

8. Plantenæringsstoffer

– økologiske atomer med bioteknologisk potentiale

Jan K. Schjørring og Søren Husted



Figur 8-1. En manganeffektiv bygsort (Weeah, tv) og en mangan-ineffektiv sort (WI 2585) dyrket i sand med lav mangantilgængelighed. Foto Søren Husted.

Planter er i stand til at udnytte solens lys, atmosfærens kuldioxid og jordens salte til at danne organisk stof. Derved forsyner de jordkloden med ilt og energi og danner eksistensgrundlaget for dyr og mennesker. Planter udfylder på den måde en central funktion i det globale øko-

system, og de næringsstoffer (salte), som er en forudsætning for at planterne selv kan vokse, bliver grundstenene (atomerne) i det økologiske kredsløb. Viden om plantenæringsstofferne kredsløb og funktionelle egenskaber er fundamentet for opnåelse af en større fødevarerpro-

duktion til en stadig stigende befolkning uden udpining af naturressourcegrundlaget og uden ødelæggelse af miljøet.

I dette kapitel beskrives næringsstoffernes centrale rolle i jordbruget og de muligheder, som fremtidens jordbrug vil have for at effektivisere udnyttelsen af naturligt forekommende og tilførte plantenæringsstoffer. Der lægges speciel vægt på at præsentere den nyeste viden om de processer i planter, der styrer deres udnyttelse af jordens tungtopløselige næringsstofreserver. Det genetiske grundlag for disse processer er i mange

tilfælde klarlagt og kan udnyttes til at skabe mere effektive sorter gennem forædlingsprogrammer baseret på moderne bioteknologiske metoder.

Visionen er, at det i fremtidens jordbrug bliver muligt i højere grad at vælge sorter, som er designet efter de aktuelle jordbunds- og klimaforhold. Eller med andre ord, at planterne kan tilpasses jorden i stedet for som det traditionelt har været tilfældet, at jorden tilpasses planterne gennem anvendelse af kemiske hjælpestoffer i form af gødnings- og jordforbedringsmidler.

Næringsstofferne og deres funktionelle egenskaber

I løbet af de sidste 30 år har humanbiologer opdaget mange nye grundstoffer, som mennesker skal have tilført via føden for at fungere optimalt – de såkaldt essentielle næringsstoffer. Blandt disse nye næringsstoffer findes metaller og metalloider såsom arsen (As), bor (B), germanium (Ge), brom (Br), cadmium (Cd), chrom (Cr), bly (Pb), lithium (Li), molybdæn (Mo), selen (Se), silicium (Si), tin (Sn), vanadium (V) og nikkel (Ni). I den samme periode har plantebiologer kun føjet et enkelt grundstof, nemlig Ni, til listen over essentielle plantenæringsstoffer – det skete i 1987.

I år 2002 kan det derfor konstateres, at der i det periodiske system findes 17 essentielle plantenæringsstoffer (tabel 8-1), mens samme system rummer ca. 28 grundstoffer, som dyr og mennesker har brug for. Menneskers og dyrs væsentligste kilde til deres essentielle grundstoffer er planter, som ud over deres egne essentielle grundstoffer også indeholder

mange andre grundstoffer, som de ikke selv har brug for.

I planter fungerer de essentielle grundstoffer dels som byggesten, dels som katalysatorer i de enzymer, der er involveret i de forskellige livsprocesser. De vigtigste funktionelle egenskaber for de essentielle plantenæringsstoffer er angivet i tabel 8-2 sammen med en beskrivelse af de visuelle symptomer, som planter udvikler i tilfælde af mangel. Mangel på blot ét af de pågældende grundstoffer resulterer i misvækst og forringelse af de producerede afgrøders kvalitet.

Dette kendes eksempelvis for calciummangel (figur 8-2), der fører til reduceret kvalitet af frugt og grøntsager ved at fremkalde sygdomme som "tip-burn" i kål, "griffelråd" hos tomat og "priksyge" hos æble. Ca-mangel giver i Danmark hvert år anledning til store økonomiske tab, primært i produktionen af flere kålarter (kinakål og rødkål), hvor tab på

Grundstof	Kemisk symbol	% af tørstof	Mængde angivet i antal atomer, hvis indholdet af molybdænatomer sættes til 1
Hydrogen	H	6	60.000.000
Carbon	C	45	40.000.000
Oxygen	O	45	30.000.000
Nitrogen	N	1,5	1.000.000
Kalium	K	1,0	250.000
Calcium	Ca	0,5	125.000
Magnesium	Mg	0,2	80.000
Fosfor	P	0,2	60.000
Svovl	S	0,1	30.000
Klor	Cl	0,01	3.000
Jern	Fe	0,002	2.000
Bor	B	0,01	2.000
Mangan	Mn	0,005	1.000
Zink	Zn	0,002	300
Kobber	Cu	0,0006	100
Nikkel	Ni	0,0001	2
Molybdæn	Mo	0,0001	1

Tabel 8-1. Planternes 17 essentielle grundstoffer.

omkring 30 % ikke er ualmindeligt. Alle disse sygdomme og mangelsymptomer relaterer sig til calciums funktionelle egenskaber i forbindelse med cellevæg-gens stabilisering.

Også for andre næringsstoffer end calcium vil der altid være et karakteristisk mangelsymptom. Det er dog ikke alle symptomer, der umiddelbart kan forstås ved at henvise til en speciel proces eller serie af processer i planternes stofskifte. Dette gælder fx for mangan, hvor symptomerne omfatter udvikling af gullige pletter (kloroser) mellem bladnerverne. I Danmark har forekomsten af manganmangel hos byg og hvede været markant stigende de senere år, uden at der kan peges på en eksakt årsag til problemerne.

I 2000 og 2001 var i visse egne af Danmark op mod 90 % af vinterafgrøderne stærkt angrebet, og det var i mange tilfælde nødvendigt at reetablere (genså) afgrøderne.

Manganmangel er i øjeblikket det alvorligste planteernæringsmæssige problem i dansk jordbrug, og det vil i de kommende år være nødvendigt med en forstærket indsats med henblik på at udvikle nye løsninger til at afhjælpe problemerne.

Selvom Ca- og Mn-mangel er de mest betydningsfulde mangelsygdomme i hhv. dansk have- og landbrug og hvert år giver anledning til meget store økonomiske tab, så blegner betydningen af disse ved sammenligning med alvoren i til-

Næringsstof	Ernæringsfysiologiske processer	Enzym	Stofskifteprodukt	Generelle symptomer
Kvælstof (N)	Byggesten Hormonbalance		Proteiner DNA, RNA Klorofyl	Afblegning af hele planten Ofte rødfarvning af stængel og ældre blade
Fosfor (P)	Energitransport Stabilitet af membraner	+	ATP DNA, RNA Fosfolipider	Mørkegrønne blade og stængel - ofte med rødfarvning
Kalium (K)	Transport af fotosynteseprodukter Regulering af osmose pH-balance	+	Ingen stofskifteprodukter	Ældre blade bliver nekrotiske
Svovl (S)	Proteinsyntese Proteinfunktionalitet		Proteiner Co-enzym	Klorose på øvre del af planten
Calcium (Ca)	Cellevægsstabilisering Cellevægssyntese Signalstof	+		Vækstpunkterne dør (hypertrofi) "Tip-burn", griffelråd, priksyge m.fl.
Magnesium (Mg)	Fotosyntese	+	Klorofyl	Afblegning mellem bladnerv og på bladrand Ældre blade angribes normalt først
Mangan (Mn)	Reduktion af vand i fotosyntesen Antioxidant	+		Afblegning (marmorering) mellem bladnerv på øvre blade. "Lyspletsyge" hos korn
Kobber (Cu)	Ligninsyntese Pollendannelse og -fertilitet Elektrontransport Antioxidant	+	Fenoler Plastocyanin	Vækstpunktet dør Reduceret fertilitet "Gulspidsyge"
Jern (Fe)	Klorofylbiosyntese Elektrontransport Antioxidant	+	Porfyrin Ferredoxin	Afblegning mellem bladnerv Forekommer først på yngre blade
Bor (B)	Stabilisering af cellevæg DNA/RNA biosyntese Pollenspiring			Vækstpunktdød (vævet bliver skørt) Inhiberet blomstring "Hjerte- og tøferrådelse"
Zink (Zn)	Auxin metabolisme Membranstabilitet Nukleinsyresyntese Antioxidant	+		Små blade og rosetdannelse Korte internodier Hele planten angribes
Molybdæn (Mo)	Nitrogen fiksering Nitrat reduktion	+	Mo-Co-faktor	Lyse blade "Piskesmældssyndrom"
Chlor (Cl)	Elektroneutralitet Regulering af osmose Reduktion af vand i fotosyntese			Nekroser på bladrande Busket rød
Nikkel (Ni)	Nedbrydning af urea	+	Ammonium	Ingen kendte

Tabel 8-2. Oversigt over sammenhængen mellem de essentielle næringsstoffers vigtigste funktionelle egenskaber og de korresponderende mangelsymptomer. Et + i rubrikken "enzym" viser, at næringsstoffet enten er aktivator for et eller flere enzymer eller indgår som en strukturel del af et enzym (prostetisk gruppe).



Figur 8-2. Billederne viser, hvorledes Ca-mangel påvirker væksten hos tomat og hvede. I begge tilfælde ses karakteristiske symptomer, der kan henføres til calciums betydning for stabilisering af cellevæggen. Ved Ca-mangel hos tomat udvikles griffelråd, der er et almindeligt forekommende problem ved tomatproduktion over hele verden. Hos kornarterne snor bladene sig først abnormt, hvorefter cellerne kolliderer og bladet dør.

standene på globalt plan. Over halvdelen af det dyrkede areal i verden er ramt af mangel på planteneringsstoffer, og som følge af dette er næsten 60 % af verdens befolkningen ramt af mangel på mikro-næringsstofferne Fe, Zn, I, Se og/eller vitamin A.

Nobelprismodtageren Norman Borlaug, den grønne revolutions fader, har i en af sine nyeste udgivelser fremhævet, at det er særdeles afgørende at få tilvejebragt et langt bedre kendskab til næringsstofferne funktionelle egenskaber i planter for at kunne udvikle forædlingsprogrammer og transgene planter, der kan trives på jorder, hvor næringsstofmangel er fremherskende. Kun på denne

måde vil de 8,3 milliarder mennesker, som vil være på Jorden i år 2025, kunne brødfødes.

De seneste 2-3 år har budt på de største videnskabelige gennembrud siden den grønne revolution i perioden 1960-1970, og det er klart blevet dokumenteret, at der er meget store perspektiver i bioteknologien med henblik på at løse de problemer, der er med næringsstofmangel på verdensplan. Fra 1996 til 1999 steg det dyrkede areal med transgene planter fra 1,6 til 40 mill. ha., hvilket svarer til ca. 14 gange det dyrkede areal i Danmark. Kun en forsvindende del af dette areal findes i den tredje verden, hvor behovet i virkeligheden er størst.



Figur 8-3. Mangelsymptomer hos børn i u-lande. Til venstre resultatet af calciummangel, i midten struma forårsaget af jodmangel og til højre barn med anæmi på grund af jernmangel. Foto WHO.

Det bliver en stor udfordring for i-landene at udnytte teknologien til gavn for denne del af verden.

Listen af essentielle grundstoffer for planter, dyr og mennesker er formentligt endnu ikke komplet. Der fokuseres i stigende grad på de sjældne jordalkalimetaller, de såkaldte lanthanider og aktinider, som planter indeholder uhyre lave koncentrationer af, og som derfor benævnes ultra-spormineraler. Den eksisterende viden om deres funktionelle

egenskaber er meget lille, men sandsynligvis vil de kommende år vise, at også de er uerstattelige i en eller flere stofskifteprocesser. Tidligere har mangel på tilstrækkeligt følsomt analytisk udstyr bevirket, at ultra-spormineralerne ikke har kunnet undersøges i planter, men i de seneste år er der med udvikling af analyseteknikken plasmabaseret massespektrometri (ICP-MS) sket så store fremskridt, at de nu kan måles i hidtil uhørt lave koncentrationer (10^{-12} g pr. l).

Næringsstoffernes optagelse og udnyttelse i planter

De seneste år har budt på særdeles markante fremskridt inden for forståelsen af det molekylære og genetiske grundlag for næringsstoffernes optagelse i planteceller og transport i planteceller. Det er lykkedes at isolere og karakterisere gener, der koder for proteiner involveret i optagelse af alle næringsstoffer på nær magnesium og bor. En oversigt over de indtil nu klonede og karakteriserede gener af denne art er vist i figur 8-4.

Et overraskende stort antal forskellige transportproteiner er involveret i transport af det samme næringsstof. Dette understreger planters behov for en nøje kontrollerbar regulering af næringsstoffoptagelsen, og for et beredskab over for den ofte stærkt varierende tilgængelighed af de respektive næringsstoffer i jordvæsken.

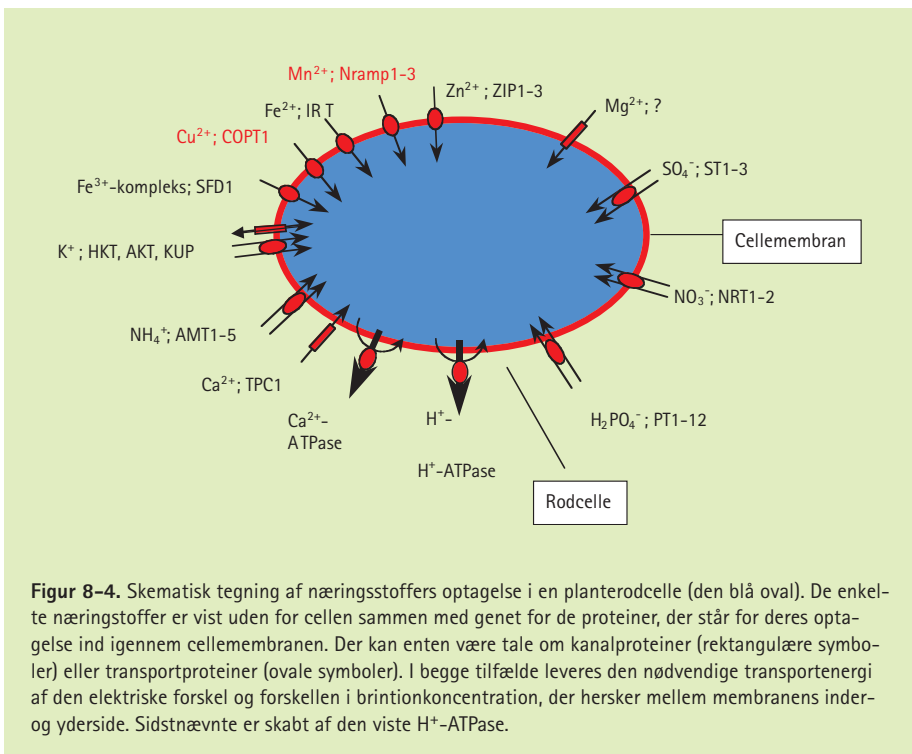
Kendskabet til de næringsstoftransporterende proteiner åbner helt nye mu-

ligheder for at forbedre plantens udnyttelse af jordens næringsstoffer. Bestræbelserne har dog hidtil haft begrænset succes. Det skyldes i vid udstrækning, at der har været satset forkert. Hovedparten af arbejdet er udført med planter i meget tidlige vækststadier, hvor langt de fleste arter allerede er særdeles effektive med henblik på at optage og indbygge næringsstoffer.

Fx har der været satset meget på at forøge aktiviteten af det enzym, der reducerer nitrat (nitratreduktase) – en proces, der er det første trin i indbygning af det optagne nitratkvælstof i proteiner. Selv en forøgelse af dette enzyms aktivitet med en faktor 10 har dog ikke resulteret i en forbedring af N-udnyttelsen – nitratreduktion er simpelthen ikke det

begrænsende trin i planters kvælstofoptagelse og -udnyttelse.

Men der er som allerede nævnt ingen tvivl om, at der ved målrettet anvendelse af genteknologien i årene fremover vil kunne skabes sorter med en mere effektiv næringsstofoptagelse og -udnyttelse. Der vil blive udviklet planter med en mere effektiv næringsstofoptagelse i de reproduktive vækststadier, hvor planten sætter blomst og frø, og hvor røddernes næringsstofoptagelse normalt drosles meget ned, således at indlejringen i frøene er afhængig af remobilisering og genanvendelse af næringsstoffer fra bladene. Der vil være gode muligheder for at øge den effektivitet, hvormed planterne udnytter jordens næringsstoffer, specielt under forhold med øget anvendelse af organiske



gødningmidler, hvorfra næringsstofferne frigives relativt langsomt og mere harmonisk i takt med planternes vækst end ved anvendelse af uorganiske gødninger.

Planter er meget ressourcebevidste i den forstand, at de genanvender deres brugte næringsstoffer. Når bladene ældes, eksporteres næringsstoffer som kvælstof, fosfor, kalium og magnesium til de yngre blade, blomster og frø. Gennem anvendelse af klassiske genetiske markører (se side 249) er det fx for kvælstof vist, at den effektivitet, hvormed det genanvendes i ris- og majsplanter, er nøje forbundet med aktiviteten af enzymet glutaminsynthetase (GS), som befinder sig i bladcellernes cytoplasma, og som katalyserer dannelsen af transportaminosyren glutamin. Ved at indsætte ekstra kopier af genet for GS i henholdsvis hvede og raps er det lykkedes at få en markant forbedring af kvælstofudnyttelseffektiviteten.

Næringsstofoptagelsen matcher i vid udstrækning planternes behov. Ved meget høje næringsstofniveauer i jorden el-

ler ved meget langsom vækst vil planter således ikke forsætte med at stopfodre sig selv med næringsstoffer. De forskellige proteiner, der er involveret i næringsstofoptagelsen, nedreguleres nemlig – enten ved at de gener, der koder for proteinerne, bliver mindre aktive, eller ved at proteinet i sig selv ændres, således at det virker mindre effektivt. Denne nedregulering kan være uhensigtsmæssig, specielt i unge vækststadier, hvor der oftest er en rigelig forsyning med næringsstoffer, men hvor behovet pga. langsom vækst er meget moderat.

Ved at overudtrykke⁸ generne for de proteiner, der står for oplagring af næringsstofferne, vil det være muligt at skabe et tidsbegrænset dræn for disse, således at optagelsen i en periode kan afkobles fra væksten, og nedreguleringen af transportproteinerne undgås. Specielt for afgrøder, der sås om efteråret, vil dette være en fordel med henblik på effektivt at optage det ved mineralisering dannede uorganiske nitrat og derved beskytte det mod udvaskning.

Nye strategier for tilførsel af næringsstoffer

Hvis planter skal kunne vokse og udvikle sig normalt, må jordbunden indeholde de essentielle næringsstoffer i tilstrækkelige mængder og i sådanne kemiske forbindelser, at planterne er i stand til at udnytte dem. Dertil kræves, at næringsstofferne i nogen udstrækning er opløst i jordvæsken, da planter ikke kan optage dem i fast form. Kun de allerfærreste jordtyper på kloden har et så højt naturligt indhold

af plantetilgængelige næringsstoffer, at de i sig selv vil kunne opretholde en længelevende afgrødeproduktion.

Mangel på plantenæringsstoffer er som tidligere nævnt årsag til væsentlige udbytteforringelser på mere end halvdelen af verdens dyrkede areal. Fortsat dyrkning af disse jorder vil øge deres udpining og forstærke deres forvitring og erosion. Tilførsel af plantenæringsstoffer er derfor nød-

8. Udtrykket bruges mange steder i bogen. At et gen udtrykkes betyder, at der dannes protein på baggrund af dets kode; når et gen overudtrykkes, dannes der mere af den bestemte type protein, som genet koder for. Nogle steder vil man se udtrykket genekspression i stedet for udtrykning.



Figur 8-5. Mark med udpræget manganmangel i tidligt forår. De to felter med mørk plantevækst midt i billedet er gamle gravhøje, hvor jorden pga. mindre intens bearbejdelse og deraf følgende højere luftskifte ikke lider så meget af manganmangel. Foto Hydro Agri Danmark.

vendigt dels for at undgå forringelse af jorden som vækstmedium, dels for at supplere de naturligt forekommende næringsstoffer med henblik på at opnå en højere produktivitet og erstatte de planteneringsstoffer, som fjernes med høstede afgrøder

Nødvendigheden af at tilføre planteneringsstoffer for at opretholde en tilstrækkelig afgrødeproduktion gælder for alle dyrkningssystemer lige fra svedjebrug til moderne økologisk jordbrug og højteknologisk præcisionsjordbrug. Selv tilførsel af en meget lille mængde næringsstoffer kan medføre en endog særdeles betydelig forøgelse af afgrødeproduktionen. Eksempelvis er det i flere undersøgelser vist, at anvendelse af en meget lille mængde N og P pr. ha i tørre (semiaride) områder i Afrika kan resultere i en markant forøgelse af afgrødeudbytter og -kvalitet.

Fremtiden vil på globalt plan øge kravene til effektiv anvendelse af planteneringsstoffer. Det vil være utopi at tro, at en stigende befolkning vil kunne brødfødes uden en målrettet og effektiv anvendelse af planteneringsstoffer, herunder uorganiske handelsgødninger (kunstgødning). Udfordringen ligger i at sikre den mest effektive udnyttelse af de tilførte næringsstoffer, herunder minimere deres tab til det omgivende miljø.

På globalt plan ligger der også en stor udfordring i at få distribueret de producerede gødninger til de områder af verden, hvor der er mest behov for dem. Også Danmark må trækkes med distributionsproblemer, men her fra den modsatte kant, idet mange landbrugsbedrifter har et så stort dyrehold, at en del af husdyrgødningen må afsættes til naboejendomme for at overholde de maksimale grænser for tilførsel af næringsstoffer, der

lovgivningsmæssigt er fastsat i forhold til antallet af husdyr pr. arealenhed.

Hovedparten af de kommercielt tilgængelige gødningsmidler består af letopløselige, uorganiske næringsalte. Når disse tilføres jord, vil deres indhold af næringsstoffer hurtigt blive tilgængeligt for de voksende planter. Den hurtige opløsning medfører imidlertid også, at de frigivne næringsstoffer hurtigt bliver utilgængelige igen (immobiliseres) på grund af udfældninger, binding til jordpartiklerne og indbygning i jordbundens mikroorganismer. En stor del af de immobiliserede næringsstoffer vil efterfølgende frigives igen ved kemiske opløsningsprocesser og mikrobiel omsætning, men dette vil ofte ske uden for den egentlige vækstperiode, dvs. i perioder, hvor der er størst risiko for udvaskning.

Som alternativ til anvendelsen af letopløselige salte fremstillet på gødningsfabrikker kan man anvende råsalte (tungtopløselige uorganiske forbindelser) og/eller organisk bundne næringsstoffer i husdyrgødning og planterester. Dette alternativ benyttes fx i det økologiske jordbrug. De forskellige gødnings typer medfører en markant forskel i timingen af næringsstoffernes tilgængelighed i løbet af vækstperioden.

Letopløselige salte vil resultere i en kort puls af høj næringsstokoncentration i jordvæsken, der kræver en høj optagelseskapacitet i de unge rødder og en veludviklet evne til at remobilisere de optagne næringsstoffer på senere tidspunkter i vækstperioden.

Næringsstoffer tilført i form af råsalte eller organiske forbindelser frigives derimod mere synkront med afgrødens vækst og næringsstofbehov. For fx næringsstoffet fosfor (P) er forskellen dog marginal, idet selv vandopløselige P-forbindelser hurtigt omdannes og bindes i

tungtopløselige forbindelser. Disse forhold er baggrunden for den store ophobning af P i dansk landbrugsjord igennem årene – en kapital, som det økologiske jordbrug kan trække på mange år fremover, men som også er blevet kaldt en tikkende miljøbombe, idet den forårsager en øget udvaskning til ferskvandsområder, hvor P medvirker til eutrofiering og iltsvind.

Kombinerede tilførsler af organiske og uorganiske gødninger kan i mange tilfælde give bedre næringsstofudnyttelse, end hvis de to gødningsformer anvendes hver for sig. Dette illustreres af resultater fra langvarige gødningsforsøg med ris og hvede i Indien, hvor den mest gunstige udbytteudvikling og næringsstofudnyttelse netop blev opnået ved kombineret tilførsel af uorganiske og organiske gødninger, sidstnævnte i form af afgrøderester. Årsagen til dette er dels, at det organiske stof har en positiv virkning på strukturen og de kemiske forhold i jorden, dels at afgrøden tilbydes næringsstoffer over en længere del af vækstperioden i takt med mineraliseringen af de organisk bundne næringsstoffer.

Under danske forhold vil udnyttelsen af husdyrgødningens næringsstoffer også kunne forbedres betydeligt, hvis denne i fremtiden tilføres i mindre doser, end det er tilfældet for øjeblikket, og i kombination med uorganiske gødninger.

En bedre fordeling af næringsstofferne i husdyrgødning ville også tjene til at sprede risikoen for ophobning af uønskede tungmetaller som kobber og cadmium i jorden. Tungmetallerne stammer fra foderet, og da praksis med hensyn til fodring og gødningshåndtering er ændret meget i dansk husdyrproduktion gennem de seneste årtier, er der nu et markant behov for nye undersøgelser af disse forhold.

Næringsstoffektivitet

Begrebet næringsstoffektivitet beskriver planters evne til at mobilisere jordens næringsstofpuljer og til at optage og udnytte de mobiliserede næringsstoffer til vækst. Næringsstoffektiviteten kan sammenlignes med brændstoføkonomien i en bil, hvor antal km pr. liter betegner bilens effektivitet til at udnytte benzinen.

Udvælgelse af næringsstoffektive plantesoarter har vist sig at være en meget effektiv strategi, når afgrøder skal dyrkes på arealer med lav næringsstofftilgængelighed (tabel 8-3). Der er fundet betydelige forskelle mellem forskellige sorters næringsstoffektivitet over for adskillige næringsstoffer, men det er endnu kun i begrænset omfang lykkedes at klarlægge de bagvedliggende fysiologiske mekanismer.

De højtydende plantesoarter, som dyrkes i det moderne land- og havebrug, er udvalgt efter at skulle have det størst tænkelige vækst- og udbyttepotentiale ved i princippet unaturligt høje næringsstoffildelinger. At udvælgelsen ikke er sket efter koordinationen mellem tilvækst og næringsstofftilgængelighed

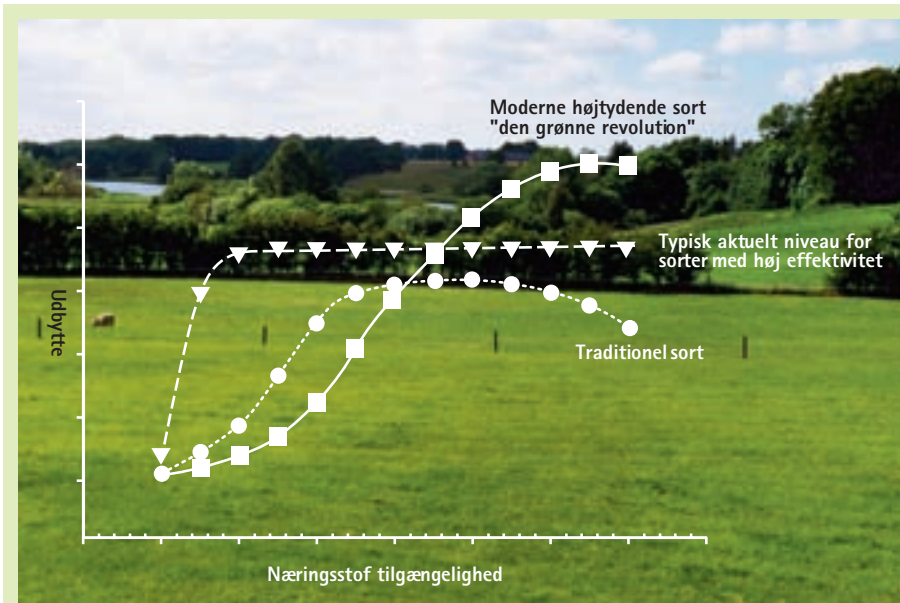
skyldes, at der har været rigelig adgang til billige gødningsmidler.

Som regel vil disse højtydende sorter imidlertid være meget sårbare over for næringsstoffmangel, fordi de under forædlingsprocessen fra natur- til kulturplante ofte har tabt en række af de specielle egenskaber, der sætter dem i stand til at mobilisere svært tilgængelige næringsstoffreserver i jorden. Derfor er de forædlede og højtydende planter normalt uegnede til dyrkning på arealer med lav og uregelmæssig næringsstofftilgængelighed (figur 8-6). I sådanne tilfælde er det hensigtsmæssigt at udvælge sorter, der kan mobilisere nogle af de tungtopløselige næringsstoffreserver og derved give tilstrækkeligt høje udbytter.

Allerede for næsten 20 år siden blev det foreslået, at der i stigende omfang skulle anvendes en forsknings- og forædlingsstrategi, hvor planterne blev skræddersyet til jordbundsforholdene i stedet for omvendt. Men sidstnævnte praksis har i mere end 100 år været den dominerende og har ført til den udstrakte brug af gødnings- og jordforbedringsmidler.

Jordbundsforhold	Antal testede sorter	Høstudbytte (tons kerner pr. ha)		
		Landmændenes traditionelle sorter	Udvalgte sorter med høj næringsstoffektivitet	Fordel
P-mangel	336	2,2	4,9	123 %
Zn-mangel	411	1,8	4,4	144 %
Fe-mangel	89	0,9	2,8	211 %
Al-forgiftning	44	1,2	3,0	150 %

Tabel 8-3. Høstudbyttet for et stort antal forskellige phillipinske rissorter med forskellig grad af næringsstoffektivitet (Neue et al., 1990).



Figur 8-6. Forskellige plantetyperes udbyttmæssige reaktion på varierende næringsstofftilgængelighed. ●: Traditionel sort med relativt lav effektivitet ved lav næringsstofftilgængelighed og et ringe udbyttepotentiale ved høj næringsstofftilgængelighed. ▲: Typisk forløb for sort med høj effektivitet, men lavere udbyttepotentiale end de moderne og højtforædlede planter. ■: Moderne og højt forædlet sort med dårlig effektivitet ved lav næringsstofftilgængelighed, men med et meget højt udbyttepotentiale. Dette kurveforløb er karakteristisk for planterne udviklet under "den grønne revolution" i perioden 1960–1970. Baggrundsfoto E.S. Jensen.

For at kunne udnytte langsomt mobiliserbare næringsstofreserver i jorden er det centralt, at planter udvikler et vidt-forgrenet rodnet, der kan sætte dem i stand til at afsøge et stort jordvolumen for næringsstoffer. Der eksisterer store forskelle mellem genotyper af kulturplanter i evnen til rodudvikling, men denne egenskab har ikke hidtil været inddraget i forædlingen. Dette skyldes bl.a., at det er særdeles arbejdskrævende at undersøge planters rodudvikling under markforhold for et større antal krydsningslinier. Men med isolering og karakterisering af gener, som kontrollerer rodforgrening og -udvikling er der

skabt grundlag for at udvælge planter efter deres rodegenskaber.

Også gener involveret i udvikling af rodhår er nu isoleret og karakteriseret. Rodhår er udposninger på røddernes overfladeceller, og de dannes i stort antal under forhold, hvor der fx er mangel på fosfor. I rodhårszonen opstår derved en meget høj tæthed af rødder, der bevirker, at jorden udtømmes meget effektivt for tilgængelige plantenæringsstoffer.

Planterødder er ikke blot passive modtagere af de næringsstoffer, som jorden måtte stille til rådighed for dem – de fremkalder også selv en række fysisk-kemiske og mikrobielle forandringer i

det rodnære jordmiljø (rhizosfæren). Det drejer sig bl.a. om ændringer i pH-værdien, udskillelse af en række særlige kemiske forbindelser fra rødderne (rod-eksudater) og dannelse af symbioser med forskellige bakterier og svampe (mykorrhiza). Disse processer og symbioser iværksættes ofte først ved lav næringsstofftilgængelighed i jorden, og ved deres hjælp bliver planter i stand til at mobilisere ellers ikke tilgængelige næ-

ringsstofreserver. I fremtidens jordbrug vil det være centralt at udnytte disse mekanismer til næringsstofmobilisering i samspil med jordens mikroorganismer.

Man har allerede isoleret og karakteriseret adskillige gener, der er involveret i de nævnte plantefremkaldte rhizosfæreforandringer, og det vil også være muligt at udnytte denne viden ved fx samdyrkning af afgrøder med henholdsvis effektiv og mindre effektiv mobilisering.

Aktuelle eksempler på alvorlige ernæringsmæssige problemer og deres løsning

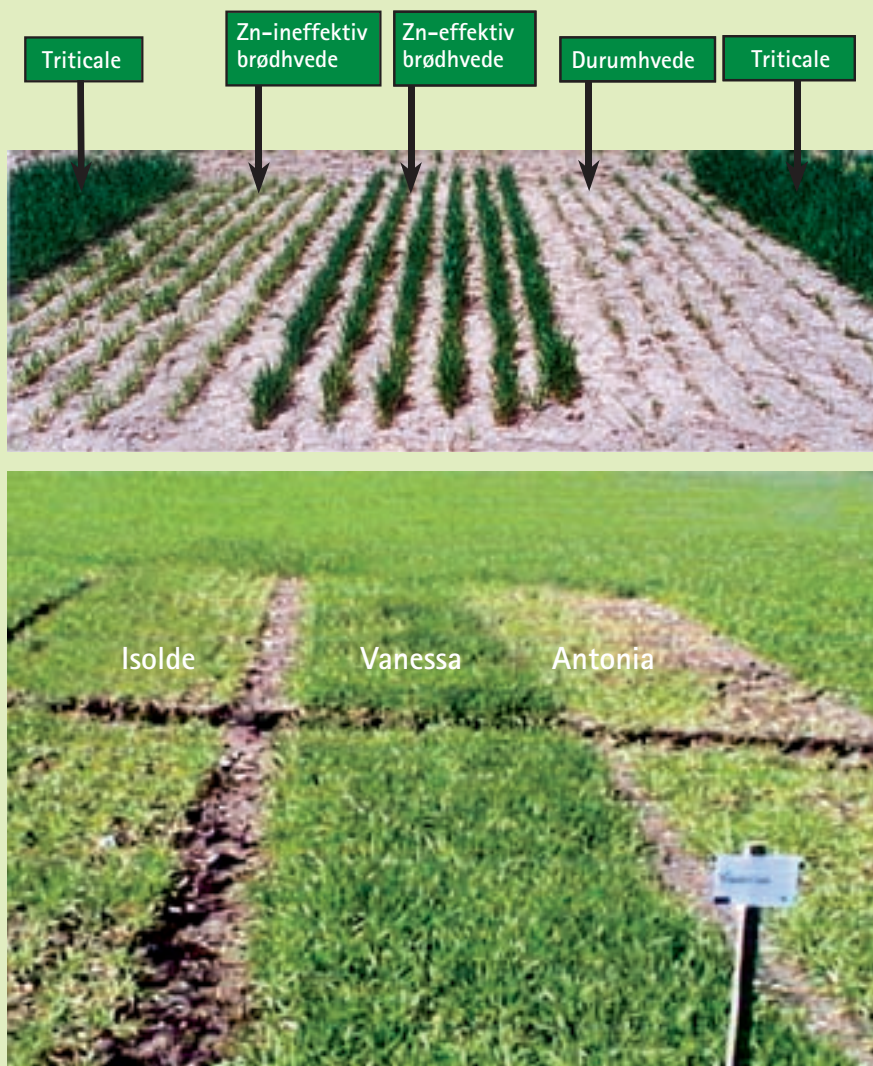
Mangan- og zinkmangel

Mikronæringsstofferne Mn og Zn er begge årsag til alvorlige planteernæringsmæssige problemer, Mn hovedsagligt i Danmark, Zn på globalt plan. De to næringsstoffer ligner hinanden på en række punkter: planter skal bruge meget lidt af dem, nogenlunde lige store mængder, og deres funktionelle egenskaber er meget ens. Dog ikke så ens, at Mn kan erstatte Zn og omvendt, men det er karakteristisk, at planter, der lider af Zn- eller Mn-mangel, bliver stærkt lysfølsomme, væksten bliver abnorm og planterne mister deres grønkorn. Disse symptomer skyldes, at begge mikronæringsstoffer spiller en væsentlig rolle for planters hormonbalance og for deres evne til at nedbryde og afgifte aggressive iltradikaler.

Det aktuelle omfang af Mn-mangel i danske vintersædsafgrøder er allerede beskrevet på side 143. Hvad angår Zn, så er det fastslået, at op mod halvdelen af de dyrkede jorder i verden lider af Zn-mangel, og for bare 10 år siden blev det opdaget, at over at 90 % af hvedeproduktionen i Tyrkiet var alvorligt ramt af

denne mangel. Der er i Tyrkiet konstateret en nøje sammenhæng mellem planteprodukternes lave Zn-status og den udbredte forekomst af Zn-mangel hos befolkningen. Fx viste en undersøgelse i Anatolien, at 80 % af alle skolebørn var præget af Zn-mangel, netop fordi kosten domineredes af kornprodukter.

Ved dyrkning af afgrøder på Zn-manglende jorder er det almindelig praksis at anvende Zn-holdige NPK-gødninger, og der er mange eksempler på, at Zn kan mere end fordoble høstudbyttet til trods for, at 99 % bindes i jorden i forbindelser, som er utilgængelige for planter. Derimod kan Mn-mangel kun undtagelsesvis korrigeres vha. gødsning, da Mn bindes endnu stærkere end Zn i jorden. Under sådanne forhold må de overjordiske dele af planterne i stedet sprøjtes med Mn. Blådgødskningen må ofte gentages flere gange i løbet af en vækstsæson, idet Mn bindes stærkt i plantens sivæv, og derfor ikke kan transporteres rundt i planten. Det tilførte Mn virker altså næsten udelukkende i det bladvæv, som blev ramt.



Figur 8-7. Billederne viser de store sortsforskelle, der ofte kan observeres mht. kornplanters mikronæringsstofeffektivitet dvs. deres evne til at optage og udnytte sværttilgængelige næringsstofpuljer i jorden. **Øverst**, Tyrkiske hvedesorters Zn-effektivitet. **Nederst**, Danske bygsorters Mn-effektivitet. Foto I. Cakmak (ø) og S. Husted.

Der er derfor i de senere år fokuseret på at klarlægge årsagerne til, at bl.a. forskellige genotyper inden for en række byg- og hvedearter udviser enorme forskelle i deres Zn- og Mn-effektivitet. For Mn's vedkommende varierer effektiviteten helt fra at følsomme sorter dør, til at effektive trives godt uden Mn-gødskning. For Zn's vedkommende er det endnu ikke lykkedes at finde genotyper, der er mere end ca. 70 % effektive set i forhold til Zn-gødskning.

Det er netop lykkedes at identificere flere fysiologiske processer i planter, der kontrollerer deres Zn og Mn-effektivitet. Disse processer inkluderer udskillelse af kompleksbindende phytosiderophorer (se side 158) og organiske syrer, kapaciteten af transportproteiner i rødderne, aktiviteten af det antioxidative forsvarssystem og den interne fordeling af næringsstoffer i plantens væv. Endvidere er det lykkedes at lokalisere en række kromosomer i rug, der bærer gener for Zn- og Mn-effektivitet, således at der vha. moderne genetiske og molekylærbiologiske teknikker såsom RFLP, RAPD og mikrosatelitter i de kommende år vil kunne udvikles planter, der bærer fremmede gener for Zn- og/eller Mn-effektivitet.

Det skal dog understreges, at der ikke umiddelbart synes at være nogen sammenhæng mellem høstudbytte og indhold af essentielle mikronæringsstoffer i fx hvedekerner, hvorfor det langt fra kan betragtes som givet, at der ved blot at gøre planter mere næringsstoffeffektive også kan opnås en forøgelse af indholdet af stofferne i maden. Rent faktisk er der mange eksempler på, at høstudbyttet falder med stigende indhold af mikronæringsstoffer i kernen, hvorfor der i fremtidens forædlingsprogrammer både må fokuseres på øget effektivitet og på

transport af mikronæringsstoffer til kernerne.

Fosformangel og aluminiumtolerance

Fosfor (P) er et essentielt næringsstof, der styrer væsentlige processer i forbindelse med planters vækst, udvikling og reproduktion. Fosfor er en bestanddel af nukleinsyrer, fosfolipider og ATP. På verdensplan overgås P kun af N mht. at være begrænsende faktor for plantevækst. Fosfor er særdeles reaktiv i jorden og er derfor kun tilgængelig for plantevækst i et ganske snævert pH-interval. I sure jorder med pH under 5,5 danner P tungtopløselige forbindelser med aluminium (Al) og jern (Fe), mens P i neutrale og alkaliske jorder fastlægges i calcium- og magnesiumforbindelser.

Sure og alkaliske jorder udgør over 70 % af de dyrkede jorder på verdensplan, og der anvendes årligt over 30 mill. tons fosforholdige gødninger, hvoraf 80 % ikke bliver tilgængelig for afgrøderne, men immobiliseres i jorden på grund af adsorption til jordpartiklerne, udfældning i uorganiske salte og indbygning i jordens pulje af organiske stoffer.

Forædling og konstruktion af transgene planter med forbedret evne til at udnytte jordens P-reserver vil således være et oplagt indsatsområde. Fosforeffektivitet hos planter har imidlertid vist sig at være meget kompleks og styres af en række mekanismer, der ikke umiddelbart er indbyrdes forbundet, fx udskillelse af brintioner og organiske syrer fra rødderne, aktiviteten af fosfortransporterende proteiner i rodcellerne og røddernes bygning.

Der vil normalt ikke være nogen forskel på vækst og høstudbytte, når hhv. effektive og ineffektive sorter dyrkes under optimal P-tilgængelighed i jorden. Er



Figur 8-8. Dansk mark med kalk i undergrunden. På sådanne marker er manganmangel ofte et stort problem. Foto S. Husted.

P-tilgængeligheden imidlertid begrænset, vil der være store forskelle, hvor det ikke er ualmindeligt, at ineffektive sorter dør, mens effektive sorter er i stand til at gennemføre en komplet livscyklus og

producere et acceptabelt udbytte. I de fleste tilfælde er der dog tale om mindre drastiske forskelle, hvor P-effektive sorter kan præstere merudbytter på mellem 30-50%.



Figur 8-9. Tyrkisk mark, der lider af zinkmangel. Afgrøden til højre er blevet tilført zink og fremviser derfor bedre vækst. Foto I. Cakmak.

Undersøgelse af en lang række planter fra kalkholdige, naturlige økosystemer har vist, at disse planter udskiller betydeligt større mængder organiske forbindelser end planter, der er tilpasset vækst på ikke-kalkholdige jorder. Blandt disse forbindelser er citrat (afledt af citronsyre) ofte den, der findes i størst koncentration, og som samtidig også er mest effektiv til at frigøre P fra de ellers uopløselige faste forbindelser i jorden. Citrat er således i stand til at frigøre P, der ellers ville være totalt utilgængeligt for planter. I de seneste 5 år har der derfor været udfoldet store bestræbelser på at transformere planter med henblik på at overudtrykke det gen, der koder for det enzym, citratsyntase (CS), som er involveret i dannelsen af citrat i planterødder.

I 1997 lykkedes det en række mexicanske forskere at overføre genet for citratsyntase fra bakterien *Agrobacterium aeruginosa* til tobaksplanter. Deres forskning var ikke i første omgang rettet mod at forbedre plantens evne til at optage P fra jorden, men i højere grad mod at gøre planten mere tolerant over for Al-forgiftning. I de fleste sure jorder hænger Al-forgiftning dog uløseligt sammen med P-mangel, det såkaldte "soil acidity complex", og Al-forgiftning er på verdensplan et mindst lige så stort problem som P-mangel. Planter, der udskiller meget citrat, har i en lang række forsøg vist sig at have en bedre tolerance over for Al-forgiftning, fordi citrat og andre lignende syrer kan kompleksbinde Al-ioner og derved forhindre, at de trænger ind i rødderne.

Tre år senere lykkedes det at vise, at de samme CS-transgene tobaksplanter akkumulerede op til 10 gange mere citrat i rødderne og havde en citratudskillelse, der var 4 gange større end kontrolplanternes. De transgene planter havde desu-

den en betydeligt højere P-koncentration i bladene, når de blev dyrket i jord med lav P-tilgængelighed, hvilket viser, at de transformerede planter reelt var i stand til at mobilisere ellers ikke-tilgængelige fosforreserver i jorden. Der var dog ikke en entydigt tendens hos planterne til at producere et højere høstudbytte.

Forsøgsresultaterne tiltrak sig stor bevågenhed, da de blev publiceret i de to meget ansete tidsskrifter *Science* og *Nature Biotechnology*. Efterfølgende forsøg i Australien på at gentage forsøgene fra Mexico lykkedes ikke. Årsagen til denne uoverensstemmelse er ikke klarlagt, men kan måske skyldes, at aktiviteten af CS kontrolleres af en eller flere eksterne faktorer i forbindelse med jord og klima.

Ovenstående eksempel viser, at træerne ikke vokser ind i himlen, og at der stadig er lang vej fra de første spæde forsøg på at forbedre planters ernæringsfysiologi til at kunne frembringe en robust og reproducerbar strategi, der kan benyttes til at forbedre planters Al-tolerance og P-effektivitet på det enorme landbrugsareal, der på globalt plan er uproduktivt som følge af jordbundsforurening.

Jernmangel og fødevarer kvalitet

Jernmangel hos planter er et udbredt problem på verdensplan og forekommer i særlig grad på kalkholdige jorder og jorder med et højt luftskifte (høj porøsitet), hvor jern (Fe) iltes fra Fe^{2+} til Fe^{3+} , der udfældes som tungtopløselige oxider. Samtidig er jernmangel globalt set den vigtigste årsag til fejlernæring hos mennesker, efterfulgt af mangel på jod (I), vitamin A, Zn og Se (the big five). Det anslås, at 3,5 milliarder (60%) af verdens samlede befolkning på godt 6 milliarder er påvirket af jernmangel, et tal som er steget med 30% i løbet af de seneste 15 år. Langt de fleste mennesker

med jernmangel er kvinder og børn fra tredie verdenslande. Verdensbanken har vurderet, at det koster lande som fx Bangladesh og Indien mellem 5-10% af deres bruttonationalprodukt, hvilket er nok til at forhindre disse lande i at kunne hæve levestandarden til et acceptabelt niveau.

Siden den grønne revolution i 1960'erne er det lykkedes at fordoble ris- og hvedeproduktionen, øge fødevarer mængden med 40% pr. individ og at reducere realpriserne med næsten 50%. Men i samme periode mere end fordobledes antallet af mennesker med Fe- og anden spormineralmangel. Der kan på den baggrund sættes spørgsmålstejn ved den grønne revolutions succes, når højtstående kornsorter med lavt indhold af Fe har erstattet traditionelle afgrøder, primært frøbælgplanter, der typisk har et 15-30 gange højere Fe-indhold end poleret ris og 3-7 gange højere end hvedemel.

I de seneste 10 år er der blevet udfoldet store bestræbelser på at forædle planter med høj Fe-effektivitet, således at kvaliteten af afgrøder dyrket på jorder med lav Fe-tilgængelighed kan forøges ved uændret gødskningspraksis. Det har dog vist sig vanskeligt at udvikle effektive forædlingsprogrammer, da Fe-effektivitet for det første er grundlæggende forskellig i henholdsvis tokimbladede og enkimbladede plantearter (se nedenfor), og for det andet fordi Fe-effektivitet omfatter mange forskellige ernæringsfysiologiske processer, hvis regulering er meget kompleks.

Tokimbladede planter, der omfatter de fleste vigtige afgrøder på nær kornarterne, er såkaldte strategi 1-planter, der optager jern på reduceret form (Fe^{2+}). Mangel på jern fremkalder i disse planter en forøget udskillelse af brintioner og reducerende phenoler fra rødderne.

Endvidere opreguleres aktiviteten af enzymet Fe^{3+} -reduktase i roden, og hos mange arter optræder der både vævsforandringer og celleforandringer i roden. De bedste resultater er hidtil opnået ved at selekttere planter efter deres Fe^{3+} -reduktase-aktivitet, som er hovedansvarlig for, at Fe^{3+} reduceres til Fe^{2+} . De bedste resultater i forhold til selektion af Fe-efektive tokimbladede planter er hidtil opnået hos sojabønne, hvor der ved dyrkning på Fe-problemjorder er opnået betydeligt bedre kvalitet og høstudbytte.

Hos kornarterne, der er enkimbladede planter og såkaldte strategi 2-planter, udskilles forbindelser kaldet phytosiderophorer (PS) fra rødderne. Disse forbindelser danner ekstremt stabile komplekser med Fe^{3+} og øger derved opløseligheden af jernforbindelser i jorden og jerns plantetilgængelighed, idet rødderne hos strategi 2-planter har specielle transportproteiner, der er i stand til direkte at optage Fe^{3+} -komplekserne. Det er på baggrund af udskillelsen af PS lykkedes at fremstille meget Fe-efektive hvede- og havreplanter, mens det endnu ikke er lykkedes at finde egnede udvælgelseskriterier hos majs.

Den komplekse PS-syntesevej og de involverede gener er netop blevet karakteriseret, og inden længe vil de første kornsorter blive fremstillet, hvor det er lykkedes at overudtrykke et eller flere gener involveret i dannelsen af DMA (deoxymugeinsyre), der er den mest betydningsfulde PS hos kornarterne.

Hos planter spiller stoffet nikotianamin (NA) en meget væsentlig rolle for jerns bevægelighed inde i planten. Fe er ved fysiologiske pH-koncentrationer meget lidt bevægeligt, men hvis det kompleksbindes til NA, øges bevægeligheden væsentligt. Planter, der danner meget NA, har derfor en langt bedre ev-

ne til at transportere Fe rundt til de steder i planter, hvor der er behov for det.

Fe-mangel hos planter skyldes meget ofte ikke, at der er for lidt Fe i planten, men at det blot ikke er tilgængeligt i en form, der kan udnyttes i plantens stofskefteprocesser. Dette er vist hos tomat-mutanter (*chloronerva*), der ikke danner NA og derfor udvikler klorotiske vævspartier mellem bladnerverne. Ved at sprøjte bladene på *chloronerva* med syntetisk fremstillet NA har det vist sig muligt at ophæve Fe-manglen, fordi Fe-mobiliteten øges.

Genet for dannelsen af NA, der for øvrigt også er involveret i dannelsen af PS, er netop blevet karakteriseret, og det er naturligvis blevet afprøvet, om overudtrykning af dette gen har kunnet øge Fe-mobiliteten eller udskillelsen af DMA hos ris. Til trods for en stærkt forøget aktivitet af genet lykkedes det ikke at forøge koncentrationen af NA eller udskillelsen af DMA hos ris med Fe-mangel, hvorimod NA blev forøget ved normal Fe-mængde i planterne. Dette understreger den klassiske problematik, hvor systemet reagerer anderledes end antaget, fordi det viser sig at være mere komplekst. Der er derfor behov for øget indsigt i de grundlæggende aspekter af planters fysiologiske reaktion på Fe-mangel, førend bedre planter kan udvælges eller produceres.

Ferritin er et oplagringsprotein, der dannes i alle planter, og som har en meget stor evne til at binde Fe. Jern bundet til ferritin er letomsætteligt i den menneskelige organisme i modsætning til størstedelen af det Fe, der findes i planter. I løbet af de sidste to år er det lykkedes japanske forskere at producere transgene risplanter, der overudtrykker genet for ferritin. Genkonstruktionen er meget simpel, og det er lykkedes at forøge risplanters jernindhold fra 14 til næsten 40 mg pr. kg ris, hvilket er på niveau med frøene fra visse bælgplanter. Samtidig er det lykkedes at indsætte genet for dannelsen af A-vitamin i ris. A-vitamin er en såkaldt næringsstofpromoter, der fremmer optagelsen af Fe hos mennesker.

Der er derfor et stærkt begrundet håb om, at der ved kombination af disse resultater, som stadig er meget nye og formentlig kan videreudvikles betydeligt, kan gives et væsentligt bidrag til at nedbringe Fe- og A-vitaminmangel hos befolkningen i den tredje verden. De hidtidige resultater viser, at de mest lovende rislinier indeholder 1,6 mikrogram A-vitamin pr. g frøhvide, og det skulle være tilstrækkeligt til at afhjælpe A-vitaminmangel hos mennesker via den daglige kost.

