Bedeutung der innerpflanzlichen Stickstofftranslokation für die Ertragsbildung bei Raps (Brassica napus L.)

A. Kullmann und G. Geisler

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Kiel, FRG

1. Einleitung

Raps (Brassica napus L.) hat als Kulturpflanze der kühl-gemäßigten Klimazone in der Landwirtschaft eine große Bedeutung. Der Flächenertrag des Rapses setzt sich aus den Komponenten Anzahl Pflanzen/Fläche, Anzahl schotentragender Triebe/Pflanze, Anzahl Schoten/Trieb, durchschnittliche Samenzahl/Schote und dem durchschnittlichen Samengewicht zusammen. Dazu kommen der Öl- und Eiweißgehalt und deren Zusammensetzung.Die Samen enthalten ca. 40% Öl und 20% Protein. Deswegen hat Raps einen sehr hohen Nährstoffanspruch. Dies gilt insbesondere für die Stickstoffversorgung. Bis zum Spätherbst hat ein Rapsbestand bis zu 60 kg N/ha aufgenommen. Nach Verlusten während des Winters durch Witterungseinflüsse hat der Raps bis zum Blühbeginn sehr hohe Stickstoffaufnahmeraten, die mit dem Blühende rasch abnehmen. Gerade in diesem Zeitraum bildet die Rapspflanze wesentliche Komponenten des Ertrages aus. Während dieser Zeit spielt die innerpflanzliche Stickstoffverlagerung eine wesentliche Rolle. Die Abb. 1 stellt dies schematisch dar. Dabei kennzeichnen die Pfeile die Richtung und die Intensität des Stickstofftransportes.

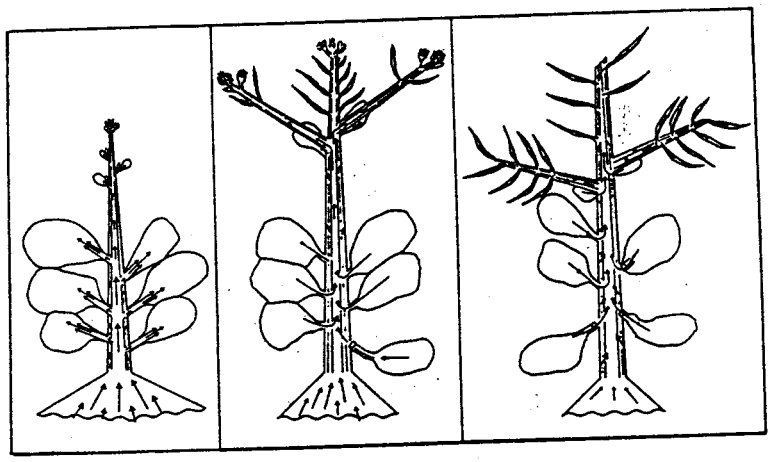

Abb. 1: Innerpflanzliche N-Translokation (schematisch)

Bis zum Blühbeginn sind die Hauptsproßachse und die basalen Laubblätter die wichtigsten Attraktionszentren (Abb. 1, links). Die Wurzel nimmt jetzt noch Stickstoff aus dem Nährsubstrat auf. Während der Blüte findet bereits eine innerpflanzliche Stickstoffumverteilung statt (Abb. 1, Mitte). Ältere Blät

ter lagern Stickstoff aus, den Blüten bzw. Fruchtstände aufzunehmen beginnen. Nach der Blüte sind die Ertragsorgane fast völlig auf den Stickstoff angewiesen, der aus der vegetativen Pflanzenmasse exportiert wird. Innerhalb der Frucht (Schote) findet ein Stickstofftransport aus den Schotenwänden in die Samen statt (Abb. 1, rechts).
Teilaspekte von Translokationsvorgängen bei Raps sind bisher hauptsächlich mit Hilfe von radioaktivem ^{14}C und $^{14}CO_2$ untersucht worden (Freyman, S. et untersucht worden (Freyman et al. 1973; Major & Charnetzki 1976; Major et al. 1978; Pechan et al. 1980; Rood et al. 1984). Die Bedeutung der Fruchtwand als Stickstoffreservoir beschreiben Diepenbrock und Geisler (1978).
Der im Folgenden beschriebene Versuch wurde durchgeführt, um die grundlegenden Vorgände der Stickstofftranslokation und deren Bedeutung für die Ertragsbildung quantitativ zu erfassen.

2. Material und Methoden

Der Versuch wurde mit der 0-Sommerrapssorte "Loras" im Gewächshaus unter teilkontrollierten Bedingungen durchgeführt. Die Pflanzen wuchsen bei einer Tagestemperatur von 20°C und einer Nachttemperatur von 16°C auf.
Der photoperiodische Anspruch der Rapspflanzen wurde durch eine tägliche 14-stündige Zusatzbeleuchtung mit 400W Hg-Hochdrucklampen gedeckt.
Nach der Keimung der Rapssamen auf feuchten Schaumstoffmatten wuchsen die Rapspflanzen in Hydrokulturgefäßen auf. Die verwendete Nährlösung enthielt 112 ppm Stickstoff. Die Stickstoffversorgung erfolgte nur bis zum Blühbeginn der Pflanzen. Mit den anderen Nährelementen wurden die Pflanzen bis zur Abreife versorgt. Die Nährlösung wurde wöchentlich gewechselt.
Die Rapspflanzen wurden, um möglichst gleiche sink-source-Verhältnisse zu erhalten, standardisiert. Für jede Pflanze wurden nur der Haupttrieb und die fünf Seitentriebe erster Ordnung zugelassen. Alle weiteren sich entwikkelnden Triebe wurden so früh wie möglich entfernt. Weiterhin wurde die Anzahl der Schoten des Haupttriebes auf 60, die der Seitentriebe auf 40 begrenzt. Alle weiteren Knospen wurden entfernt. Täglich wurden alle neu geöffneten Knospen der Haupt- und Seitentriebe mit einem Pinsel bestäubt. Durch diese Mischbefruchtung wurde sichergestellt, daß sich aus jeder Knospe eine Schote entwickelte.
Die Probenahme erfolgte ab dem Blühbeginn des Haupttriebes an sechs Terminen. Der erste Erntetermin lag am Tag des Blühbeginns der Pflanze, fünf weitere folgten in Abständen von jeweils zwölf Tagen. An jedem Erntetermin wurden zehn Pflanzen geerntet. Die Abb. 2 zeigt die Aufteilung der Pflanze in die verschiedenen Fraktionen.
An Merkmalen wurden die Trockenmasse und die Stickstoffkonzentration nach Kjeldahl für die einzelnen Pflanzenteile bestimmt. Aus diesen beiden Merkmalen ergibt sich der absolute Stickstoffgehalt der Pflanzenteile.
Bei dem Versuch handelt es sich um eine volständig randomisierte Anlage mit multivariaten Beobachtungen. Vor Beginn der eigentlichen statistischen Auswertung wurden alle Datensätze auf ihre Normalvertielung, ihre Schiefe und Exzess untersucht. Die Daten wurden dann entsprechend der Versuchsanlage mit dem SPSS-Programm MANOVA mittels einer Profilanalyse (Hartung und Elpert, 1984) ausgewertet. Im Verlauf der Profilanalyse wurden drei Nullhypothesen getestet:

H_{01}: Die Profile sind parallel.
H_{02}: Die Profile sind konstant.
H_{03}: Es bestehen keine Niveauunterschiede zwischen den Profilen.

Die Ergebnisse wurden, soweit es die numerischen Größenordnungen zuließen, graphisch in Form der Profile dargestellt; ansonsten sind die Profile in Tabellen wiedergegeben.

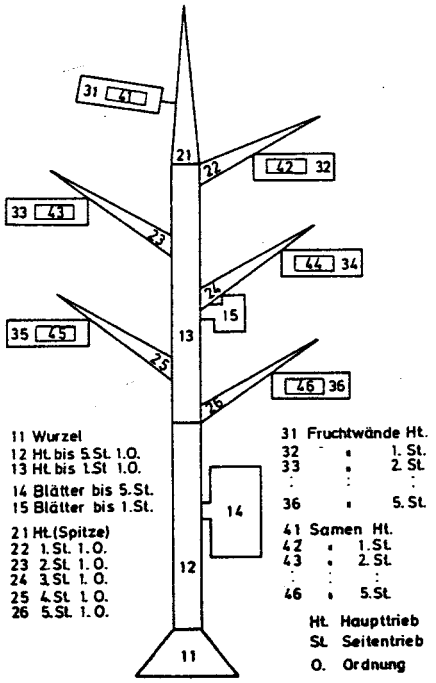

Abb. 2: Pflanzenfraktionen

Tab. 1: Trockenmassen der Fraktionen 11 bis 15 in g

Termin	Fraktion 11	12	13	14	15
1	3,76	10,00	0,09	20,38	0,06
2	4,76	19,87	0,72	20,84	0,18
3	4,85	17,31	0,73	18,54	0,19
4	5,22	21,86	0,98	19,30	0,20
5	4,99	21,34	0,90	16,33	0,19
6	5,22	21,97	0,96	16,40	0,13

3. Ergebnisse

3.1 Trockenmasseentwicklung

Die Gesamttrockenmasse der Pflanzen steigt von 34,9 g am 1. Termin auf 92,1 g bis zum 6. Termin an. Die einzelnen Pflanzenfraktionen tragen dazu in einem sehr unterschiedlichen Maße bei.
Die Tab. 1 zeigt die Trockenmasseentwicklung der Pflanzenfraktionen 11 bis 15 über die sechs Erntetermine. Mit dem Blühbeginn der Pflanzen (Termin 1) hat die Wurzel ihre maximale Trockenmasse ereicht. Der untere und obere Teil des Haupttriebes (12 und 13) nehmen signifikant bis zum 2. Termin an Trockenmasse zu. Die obere Blattfraktion (14) nimmt ab dem Blühbeginn nicht mehr an Trockenmasse zu. Die obere Blattfraktion (15) erhöht bis zum 2. Termin die Trockenmasse.
Der relative Anteil dieser fünf Fraktionen zusammen beträgt zum 1. Termin 98,4% der Gesamttrockenmasse dieses Termins. Bis zum 6. Termin fällt er auf 48,5% ab.

Die Abb. 3 zeigt die Profile der Trockenmassen der Haupt- und Seitentriebe (Fraktionen 21 bis 26), der Schotenwände (31 bis 36) und der Samen der Haupt- und Seitentriebe (41 bis 46).

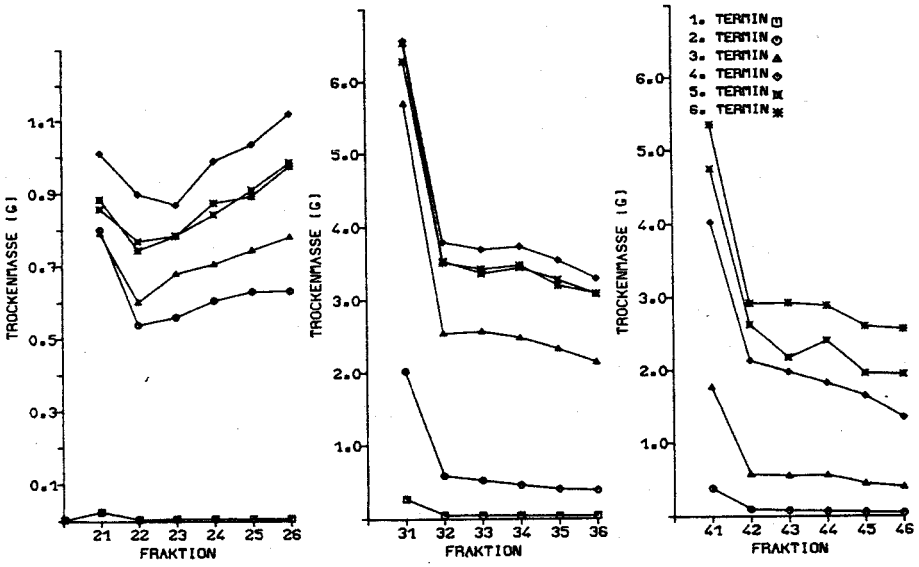

Abb. 3: Trockenmasseprofile der Fraktionen 21 bis 46

Die Haupt- und Seitentriebe haben bis zum 4. Termin ihre maximale Trockenmase ereicht. Die Trockenmassen zum 5. und 6. Termin liegen auf einem etwas niedrigeren Niveau. Innerhalb aller Profile nimmt die Trockenmasse vom 1. bis zum 5. Seitentrieb zu. Diese Gruppe der Haupt- und Seitentriebe, die bis zum 1. Termin erst einen relativen Anteil von 0,2% der Gesamttrockenmasse hat, ist zum 6. Termin mit 5,5% beteiligt.
Die Schotenwände der Haupt- und Seitentriebe (31 bis 36) zeigen eine große Trockenmassezunahme bis zum 4. Termin. Die Trockenmassen nehmen zum 5. und 6. Termin leicht ab. Innerhalb der Profile ist eine Abnahme der Trockenmassen der Schotenwände vom 1. bis zum 5. Seitentrieb zu erkennen. Der Anteil der Schotenwände an der Gesamttrockenmasse steigt von 1,5% zum 1. Termin auf 26,8% zum 4. Termin.
Die Samen der Haupt- und Seitentriebe (41 bis 46) steigern bis zum 6. Termin ihre Trockenmasse. Der Anteil der Samen an der Gesamttrockenmasse beträgt zum 6. Termin 21,1%.

3.2 Entwicklung der Stickstoffgehalte

Die Tab. 2 zeigt die absoluten Stickstoffgehalte der Fraktionen 11 bis 15. Während die Wurzel (11), der untere und obere Teil des Haupttriebes (12 und 13) und die oberen Blätter (15) vom 1. zum 2. Termin entweder ihren Stickstoffgehalt nicht verändern oder geringfügig steigern, setzt bei der Blattfraktion (14) eine Stickstoffauslagerung ein. Bis zum 5. Termin geben alle

Fraktionen sehr unterschiedliche Stickstoffmengen ab. Während die Wurzel ihren Stickstoffgehalt nur um wenige mg ändert, gibt der untere Teil des Haupttriebes 140 mg Stickstoff an die Pflanze ab. Der obere Teil des Haupttriebes (13), der aufgrund seiner geringen Trockenmasse nur sehr wenig Stickstoff enthält, gibt ca. die Hälfte seines Stickstoffes ab. Die untere Blattfraktion (14) gibt während des untersuchten Zeitraumes 700 mg Stickstoff ab. Die oberen Blätter (15) zeigen, wenn auch auf einem sehr viel niedrigeren Niveau, das gleiche Verhalten.

Tab. 2: Stickstoffgehalte der Fraktionen 11 bis 15 in mg

	Fraktion				
Termin	11	12	13	14	15
1	154,02	288,51	6,22	909,45	5,22
2	159,19	296,37	9,59	749,42	11,30
3	145,96	202,20	5,98	492,50	10,28
4	151,83	193,27	6,38	339,29	6,62
5	132,85	146,08	5,30	215,17	2,78
6	132,80	144,34	5,08	211,51	1,98

Die Abb. 4 zeigt die Veränderungen der Stickstoffgehalte der Haupt- und Seitentriebe, der Schotenwände und der Samen.

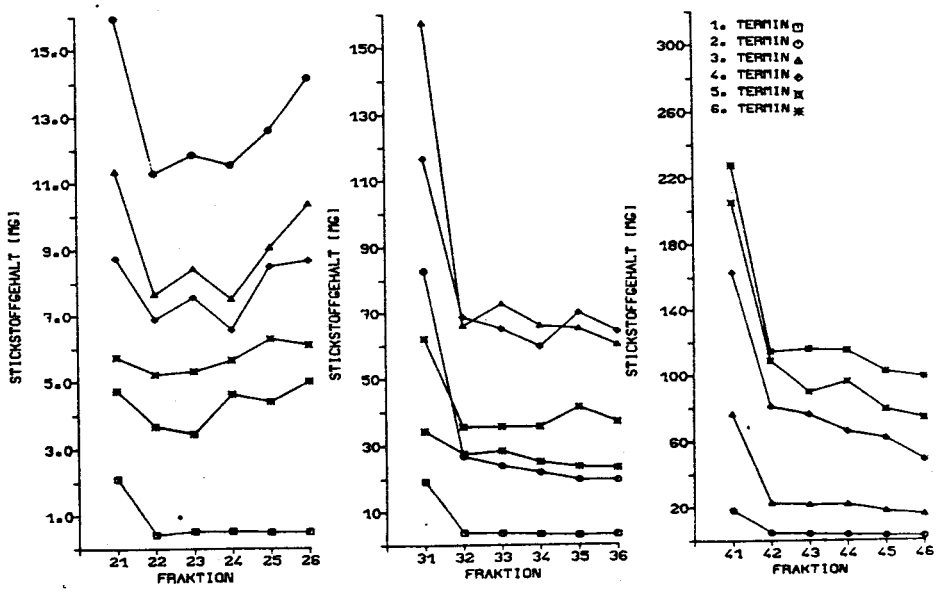

Abb. 4: Profile der Stickstoffgehalte der Fraktionen 21 bis 46 in mg

Die Haupt- und Seitentriebe haben bereits zum 2. Termin ihren maximalen Stickstoffgehalt erreicht. Bis zum 6. Termin nimtt der Stickstoffgehalt aller Fraktionen ab. Die verlager-ten Stickstoffmengen sind jedoch nur gering und liegen zwischen 6 und 10 mg Stickstoff.
Die Schotenwände der Haupt- und Seitentriebe (Fraktionen 31 bis 36) nehmen bis zum 3. Termin Stickstoff auf. Ab dem 4. Termin beginnen zunächst die Schotenwände des Haupttriebes, Stickstoff zu verlagern. Bis zum 6. Termin werden dann von allen Fraktionen größere Stickstoffmengen transloziert. Sie liegen in Größenordnungen zwischen 110 mg bei den Schotenwänden des Haupttriebes und 40 mg bei denen der einzelnen Seitentriebe.
Die Samen der Haupt- und Seitentriebe nehmen bis zum 6. Termin 770 mg Stickstoff auf.

4. Zusammenfassung

Ab dem Blühbeginn werden die Seitentriebe, die Schoten und die Samen gebildet, die den späteren Ertrag bilden. Den Stickstoff, der für dieses Wachstum benötigt wird, können die Pflanzen dieses Versuches nur durch Translokation aus älteren Gewebeteilen erhalten. Die Abbildungen zeigen, daß der verlagerte Stickstoff zunächst für die Ausbildung der Seitentriebe und Schotenwände verwendet wird. Erst nach dieser Phase werden auch die Schotenwände, neben anderen vegetativen Pflanzenteilen zu source-Größen, welche die Samen mit Stickstoff versorgen.
Bei den abgereiften Pflanzen beträgt der Anteil der Schotenwände an der Gesamttrockenmasse 25%, der der Samen 21%. Dabei enthalten die Samen 52% und die Schotenwände 11,8% des Gesamtstickstoffes der Pflanze. Der größte Teil dieses Stickstoffes stammt aus der Blattfraktion (14), gefolgt von der Haupttriebfraktion (12). Die Stickstoffverlagerungen der Wurzel und der Seitentriebe haben für die Ertragsbildung nur eine geringe Bedeutung.

5. Literatur

Diepenbrock, W. und G. Geisler, 1978: Untersuchungen zur Bedeutung der Fruchtwand der Rapsschote als Organ der Assimilatbildung und als Stickstoffreservoir für die Samen. Z. Acker- und Pflanzenbau 146: 54 - 67

Freyman, S. et al., 1973: Role of leaves in the formation of seed in rape. Can. J. Plant Sci. 53: 693 - 694

Hartung, J. und B. Elpert, 1984: Multivariate Statistik. R. Oldenbourg Verlag München, Wien

Major, D.J. and W.A. Charnetski, 1976: Distribution of ^{14}C-labeled assimilates in plants. Crop Science, 16: 530 - 532

Major, D.J. et al., 1978: Distribution of photosynthates after $^{14}CO_2$-assimilation by stems, leaves and pods of rape plants. Can. J. Plant Sci. 58: 783 - 787

Pechan, P.W. et al., 1980: The use of radiography in studies of pod growth in oilseed rape (Brassica napus L.). J. agric. Sci., Camb. 95: 25 - 27

Rood, S.B. et al., 1984: Seasonal changes in $^{14}CO_2$- assimilation and ^{14}C-translocation in oilseed rape. Fields Crops Research 8: 341 - 348