

*bibliotheek*

*113*

cf bvgiv62

SEPARAAT

No. 32407..

*L202*

PROEFSTATION VOOR TUINBOUW ONDER GLAS TE NAALDWIJK



Exudaten van plantewortels en microben in de rhizosfeer  
Samenstelling en werking bij de opname

Berend J. van Goor

(gestationeerd door het Instituut voor Bodemvruchtbaarheid in Haren)



December 1990

Intern verslag nr 62

*2214995*

## Inleiding

Plantewortels scheiden in het omringende medium grote hoeveelheden organische stoffen af. In de literatuur worden getallen beschreven tot enkele procenten van de in de plant opgebouwde organische stof. In jonge planten schijnt het wat hoger te zijn en als de planten ouder worden neemt het af.

Het zijn allerlei metabolieten die door diffusie in het wortelmilieu geraken. Zo worden aminozuren, suikers en enzymen genoemd. Verder zijn er stoffen afkomstig van wortelresten. Daarnaast zijn er ook stoffen - vaak vrij groot-moleculair - die bij gebrek aan bepaalde spoorelementen worden uitgescheiden. Deze stoffen kunnen een rol spelen bij het transport van spoorelementen naar de wortel en de afgifte daar. De opname van elementen als ijzer, zink en koper kan erdoor worden gestimuleerd.

In voedingsoplossingen kunnen microben zich vermenigvuldigen. Ook produceren microben veel organische stoffen in hun milieu. Deze bacterie-exudaten kunnen ook een rol spelen bij het beschikbaar maken van spoorelementen.

Indien bij een gering drainpercentage in substraatteelt of op NFT lange tijd met dezelfde oplossing wordt doorgeteeld kunnen de gehalten aan organische stoffen sterk toenemen. De concentraties kunnen dan hoog worden en de gewasgroei kan worden geremd of gestimuleerd. Bovendien kunnen via desinfectiemethoden als verhitting en ozonbehandelingen omzettingen plaatshebben waarbij eventueel toxische of stimulerende stoffen ontstaan. De toxiciteit kan op verschillende mechanismen berusten. Zo kunnen bepaalde processen in de plant verstoord worden. Verder kunnen spoorelementen zo sterk worden gebonden dat ze aan het worteloppervlak niet meer beschikbaar zijn.

Kennis van de chemie van dit soort stoffen en hun concentraties is dus belangrijk. In de eerste plaats is de werking op de groei bij verschillende teeltsystemen echter een belangrijke vraag. Mogelijk zullen er grenswaarden voor toelaatbaarheid van concentraties nodig zijn, speciaal in verband met concentrering bij gesloten teelten. Voorlopig zullen de gegevens wel niet toereikend zijn om dit per chemische stof te doen. Wel is het voorstelbaar dat indicatieve waarden per stofgroep worden opgesteld.

## Onderlinge remming van planten

Planten kunnen elkaar via uitscheidingsprodukten van de wortel remmen. Bij langdurig telen van planten op dezelfde voedingsoplossing kan remming optreden. Belangrijk is remming bij dezelfde plantesoort, remming tussen verschillende plantesoorten treedt natuurlijk veel meer op als middel van onderlinge concurrentie. Young beschrijft remming bij asperge door wortellexudaten van deze plant bij jonge planten en bij kiemplanten, zoals uit tabel 1 en 2 blijkt.

Tabel 1. Vergewicht van wortels en toppen van Asparagus zaailingen in aanwezigheid van donorplanten van wortellexudaat in vermiculietcultuur (Young, 1984).

The fresh weight of roots and tops of each asparagus seedling in the presence of root exudates from donor plants in vermiculite culture

Donor treatment	Roots		Tops	
	Fresh weight (mg)	Inhibition (%)	Fresh weight (mg)	Inhibition (%)
Control†	7450 <sup>a††</sup>	0	1820 <sup>a</sup>	0
Mary Washington	3030 <sup>b</sup>	59	330 <sup>b</sup>	82
California 309	4290 <sup>b</sup>	42	220 <sup>b</sup>	88
California 711	2590 <sup>b</sup>	65	320 <sup>b</sup>	82

† No donor plant was present.

†† Means in columns followed by the same letter are not significantly different ( $p = 0.05$ ) by Duncan's multiple-range test.

Tabel 2. Effect van wortellexudaat van asperge op wortel- en scheutgroei van aspergezaailingen op papier (Young, 1984).

Effects of collected root exudates of asparagus on the radicle and shoot growth of asparagus seedlings in paper bioassay

Added volume (ml)	Radicle growth (mm)			Shoot growth (mm)		
	Control†	Root exudate	% Inhibition	Control†	Root exudate	% Inhibition
0.5	33.6	23.6 <sup>*</sup>	30	18.2	4.7 <sup>***</sup>	74
1	25.2	10.3 <sup>***</sup>	59	14.3	0 <sup>***</sup>	100
2	17.1	2.8 <sup>***</sup>	84	11.3	0 <sup>***</sup>	100

† Treated with solution collected from the control pot without the presence of donor plant.

\*\*\* Significantly different from the control at  $p = 0.05$  and  $0.001$ , respectively, by Student's t test.

Een ander voorbeeld van onderlinge remming wordt door Stevens et al. (1985) genoemd. Zij onderzochten de invloed van wortellexudaten van *Bidens pilosa* L. op verschillende gewassen zoals *Lactula sativa* en *Phaseolus vulgaris* (tabel 3).

Tabel 3. Effect van wortellexudaat van *Bidens pilosa* L. op het drooggewicht van zaailingen<sup>a)</sup> van *Lactula sativa* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Zea Mays* L. en *Sorghum bicolor* L.

Treatment	Average seedling dry weight (mg)			
	<i>L. sativa</i>	<i>P. vulgaris</i>	<i>Z. mays</i>	<i>S. bicolor</i>
Pot control	5.8	1603	372	194
Resin control	4.9	1272	204	136
<i>B. pilosa</i>	2.2	878	175	113

<sup>a)</sup> Values for all crop species except *L. sativa* represent an average of two replications of eight seedlings at 14 days after seeding. Values for *L. sativa* represent an average of eight seedlings at 11 days after seeding from replication 1 only.

Stevens maakt onderscheid tussen hydrofobe en hydrophyle stoffen met een hars die de hydrofobe stoffen verwijdert (verschil 'resin control' - 'B. pilosa').

#### De aard van de uitgescheiden stoffen

Hier zal eerst een overzicht worden gegeven van de soort stoffen die worden uitgescheiden. In wortellexudaten komt een zeer groot aantal stoffen voor. Zeer exacte gegevens over de hoeveelheden voor verschillende planten ontbreken nog. De stoffen kunnen actief worden uitgescheiden, afkomstig zijn van celresten en uitgescheiden, afkomstig zijn van celresten en uitgescheiden bij een gebrek aan bepaalde sporelementen. Eerst zal aandacht worden geschonken aan normaal uitgescheiden stoffen. Vaak worden ook vrij veel zure stoffen uitgescheiden zoals uit figuur 1 blijkt, waar de pH in de wortelomgeving aanzienlijk lager is dan verder daarvandaan. De zuren kunnen bijvoorbeeld organische zuren en aminozuren zijn.

460

Mineral Nutrition of Higher Plants



Acidification of the rhizosphere in *Lupinus albus* L. (bromocresol purple as pH indicator); pH of the bulk soil and of the zones with proteoid roots (white areas): 6.0 and 4.5, respectively. Inset: Section of a lateral root with the typical dense cluster of rootlets. (By courtesy of V. Römheld.)

Figuur 1. Verlaging van de pH rond de wortels van *Lupinus* sp. Witte plek op de foto is zuurvorming (Marschner, 1986).

Een overzicht van een groot aantal stoffen die gevonden zijn, is vermeld in tabel 4, afkomstig uit Curl en Truelove (1986).

Tabel 4. Stoffen die in wortellexudaten van planten worden gevonden (Curl en Truelove, 1986).

Substances detected in plant root exudates		
Kind of compound	Exudate components	Plants most studied
Sugars	Glucose, fructose, sucrose, maltose, galactose, rhamnose, ribose, xylose, arabinose, raffinose, oligosaccharide	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Hordeum vulgare</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Pinus</i> spp
Amino compounds	Asparagine, $\alpha$ -alanine, glutamine, aspartic acid, leucine/isoleucine, serine, $\gamma$ -aminobutyric acid, glycine, cystine/cysteine, methionine, phenylalanine, tyrosine, threonine, lysine, proline, tryptophane, $\beta$ -alanine, arginine, homoserine, cystathionine	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Zea mays</i> , <i>Avena sativa</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Phalaris</i> spp., <i>Trifolium</i> spp., <i>Orvza sativa</i> , <i>Gossypium barbadense</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Pinus</i> spp., <i>Robinia pseudo-acacia</i> , <i>Bouteloua gracilis</i>
Organic acids	Tartaric, oxalic, citric, malic, acetic, propionic, butyric, succinic, fumaric, glycolic, valeric, malonic	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Zea mays</i> , <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Brassica</i> spp., <i>Pinus</i> spp., <i>Robinia pseudo-acacia</i>
Fatty acids and sterols	Palmitic, stearic, oleic, linoleic, linolenic acids; cholesterol, campesterol, stigmasterol, sitosterol	<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Arachis hypogaea</i>
Growth factors	Biotin, thiamine, niacin, pantothenate, choline, inositol, pyridoxine, $p$ -amino benzoic acid, $n$ -methyl nicotinic acid	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Phalaris</i> spp., <i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Trifolium</i> spp., <i>Medicago</i> spp., <i>Gossypium barbadense</i>
Nucleotides, flavonones and enzymes	Flavonone, adenine, guanine, uridine/cytidine, phosphatase, invertase, amylase, protease, polygalacturonase	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Zea mays</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Trifolium</i> spp.
Miscellaneous compounds	Auxins, scopoletin, fluorescent substances, hydrocyanic acid, glycosides, saponin (glucosides), organic phosphorus compounds, nematode cyst or egg-hatching factors, nematode attractants, fungal mycelium growth stimulants, mycelium-growth inhibitors, zoospore attractants, spore and sclerotium germination stimulants and inhibitors, bacterial stimulants and inhibitors, parasitic weed germination stimulants	<i>Avena sativa</i> , <i>Medicago</i> spp., <i>Trifolium</i> spp., <i>Pisum sativum</i> , <i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Lactuca</i> spp., <i>Fragaria vesca</i> , <i>Musa paradisiaca</i> , <i>Zea mays</i>

Meer in detail zijn resultaten van Vancura et al. (1972) in de tabellen 5-8. Vancura en Hazlikova werkten met planten van 13-15 dagen oud, gekweekt in kwartszand. De planten lieten ze ook korte tijd verwelken. De exudaten werden uit het kwartszand gewassen.

In tabel 5 worden de N-verbindingen vermeld. In de daarop volgende tabellen 6, 7 en 8 een aantal aminozuren, suikers en organische zuren. In deze tabellen worden relatieve eenheden voor de hoeveelheden gehanteerd in een schaal van 1-4.

Tabel 5. N-verbindingen in exudaten (Vancura en Hazlikova, 1972).

Various forms of nitrogen in seed and root exudates (per one thousand seeds or plants)

Plant	Total nitrogen		Free amino acids-nitrogen		Protein and peptide-nitrogen			Residual nitrogen	
	mg	% of total N	mg	% of total N	mg	% of total N	mg	% of total N	
<i>Seed exudates</i>									
Barley	8.40	2.70	32.1	16.86	4.51	53.7	28.19	1.19	14.2
Wheat	12.75	6.77	53.1	42.32	3.03	23.8	18.93	2.94	23.1
Cucumber	7.19	2.31	32.1	14.42	2.59	36.0	16.19	2.29	31.9
Bean	8.08	2.79	34.5	17.73	3.71	45.9	23.20	1.58	19.6
<i>Root exudates</i>									
Barley	9.94	3.26	33.2	20.38	4.63	46.6	28.94	2.04	20.2
Wheat	10.12	5.77	57.0	35.63	4.35	43.0	27.18	0	0
Cucumber	22.46	12.94	55.3	80.89	9.52	44.7	59.50	0	0
Bean	18.43	8.85	48.0	55.31	3.72	20.2	23.23	5.86	31.8

Tabel 6. Gehalte aminozuren (Vancura et al., 1972).

Amino acids in seed and root exudates of different plants (per unit weight)

Amino acid	Barley		Wheat		Cucumber		Bean	
	Seeds	Roots	Seeds	Roots	Seeds	Roots	Seeds	Roots
Cysteic acid		1	1	1	2	2	0	0
Cystine	2	1	1	1	1	1	0	0
Cystathionine	0	0	3	2	0	0	0	0
Ornithine	2	1	3	0	3	3	2	1
Arginine	2	1	0	0	0	0		
Lysine	0	0	2	1	2	2	0	0
Asparagine	3	2	1	1	3	3	1	0
Glutamine	0	0	1	1	1	1	1	1
Aspartic acid	3	2	2	2	1	2	2	1
Serine	2	2	3	3	3	3	2	3
Glycine	2	2	2	2	2	3	1	1
$\alpha$ -NH <sub>2</sub> adipic acid	1	1	3	2	0	0	0	0
Threonine	2	2	2	2	2	3	2	3
Glutamic acid	3	2	3	2	2	3	2	1
$\alpha$ -Alanine	3	3	4	2	3	3	2	4
$\beta$ -Alanine	0	0	3	1	0	0	0	0
Proline	1	1	2	1	0	0	0	1
$\beta$ Pyrazolylalanine	0	0	0	0	4	4	0	0
$\gamma$ -NH <sub>2</sub> -butyric acid	2	2	1	1	1	1	3	2
Tyrosine	3	2	1	1	0	2	3	3
Pipecolic acid	0	0	0	0	0	0	2	0
Valine (meth.)	3	3	4	3	3	2	1	3
Phenylalanine	3	2	2	1	2	1	0	1
Isoleucine	3	3	3	1	3	1	1	3
Leucine			4	1				

1 - 4 = area of the spots (trace to very large)

Tabel 7. Gehalte suikers (Vancura et al., 1972).

Sugars in seed and root exudates of different plants (per unit weight)

Sugar	Barley		Wheat		Cucumber		Bean	
	Seeds	Roots	Seeds	Roots	Seeds	Roots	Seeds	Roots
Oligosaccharides (number of spots)	4	5	0	6	1	3	6	6
Raffinose	0	0	0	0	1	0	2	0
Cellobiose	0	0	0	0	0	0	1	2
Maltose	0	1	0	1	0	0	2	3
Sacharose	0	0	0	0	2	1	1	0
Galactose	0	2	0	1	0	1	4	1
Glucose	1	1	1	3	1	2	2	5
Fructose	1	3	1	3	3	3	1	5
Arabinose								
Xylose	1	2	1	2	1	0	2	2
Ribose	1	1	1	1	0	1	1	4
Rhamnose	1	1	0	2	1	2	1	3
Deoxyribose	0	1	0	0	0	0	0	1
Unidentified <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	1
Unidentified <sub>2</sub>	0	1	0	0	0	0	0	3

(deoxy-sugar)

(keto-sugar)

Tabel 8. Gehalte organische zuren (Vancura et al., 1972).

Organic acids in seed and root exudates of different plants (per unit weight)

Organic acid	Barley		Wheat		Cucumber		Bean	
	Seeds	Roots	Seeds	Roots	Seeds	Roots	Seeds	Roots
Oxalic	4	4	4	4	3	3	4	2
Malic	3	3	3	3	0	0	3	4
Glycolic	3	3	3	3	0	0	0	1
Lactic	1	2	0	1	1	1	1	2
Succinic	1	1	1	1	1	1	1	3
Fumaric	1	1	0	1	0	0	0	2

V.d. Vlucht (1990) vermeldt de hoeveelheid zuren die komkommer in de oplossing afscheidt. Ze veronderstelt dat oxaalzuur één van de zuren is. Verder zouden de stoffen in wortel-exudaten één van de oorzaken van wortelafsterving kunnen zijn die bij tuinbouwgewassen in de periode van vruchtgroei wordt gevonden.

Naast een positieve invloed op de sporelementenvoorziening zijn er ook stoffen bekend die de plantegroei sterk remmen. Zo is dat door Grimvall et al. (1990) beschreven voor phenolische aldehyden.

De normaal door planten via de wortel uitgescheiden stoffen kunnen mogelijk aanleiding geven tot een uitgebreid bodemleven, ook in grondloze teelten. Op het Instituut voor Bodemvruchtbaarheid wordt onderzoek gedaan naar de verdeling van ademhaling over wortels en bodemorganismen.

#### Exudaten uitgescheiden bij gebrek aan sporelementen

Planten schijnen mechanismen te hebben waardoor ze zich kunnen aanpassen aan gebrek aan bepaalde sporelementen als ijzer. Speciaal in grond en dergelijke substraten kunnen sporelementen als onoplosbare verbindingen aanwezig zijn. In dit geval kunnen uitgescheiden organische stoffen of  $H^+$ -ionen het sporelement in oplossing brengen. Met de organische stoffen ontstaan dan complexe, oplosbare verbindingen die ook naar de wortels getransporteerd kunnen worden. Aan het worteloppervlak wordt een element als ijzer eventueel gereduceerd van  $Fe^{3+}$  naar  $Fe^{2+}$  en dan als ion opgenomen. Ook bij de afgifte aan het worteloppervlak kan het complex een rol spelen.

Er bestaat ook een mechanisme bij bepaalde planten (grassen) waarbij geen reductie plaatsvindt en het complex als zodanig wordt opgenomen. Winkelmann et al. (1987) geeft een uitgebreid overzicht over de wijzen waarop een gewas ijzer opneemt. In tabel 9 zijn de principes van het mechanisme vermeld. Onder B zijn voor ijzer adaptieve mechanismen beschreven.

Tabel 9. Mechanismen voor stimulering van de ijzeropname. Winkelmann et al. (1987).

Mechanisms for enhanced iron acquisition	
A) Non-adaptive mechanisms	
■	Root-induced pH decrease due to preferential cation uptake
■	Release of organic acids, which leads to pH decrease and/or chelation of iron
■	Enhanced activity of rhizosphere microorganisms due to root exudation, which in turn affect pH, Fe(III) reduction, and chelate concentrations (see Section 19.6)
■	Symbiosis with microorganisms which are highly efficient in iron acquisition (e.g., by siderophores) (see Section 19.6)
B) Adaptive mechanisms (regulated by the iron nutritional status of the plant)	
■	Fe(III) reduction (inducible "reductase")
■	Proton release (inducible, ATPase dependent proton pump)
■	Release of phenolics (reductants, chelating agents)
■	Release of specific iron chelating substances (phytosiderophores)
■	Synthesis of specific uptake systems for iron (translocator or transport protein)

Er zijn twee strategieën voor de Fe-opname beschreven. Strategie I is in figuur 2 weergegeven voor ijzer.

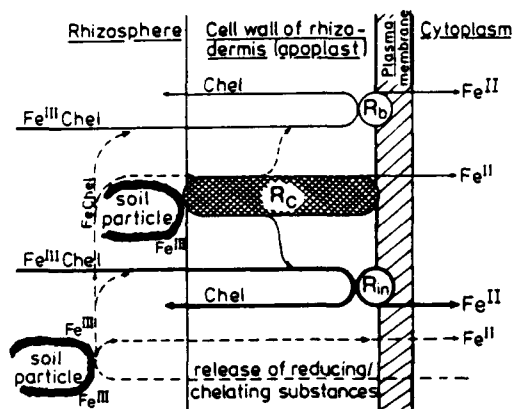


Fig. 19-2. Model for the various proposed reducing systems at the plasma membrane and in the apoplast and the rhizosphere.  $R_b$  = basic reductase;  $R_{in}$  = inducible reductase, plasma membrane bound;  $R_c$  = cell wall bound (apoplasmatic) reducing system.

Figuur 2. Model van de verschillende voorgestelde reducerende systemen (Winkelmann et al., 1987).

$Fe^{3+}$  wordt eerst gecheleerd aan de buitenkant van de plantecel, gereduceerd tot  $Fe^{2+}$  en daarna als los ion opgenomen. Afscheiding van  $H^+$  (protonen) is een tweede mogelijkheid. Dit mechanisme (strategie I) komt bij een groot aantal dicotyle planten voor. Zo is dat voor tomaat beschreven. Strategie II komt bij een aantal monocotylen voor.  $Fe^{3+}$  wordt gekoppeld aan een chelerende stof ('phytosiderophore') en dan als  $Fe^{3+}$  chelaat opgenomen (figuur 3). Zo zijn hydroxy- en aminogesubstitueerde iminocarbonsuren als chelaat beschreven. Ook nicotinezuuramide kan als phytosiderophore dienst doen.



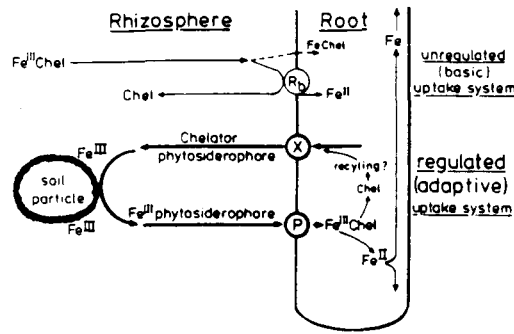
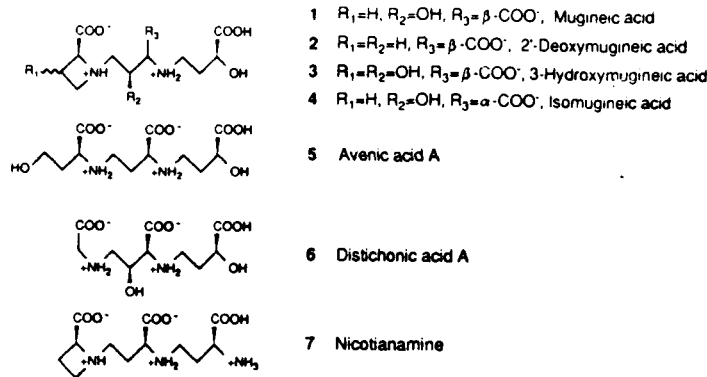


Fig. 19-8. Model for iron acquisition by graminaceous species including the unregulated uptake system with the basic reductase  $R_b$  and the adaptive system with the iron regulated release of phytosiderophores X and the iron regulated membrane transport system P.

Figuur 3. Mechanisme volgens strategie II (Winkelmann et al., 1987).

Uit de formules in figuur 4 wordt de werking duidelijk.



Figuur 4. Worteluitscheidingsprodukten, die  $Fe^{3+}$  binden (Winkelmann, 1987).

In de verbindingen zijn  $COO'$ ,  $NH_2$  en  $OH$  als complexerende groepen aanwezig. De opname wordt door dit soort verbindingen aanzienlijk gestimuleerd zoals uit tabel 9 blijkt.

Tabel 9. Opnamesnelheid voor  $Fe^{59}$  en chelaat vanuit verschillende bronnen (Winkelmann, 1987).

Uptake rate of iron ( $^{59}Fe$ ) and chelator ( $^{14}C$ ) by iron sufficient (+ Fe) and iron deficient (- Fe) barley plants supplied with Fe(II) hydroxide (in dialysis tubes) or various Fe(III) chelates in nutrient solution (pH 6.5 - 7.0) for 24 h

$^{59}Fe$ sources	Preculture <sup>a)</sup>	Uptake rate	
		$^{59}Fe$ ( $\mu mol$ per g root dry wt and 24 h)	$^{14}C$
$^{59}Fe(OH)_3$ in dialysis tubes (12.5 $\mu mol$ Fe/tube)	+	< 0.01	-
	-	0.79	-
$^{59}Fe(^{14}C)$ phytosiderophores (1 $\mu M$ )	+	13.8	6.3
	-	16.1	7.5
$^{59}Fe(^{14}C)EDDHA$ (1 $\mu M$ )	+	0.01	< 0.01
	-	0.02	0.01
$^{59}Fe$ Desferal <sup>b)</sup> (ferrioxamine) (1 $\mu M$ )	+	0.01	-
	-	0.03	-

<sup>a)</sup> + : with 0.1 mM FeEDTA and - : without Fe

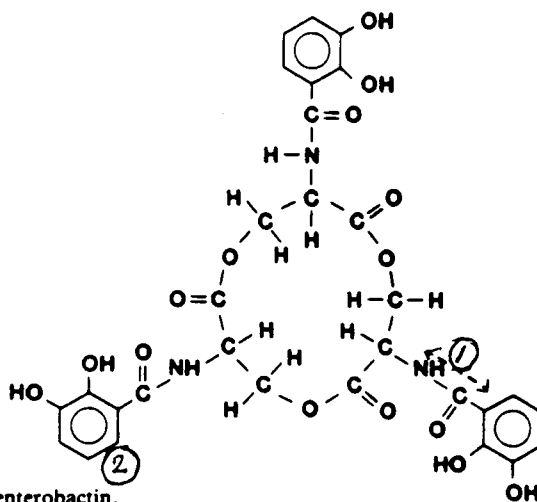
<sup>b)</sup> Desferal = deferriferrioxamine B methansulfonate

Het aan de siderophore gebonden  $Fe^{3+}$  wordt bijvoorbeeld aanzienlijk beter opgenomen dan Fe als synthetisch chelaat Fe-EDDHA. Het mechanisme voor de ijzeropname is in bepaalde apicale delen van de wortel gelocaliseerd. Dit betekent dat vertakking belangrijk is. Vooral over de tweede strategie is vrij veel onderzoek gedaan. Hoewel in de tuinbouw meest van dicotylen sprake is, zijn de conclusies wel van fundamenteel belang. Zo beschrijft Treeby et al. (1989) phytosiderophoren die bij Fe-gebrek optreden maar waarbij de werking in de volgorde  $Cu < Fe < Zn < Mn$  toeneemt. Zhang et al. (1989) beschrijven phytosiderophoren die zowel bij Fe- en Zn-gebrek optreden en de opname van beide stimuleren. In dit geval is sprake van 2'-deoxymugineiczuur. Schwyn en Neilands (1987) geven een methode aan waarmee siderophoren aangetoond kunnen worden. Het Fe wordt daarbij onttrokken aan het complex azurol  $S-Fe^{III}$ -hexadecyl-trimethyl-ammoniumbromide. De kleur verandert daarbij van blauw naar oranje.

### Bacterieproducten en hun werking op planten

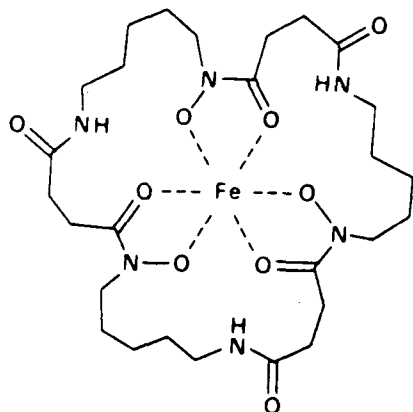
Bacteriën en schimmels scheiden stoffen af die spoorelementen binden en die in het eigen transportmechanisme een rol spelen. Deze stoffen komen in het wortelmilieu terecht in relatief vrij hoge concentraties en kunnen zo ook de opname via de plantewortel beïnvloeden.

Er bestaat een aantal typen bacteriosiderophoren. Zo zijn er van het type 'hydroxamaat' en 'catechol'. In het in figuur 5 afgebeelde enterobactine uit E.coli zijn beide groepen (1) en (2) terug te vinden; (1) als afgeleide van hydroxamaat en (2) als catecholgroep. De mogelijkheid tot brugvorming is hier aanwezig met fenolgroepen, iminogroep en de dubbelgebonden O van de C=O-groep.



Figuur 5. Structuur van enterobactine (Winkelmann et al., 1987).

Een ander siderophore komt voor in actinomyceten. Het is een ferrioxamine (figuur 6).



Figuur 6. Structuur van ferrioxamine (Winkelmann et al., 1987).

Zoals hier te zien is wordt ijzer gebonden door 6 O-atomen die electronen doneren aan het ijzer. Het is goed te zien uit de formule dat de eigenschappen van een ion als ijzer door complexering sterk veranderen.

Gehalten van de verschillende typen siderophoren zijn in de grond bepaald (tabel 10).

Tabel 10. Gehalte aan microbiële siderophoren in grond en zand met planteafval na 4 en 8 weken compostering (Winkelmann et al., 1987).

Concentrations of microbial siderophores detected in soil and sand amended with 4% plant-litter organic matter after 4 and 8 weeks of decomposition

Siderophore	µM Fe equivalents	
	4 weeks	8 weeks
<b>Soil</b>		
<i>E. coli</i> :		
Ferrichrome	0.05	0.96
Ferrioxamines	11.5	8.0
Enterochelin	0.13	0.20
Other HS	1.88	2.2
Total:	13.56	11.36
<i>Arthrobacter</i> JG9	2.81	1.90
<b>Sand</b>		
<i>E. coli</i> :		
Ferrichrome	N.D.	N.D.
Ferrioxamines	30.2	11.5
Enterochelin	0.10	N.D.
Other HS	3.1	2.5
Total:	33.4	14.0
<i>Arthrobacter</i> JG9	3.06	0.56

N.D., not detectable.

Samples consisted of 100 grams of a calcareous sandy loam soil or silica sand at 10% moisture content, containing 4% plant leaf litter of *Bouteloua gracilis*, collected as standing dead grass from the site where the soil was collected. After inoculation with a mixed microbial population and incubation at 28 °C, the samples were extracted with water (2 water:1 soil (v/w)), after which the extracts were filter-sterilized, freeze-dried, and rehydrated to a minimal volume for bioassay. Values are corrected to reflect siderophore content at the original 10% moisture level at which the samples were incubated.

De totaalconcentratie van hydroxamaat siderophoren kan 10 µM bedragen. In de rhizosfeer kunnen de gehalten aan siderophoor-verbindingen echter door werking van microben en de plantewortels aanzienlijk hoger zijn. Zo kan het aan siderophoor gebonden ijzer een factor 2500

x het oplosbare anorganische ijzer bedragen. In tabel 11 is de werking van een aantal Fe-siderophoren vergeleken.

Tabel 11. IJzeropnamesnelheid uit siderophoren uit microben door wortels van haver (Winkelmann, 1987).

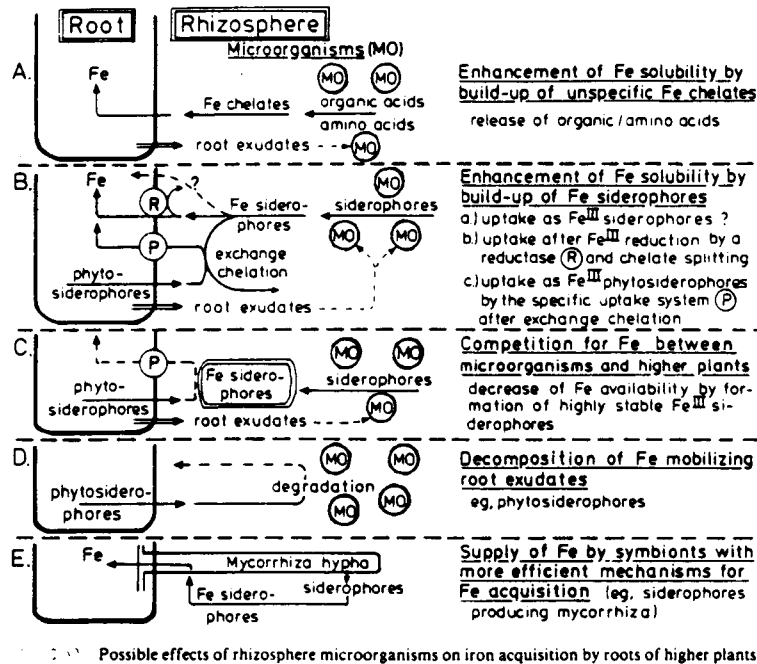
Iron uptake rates [ $\mu\text{g g}^{-1}$  (24 h<sup>-1</sup>)] by excised roots of iron-stressed oat from the hydroxamate siderophores, ferrichrome, ferrioxamine B, and rhodotorulic acid

Siderophore	Concentration			
	0.1 $\mu\text{M}$	1 $\mu\text{M}$	5 $\mu\text{M}$	10 $\mu\text{M}$
Ferrichrome	1.4	9.6	24.0	43.2
Ferrioxamine B	3.6	44.8	123.3	163.9
Rhodotorulic Acid	10.6	108.0	211.0	313.8

Experimental protocols were exactly the same as those described for Table 20-3, except that there was no FeCl<sub>3</sub> treatment.

Uit de tabel blijkt dat er heel duidelijke verschillen van de beïnvloeding van de opnamesnelheid zijn.

In figuur 7 zijn een aantal mechanismen nog eens samengevat.



Possible effects of rhizosphere microorganisms on iron acquisition by roots of higher plants.

Figuur 7. Mogelijkheden van interactie van microben met de ijzeropname van planten (Winkelmann et al., 1987).

Microbe- en plantproducten vertonen een zeker interactie. In 7A zijn produkten van microben en eventueel van planten vermeld als organische zuren en aminozuren. In 7B en 7C de werking van siderophoren van micro-organismen en planten. In 7D is te zien dat microben organische stoffen in de rhizosfeer afbreken en zo de opname beïnvloeden. Uit 7E blijkt nog de invloed van mycorrhiza.

Microben en schimmels kunnen dus een belangrijke invloed uitoefenen op de plantevoeding met Fe en andere sporelementen via hun produkten.

### Conclusie en samenvatting

- Planten scheiden in de wortelomgeving een groot aantal stoffen af. Gedeeltelijk zijn dat normale stoffen uit het metabolisme, daarnaast zijn het actief afgescheiden chelerende stoffen die de opname van spoorelementen beïnvloeden.
- In de meeste dicotyle planten vindt het transport naar de wortel plaats door koppeling van  $Fe^{3+}$  aan een siderophoor. Aan het worteloppervlak wordt het ijzer gereduceerd tot  $Fe^{2+}$ , losgemaakt van het complex en als  $Fe^{2+}$ -ion opgenomen.
- Bij monocotylen als gerst behoeft reductie niet plaats te hebben. Siderophoren bij Fe-gebrek bleken daar ook actief voor andere spoorelementen als Mn en Zn.
- In het wortelmilieu komen ook stoffen terecht die door microben worden afgescheiden. Deze stoffen kunnen ook voor de microben zelf een rol spelen bij het transport. Ook deze stoffen kunnen de opname van spoorelementen in de wortel beïnvloeden.
- Het valt nog niet te voorspellen hoe de invloed van dit soort stoffen in gesloten teelten zal zijn. Gedurende de teelt kunnen chelerende stoffen zich ophopen en de opname van de diverse spoorelementen verschillend beïnvloeden.
- Het snelste zal men inzicht krijgen in de invloed door testen van eventueel nog verder geconcentreerde voedingsoplossing in systemen met kleine planten of zaadkieming.
- Indien effecten op planten worden gevonden bijvoorbeeld op groei en spoorelementenopname kan verder chemisch onderzoek nuttig zijn.
- Dit chemisch onderzoek kan bijvoorbeeld bestaan uit het afzonderen van de organische fractie met organische oplosmiddelen. Deze fractie kan door indampen dan weer geconcentreerd worden en weer overgevoerd worden in waterige oplossing.
- Hierna kan dan weer verdere scheiding in chemische fracties plaatsvinden op specifieke adsorptiekolommen. Deze berusten bijvoorbeeld op het al dan niet polaire karakter van de verbindingen, hun lading, enzovoort.

## Literatuur

- Curl, E.A. en B. Truelove, 1986. The rhizosphere. Springer Verlag  
Berlijn, p. 55-92.
- Grimvall, A. et al., 1990. Phytotoxic substances in runoff from  
forested catchment areas in Proc. 'Int. symp. on Humic Substances  
in aquatic and terrestrial environment'. Springer Verlag, Berlijn,  
in druk.
- Liljeroth, E. et al., 1990. Root exudation and rhizoplane bacterial  
abundance of barley (*Hordeum vulgare* L.) in relation to nitrogen  
fertilization and root growth. *Plant and Soil* 127: 81-89. Niet aange-  
haald.
- Marschner, H. 1986. Mineral nutrition of higher plants. Academic  
Press, Londen, 674 p p.
- Schwyn, B. en J.B. Neilands, 1987. Universal chemical assay for the  
detection and determination of siderophores. *Analytical biochemis-  
try* 160:47-56.
- Stevens, G.A. en C.S. Tang, 1985. Inhibition of seedling growth of  
crop species by recirculating root exudates. *Journal of chemical  
ecology* 11:1411-1425.
- Treeby, M., H. Marschner en V. Römheld, 1989. Mobilization of iron  
and other micronutrient cations from a calcareous soil by plant-  
borne, microbial, and synthetic metal chelators. *Plant and Soil*  
114:217-226.
- Uren, N.C. en H.M. Reisenauer, 1988. The role of root exudates in  
nutrient acquisition. In: B. Tinker en A. Läuchli, *Advances in  
plant nutrition* v.3, Praeger N.Y., 245 pp (79-114).
- Vancura, V. en A. Hanzlikova, 1972. Root exudates of plants IV.  
Differences in chemical composition of seed and seedlings exudates.  
*Plant and Soil* 36: 271-282.
- Vlugt, J.L.F. van der, 1990. VII. The verdict: Fruits are accessory  
to root death. Exudates are the cause? *Norwegian Journal of  
Agriculture* 4:91-94.
- Winkelmann, G. D. v.d. Helm en J.B. Neilands, 1987. Iron transport in  
microbes, plants and animals, VCH, Weinheim, 533 pp.
- Young, C.C., 1984. Autointoxication in root exudates of *Asparagus  
officinalis* L. *Plant and Soil* 82: 247-253.
- Zhang, F., V. Römheld en H. Marschner, 1989. Effect of zinc deficien-  
cy in wheat on the release of zinc and iron mobilizing root exuda-  
tes. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 152: 205-210.