

# Funktionen des Magnesiums bei der Ertragsbildung der Pflanze

Von H. Beringer

Landw. Forschungsanstalt Büntehof, Hannover

## Zusammenfassung

Mg hat durch seine zentrale Stellung im Chlorophyll und seine Beteiligung an energieübertragenden Stoffwechselreaktionen vielfältige Funktionen bei Photosynthese, bei der Translokation und der Speicherung von Assimilaten. So könnte die Saccharosebildung von der  $Mg^{++}$ -Konzentration abhängig sein. Auch könnte die fördernde Wirkung der Mg-Ernährung auf die Samengröße des Getreides teilweise über die Phytinbildung interpretiert werden, wodurch der für die Stärkeakkumulation erforderliche Gehalt an anorganischem Phosphat im Endosperm niedrig gehalten werden könnte. Leider liegen über Bindungsformen und Kompartimentierung des Mg in der intakten Pflanze kaum Informationen vor. Über die regulatorische Bedeutung der  $Mg^{++}$ -Konzentration bei der Ertragsbildung ist infolgedessen noch wenig bekannt.

## Summary

Magnesium has through its central position in the chlorophyll molecule and through its participation in the transfer of metabolic energy many functions in photosynthesis, translocation and storage of assimilates. A controlling function of  $Mg^{++}$  concentration in the tissue is assumed for sucrose metabolism. Observed stimulating effects of increasing Mg nutrition on seed size and seed yield can probably be interpreted by the phytin content in seed. This establishes a concentration gradient for inorganic P, whose level in the endosperm should be low in order to promote starch synthesis. Unfortunately, forms of Mg binding and compartmentation in intact plants are hardly known. Therefore, knowledge on the concentration of Mg ions within cells and tissues and their regulating effect on certain metabolic processes is scarce.

## Résumé

Le Magnésium, en raison de sa position centrale dans la molécule chlorophyllienne et de sa participation dans le transfert de l'énergie métabolique, remplit de nombreuses fonctions dans la photosynthèse, dans la translocation et le stockage des assimilats. On attribue à la concentration en  $Mg^{++}$  dans les tissus une fonction de contrôle du métabolisme de la saccharose. Des effets de stimulation sur la grosseur des graines et leur rendement, résultant d'une nutrition accrue en Mg peuvent probablement être expliqués par

leur teneur en phytine. Celle-ci crée un gradient de concentration pour le P minéral, dont le niveau dans l'endosperme devrait être bas pour promouvoir la synthèse de l'amidon. Malheureusement, les formes de liaison du Mg et sa répartition dans les plantes intactes sont mal connues. Donc, on sait peu de choses sur le rôle régulateur de la concentration en  $Mg^{++}$  sur la formation du rendement.

## 1. Einleitung

Über das Vorkommen pflanzenverfügbaren Magnesiums im Boden, über den Stand der Mg-Düngung, über die zahlreichen Stoffwechselprozesse, die in Pflanze und Tier durch Magnesium beeinflusst werden, ist anlässlich früherer Mg-Symposien bereits ausführlicher berichtet worden (Papenfuss und Schlichting 1978, Schmid 1978, Hildebrandt und Beringer 1978, Werk 1978, Kiss 1981). Es soll deshalb in vorliegender Arbeit die Rolle des Magnesiums in ertragsphysiologischer Sicht stärker herausgearbeitet werden.

Hierbei rücken sofort die beiden fundamentalen Prozesse des pflanzlichen Stoffwechsels ins Bewußtsein, nämlich a) die Bildung des Chlorophyllmoleküles mit seinem zentralen Mg-Atom und b) die Umwandlung von Licht- in chemische Energie (ATP) bzw. von ATP in elektrochemische Gradienten und umgekehrt. Diese energetischen Prozesse werden von ATPasen katalysiert, deren Aktivität oft von der Konzentration an Magnesium und monovalenten Ionen bestimmt wird (Stout and Cleland 1982, Pomeroy and McMurchie 1982, Briskin and Poole 1983a). Das Magnesium übernimmt bei der Energieübertragung eine Brückenfunktion zwi-

schen einem Enzymmolekül und der Pyrophosphatgruppe des ATP (Mengel und Kirkby 1982, Briskin and Poole 1983b).

Von dem in der Pflanze vorhandenen Mg sind etwa 15–20 %, ja selbst im Falle des Mg-Mangels nur 30 % im Chlorophyllmolekül gebunden (Neales 1956, Michael 1941, Panak und Wojnowska 1976). Der größere Teil des Mg ist für den Transport der Assimilate aus den Blättern zu den Orten des Verbrauchs oder der Speicherung und der Umwandlung der Assimilate von Bedeutung. Hierzu sind nicht nur die vielen enzymatischen Prozesse zu rechnen, sondern auch Stoffgruppen und Zellorganellen, die Mg-Ionen binden bzw. akkumulieren.

## 2. Der Magnesiumbedarf der Pflanze

Als Folge dieser beiden fundamentalen Funktionen des Mg im Stoffwechsel der Pflanze wird verständlich, daß bei einer unzureichenden Mg-Ernährung der Pflanze die Blätter in den Interkostalfeldern aufhellen, da Chlorophyllsynthese und Aufbau der Chloroplasten gehemmt sind. Letzteres ist erst dann optimal, wenn die in Tab. 1 angegebenen kritischen Mg-Gehalte in den Blättern erreicht werden. Wäh-

Tab. 1: Ausreichende Mg-Gehalte in Blättern in mg/g Tr.S. (aus Bergmann 1983)

Weizen (3–6 Knotenstadium)	1,5–3
Mais (Kolbenblatt-Blüte)	2–5
Zuckerrübe (60 Tage)	3–7
Kartoffel (Blüte)	2,5–8
Sonnenblume (Blüte)	3–8
Ackerbohne (Blüte)	2,5–7
Blumenkohl (Blumenbildung)	2,5–5
Spinat (voll entw. Blätter)	3,5–8
Kopfsalat (mittl. Blätter)	3,5–6

rend Weizen — gleiches gilt für Gerste, Hafer und Gräser — offenbar einen geringeren Mg-Bedarf hat, haben Pflanzenarten mit höherer Zucker-, Stärke-, Öl- und Proteinproduktion auch einen höheren Mg-Bedarf. Hinsichtlich der anzustrebenden Mg-Gehalte bei Gemüse vermerkt *Bergmann* in einer Fußnote sogar: „Hohe Mg-Gehalte im verzehrbaren Anteil von Gemüsepflanzen sind ein wesentlicher Qualitätsfaktor im Hinblick auf eine verbesserte Mg-Versorgung der Menschen.“ Dies verdeutlicht ebenso wie die Schwankungsbreite der anzustrebenden Mg-Gehalte und wie die Angabe des Vegetationszeitpunktes in Tab. 1 zweierlei: Einerseits ist es möglich, den Mg-Gehalt durch Düngung zu beeinflussen, andererseits hat die Pflanze nicht zu allen Wachstumsstadien den gleichen Mg-Bedarf.

### 3. Einfluß der Mg-Ernährung auf den Kornertrag des Getreides

Getreidebestände sollten zwar nicht, können aber im Stadium intensiven vegetativen Wachstums an den älteren Blättern temporär Symptome leichten Mg-Mangels aufweisen (*Forster* 1980). Da in diesem Wachstumsabschnitt noch keine Körner als „sinks“ für die Assimilate vorhanden sind, können die jüngeren und dem Sonnenlicht direkt exponierten Blätter die eingeschränkte Photosyntheseleistung der beschatteten und unzureichend mit Mg versorgten Blätter teilweise kompensieren. Die Situation wird allerdings dann gravierend, wenn nach der Blüte die Getreidekörner mit Assimilaten zu füllen sind und dementsprechend möglichst der gesamte Photosyntheseapparat funktionsfähig sein muß.

#### 3.1. Der zeitliche Mg-Bedarf des Getreides

Das eben Gesagte wird sehr deutlich, wenn man die Mg-Versorgung während des Kornwachstums variiert. Unabhängig

Tab. 2: Einfluß gestaffelten Mg-Angebotes auf Kornertrag und Einzelkorngewicht (EKG) von Gerste (*Forster* 1980)

Mg-Angebot (maeq/l)		Ertrag g Korn/Pfl.	EKG mg/Korn
vor der Blüte	nach		
2,0	2,0	3,61	32,1
2,0	0,2	3,59	30,4
2,0	0	2,63	23,9
0,2	2,0	2,51	29,3
0,2	0,2	2,26	25,8
0,2	0	0,60	13,2
LSD 5 %		0,24	1,3

von dem Mg-Angebot vor der Blüte hat im Beispiel der Tab. 2 eine Steigerung der Mg-Versorgung von 0 über 0,2 auf 2,0 maeq Mg/l Nährlösung das Einzelkorngewicht und damit den Kornertrag/Pflanze gefördert. Wie wichtig hierbei der Aufbau einer ausreichenden Photosynthesekapazität ist, kann man aus den geringeren Kornerträgen in den Varianten erkennen, in denen vor der Blüte nur 0,2 maeq Mg/l in der Nährlösung enthalten waren.

Das Zustandekommen eines großen Kornes muß demzufolge auf einer besseren Assimilat-zufuhr beruhen, sei es durch höhere Photosyntheseleistung während der Kornbildung oder durch stärkere Mobilisierung von Assimilatreserven des Halmes. Es könnte aber auch durch eine

direktere Funktion des Mg-Ions bei der Stärkeakkumulation im Korn bedingt sein. So fanden *Beringer* und *Forster* (1981) beispielsweise bis zum maximalen Einzelkorngewicht von 40 mg eine positive Regression zwischen Mg-Gehalt im Korn und Korngröße (Fig. 1). Dies ist im Vergleich zu anderen Mineralstoffen, z. B. K, Ca, deren Gehalte durch zunehmende Stärkeeinlagerung, d. h. größer werdendem Korn, verdünnt werden, nicht leicht zu verstehen, dürfte aber eine ertragsphysiologische Funktion für das Phytin eröffnen. Diese Substanz, auf die in Samen der größte Teil des Phosphors entfällt, ist aus Sicht der Tier- und Humanernährung weniger erwünscht, da sie die Verfügbarkeit und Retention von Zn vermindert (*Lantzsch et al.* 1978).

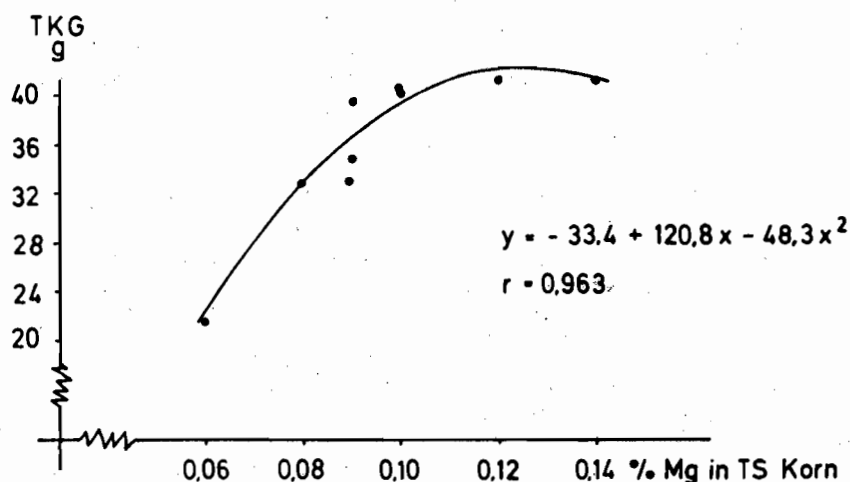


Fig. 1: Beziehung zwischen dem Mg-Gehalt im Korn und dem Tausendkorngewicht (TKG) von Gerste (*Forster* und *Beringer* 1981)

### 3.2. Mg-Phytat, ein Regulativ der Stärkeakkumulation in Samen?

Die Zellorganellen, in denen Stärkesynthese und Stärkeakkumulation stattfindet, sind die Chloroplasten der Blätter bzw. die Amyloplasten der Speichergewebe. Die Fig. 2 zeigt schematisch die Bildung von Saccharose in einer Blattzelle und von Stärke im Chloroplasten. Als erstes wichtiges Zwischenprodukt der  $\text{CO}_2$ -Assimilation entsteht in Chloroplasten Triosephosphat. Dieses kann durch einen Phosphatranslokator in der Chloroplastenhülle aus dem Chloroplasten herausgeschleust, in Zucker umgewandelt und als solcher innerhalb der Pflanze transloziert werden. Erforderlich ist aber ein gleichzeitiger Influx von anorganischem Phosphat in den Chloroplasten. Wird nun während der täglichen Photosynthese mehr TP gebildet, als die Pflanze Zucker benötigt, oder ist nicht genügend  $\text{P}_i$  vorhanden, dann kommt es zu einer Akkumulation von Stärke im Chloroplasten. Diese sogenannte Assimilationsstärke in den Chloroplasten wird nachts wieder abgebaut, da die TP-Konzentration wegen fehlender Photosynthese abfällt.

Für ein möglichst großes Getreidekorn und dessen Stärkeakkumulation gilt der umgekehrte Vorgang. Über das Phloem wird dem Samen Saccharose angeliefert. Diese muß zur Passage der Amyloplastenmembran in Triosephosphat gespalten werden. Um nun möglichst viel TP innerhalb des Amyloplasten in Stärke umwandeln zu können, müßte  $\text{P}_i$  aus dem Amyloplasten heraus transportiert werden. Das könnte dadurch begünstigt werden, daß  $\text{P}_i$  an Globoidkristalle gebunden wird (Lott et al. 1978) oder daß sich schwer- bzw. unlösliche Phytate, vornehmlich Mg-Phytat, bilden. Globoidkristalle und Phytin sind allerdings vornehmlich in den Randschichten des Getreidekornes, d. h. in den Aleuronzellen lokalisiert (Ogawa et al. 1979,

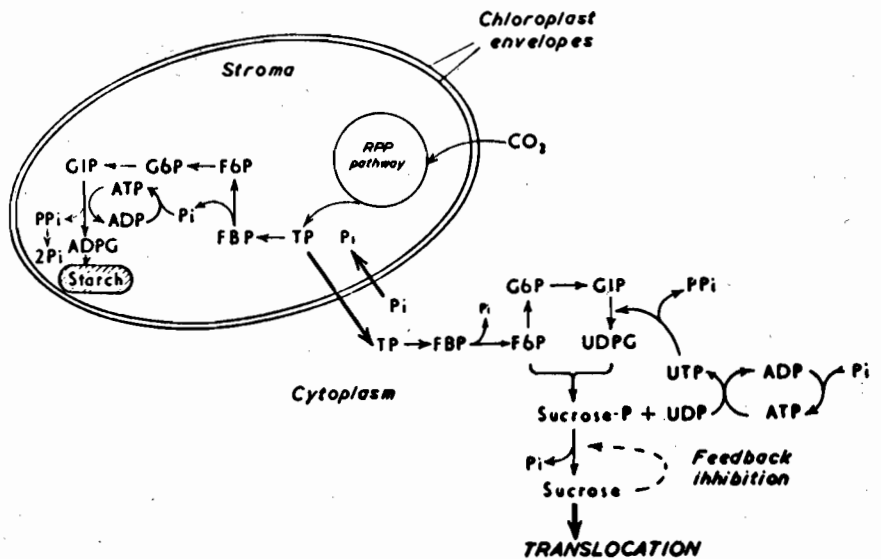


Fig. 2: Synthesewege für Stärke und Saccharose im Blatt (Walker 1980)

Lott and Spitzer 1980), so daß zwischen stärkeakkumulierenden Endospermzellen und den Aleuronzellen ein Konzentrationsgradient für  $\text{P}_i$  postuliert werden muß. Dieser Aspekt der Regulation der Stärkesynthese in Amyloplasten würde dem Phytin, das seither nur als P-Speicherform in Getreide- und Leguminosensamen betrachtet wurde, in den vegetativen Pflanzenteilen aber kaum vorkommt, eine bedeutende ertragsphysiologische Funktion zuordnen (Wenzel 1954).

Aus den Daten der Tab. 3 ist der hohe Anteil von Phytin-P am Gesamt-P des Getreidekornes ersichtlich. Das durch steigendes Mg-Angebot geförderte Einzelkorngewicht ist begleitet von ebenfalls ansteigenden Mg-Gehalten und zunehmenden Gehalten an Phytin-P. Letzterer erhöht sich mit Ausnahme der unteren

Zeile auch relativ zum Gesamt-P-Gehalt des Kornes. Ähnliche Beziehungen zwischen Korngröße und Phytin Gehalt fanden auch Michael et al. (1980) durch Steigerung der P-Düngung bzw. Borrowskiy et al. (1982), die zwischen P-, Mg- und Rohproteingehalt im Mais Korn Korrelationen von  $r > 0,7$  feststellten.

Wenn auch in Tab. 3 keine Stöchiometrie zwischen den Mehrgehalten an Mg und Phytin-P besteht, so zeigen diese Daten, daß der fördernde Einfluß des Mg auf die Korngröße u. a. und teilweise über den P-Stoffwechsel im Korn interpretiert werden kann. Denkbar sind selbstverständlich auch stimulierende Effekte des Mg auf den Energie-, Eiweiß- und Phytohormongehalt des Kornes (Kiss 1981).

Tab. 3: Beziehungen zwischen Mg- und Phytin-P-Gehalt im Gerstenkorn und dessen Gewicht (Beringer und Forster 1981)

Gewicht mg/Korn	Mg mg/g	Phytin-P mg/g	Phyt.-P in % Ges. P
21,6	0,60	3,23	63,1
34,8	0,87	3,44	67,2
39,7	1,04	3,52	69,2
41,2	1,36	3,68	66,8
GD 5 %	1,7	0,13	

### 3.3 Regulatorische Funktionen von Mg in Photosynthese und Assimilattransport

Voraussetzung für hohe Samen-erträge ist eine hohe Photosynthesekapazität. Sowohl im Prozeß der  $\text{CO}_2$ -Assimilation als auch der Saccharosesynthese sind Enzyme beteiligt, die durch  $\text{Mg}^{++}$  aktiviert werden. Bei Belichtung werden durch die in der Thylakoidmembran lokalisierte Protonenpumpe im Gegentransport zu  $\text{H}^+$  sowohl  $\text{K}^+$  wie auch  $\text{Mg}^{++}$  in das Chloroplastenstroma abgegeben (Fig. 3). Dadurch steigen pH-Wert und  $\text{Mg}^{++}$ -Konzentration, letztere um  $2 \mu\text{M}$ , im Stroma an (Heldt 1979). Durch diese Alkalisierung wird die Ribulosebiphosphatcarboxylase aktiviert, wobei Mg-Ionen bei geringer K-Konzentration bei optimaler K-Konzentration von  $100 \mu\text{M}$  jedoch hemmend auf die  $\text{CO}_2$ -Fixierung wirken können (Demming und Gimmler 1983). Deshalb wird dem Magnesium eine steuernde Funktion in der  $\text{CO}_2$ -Assimilation zugesprochen (Huber 1978, Portis 1981).

Der nächstwichtige Prozeß im Hinblick auf die Ertragsbildung der Pflanze wäre die Synthese von Saccharose im Zytoplasma der Blattmesophyllzellen und die Verlagerung der Saccharose innerhalb der Pflanze. Für die Regulation dieser Enzyme, d. h. die Frage, ob Saccharose synthetisiert oder durch Invertase wieder abgebaut wird, mißt Pontis (1978) der Mg-Konzentration eine mehrfache Bedeutung zu. Fig. 4 zeigt die verschiedenen Enzyme des Saccharosestoffwechsels. Von ihnen wird der Saccharosephosphatsynthase, die eine ausgesprochene Tagesrhythmik zeigt, eine Schlüsselrolle zugesprochen (Ruffy et al. 1983). Nach Pontis (1978) soll durch eine höhere Konzentration an Mg-Ionen die Bildung von UDPG (a), von Saccharose-P ( $\text{b}_1$ ) und Saccharose ( $\text{b}_2$ , c) begünstigt werden. Eine abnehmende Konzentration an  $\text{Mg}^{++}$  hätte dage-

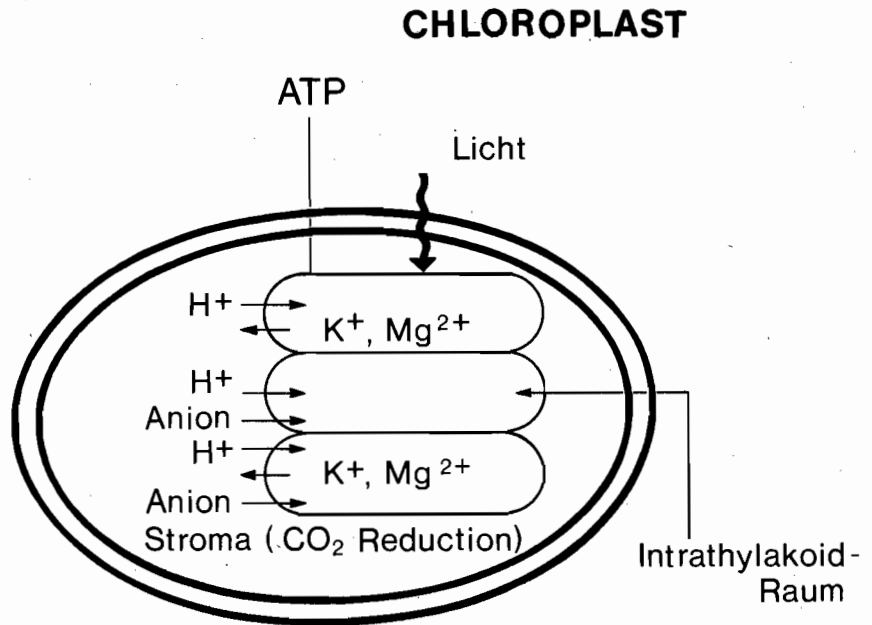


Fig. 3: Lichtinduzierte Ionenfluxe bei der ATP-Bildung und  $\text{CO}_2$ -Assimilation im Chloroplasten

gen die Spaltung von Saccharose (c) und gleichzeitig eine verminderte Saccharosesynthese ( $\text{b}_2$ ) zur Folge. Wenn der Konzentration an freiem Mg — der größte Teil des Mg liegt in der Zelle in gebundener Form vor — eine solche Regulatorfunktion für den Saccharosestoffwechsel zukommt, so wäre für Blätter und Sproß eine höhere  $\text{Mg}^{++}$ -Konzentration zu postulieren, wohingegen in Samen eine niedrigere  $\text{Mg}^{++}$ -Konzentration (evtl. durch Komplexbildung oder Phytinbildung) die Spaltung der angelieferten Saccharose in Glukose und Fruktose und deren Verwendung zum Aufbau von höhermolekularen Speicherprodukten begünstigen würde. Eine solche biochemische Betrachtungsweise wäre sowohl durch intensive Bearbeitung der Mg-Verteilung innerhalb der Pflanze

als auch durch Bestimmung der effektiven Konzentration an Mg-Ionen am Wirkungsort zu untermauern.

### 3.4 Mg-Verteilung in der Pflanze

Magnesium ist in der Pflanze gut beweglich, es wird im Xylem und im Phloem verlagert (Mengel and Haeder 1977, McNeil 1980). Durch diese Phloemmobilität unterliegt die Verteilung des Mg in der Pflanze einer metabolischen Kontrolle. Bei unzureichendem Mg-Angebot über die Wurzel werden die Samen bevorzugt mit Mg versorgt, während bei ausreichender Mg-Ernährung die vegetativen Teile mehr Mg einlagern (Fig. 5). Dementsprechend kann durch Düngungsmaßnahmen der Mg-Gehalt in vegetativen Pflanzenteilen stärker beeinflusst werden, wie zahlreiche Düngungsversuche zu Gemüse und Grün-

Fig. 4: Schema des Saccharose-Stoffwechsels (Pontis 1978)

- |   |  |
|---|--|
| a) UDPG-Pyrophosphorylase                                   | Saccharose-6-P $\xrightarrow{\text{Mg}}$ Saccharose + $\text{P}_i$ |
| G-1-P + UTP $\xrightarrow{\text{Mg}}$ UDP-Glucose           | c) Saccharose-Synthase   |
| b <sub>1</sub> ) Saccharose-P-Synthase                      | UDPG + Fruktose $\xrightarrow{\text{Mg}}$ UDP + Saccharose         |
| UDPG + F-6-P $\xrightarrow{\text{Mg}}$ UDP + Saccharose-6-P | d) Invertase   |
| b <sub>2</sub> ) Saccharose-P-Phosphatase                   | Saccharose $\rightarrow$ Fruktose + Glucose                        |

landpflanzen beweisen (Jungk 1976, Arnold 1978, Werk 1978). Zur Erzielung hoher Samenerträge sind bei Getreidepflanzen etwa 0,15–0,2% Mg in der Blatt-Trockensubstanz erforderlich; fällt der Mg-Gehalt unter 0,1% Mg, stellen sich sichtbare Mg-Mangelsymptome ein (Forster 1980, Grimme 1982, Schwarz und Bar-Yosef 1983, Fox und Piekielek 1984). Ein solches Mg-Mangelsymptom, das ebenfalls den besonderen Mg-Bedarf wachsender Früchte unterstreicht, ist die Stiellähme der Rebe, Nekrosen und Absterbeerscheinungen am Stielgerüst. Diese erst ab dem Reifebeginn zu beobachtende physiologische Störung tritt erst dann auf, wenn der Zuckergehalt der Beeren den der Traubenziele überschritten hat, d. h. wenn die Zuckerspeicherung entgegen einem Konzentrationsgefälle zu erfolgen hat. Hierzu ist Energie und zu deren Übertragung auch Mg nötig. Ist dieses nicht in ausreichenden Mengen vorhanden, wird es aus den Stielen abgezogen. Als wirksame Bekämpfungsmaßnahmen der Stiellähme haben sich denn auch zweimalige Spritzungen mit Mg-Salzen ab Reifebeginn der Trauben erwiesen (Haub 1983, Theiler und Leonhardt 1984).

#### 4. Offene Fragen

Wenn auch die Essentialität des Mg für die Aktivität zahlreicher Enzyme unumstritten ist und man sich auch regulatorische Effekte des Magnesiums auf den Saccharosestoffwechsel und die Stärkesynthese vorstellen kann, so bleiben doch viele Fragen offen.

Als zweiwertiges Ion liegt ein großer Teil des Magnesiums in der Pflanzenzelle kompartimentiert und wohl auch in einer gebundenen Form vor. In Pflanzenarten mit höherem Mg-Bedarf und höheren kritischen Mg-Gehalten (Tab. 1) dürfte dies besonders der Fall sein. Die Konzentration an freien Mg-Ionen in Zellen und Organellen wäre

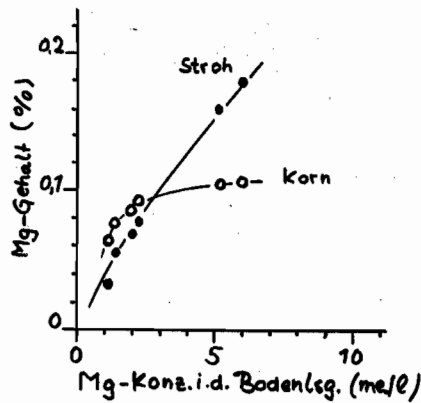


Fig. 5: Mg-Gehalt (% Mg i. d. Tr. Subst.) im Korn bzw. Stroh von Hafer in Abhängigkeit von der Mg-Verfügbarkeit im Boden (Grimme, pers. Mitt.)

wichtig zu wissen, wenn man die steuernden Einflüsse der Mg-Ernährung auf die Ertrags- und Qualitätsbildung der Pflanze erkennen will. Gerade im Hinblick auf die große Bedeutung dieses Elementes für die Tier- und Humanernährung ist wichtig zu wissen, in welchen Bindungsformen das Mg in der Pflanze vorkommt, welche Stoffgruppen durch die Mg-Versorgung besonders beeinflusst werden und welche Interaktionen eventuell bei der Verwertung des Mg im tierischen Verdauungstrakt auftreten können. Bekanntlich kann die Mg-Resorption des Wiederkäuers durch zu geringe Na-Gehalte im Futter ebenso verschlechtert werden (Martens 1982) wie durch zu hohe Al-Gehalte (Allen and Robinson 1980, Grimme 1983), durch zu hohe Rohprotein- und Lipidgehalte (Kemp et al. 1966) oder auch durch zu hohe Aconitatgehalte (Mayland et al. 1975). Bei solcher Vielfalt in der Ätiologie von Mg-Mangelzuständen bei Tier und Mensch (Bergmann und Schaumann 1984) sollte auch in der Pflanzenphysiologie dem Mg mehr Beachtung geschenkt werden.

#### Literatur

- [1] Allen, V. G. und D. L. Robinson: Occurrence of Al and Mn in grass tetany cases and their effects on the solubility of Ca and Mg in vitro. *Agron. J.* 72, 957–960 (1980)
- [2] Arnold, G. H.: Potassium regime, dry-matter yield, and magnesium

content of grass. In: Constraints to grass growth and grassland output. Gent 1978, 9.42–9.53.

- [3] Bergmann, W.: Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1983
- [4] Bergmann, W. und E. Schaumann: Ein Beitrag zur Magnesium-Therapie in der Allgemeinpraxis des Arztes. *Magnesium-Bulletin* 6, 1–8 (1984)
- [5] Beringer, H. und H. Forster: Einfluß variiert Mg-Ernährung auf Tausendkorngewicht und P-Fractionen des Gerstenkorns. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 144, 8–15 (1981)
- [6] Borowskij, M. I., G. Karaiwanow, W. Schuster, H. T. Böhm, R. Marquard und X. H. Michailenko: Untersuchungen zur Verbesserung des Proteingehaltes und der Proteinqualität von Mais. *Angew. Botanik* 56, 179–189 (1982)
- [7] Briskin, D. P. und R. J. Poole: Characterization of a K-stimulated adeninetriphosphatase associated with the plasma membrane of red beet. *Plant Physiol.* 71, 350–355 (1983a)
- [8] Briskin, D. P. und R. J. Poole: Role of magnesium in the plasma membrane ATPase of red beet. *Plant Physiol.* 71, 969–971 (1983b)
- [9] Demming, B. und H. Gimmier: Properties of the isolated intact chloroplast at cytoplasmic K<sup>+</sup> concentrations. *Plant Physiol.* 73, 169–174 (1983)
- [10] Forster, H.: Einfluß von unterschiedlich starkem Magnesiummangel bei Gerste auf den Kornertrag und seine Komponenten. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 143, 627–637 (1980)
- [11] Fox, R. H. und W. P. Piekielek: Soil magnesium level, corn (*Zea mays* L.) yield, and magnesium uptake. *Commun. in Soil Sci. Plant Anal.* 15(2), 109–123 (1984)
- [12] Grimme, H.: The effect of Al on Mg uptake and yield of oats. *Proc. Ninth Intern. Plant Nutrition Colloquium*, Vol. 1, Warwick University, England, 198–203 (1982)
- [13] Grimme, H.: Aluminium induced magnesium deficiency in oats. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 146, 666–676 (1983)
- [14] Haub, G.: Empfehlungen zur Stiellähmebekämpfung. *Der deutsche Weinbau* 18, 1057–1062 (1983)
- [15] Heldt, H. W.: Light-dependent changes of stromal H<sup>+</sup> and Mg<sup>2+</sup> concentrations controlling CO<sub>2</sub> fixation. *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Vol. 6. Eds. M. Gibbs and E. Latzko. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York, 202–206
- [16] Hildebrandt, E.-A. und H. Beringer: Die Mg-Versorgung von Kulturpflanzen in modernen Düngungs-

- systemen. *Der Krankenhausarzt* **51**, 474–481 (1978)
- [17] *Huber, St. C.*: Regulation of chloroplast photosynthetic activity by exogenous magnesium. *Plant Physiol.* **62**, 321–325 (1978)
- [18] *Jungk, A.*: Beeinflussung des Vitamin- und Mineralstoffgehaltes von Pflanzen durch Züchtung und Anbaumaßnahmen. *Landw. Forsch.* **29**, Sdh. 32 II, 222–234 (1976)
- [19] *Kemp, A., W. B. Deijs* und *E. Kluyvers*: Influence of higher fatty acids on the availability of magnesium in milking cows. *Neth. J. Agr. Sci.* **14**, 290–295 (1966)
- [20] *Kiss, S. A.*: Das Magnesium und dessen Rolle in der Pflanze. *Magnesium-Bulletin* **3**, 1a, 6–12 (1981)
- [21] *Lantzsch, H. J., H. Schenckel* und *I. Nicklerl*: Zn availability in grains and legumes. In trace element metabolism in man and animals. 3. Ed. *M. Kirchgessner*, Arbeitskreis für Tierernährungsforschung, Freising-Weißenstephan, 460–463 (1978)
- [22] *Lott, J. N. A.* und *E. Spitzer*: X-ray analysis studies of elements stored in protein body globoid crystals of Triticum grains. *Plant Physiol.* **66**, 494–499 (1980)
- [23] *Lott, J. N. A., J. S. Greenwood* und *C. M. Vollmer*: Energy-dispersive x-ray analysis of phosphorus, potassium, magnesium, and calcium in globoid crystals in protein bodies from different regions of Cucurbita maxima embryos. *Plant Physiol.* **61**, 984–988 (1978)
- [24] *Martens, H.*: Futterzusammensetzung und Magnesiumverdaulichkeit bei Wiederkäuern. *Der Tierzüchter* Nr. 6, 214–217 (1982)
- [25] *Mayland, H. F., D. L. Grunes* et al.: Nitrogen effects on crested wheatgrass as related to forage quality indices of grass tetany. *Agron. J.* **67**, 411–414 (1975)
- [26] *McNeil, D. L.*: The role of the stem in phloem loading of minerals in Lupinus albus L. cv. ultra. *Ann. Bot.* **45**, 329–338 (1980)
- [27] *Mengel, K.* und *H. E. Haeder*: Effect of potassium supply on the rate of phloem sap exudation and the composition of phloem sap of Ricinus communis. *Plant Physiol.* **59**, 282–284 (1977)
- [28] *Mengel, K.* und *E. A. Kirkby*: Principles of Plant Nutrition. 3rd Ed., Intern. Potash Institute Bern, Switzerland 1982
- [29] *Michael, G.*: Uptake and distribution of magnesium and its role in higher green plants. *Bodenk. u. Pflanzenernähr.* **25**, 65–120 (1941)
- [30] *Michael, B., Zink, F.* und *Lantzsch, H. J.*: Effect of phosphate application on phytin-phosphorus and other phosphate fractions in developing wheat grains. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* **143**, 369–376 (1980)
- [31] *Neales, T. F.*: Components of the total magnesium content within the leaves of white clover and perennial rye grass. *Nature* **177**, 388–389 (1956)
- [32] *Ogawa, M., K. Tanaka* und *Z. Kasai*: Accumulation of phosphorus, magnesium and potassium in developing rice grains: followed by electron microprobe X-ray analysis focusing on the aleurone layer. *Plant & Cell Physiol.* **20**(1), 19–27 (1979)
- [33] *Panak, H.* und *T. Wojnowska*: The effect of magnesium, potassium and various nitrogen forms on the synthesis of pigments and magnesium uptake by cock's foot. *Polish J. Soil Sci.* **9**, 153–159 (1976)
- [34] *Papenfuss, K. H.* und *E. Schlichting*: Bestimmende Faktoren des Mg-Haushaltes von Böden in der Bundesrepublik Deutschland. *Der Krankenhausarzt* **51**, 469–471 (1978)
- [35] *Pomeroy, M. K.* und *E. J. McMurchie*: A comparison of the properties of ATPase associated with wheat and cauliflower plasma membranes. *Plant Physiol.* **69**, 1241–1246 (1982)
- [36] *Pontis, H. G.*: On the scent of the riddle of sucrose. *TIBS*, June 1978, 137–139
- [37] *Portis, A. R.*: Evidence of a low stromal Mg<sup>2+</sup> concentration in intact chloroplasts in the dark. I. Studies with the ionophore A 23187. *Plant Physiol.* **67**, 985–989 (1981)
- [38] *Rufty, T. W. jr., P. S. Kerr* und *S. C. Huber*: Characterization of diurnal changes in activities of enzymes involved in sucrose biosynthesis. *Plant Physiol.* **73**, 428–433 (1983)
- [39] *Schmid, R.*: Pflanzenverfügbares Magnesium in Acker- und Grünlandböden. *Der Krankenhausarzt* **51**, 472–473 (1978)
- [40] *Schwartz, S.* und *B. Bar-Yosef*: Magnesium uptake by tomato plants as affected by Mg and Ca concentration in solution culture and plant age. *Agron. J.* **75**, 267–272 (1983)
- [41] *Stout, R. G.* und *R. E. Cleland*: Evidence for a Cl<sup>-</sup>-stimulated Mg-ATP-ase proton pump in oat root membranes. *Plant Physiol.* **69**, 798–803 (1982)
- [42] *Theiler, R.* und *A. Leonhardt*: Die Vorhersage der Stielähme der Trauben als Voraussetzung für eine gezielte Bekämpfung. *Der Badische Winzer* **6**, 282–292 (1984)
- [43] *Walker, D. A.*: Regulation of starch synthesis in leaves — the role of orthophosphate. *Proc. 15th Colloq. Intern. Potash Institute, Berne*, 195–207 (1980)
- [44] *Wenzel, W.*: Der Einfluß der Versorgung der Pflanzen mit Phosphorsäure auf ihren Gehalt an P-haltigen Verbindungen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* **79**, 247–260 (1957)
- [45] *Werk, O.*: Untersuchungen über den Mg-Gehalt im Futter, Pansen- und Blutsrum bei Milchkühen. *Der Krankenhausarzt* **51**, 486–488 (1978)

Für die Verfasser: Prof. Dr. H. Beringer,  
Landw. Forschungsanstalt Bünthof,  
Bünteweg 8, 3000 Hannover 71