

Der Einfluß von Kalium- und Stickstoffversorgung auf die Spaltöffnungsbewegung von *Phaseolus vulgaris* L. in verschiedenen Tageslängen

PETRA HUDLER und K. BURIAN

Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien,
Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich**The Influence of Potassium and Nitrogen Nutrition on Stomatal Aperture of *Phaseolus vulgaris* L. in Different Daylengths**

Abstract. Potassium (K^+) and nitrogen (N) supply affect stomatal apertures within the daylength conditions. There is a negative proportion between potassium supply and stomatal pore area: the smallest pores were to be found in the plants with K^+ surplus, whereas the plants in K^+ shortage had the largest pores. This is interpreted as a reaction of the plant to get more ions by an increased transpiration stream. With different nitrogen concentrations in the supply solution a similar proportion could be found, with the exception of the condition "N shortage in shortday", and further testing is necessary. The ionic supply has a parallel effect in both daylengths.

Wie in der Arbeit von Hudler und Burian (1986) gezeigt werden konnte, sind bei Bohnenpflanzen, die im Kurztag (KT) gehalten werden, die Spaltöffnungen weiter geöffnet als bei solchen, die im Langtag (LT) gehalten werden. Da vermutet wurde, daß dieser Erscheinung eine photomorphogenetische Steuerung zugrunde liegt, war die nächste Frage, ob Nährstoffunter- oder -übersorgung von Pflanzen bei unterschiedlichen Tageslängen zusätzlich verschieden wirksam ist. Die protoplasmatische Permeabilität von Bohdensämlingen z.B. wird nämlich vom Photoequilibrium beeinflußt (Lecock und Buffel 1986).

Im Versuch wurde die Kalium (K^+) Versorgung als Parameter gewählt, da ja K^+ wesentlich am Mechanismus der Spaltenbewegung beteiligt ist (Outlaw 1983, Zeiger 1983). Bekanntlich wird ja die Öffnungsbewegung dadurch bewirkt, daß K^+ entlang eines Konzentrationsgradienten in die Schließzellen aufgenommen wird. Durch die Erhöhung des osmotischen Potentials nach dem Ausgleich des entsprechenden elektrischen Gradienten durch verschiedene zur Diskussion stehende Anionen wird ein Einströmen von Wasser und damit eine Turgorerhöhung in den Schließzellen bewirkt. Dann folgt das Öffnen des Spaltes. K^+ ist aber außerdem an wesentlichen Stoffwechselvorgängen beteiligt, wobei z.B. Freeman (1967) und Jones (1961) widersprechende Angaben über den Einfluß auf Proteinsynthese und Stoffwechsel der organischen Säuren

Eingegangen: 1. März 1990; Angenommen: 15. August 1990.

machen. Den K^+ Einfluß auf die Transpirationsrate bei Weizen und Erbsen gibt Brag (1972) dahingehend an, daß bei stärkster K^+ Konzentration in der Nährlösung der Wert am niedrigsten ist. Andererseits wird von Rao und Rao (1983) für *Cajanus cajan* beschrieben, daß die Pflanzen mit K^+ Mangel die kleineren Spalten aufweisen im Vergleich zu gut mit K^+ versorgten Pflanzen.

Im Versuch wurde weiters auch die Stickstoff (N) Versorgung berücksichtigt, da ja N sehr komplex in verschiedene Stoffwechselwege integriert ist und seine Wirkung auf Proteinsynthese und Wasserhaushalt auch wesentlich die Ertragsleistung von Pflanzen beeinflusst. Shimshi (1970a,b) zeigte an Bohnen, daß N Mangel den stomatären Widerstand bei gleichzeitiger Reduktion der Transpirationsrate erhöht. Er weist ausdrücklich auf die Komplexität des Vorganges unter Berücksichtigung des Chlorophyllmangels der Pflanzen hin, der eine geänderte CO_2 Aufnahme im Mesophyll bedingt, was auch das Gleichgewicht im Wasserhaushalt verschieben könnte. Radin und Parker (1979a,b) konnten an Baumwollpflanzen bei N Mangel eine stark reduzierte Wasserdampfabgabe im Vergleich zu gut mit N versorgten Pflanzen feststellen; außerdem schien ihnen der N Mangel die Empfindlichkeit der Stomata für streßbedingte Schließbereitschaft zu vergrößern. In einem landwirtschaftlichen Feldversuch wertete Ptáčková (1986) viele kleine Stomata bei vollständiger PKN Düngung aus, während bei N Mangel nur eine niedrigere Anzahl von Spaltenapparaten ermittelt wurde.

Angeregt durch die verschiedenen und z.T. widersprüchlichen Literaturangaben wurde nun eine Versuchsreihe durchgeführt, die zeigen konnte, daß die Nährstoffversorgung sehr wohl einen Einfluß auf die Zentralspaltgröße hat, wobei das Hauptkriterium nach wie vor die Tageslänge bleibt.

MATERIAL UND METHODIK

In Klimaschränken der Firma Warchalowski, Wien, wurden Buschbohnen (*Phaseolus vulgaris* L. var. *nanus* cv. Sabo Processor) 21 Tage lang in Kurztag- oder Langtagbedingungen mit 8 Stunden Licht und 16 Stunden Dunkelheit (= KT) bzw. umgekehrt (= LT) herangezogen, nachdem sie im Dunkeln angekeimt worden waren. Die Nährlösung für die Hydrokultur wurde so abgestimmt, daß bei Mangel oder Überschuß eines Nährstoffes sich die übrigen Ionen in einer pflanzengerechten Balance befanden.

Die Temperatur betrug während der Lichtstunden und während der Dunkelperiode zwischen 18 und 21 °C. Die relative Luftfeuchte war immer höher als 70 %. Als Lichtquelle diente eine Osram Quecksilberdampflampe HQI-E 400 W/DH, die in Pflanzenhöhe einen Lichtgenuß von 80 bis 100 μmol Photonen $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ermöglichte. Der hellrote Spektralbereich um 660 nm war dabei mit 3.2 und der dunkelrote mit 1.9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vertreten, was einem Verhältnis von hellrot/dunkelrot von 1.7 entspricht. Wie bei Hudler und Burian (1986) genau beschrieben, wurden von Blattscheibchen der Primärblätter die Zentralspalten des Stomataapparates fotografiert und planimetrisch ausgewertet. Nach

Tabelle 1

Konzentration der Nährstoffe in den Nährlösungen [mmol]. Nährlösungen zusammengestellt von Frau Prof. M. Popp. Spurenelemente siehe Hudler 1985

Nährstoff	Ernährungsbedingung				
	Voll	– K	+ K	– N	+ N
KNO ₃	5	0.5	5	0	5
MgSO ₄	1	1	1	1	1
CaHPO ₄	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Ca(NO ₃) ₂	1	2.25	1	0	2.5
NH ₄ NO ₃	1	1	1	1	2
KCl			2.5	2.5	
K ₂ SO ₄			1.25	1.25	
CaCl ₂				1	

Vorversuchen war sichergestellt, daß die Handhabung des Pflanzenmaterials den tatsächlichen Öffnungszustand der Stomata nicht beeinträchtigte. Etwa 200 Flächenwerte, die von 10 bis 12 Pflanzen stammen, wurden für jede Kulturbedingung erfaßt und in der nachfolgenden statistischen Bearbeitung (Varianzanalyse für zwei unabhängige Variablen bzw. Einwegklassifikation) berücksichtigt. Dabei wurde das SPSS-Programm ANOVA zur Anwendung gebracht, und durch ONEWAY wurden in einzelnen Fällen noch zusätzliche Information gewonnen.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Bohnenpflanzen in Vollösung verfügen in Langtagbedingungen über kleinere mittlere Zentralspaltflächenwerte ($26.24 \mu\text{m}^2$) als im Kurztag (39.15). K^+ Mangel bewirkt in beiden Tageslängen vergrößerte Zentralspaltflächen im Vergleich zur Vollösung (LT: 30.32 ; KT: 39.98). K^+ Überschuß bewirkt sehr viel kleinere Werte im Langtag (24.03) wie auch im Kurztag (22.91) im Sinne einer Abstufung nach der K^+ Konzentration in der Nährlösung: mit abnehmender K^+ Versorgung tritt an den Pflanzen eine größere durchschnittliche Zentralspaltfläche auf.

Brag (1972) beschreibt für Weizen und Erbse, daß hoch K^+ dotierte Pflanzen über eine niedrigere Transpirationsrate verfügen als K^+ Mangelpflanzen. Er führt das auf verschiedene anatomische Veränderungen und vor allem auf die unterschiedliche Stomatafrequenz zurück, die aber in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht wurden. Peaslee und Moss (1968) weisen darauf hin, daß K^+ Mangelpflanzen von Mais enger geschlossene Spalten haben als voll ernährte, und Rao und Rao (1983) messen an *Cajanus cajan* bei K^+ Defizit kleinere Spaltenweiten als bei K^+ Versorgung.

Eine Erklärung für den Einfluß der unterschiedlichen K^+ Versorgung geht im vorliegenden Fall davon aus, daß im K^+ Mangel eine "Suchreaktion" der

Pflanze eintritt. Mittels eines erhöhten Transpirationsstroms, der eine Folge der weiter geöffneten Stomata ist, werden der Pflanze mehr Ionen verfügbar.

Der mit erhöhter Transpiration verbundene Wasserverlust ist in der Hydrokultur ohne Bedeutung.

In der mit K^+ Überschuß versehenen Nährlösung ist nur eine relativ geringere Öffnungsweite notwendig, um die benötigte Menge K^+ in die Pflanze aufnehmen zu können.

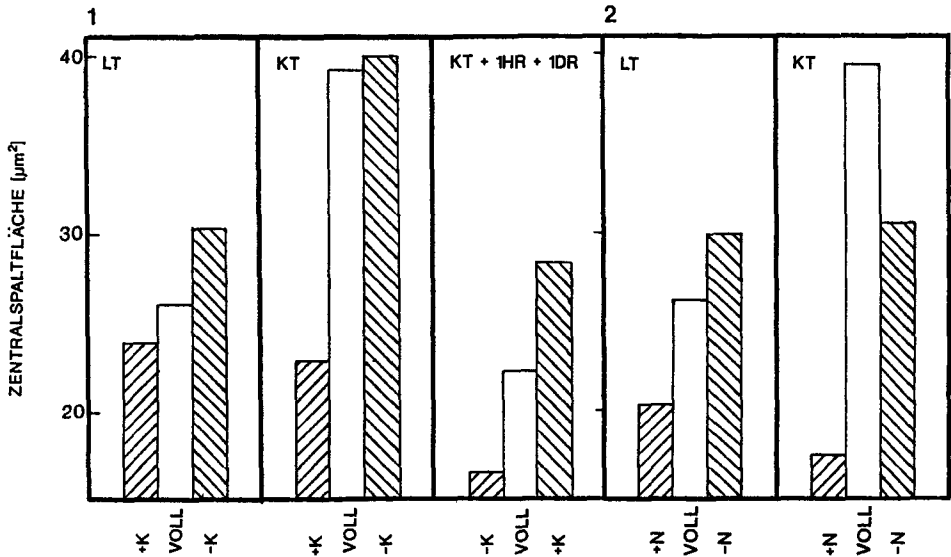


Abb. 1 und 2. Blockdiagramm der Mittelwerte der Zentralspaltflächen in Abhängigkeit von verschiedenen photoperiodischen Bedingungen und verschiedener K-Versorgung (Abb. 1) oder N-Versorgung (Abb. 2).

Die Komplexität der vorliegenden Versuchsreihe wird durch die Durchführung des Reversionsexperimentes noch erhöht, das ja eine vermutete Phytochromsteuerung erst eindeutig zeigen könnte. Die Lichtgabe von 1 Stunde Hellrot mit nachfolgend 1 Stunde Dunkelrot in der Mitte der Dunkelperiode zusätzlich zum KT läßt im Fall einer gelungenen Reversion ein Ergebnis erwarten, das dem im reinen KT ähnlich ist. Mit $22.35 \mu m^2$ in Vollösung, 28.40 in K^+ Mangel und 16.58 im K^+ Überschuß treten aber Zentralspaltflächenwerte auf, die weit entfernt von den KT Werten, sogar noch unter denen im LT, liegen.

Eine Reversion im Sinne der Mohr'schen Genaktivierungstheorie war nicht möglich (Mohr 1966).

Die abgestufte K^+ Versorgung bewirkt in allen drei Tagesbedingungen eine gleichsinnige Veränderung des Spaltöffungsverhaltens.

Bei variiertem Stickstoffversorgungs bedeutet viel N kleinere Spaltenflächen im Vergleich zur Vollösung, und das in beiden Tageslängen (LT: 20.29 ,

KT: $17,42 \mu\text{m}^2$). Der N Mangel bringt aber nur bei LT eine Vergrößerung der Zentralspaltflächenwerte gegenüber jenen in der Vollösung. (LT: $29,86 \mu\text{m}^2$). Im KT liegt die Größe des mittleren Zentralspalt zwischen N Überschuß- und Normalbedingung (30.51). In diesem Zusammenhang sind die bereits zit. Arbeiten von Shimshi (1970a,b) am interessantesten, da auch er mit Bohnen arbeitete, aber mit einer anderen Sorte und einer anderen Tagesperiodik von 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit. Es wird für N Mangel eine Erhöhung des stomatären Widerstandes angegeben, was – umgelegt auf den zugrunde liegenden Spaltöffnungszustand – mit dem KT Ergebnis der vorliegenden Arbeit übereinstimmt, dem LT Ergebnis aber widerspricht. Radin *et al.* (1985) beobachten in einem Feldversuch, daß N Mangelpflanzen von Baumwolle ihre Spalten schließen, wenn der Blatturgor abnimmt, gut mit N versorgte Pflanzen aber viel langsamer reagieren. Für Maispflanzen wird bei Bennett *et al.* (1986) angegeben, daß gute N Versorgung niederere stomatäre Widerstände bei niedrigerem Blattwasserpotential bewirkt. Ebenfalls für *Zea mays* wird von Poskuta und Indeka (1968) beschrieben, daß die Pflanzen ihre Spalten bei jedem Lichtregime fast geschlossen halten; nur an Blättern von mit N gedüngten Pflanzen zeigen die Spalten eine Dynamik, die dem Hell-Dunkel-Wechsel entspricht. Die Tageslängenverhältnisse in den drei zuletzt genannten Arbeiten sind aber mit denen der vorliegenden Arbeit nicht direkt vergleichbar, da in den zit. Arbeiten im Freiland bzw. Glashaus gemessen wurde.

Nach den vorliegenden Ergebnissen gestaltet sich eine Interpretation beim N Versuch als schwierig, da der Wert von N Mangel im KT keineswegs der Erwartung einer Abstufung nach gebotener N Menge entspricht. Aus diesem Grund wird vor einer genauen Überprüfung des Ergebnisses von einer Interpretation dieses Wertes Abstand genommen. Die übrigen Ergebnisse dieser Versuchsreihe lassen ja einen analogen Schluß wie beim K^+ Experiment, nämlich ein verkehrt proportionales Verhältnis von Spaltöffnungsflächenwert und angebotenen Nährion, durchaus zu.

Hingewiesen sein soll auf alle Fälle auch auf eine in der Literatur beschriebene Wechselwirkung zwischen K^+ und N Stoffwechsel. So wird für zwei *Commelinaceae* gezeigt, daß in jungen Blättern von im N Mangel gehaltenen Pflanzen auffällig viel K^+ enthalten ist bzw. das K^+ zu Ca^{++} Verhältnis stark verschoben ist (Lötsch 1971), worauf auch der sukkulente Habitus zurückgeführt wird. Im Gegensatz zum vorliegenden Ergebnis berichten Thesa und Eck (1984), daß gute N Versorgung den Diffusionswiderstand für Wasserdampf erhöht, aber gleichzeitig keinen Einfluß auf die K^+ Aufnahme bzw. Akkumulation in Maispflanzen hat.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde durch ein Forschungsstipendium des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung an Frau Dr. Petra Hudler überhaupt erst ermöglicht.

Die Autoren danken Herrn Doz. Dr. W. Timischl für Beratung und Unterstützung bei der Durchführung der statistischen Berechnungen.

Die Ergebnisse des Experiments mit Vollösung im KT und im LT wurden von Frau Mag. Maria Gerstenmayer zur Verfügung gestellt.

LITERATUR

- Bennett, J. M., Jones, J. W., Zur, B., Hammond, L. C.: Interactive effects of nitrogen and water stresses on water relations of field-grown corn leaves. – *Agron. J.* **78** : 273–280, 1986.
- Brag, H.: The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. – *Physiol. Plant.* **26** : 250–257, 1972.
- Freeman, G. G.: Studies on potassium nutrition of plants. II. Some effects of potassium deficiency on the organic acids of leaves. – *J. Sci. Fol. Agr.* **18** : 569–576, 1967.
- Hudler, P.: Langtag-, Kurztag- und Störlichtwirkungen auf die Öffnungsfähigkeit pflanzlicher Stomata. – Thesis, Univ. Wien, Wien 1985.
- Hudler, P., Burian, K.: Die Tageslängen-Abhängigkeit der Spaltöffnungsbewegung bei *Phaseolus vulgaris* L. – *Photosynthetica* **20** : 385–390, 1986.
- Jones, L. H.: Some effects of potassium deficiency on the metabolism of the tomato plant. – *Can. J. Bot.* **39** : 593–606, 1961.
- Lecock, F. E., Buffel, K. A.: Photoequilibrium and cycling rate determine the water permeability in etiolated *Phaseolus* and *Avena* seedlings. – *Arch. int. Physiol. Biochem.* **94** : 1986.
- Lötsch, B.: Sukkulenz und Kaliumspeicherung von Stickstoffmangelpflanzen. – *Z. Pflanzenphysiol.* **64** : 393–399, 1971.
- Mohr, H.: Differential gene activation as a mode of P_{730} . – *Photochem. Photobiol.* **5** : 469–483, 1966.
- Outlaw, W. H., Jr.: Current concepts on the role of potassium in the stomatal movements. – *Physiol. Plant.* **59** : 302–311, 1983.
- Peaslee, D. E., Moss, D. N.: Stomatal conductivities in K-deficient leaves of maize (*Zea mays* L.). – *Crop Sci.* **8** : 427–430, 1968.
- Poskuta, J., Indeka, L.: The movements of stomata of maize leaves as influenced by the age, nitrogen nutrition and growth regulators. – *Bull. Acad. pol. Sci.* **16** : 779–782, 1968.
- Ptáčková, M.: [Einfluß der Düngung auf die Zahl und Größe der Stomata der Luzerne.] In *Tsch. – Rost. Výroba* **32** : 305–314, 1986.
- Radin, J. W., Mauney, J. R., Guinn, G.: Effects of N fertility on plant water relations and stomatal responses to water stress in irrigated cotton. – *Crop Sci.* **25** : 110–114, 1985.
- Radin, J. W., Parker, L. L.: Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. I. Dependence upon leaf structure. – *Plant. Physiol.* **64** : 495–498, 1979a.
- Radin, J. W., Parker, L. L.: Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. II. Environmental interactions on stomata. – *Plant. Physiol.* **64** : 499–501, 1979b.
- Rao, K. V., Rao, K. V.: Influences of potassium nutrition on stomatal behaviour, transpiration rate and leaf water potential of pigeon pea (*Cajanus cajan* L. Millsp.) in sand culture. – *Proc. indian Acad. Sci. (Plant Sci.)* **92** : 323–330, 1983.
- Shimshi, D.: The effect of nitrogen supply on transpiration and stomatal behaviour of beans (*Ph.v.*). – *New Phytol.* **69** : 405–412, 1970a.
- Shimshi, D.: The effect of nitrogen supply on some indices of plant-water relations of beans (*Ph.v.*). – *New Phytol.* **69** : 413–424, 1970b.
- Thesa, A. J., Eck, P.: The absorption of mineral nutrients by sweet corn seedlings (*Zea mays* L.) as affected by nitrogen fertilization and water stress. – *Turrialba* **34** : 215–220, 1984.
- Zeiger, E.: The biology of stomatal guard cells. – *Annu. Rev. Plant Physiol.* **34** : 441–475, 1983.