ha^{-1}	1-2	v. Rheinbaben u. Trolldenier (1984)
Brache, 320 kg N ha^{-1}	10	
Zuckerrüben, 180 kg N ha^{-1}	12	Benckiser u. Syring (1985)

[1)] nach Colbourn u. Dowdell (1984)

die beteiligten Enzyme durch O_2 reprimiert werden, er fördert aber auch gleichzeitig die Wurzelexsudation, so daß die Bakterien zu stärkerer Vermehrung angeregt werden (TROLLDENIER 1971b). Die damit zunehmende bakterielle Respiration beschleunigt den Sauerstoffschwund und verbessert die Bedingungen für anaerobe Prozesse. Zur Denitrifikation in der Rhizophäre kommt es vermutlich schon, wenn noch nicht der ganze Wurzelraum anaerob ist, wenn also die Wurzeln noch ein gewisses Wachstum aufweisen. Darauf deuten Versuche mit Weizen hin, der bei verschiedenen Bodendichten und Wasserspannungen wuchs. Das mit höher Bodendichte bei niedriger Wasserspannung langsamer wachsende Wurzelsystem zeigte zwar keine höhere Gesamtdenitrifikation, wohl aber fand an den Wurzeln eine intensivere Denitrifikation statt (Tabelle 3).

Welche Stickstoffverluste durch Denitrifikation entstehen, ist schwer abzuschätzen. Die Angaben in der Literatur sind sehr unterschiedlich, was zum einen an methodischen Unzulänglichkeiten liegen mag, zum anderen aber auf die starke Empfindlichkeit dieses Prozesses gegenüber Umweltfaktoren zurückzuführen ist (Tabelle 4).

8. Stickstoffbindung

In natürlichen Ökosystemen, die das Klimaxstadium erreicht haben, halten sich Stickstoffverluste und -gewinne die Waage (CHARLEY u. RICHARDS 1983). Dessen ungeachtet ist, wie eingangs erwähnt wurde, Stickstoff häufig ein die Primärproduktion begrenzender Faktor. Das gilt auch für extreme Standorte, z.B. die Tundra (TIESZEN u. DETLING 1983).

Weil intensive Landwirtschaft ohne Substitution des mit den Ernten entzogenen Stickstoffs nicht möglich ist, wurde der biologischen N_2-Bindung schon frühzeitig Aufmerksamkeit geschenkt. Ihre Erforschung wurde in den letzten anderthalb Jahrzehnten außerordentlich intensiviert (TROLLDENIER 1984). Die symbiontische Stickstoffbindung bei Leguminosen, Erlen, usw., soll hier nicht erörtert werden, da sie ausschließlich im Pflanzeninnern erfolgt. Doch gehen auch einige der frei lebenden Stickstoffbinder mit den Pflanzenwurzeln eine so enge Beziehung ein, daß man von Semisymbiosen und assoziativer Stickstoffbindung spricht. Es gilt als ziemlich sicher, daß vielfach die verantwortlichen Bakterien nicht nur in der Rhizosphäre und an der Wurzeloberfläche vorkommen, sondern auch in die Wurzeln eindringen. Über die ersten derartigen Assoziationen berichtete DÖBEREINER, so 1961 über das Vorkommen von *Beijerinckia* in der Rhizosphäre von Zuckerrohr und 1966 von *Azotobacter* (neuerdings *Azorhizophilus*) *paspali,* an Wurzeln des tropischen Bahiagrases, Paspalum notatum (nach DÖBEREINER u. DE-POLLI 1981). *Beijerinckia* wurde auch bei Reis nachgewiesen. In der Rhizosphäre zahlreicher Pflanzen wurden *Azospirillum lipoferum* und *A. brasilense* entdeckt. Stickstoffbindende *Pseudomonas*arten fand man bei Gräsern, Reis und anderen Pflanzen. JAGNOW (1984a) zählt noch weitere Organismen auf, die an den verschiedenen Pflanzen vorkommen. *Azoto-*

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

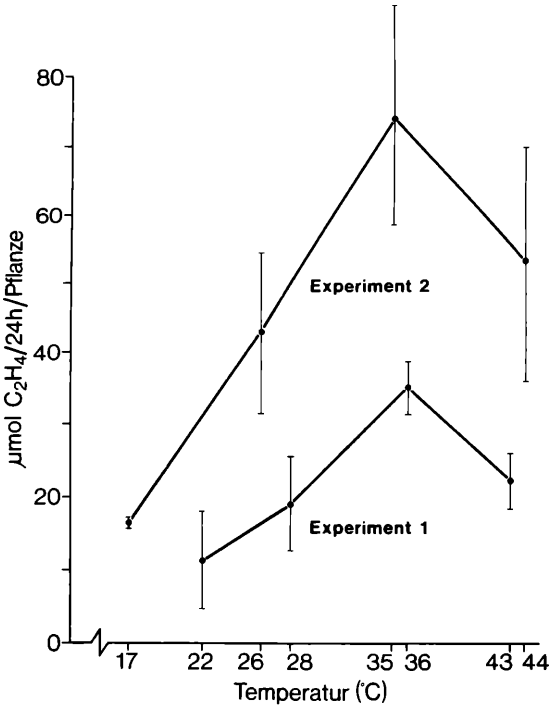


Abbildung 7

Nitrogenaseaktivität an Wurzeln intakter Sumpfreispflanzen in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (TROLLDENIER 1982)

bacter chroococcum, dem früher das Hauptinteresse galt, scheint in der Rhizosphäre weniger angereichert zu werden als andere Stickstoffbinder. Die Aktivität des für die N_2-Fixierung verantwortlichen Enzyms Nitrogenase wird durch hohe Temperaturen (Abbildung 7) und niedrigen Sauerstoffpartialdruck begünstigt. Sie hängt von der Anlieferung geeigneter organischer Verbindungen (Kohlenhydrate, organische Säuren) ab. Unter tropischen Bedingungen angebauter Sumpfreis scheint besonders von der assoziativen N_2-Bindung zu profitieren. Angaben über erzielte Stickstoffgewinne sind sehr unterschiedlich (Tabelle 5). Stickstoffbindende Bakterien müssen das Nahrungsangebot mit anderen in weit höheren Zahlen vorkommenden Rhizosphärenorganismen teilen. Verschiedentlich wird bezweifelt, ob die ausgeschiedenen organischen Stoffe mengenmäßig ausreichen - zumindest bei Getreideanbau in gemäßigtem Klima - um eine substantielle N_2-Bindung zu gewährleisten (BARBER u. LYNCH 1977).

Tabelle 5

Bindung von Luftstickstoff durch Assoziationen zwischen Wurzeln und Azospirillum (nach Idris et al., 1981)

Pflanzenart	N_2-Bindung	
	$g \cdot (ha \cdot Tag)^{-1}$	$kg \cdot (ha \cdot Wachstumsperiode)^{-1}$
Mais	bis 2000	
Mais u. Sorghum	< 4	
Mais u. Sorghum	2,8	
Hirse	2 - 3	
Hirse	40 - 200	
Hirse u. Guineagras	600	39 - 42
Sumpfreis		4,8 - 5,9
Sumpfreis		28
Gräser (Brasilien)	15 - 51	
Gerste	100 - 200	5 - 10

Es hat nicht an Anstrengungen gefehlt, durch Impfung des Saatguts oder des Bodens mit effektiven Bakterien größeren Nutzen aus der assoziativen N_2-Bindung zu ziehen. Berichtet wird über erfolgreiche Versuche mit *Azospirillum* (JAGNOW 1984b, KAPULNIK u. OKON 1983). Die erzielten Mehrerträge werden z.T. auch mit phytohormonalen Effekten in Zusammenhang gebracht. Bestrebungen sind im Gange assoziativ stickstoffbindende Bakterien genetisch zu manipulieren und die für die N_2-Bindung verantwortlichen nif-Gene auf andere Rhizosphärenbakterien zu übertragen (EVANS et al. 1985).

Es bleibt festzustellen, daß in natürlichen Ökosystemen die N-Gewinne sicher die Verluste ausgleichen. Bei intensivem Ackerbau kann die assoziative N_2-Bindung nur zum Teil den mit der Ernte erfolgenden N-Austrag substituieren.

9. Zusammenfassung

Im Kontaktraum Boden/Pflanze, der Rhizosphäre, spielen sich alle den Stickstoffkreislauf ausmachenden Prozesse ab. Allerdings überwiegen während des Pflanzenwachstums die Aufnahme durch die Pflanze und der Einbau in N-haltige Inhaltsstoffe. Der »sink« den die Pflanze für den Bodenstickstoff darstellt, beeinflußt die mikrobiellen N-Umsetzungen und weitere mikrobielle Aktivitäten in der Rhizosphäre. Je nach vorherrschender Ammonium- oder Nitrataufnahme verändert die Pflanze die Milieubedingungen im Wurzelraum, was sowohl für autotrophe, als auch für saprophytische und pathogene Mikroorganismen von Bedeutung ist. Organische Wurzelausscheidungen fördern die Rhizosphärenmikroflora und bewirken eine stärkere Mineralisation bodenbürtiger organischer Verbindungen. Der bei dieser Ammonifikation freiwerdende Ammoniumstickstoff wird teilweise in den Rhizosphärenorganismen wieder immobilisiert, bedingt durch das weite C/N-Verhältnis der Wurzelausscheidungen und -lysate. Da die Ammoniumkonzentration an der Wurzeloberfläche durch pflanzliche Aufnahme abgesenkt ist, läuft die Nitrifikation offenbar vielfach in geringerem Maße ab als im undurchwurzelten Boden. An die Wurzeln transportiertes Nitrat kann unter ungünstigen Umständen, bei vollständiger oder partieller Anaerobiose, durch Denitrifikation der Pflanze verloren gehen.

Einen Ausgleich schafft, global gesehen, die mikrobielle Stickstoffbindung. Sie hat nach bisheriger Kenntis für die Ernährung der Pflanzen nur in Sumpfböden, z.B. für Reis und sonst nur dann eine Bedeutung, wenn die stickstoffbindenden Bakterien in die Wurzelrinde der Pflanzen eindringen.

10. Literaturverzeichnis

BARBER, D.A. u. LYNCH, J.M. (1977):
Microbial growth in the rhizosphere. Soil Biol. Biochem. 9, 305 - 308.

BENCKISER, G. u. SYRING, K.M. (1985):
Erfassung und Modellierung gasförmiger Stickstoffverluste einer Parabraunerde. Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch. 41, 441 - 450.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

BARTHOLOMEW, W. V. u. CLARK, F. E. (1950):
Nitrogen transformations in soil in relation to the rhizosphere microflora. - Trans. 4th Intern. Congr. Soil Sci., Amsterdam 2: 112-113.

CAMPBELL, R. (1985):
Plant microbiology; E. Arnold, London.

CHARLEY, J. L. u. RICHARDS, B. N. (1983):
Nutrient allocation in plant communities: Mineral Cycling in terrestrial ecosystems; In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. u. ZIEGLER, H. (Eds.): Physiological plant ecology IV. Vol. 12 D, S. 5-45.
Ecosystem Processes: Mineral cycling, productivity and man's influence. Springer Berlin - Heidelberg - New York.

CLARKSON, D. T. u. HANSON, J. B. (1980):
The mineral nutrition of higher plants. - Ann. Rev. Plant Physiol. 31, 239-298.

COLBOURN, P. u. DOWDELL, R. J. (1984):
Denitrification in field soils. - Pl. Soil 76, 213-226.

COLDEWEY - zum ESCHENHOFF, H. (1985):
Der Einfluß von Pflanzen und Mikroorganismen auf den Gehalt an nicht austauschbarem NH_4^+ in Lössböden. Dissertation Fachbereich Gartenbau der Univ. Hannover.

DÖBEREINER, J. u. DE-POLLI, H. (1981):
Nitrogen fixing rhizocoenoses; In: SCOTT RUSSEL, R., IQUE, K. u. MEHTA, Y. R. (Eds.): The soil/root system in relation to brasilian agriculture. - Funcaçăr Inst. Agron. do Paraná. S. 175-198.

EVANS, H. J., BOTTOMLEY, P. J. u. NEWTON, W. E. (Eds.) (1985):
Nitrogen fixation research progress; M. Nijhoff, Dordrecht - Boston - Lancaster.

FOSTER, R. C., ROVIRA, A. D. u. COOK, T. W. (1983):
Ultrastructure of the root-soil interface. - Am. Phytopathol. Soc., St. Paul, Minn.

FREDE, H. G., GEBHARDT, H. u. MEYER, B. (1975):
Größe, Ursachen und Bedingungen von Boden- und Dünger-N-Verlusten durch Denitrifikation aus dem A_p-Horizont einer Acker-Parabraunerde aus Löß. Mittlg. II: Freiland-Versuche mit verschiedenen N-Düngerformen, Brache und Bewuchs sowie CO_2-Messungen. - Göttinger Bodenkundl. Ber. 34, 167-213.

GRINEVA, G. M. (1961):
Excretion by plant roots during brief periods of anaerobiosis. - Fiziologiya Rastenii 8, 686-691. - Transl. in: Am. Inst. Biol. Sci. 8, 549-552.

HARMSEN, G. W. u. KOLENBRANDER, G. J. (1965):
Soil inorganic nitrogen; In: BARTHOLOMEW, W. V. u. CLARK, F. E. (Eds.) Soil nitrogen. - Am. Soc. Agron. Madison, Wisconsin S. 43-92.

HELAL, H. M. u. SAUERBECK, D. R. (1984):
Influence of plant roots on C and P metabolism in soil. Pl. Soil 76, 175-182.

HILTNER, L. (1904):
Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. - Arb. Dtsch. Landwirtschafts-Gesellsch. 98, 59-78.

HUBER, D. M. u. WATSON, R. D. (1974):
Nitrogen form and plant disease. Ann. Rev. Phytopathol. 12, 139-165.

JAGNOW, G. (1984a):
Stickstoffbindende Bakterien in der Rhizosphäre I. Bindungsraten im Freiland, Artenvielfalt und Verbreitung. - Kali-Briefe 17, 341-350.

—— (1984b):
Stickstoffbindende Bakterien in der Rhizosphäre. II. Physiologie von Azospirillum im Wurzelbereich, Einfluß des Genotyps der Wirtspflanze und Ertragserhöhungen durch Pflanzenbeimpfung. Kali-Briefe 17, 351-358.

KAPULNIK, Y. u. OKON, Y. (1983):
Benefits of Azospirillum inoculation on wheat: Effects on root development, mineral uptake, nitrogen fixation and crop yield; In: KLINGMÜLLER, W. (Ed.): Azospirillum II. Genetics, physiology, ecology; Birkhäuser, S. 163-170.

KRAFFCZYK, I., TROLLDENIER, G. u. BERINGER, H. (1984):
Soluble root exudates of maize: Influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. - Soil Biol. Biochem. 16, 315-322.

KIRKBY, E. A. u. MENGEL, K. (1967):
Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea or ammonium nutrition. - Plant Physiol. 42, 6-14.

LÖHNIS, F. (1910):
Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie. - Gebr. Borntraeger, Berlin, S. 571 ff.

MARSCHNER, H., RÖMHELD, V. u. OSSENBERG-NEUHAUS, H. (1982):
Rapid method for measuring changes in pH and reducing processes along roots of intact plants. - Z. Pflanzenphysiol. 105, 407-416.

MENGEL, K. u. KIRKBY, E. A. (1982):
Principles of plant nutrition. - Intern. Potash Inst., Berne.

MENGEL, K. u. STEFFENS, D. (1982):
Beziehungen zwischen Kationen/Anionen-Aufnahme von Rotklee und Protonen-Abscheidung der Wurzeln. - Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 145, 229-236.

MOLINA, J. A. E. u. ROVIRA, A. D. (1964):
The influence of plant roots on autotrophic nitrifying bacteria. - Can. J. Microbiol. 10, 249-257.

PAYNE, W. J. (1981):
Denitrification; John Wiley and Sons. New York.

RHEINBABEN, v. W. u. TROLLDENIER, G. (1984a):
Influence of plant growth on denitrification in relation to soil moisture and potassium nutrition. - Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 147, 730-738.

—— (1984):
Denitrifikation im Freilandversuch mit Weidelgras. Landwirtsch. Forsch. 37, 175-180.

ROUATT, J. W., KATZNELSON, H. u. PAYNE, T. M. P. (1960):
Statistical evaluation of the rhizosphere effect. - Soil Sci. Soc. Am. Proc. 24, 271-273.

SMIT, A. J. u. WOLDENDORP, J. W. (1981):
Nitrate production in the rhizosphere of Plantago species. - Pl. Soil 61, 43-52.

STREBEL, O., GRIMME, H., RENGER, M. u. FLEIGE, H. (1980):
A field study with 15-N of soil and fertilizer nitrate uptake and of water withdrawal by spring wheat. - Soil Sci. 130, 205-210.

THERON, J. J. (1951):
The influence of plants on the mineralization of nitrogen and the maintenance of organic matter in the soil. - J. agric. Sci. 41, 289-296.

TIESZEN, L. L. u. DETLING, J. K. (1983):
Productivity of grassland and Tundra; In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. u. ZIEGLER, H. (Eds.): Physiological plant ecology IV. Vol. 12 D S. 173-203 Ecosystem Processes: Mineral cycling, productivity and man's influence. Springer Berlin - Heidelberg - New York.

TROLLDENIER, G. (1961):
Die Bedeutung der Rhizosphärenorganismen für die Pflanze. - Landwirtsch. Forsch. 15. Sonderh. 101-109.

—— (1971a):
Bodenbiologie - Die Bodenorganismen im Haushalt der Natur; Kosmos Franckh, Stuttgart.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

—— (1971 b):
Einfluß der Stickstoff- und Kaliumernährung von Weizen und der Sauerstoffversorgung der Wurzeln auf Bakterienzahl, Wurzelatmung und Denitrifikation in der Rhizosphäre. - Ztrbl. Bakter. II, 126, 130-141.

—— (1971 c):
Einfluß der Kalium- und Stickstoffernährung von Weizen auf die Bakterienbesiedlung der Rhizosphäre. - Landwirtsch. Forschung 26/II. Sonderh. 37-46.

—— (1981):
Abhängigkeit der Schwarzbeinigkeit bei Weizen von Bodenfaktoren und Düngung. - Kali-Briefe 15, 793-808.

—— (1982):
Effect of soil temperature on nitrogen fixation on roots of rice and reed. - Pl. Soil 68, 217-221.

—— (1984):
Die assoziative Stickstoffbindung im Wurzelbereich - Ergebnisse und Erwartungen. - Forum Mikrobiologie 7, 154-161.

TROLLDENIER, G. u. HECHT-BUCHHOLZ, CH. (1984):
Effect of aeration status of nutrient solution on microorganisms, mucilage and ultrastructure of wheat roots. Pl. Soil, 80, 381-390.

TROLLDENIER, G. and RHEINBABEN, von W. (1981):
Root respiration and bacterial population of roots. I. Effect on nitrogen source, potassium nutrition and aeration of roots. - Z. Pflanzenernähr. Bodenk., 144, 366-377.

WOLDENDORP, J. W. (1963):
The influence of living plants on denitrification. - Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 63, 1-100.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Günter Trolldenier
Landwirtschaftliche Forschungsanstalt Büntehof
Bünteweg 8
3000 Hannover 71

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 7_1986

Autor(en)/Author(s): Trolldenier Günter

Artikel/Article: Stickstoffilmsetzungen und mikrobielle Aktivität in der Rhizosphäre 29-36