

Planters ionoptagelse og dyrkning af planter i vandkultur

Ion-uptake by plants and cultivation of plants in water culture

Niels Erik Nielsen

Resumé

Under transport af et plantenæringsstof fra vækstmediet til de overjordiske organer findes det hastighedsbestemmende led altid i planten, selv om transportprocesserne i vækstmediet meget vel kan være hastighedsbegrænsende.

Placeringen af det hastighedsbestemmende led i planten varierer med intensitetsniveauet af det betragtede næringsstof ved rodoverfladen og påvirkes af intensitetsniveauet af de øvrige vækstfaktorer. Ved en given kombination af vækstfaktorerne kan det intensitetsinterval af et plantenæringsstof – hvor plantevækst er mulig – deles i tre intervaller:

Gennem 1. interval, hvor intensiteten af næringsstoffet er lille i den opløsning, som omgiver rødderne, er det hastighedsbestemmende led placeret i den ydre cellemembran (plasmalemma) omkring rodbarkcellerne.

Gennem 2. interval er det hastighedsbestemmende led i tiltagende grad næringsstoffets translokation fra den indvendige side af rodbarkcellernes plasmalemma til bl.a. vækstpunkterne i toppen.

Gennem det 3. interval er der intet hastighedsbestemmende led for så vidt angår optagelses- og translokationsprocesserne, fordi planten er »fyldt op« med det pågældende næringsstof. Gennem dette interval er det næringsstoffets indbygning i eller absorption til nydannede organiske stoffer, som er hastighedsbestemmende.

I næringsstofopløsninger, som anvendes til dyrkning af planter i vandkultur, er koncentrationsniveauet af mikronæringsstoffer i reglen af en sådan størrelse, at det hastighedsbestemmende led i deres optagelse formentlig er placeret i den ydre cellemembran omkring rodbarkcellerne, medens koncentrationsniveauet af makronæringsstofferne er af en sådan størrelse, at det hastighedsbestemmende led formentlig er deres indbygning i eller absorption til nydannede organiske stoffer.

En flytning af det hastighedsbestemmende led medfører ændringer i kinetikken for planters optagelse af næringsstoffer på grund af ændringer i det faktorkompleks, der bestemmer planters næringsstofoptagelse og vækst.

Disse forhold bør der tages hensyn til ved formuleringen af næringsstofopløsninger til dyrkning af planter i vandkultur.

Nøgleord: Ionoptagelse, vandkultur.

Summary

In the transport of any nutrient element from the growth media to aerial of the plant the rate determining steps (irreversible-processes) are always located inside the plant although rate limiting steps (reversible-processes) may occur in the growth media.

Depending on the intensity level of an ion at the root surface the location of the rate determining step varies:

- 1) at low ion concentration this step is located in the plasmalemma of the cortical root cells,
 - 2) with increasing ion concentrations the rate determining step is transferred to the ion translocation from inside plasmalemma to the aerial parts, and
- at higher ion concentrations – the plant being saturated with the ion – the rate determining step is the incorporation into or absorption by newly produced organic matter of the ion.

The changes in the location of the rate determining step, which alter the kinetics of ion uptake are due to changes in the factor-complex governing ion uptake.

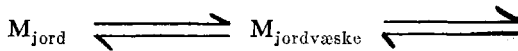
At the concentration levels of micro nutrient elements used in water culture solution, the rate determining step seems to be located in plasmalemma, whereas at the concentration levels of macro nutrient elements the rate determining step seems to be their incorporation or absorption into newproduced organic matter. These possibilities have to be taken into account in the formulation of nutrient solutions for cultivation of plants in water culture.

Key-words: Ion-uptake, water culture.

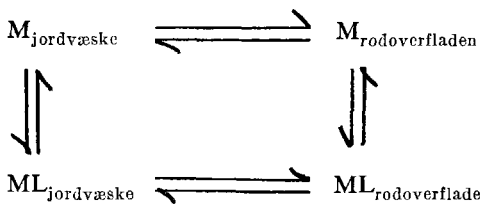
Indledning

Transport af et plantenæringsstof M fra jordens faste bestanddele til planters overjordiske organer kan deles i en sekvens af processer:

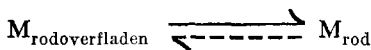
1) Transport af M fra jordens faste bestanddele til jordvæsken, hvor M i større eller mindre omfang med andre ioner eller organiske stoffer danner opløste ionpar og komplekse forbindelser (ML).



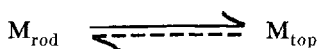
2) Transport ved diffusion eller konvektion af M og ML gennem jordvæsken til rodoverfladen



3) Optagelse af M i roden gennem den aktive del af rodoverfladen



4) Translokation af M fra roden til de overjordiske organer



hvor \rightleftharpoons symboliserer processer, der spontant søger mod ligevægt, medens

\rightleftarrows symboliserer processer, som afhængigt af det betragtede næringsstof, plantens fysiologiske alder og tilstand er mere eller mindre irreversible på grund af en eller flere biologiske barrierer, eller fordi processen hurtigt føres videre mod højre. Sammenfattende kan disse delprocesser vises skematisk som i skema I for planter i henholdsvis jord og vandkultur.

$ML_{\text{jordvæske}}$

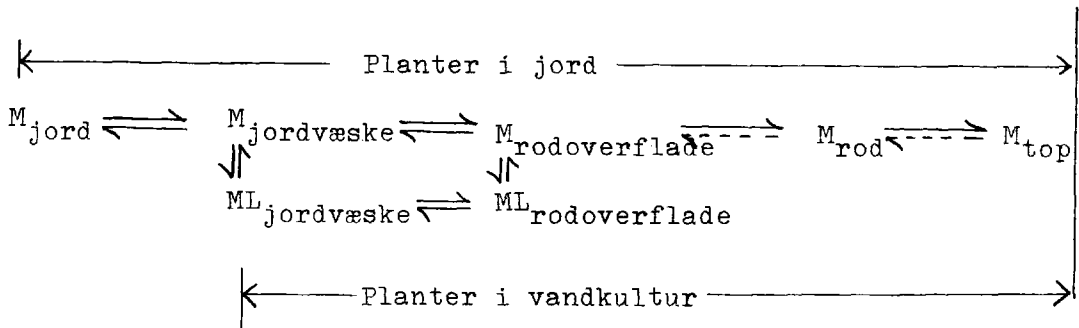
logiske barrierer, eller fordi processen hurtigt føres videre mod højre. Sammenfattende kan disse delprocesser vises skematisk som i skema I for planter i henholdsvis jord og vandkultur.

Kinematik, mekanisme og dynamik for næringsstofoptagelse i planter

Betragtes næringsstofoptagelse i roden og translokation til de overjordiske organer (toppen) som en kontinuerlig proces (skema I), bliver problemstillingen:

- 1) Placering af det hastighedsbestemmende led under optagelse og transport af næringsstoffer fra den opløsning, som omgiver rødderne og toppen.
- 2) En fastlæggelse af transportprocessens kinetik

Skema I. Sekvensen af transportprocesser for et plantenæringsstof M under dets transport fra vækstmediet til de overjordiske organer hos planter i henholdsvis jord og vandkultur (skematisk)



tik*, mekanisme og dynamik** for det hastighedsbestemmende led.

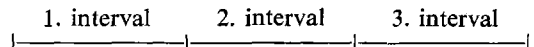
Forskningsindsatsen på dette område er og har været stor – ikke mindst gennem de sidste 10-20 år (se f.eks. Annual Review of Plant Physiology, Advances in Agronomy gennem disse år). Trods denne forskning er det imidlertid ikke muligt til ethvert tidspunkt i vækstperioden at angive en eksakt placering af det hastighedsbestemmende led. Dette hænger sammen med det forhold, at mekanismen for plantenæringsstoffers transport gennem de enkelte led under deres transport fra opløsningen ved rodooverfladen og til toppen kun delvis er kendt. Af samme grund er en redegørelse for transportprocessens dynamik endnu umulig.

Til trods for et ufuldstændigt kendskab til mekanisme og dynamik er det dog muligt at opstille modeller, som er forenelige med kinetikken for planter ionoptagelse.

Intensitetsniveauet af et plantenæringsstof ved rodooverfladen og placeringen af det hastighedsbestemmende led for næringsstofoptagelse

I et givet system af planter i jord eller vand-

kultur findes der for hver enkelt nødvendig væksthastighed en minimums- og en maximumsintensitet (I), mellem hvilke plantevækst er mulig. Intensitetsniveauet, ved hvilket en væksthastighed er minimum, optimum eller maximum, afhænger imidlertid både af den betragtede væksthastighed og af intensitetsniveauet af de øvrige væksthastigheder. (Nielsen, 1976). Analoge forhold er gældende, når det er planter optagelse af næringsstoffer, som studeres. For planter i jord eller vandkultur anføres i det følgende tre forskellige mulige modeller (Model I, II og III) for placering af det hastighedsbestemmende led under planter optagelse og translokation af næringsstoffer fra den opløsning, som omgiver rødderne, og til de overjordiske organer. Placeringen af det hastighedsbestemmende led i planten varierer med intensitetsniveauet af det betragtede næringsstof ved rodooverfladen og påvirkes af intensitetsniveauet af de øvrige væksthastigheder. Ved en given kombination af væksthastigheder kan intensitetsintervallet mellem I_{\min} og I_{\max} af et plantenæringsstof imidlertid deles i tre intervaller



Model I: Gennem 1. interval, hvor intensiteten af næringsstoffet M er lille i den opløsning, som omgiver rødderne, er det hastighedsbestemmende led i planter optagelse af næringsstoffet placeret i vævet mellem rodepidermis og vedkarrene i den ydre cellemembran

* omfatter i denne sammenhæng en kvantitativ bestemmelse af plantenæringsstoffers bevægelseshastighed fra en lokalitet i systemet til en anden.

** behandler årsagerne til en given bevægelseshastighed af næringsstoffer fra en lokalitet i systemet til en anden, og forudsætter et eksakt kendskab til mekanisme, størrelse og natur af de fysiske-kemiske kræfter, som påvirker bevægelsen.

(plasmalemma) omkring rodbarkcellerne (*Dunlop* og *Bowling*, 1971). Under disse forhold kan hastigheden af planters optagelse af M udtrykkes som en funktion af følgende parametre:

- 1) Koncentrationen (c) af M ved den aktive del af rodoverfladen,
- 2) Størrelsen (A) af den aktive del af rodoverfladen,
- 3) Ledningsevnen (k) af den aktive del af rodoverfladen for M.

Ud fra det fremførte kan det udledes, at hastigheden af planters optagelse af M vil være nul, hvis $c=0$ eller $A=0$ eller $k=0$; og at hastigheden vil øges f.eks. med stigende koncentration af M.

Den øvre grænse for 1. interval vil variere med størrelsen af k og effektiviteten af translokationsprocesserne for det pågældende plantenæringsstof. For detaljer vedrørende kinetikken for planters optagelse af næringsstoffer ved de koncentrationer (intensiteter), som svarer til 1. interval henvises til data sammenfattet af *Nielsen* (1970) (1972), *Nissen* (1973a, b og c).

Model II. Gennem 2. interval er det hastighedsbestemmende led i tiltagende grad translokationen af næringsstoffet fra den indvendige side af rodbarkcellernes plasmalemma til bl.a. blade og vækstpunkter i toppen. Da der er en kontinuerlig overgang mellem den situation, hvor det hastighedsbestemmende led udelukkende er lokaliseret i rodbarkcellernes plasmalemma og mere eller mindre bestemt af effektiviteten af translokationsprocessen, er det vanskeligt at opgive en specifik koncentration for grænsen mellem 1. og 2. interval. Ud fra de foreliggende data i litteraturen, sammenfattet af *Liittge* (1969), *Nielsen* (1970) (1972), *Nissen* (1973a, b og c), kan de skønnes, at den øvre grænse for 1. interval er af størrelsesorden 0,01-0,1 mM af ionen ved den aktive del af rodoverfladen.

Ved de intensiteter, som forekommer i 2. interval, påvirkes hastigheden af planters næringsstoffoptagelse af deres vandoptagelse. For

reviews se *Russell* og *Barber* (1960), *Brouwer* (1965), *Milthorpe* and *Moorby* (1969). Den øvre grænse for 2. interval vil variere med plantens væksthastighed, effektiviteten af translokationsprocesserne og størrelsen af A og k_2 .

Model III: Gennem det 3. interval er der intet hastighedsbestemmende led, for så vidt angår optageleses- og translokationsprocesserne, fordi planten er »fyldt op«, »mættet« med den pågældende ion. Gennem dette interval er det næringsstoffets indbygning i eller adsorption til nydannede organiske stoffer, som er hastighedsbestemmende. Det er derfor karakteristisk for det 3. interval af næringsstofintensiteter, a) at hastigheden af planters optagelse af næringsstoffer er upåvirket af ændringer i koncentrationen eller rettere aktiviteten af det enkelte næringsstof, såfremt forholdene mellem aktiviteterne af næringsstofferne holdes konstante, sådan som det er påvist af *Olsen* (1950), *Hansen* (1972) m.fl., b) at summen af kationer ($c_{K^+} + c_{Na^+} + c_{Mg^{2+}} + 2c_{Ca^{2+}}$) i meq/g tørstof har en karakteristisk størrelse hos en given plantart med en given alder og indhold af kvælstof, selv om total-koncentrationen eller forholdet mellem koncentrationerne af disse kationer varieres i den væske, som omgiver rødderne (*Itallie*, 1938, *Wallace et al.* 1948, *Olsen* 1950, *Hansen*, 1972), c) at der inden for et ret stort interval af ionaktiviteter af kationerne kalium, calcium og magnesium i den opløsning, som omgiver rødder, er en retliniet korrelation mellem aktivitetsforholdet af disse ioner og forholdet mellem koncentrationerne af de samme ioner i plantetørstoffet (*Salmon*, 1964, *Hansen*, 1970).

Disse resultater er alle forenelige med den hypotese, at planter ofte er »mættet« med kalium, calcium og magnesium, når de vokser i jord eller vandkultur.

Ved studier af intakte og aftoppede solsikkeplanters optagelse af kalium, calcium og magnesium inden for koncentrationsintervallerne 0,7-2,2 mM, 1,35-11,5 mM Ca og 0,3-2,4 mM Mg har det været muligt at verificere denne hypotese for unge solsikkeplanter i kraftig vækst (*Sørensen*, 1975).

Tabel 1. Den kemiske sammensætning af vandkulturopløsninger og jordvæske fra vækstmedier med planter i god vækst

		Vandkultur ¹⁾	Jordvæske, isoleret fra jord i karforsøg		
		opl.	Lerjord ²⁾	Sandjord ³⁾	Lavmosejord ⁴⁾
pH			6,5	6,2	7,2
N (NO ₃ +NH ₄)	mM	5-20	38	50	82
P	»	0,6-1,5	0,005	-	0,07
S	»	0,5-2,0	-	2,1	3,5
K	»	2-8	1,1	8,2	8,8
Ca	»	3-5	17	16	15
Mg	»	0,5-2	1,5	6,2	1,6
Fe	µM	35-180	-	-	-
Mn	»	2-18	4,5	-	-
Zn	»	0,3-3	-	-	-
Cu	»	0,2-1,6	-	-	0,3
B	»	30-100	-	-	-
Cl	»	30-100	-	-	-
Mo	»	0,1-1	-	-	-

¹⁾ Hewitt (1966).

²⁾ Vemmelund (1971).

³⁾ Hansen (1970).

⁴⁾ Nielsen (1970).

Ved de koncentrationsniveauer, der i reglen anvendes ved dyrkning af planter i vandkultur (se tabel 1), er det en almen iagttagelse, at planter tolererer store variationer i forholdet mellem koncentrationen af kvælstof, phosphor og sulfat i vandkulturopløsningen, uden at ændre det forhold, hvori disse næringsstoffer optages af planterne, sådan som det er vist for tomat af Steiner (1973). Disse resultater er ligeledes forenelige med den hypotese, at planter ofte er »mættet« med disse næringsstoffer, når de dyrkes i vandkultur.

Koncentrationsniveauet af ioner i vandkulturopløsninger og i jordvæske

Den kemiske sammensætning af vandkulturopløsninger og jordvæske fra vækstmedier med planter i god vækst er vist i tabel 1. Talværdierne for den kemiske sammensætning af vandkulturopløsninger er angivet med et interval, baseret på mere end 100 forskellige sammensætninger af vandkulturopløsninger refereret og kommenteret af Hewitt (1966). Talværdierne for den kemiske sammensætning af jordvæske

er baseret på kemiske analyser af jordvæske, isoleret få dage efter planternes fremspiring i karforsøg med varieret tilførsel af plantenæringsstoffer.

Af tabel 1 ses, at phosphatkoncentrationen er 10-100 gange større, og koncentrationen af calcium 3-5 gange mindre i vandkulturopløsningen end i jordvæske fra jord i karforsøg. Dette udtrykker en væsentlig forskel mellem de hidtil anvendte vandkulturopløsninger og jordvæske i det relative forhold mellem intensiteterne af næringsstoffer.

Den sandsynlige placering af de hastighedsbestemmende led for ionoptagelse af planter i vandkultur

Sammenlignes koncentrationsniveauer af N, P, S, K, Ca og Mg i vandkulturopløsningen (tabel 1) med det anførte vedrørende placeringen af det hastighedsbestemmende led, ses det, at disse niveauer formentlig svarer til de intensiteter, der tilhører interval 3. Gennem dette interval er planterne »fyldt op« med disse ioner, og ifølge model 3 er det hastighedsbestemmende led for N, P og S's vedkommende deres ind-

bygning i organiske stoffer, og for K, Ca og Mg's vedkommende deres absorption til de nydannede organiske stoffer. Da det hastighedsbestemmende led ikke er tilknyttet disse næringsstoffers optagelse i roden og deres translokation til toppen, må der forventes en høj korrelation imellem aktivitetsforholdet mellem kationer i den opløsning der omgiver rødderne og forholdet mellem koncentrationen af de samme ioner i plantetørstoffet. Sammenlignes koncentrationsniveauerne af Fe, Mn, Cu, B og Mo i vandkulturopløsningen (tabel 1) med det anførte vedrørende den øvre grænse for 1. interval, ses det, at disse niveauer svarer til intensiteterne i 1. interval. Gennem dette interval er det hastighedsbestemmende led ifølge model I placeret i rodbarkcellernes plasmalemma.

I denne situation vil hastigheden af planters ionoptagelse være proportional dels med størrelsen af den aktive rodoverflade, og dels med den aktive rodoverflades ledningsevne for det pågældende mikronæringsstof.

Konklusion

Placeringen af det hastighedsbestemmende led i planters optagelse af et næringsstof varierer med intensiteten af næringsstoffet i den opløsning, som omgiver rødderne (model 1, 2 og 3).

En flytning af det hastighedsbestemmende led medfører ændringer i kinetikken for planters ionoptagelse på grund af ændringer i det faktorkomplex, som bestemmer planters næringsstofoptagelse og vækst. En hensigtsmæssig planteproduktion forudsætter hensyntagning til disse forhold. Dette gælder ikke mindst ved dyrkningen af planter i vandkultur, hvor formuleringen af gødningsopløsninger og valget af kulturteknik påvirkes af de anførte forhold.

Litteraturliste

Brouwer, R. (1965): Ion absorption and transport in plants. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16: 241-266.

Dunlop, J. and Bowling, D. J. F. (1971): The Movement of Ions to the Xylem Exudate of Maize Roots. III. The Location of the Electrical

and Electrochemical Potential Differences between the Exudate and the Medium. *J. exp. Bot.* 22: 453-464.

Hansen, E. M. (1970): Den kemiske sammensætning af jordvæsken og næringsstofbalancen i planterne gennem vækstperioden ved tilførsel af forskellige kvælstofgødninger. Belyst ved karforsøg med byg tilført stigende N-mængder som calciumnitrat, ammoniumsulfat og urinstof. – *Licentiaafhandling 1970*, pp 111 incl. figurer.

Hansen, E. M. (1972): Studies on the Chemical Composition of Isolated Soil Solution and the Cation Absorption by Plants. I. Relationship between form and amount of added nitrogen and absorption of N, K, Na, Ca and Mg by barley. *Pl. Soil* 37: 589-607.

Itallie, T. B. van, (1938): Cation equilibria in plants in relation to the soil. *Soil Sci.* 46: 175-186.

Lüttge, U. (1969): Aktiver Transport. *Protoplasmatologia VIII* 7b. Springer Verlag pp. 146.

Hewitt, E. J. (1966): Sand and Water Culture Methods used in the study of plant nutrition. Technical Communication, No. 22, pp. 547. Commonwealth Agricultural Bureaux, England.

Milthorpe, F. L. and Moorby, J. (1969): Vascular transport and its significance in plant growth. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 117-138.

Nielsen, N. E. (1970): Studier af en transportkinetik til beskrivelse af planters optagelse af næringsstoffer fra jord. Exemplificeret med byg dyrket i karforsøg med varieret kobbertilførsel. – *Licentiaafhandling 1970*, pp. 245, incl. figurer.

Nielsen, N. E. (1972): A transport kinetic concept of ion uptake from soil by plants. II. The concept and some theoretic considerations. *Pl. Soil* 37: 561-576.

Nielsen, N. E. (1976): Vækst, vækstfaktorer og dyrkning af planter. *Tidsskr. f. Planteavl.* 80: 170-174.

Nissen, P. (1973a): Kinetics of ion uptake in higher plants. *Physiologia Pl.* 28: 113-120.

Nissen, P. (1973b): Multiphasic uptake in plants. I. Phosphate and sulfate. *Physiologia Pl.* 28: 304-316.

Nissen, P. (1973c): Multiphasic uptake in plants. II. Mineral cations, chloride, and boric acid. *Physiologia Pl.* 29: 298-354.

Olsen, C. (1950): The significance of concentration for the rate of ion absorption by higher plants in water culture. *Physiologia Pl.* 3: 152-164.

Russel, R. S. and Barber, D. A. (1960): The relationship between salt uptake and the absorp-

- tion of water by intact plants. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11: 127-140.
- Salmon, R. C.* (1964): Cation-activity ratios in equilibrium soil solutions and the availability of magnesium. *Soil Sci.* 98: 213-221.
- Steiner, A. A.* (1973): The selective capacity of tomato plants for ions in a nutrient solution. Third internat. Congr. on Soilless Culture, Sassari, page 43-54.
- Sørensen, C. B.* (1975): Personlig meddelelse.
- Vemmelund, N. P.* (1971): Effekten af stigende mængder CaCO_3 på jordvæskens kemiske sammensætning, planternes stofproduktion og kemiske sammensætning samt på jordens absorption og desorption af kalium. Belyst ved karforsøg med byg tilsat stigende mængder CaCO_3 og ved laboratorieforsøg med samme jord og CaCO_3 -tilførsel som i karforsøget. – Licentiatafhandling 1971, pp. 121 incl. figurer.
- Wallace, A., Toth, S. J., and Bear, F. E.* (1948): Further evidence supporting cation-equivalent constancy in alfalfa. *J. Am.Soc.Agron.* 40: 80-87.

Manuskript modtaget 1. oktober 1975