

Spontane Transpirationsänderungen unter konstanten Umgebungsbedingungen

Autor(en): **Brunner, Ulrich / Eller, Benno M.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **85 (1975)**

Heft 4

PDF erstellt am: **20.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-60185>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Spontane Transpirationsänderungen unter konstanten Umgebungsbedingungen

Ulrich Brunner und Benno M. Eller

Institut für Pflanzenbiologie
der Universität Zürich

Manuskript eingegangen am 2. April 1976

Im Rahmen einer Arbeit zur Messung mikrometeorologischer Energieumsätze an Blättern (Brunner 1975) wurde ein permanent nachfüllbares Wägepotometer mit hoher Auflösung konstruiert. Ein zweites, identisches Gerät diente als Thermobarometer. Für längere Messperioden konnte das Potometer belüftet werden. Die Problemstellung erforderte Messungen an einzelnen Blättern. Um die mögliche Xylemkavitation nach dem Abschneiden von Blättern unter Wasser zu eliminieren, wurden bewurzelte Einblattpflanzen verwendet. Dies ergab zugleich auch die Möglichkeit, kurzzeitige physiologische Änderungen der Wasseraufnahme einzelner Blätter unter physiologisch einwandfreien Bedingungen zu messen. Bei Untersuchungen mit Pflanzen, die mehrere Blätter tragen, sind die physiologischen Reaktionen der einzelnen Blätter nicht synchronisiert und die Messung ergibt zwangsläufig nur Mittelwerte.

Der mittels Wägepotometer bestimmte Wasserverlust eines Einzelblattes gibt unter konstanten Umgebungsbedingungen ein zuverlässiges Bild von den Veränderungen der Transpirationsverhältnisse, und die gleichzeitige Messung der Wasseraufnahme ermöglicht eine ununterbrochene Orientierung über den momentanen Wasserhaushalt in einem überschaubaren System. Eventuelle Phasenverschiebungen zwischen Transpiration und Absorption, beispielsweise nach einsetzender Belichtung (Mingeau 1969) oder bei zyklischen Änderungen der Transpiration (Lange et al. 1969) können leicht festgestellt werden. Unter den vielen Arbeiten über zyklische und nicht zyklische Schwankungen der Transpiration bei konstanten Umgebungsbedingungen (Barrs 1971) gibt es verhältnismässig wenige mit gleichzeitiger Transpirations- und Absorptionsmessung oder solche, die die Ursache von Zyklen untersuchen (Hopmans 1971, Cowan 1972). In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob Zyklen künstlich erzeugt werden können, wie beispielsweise bei Brograd und Johnson (1973) durch

Erhöhung des Nachleitwiderstandes im Xylem oder durch veränderte Absorptionsbedingungen bei den Wurzeln. Als fördernd für die Entstehung von Zyklen erwähnt Hopmans (1971) für Bohnenblätter tiefe Luft- und Bodenfeuchte bei geringer Einstrahlung, sowie schlechte Durchlüftung des Bodens. Einig sind sich verschiedene Autoren, dass die Bedingungen, unter denen Zyklen entstehen, nur schwer exakt definiert werden können.

Material und Methoden

Im normalen Tagesgang bei $25 \pm 5^{\circ} \text{C}$ und $60 \pm 10\%$ relativer Luftfeuchte im Treibhaus bewurzelte Blattstecklinge von *Piper betle* L. wurden in das Wägepotometer nach Abb. 1 gebracht und das Blatt horizontal zwischen in Windrichtung verlaufende Nylonfäden eingespannt. Der Wasserverlust wurde auf einer Präzisionsschnellwaage (Mettler, P 163 N) in Abständen von 3 bis 10 Minuten auf Milligramm genau ermittelt. Das Gesamtgewicht des Potometers betrug etwa 150 g. Die Messung der Absorption erfolgte gleichzeitig an einer geeichten Kapillare auf Mikroliter genau. Um den Einfluss von Druck- und Temperaturschwankungen auf die

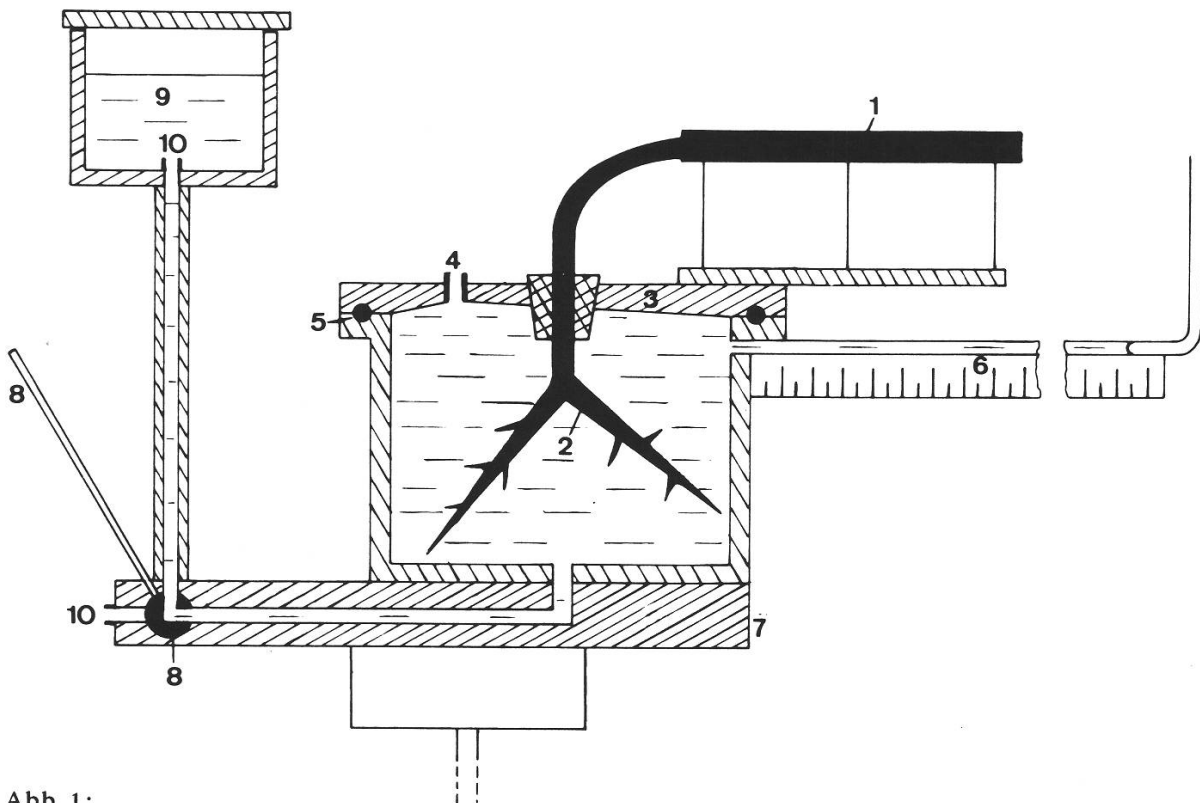


Abb. 1:

Konstruktionsprinzip des verwendeten Wägepotometers.

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1 Blatt mit Blatthalter | 7 Basisstück mit Befestigung auf Schnellwaage |
| 2 Wurzelbaum | 8 Zweiweghahn zur Nachfüllung während der Messung |
| 3 Deckel | 9 Vorratsgefäß mit aufliegendem Deckel |
| 4 Verschliessbarer Entlüftungskonus | 10 Belüftungstutzen für Belüftungen ausserhalb der Messzeit |
| 5 O-Ring-Dichtung | |
| 6 Kapillare mit Masstab | |

Messung zu erfassen, wurde an einem genau gleich gebauten Gerät, das als Thermobarometer diente, gleichzeitig das von der Kapillare angezeigte Flüssigkeitsvolumen abgelesen und der Wert der Kapillaren des Messpotometers entsprechend korrigiert. Beim Einfüllen von Wasser in das Potometer können allenfalls verbleibende Luftblasen ohne Schwierigkeiten am Entlüftungsstutzen gesammelt und infolge des konischen Deckels leicht entlassen werden. Die Bauweise des Gerätes erlaubt periodisches Belüften. Diese Belüftung ist notwendig, soll die gleiche Pflanze während Wochen in Hydrokultur gehalten werden, und ist für Versuche an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen notwendig, sofern reproduzierbare Resultate erhalten werden sollen.

Die Messungen wurden in einer Pflanzenwuchskammer (Weiss, 1220 E-OJU-P) durchgeführt. Eine Armstulpenwand anstelle der Prüfraumtüre erlaubte alle Messmanipulationen mit minimaler Störung des eingestellten Klimas. Die Experimente erfolgten unter Kunstlicht mit rund 20 mW cm^{-2} Bestrahlungsstärke mit hauptsächlichem Anteil im sichtbaren Strahlungsbereich. Der Messwert in Lux war 40 klx. Die Messung der kurzwelligen Einstrahlung erfolgte mit einem Solarimeter (Kipp und Zonen, CM 5), jene der Totalstrahlung mit einem Pyrradiometer (Observat. Davos, PD1-QK). Die Blattemperatur wurde berührungslos differentiell mit einem Infrarotstrahlungsthermometer (Barnes, PRT 10) erfasst. Als Referenz diente ein schwarzer Hohlkörper, dessen Temperatur mit einem Platinwiderstandsthermometer gemessen wurde. Die Blätter wurden mit einem Laminargebläse konstant bewindet und die Windgeschwindigkeit auf der Luvseite des Blattes mit einem Hitzdraht-Anemometer (Fuess) bestimmt. Ein Teil der Luft wurde zwischen Blatt und Gebläse abgesaugt und mittels Feuchteführer (Rotronic, Hygron N), sowie einem Platinwiderstandsthermometer die relative Luftfeuchte beziehungsweise die Lufttemperatur gemessen. Gleichzeitig und unabhängig davon wurden Temperatur und Feuchte von speziellen Fühlern der Klimakammer kontrolliert. Die Berechnung der Diffusionswiderstände erfolgte nach Gaastra (1959) und Gates (1962).

Beobachtungen

Bei der hier verwendeten Versuchspflanze (*Piper betle* L.) traten grössere zyklische Veränderungen oder kurzzeitige Unterbrüche der Transpiration unter konstanten Umgebungsbedingungen nur sehr selten auf. Zyklen grösserer Amplitude können bei dieser Art nicht als normales Regelverhalten betrachtet werden. Frisch aus dem Treibhaus geholte Pflanzen zeigten in der Klimakammer ununterbrochen über mehrere Stunden ein Verhalten wie in Abb. 2. Die Versuche konnten anderntags mit genau denselben Resultaten wiederholt werden, sofern die Pflanze keinen zu hohen Temperaturen und hohen Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und Umgebungsluft ausgesetzt worden waren und eine Belüftungsperiode den einzelnen Versuchsserien zwischengeschaltet war.

Erhöhen der Windgeschwindigkeit von 1 m s^{-1} auf 2 m s^{-1} (Abb. 2) verändert die Transpiration wenig, was bei unverändertem Öffnungsgrad der Stomata aufgrund der Windabhängigkeit des externen Diffusionswiderstandes und der Blattemperatur (Gates 1962), zu erwarten ist. Nach der Erhöhung auf 4 m s^{-1} tritt jedoch eine vorübergehende Verminderung (R in Abb. 2) der Transpiration ein, allerdings erst mit einer gewissen Verzögerung. Dies kann nur mit einem vorübergehenden Stomatschluss trotz genügender Wasserabsorption der Wurzeln gedeutet werden. Der aus den Umgebungsparametern und dem Gewichtsverlust berechnete Diffusionswiderstand des Blattes ist auch ohne diese Reduktion bei 4 m s^{-1} Windgeschwindigkeit etwas geringer. Bei den in Abb. 2 dargestellten Bedingungen für den Wasserhaushalt treten

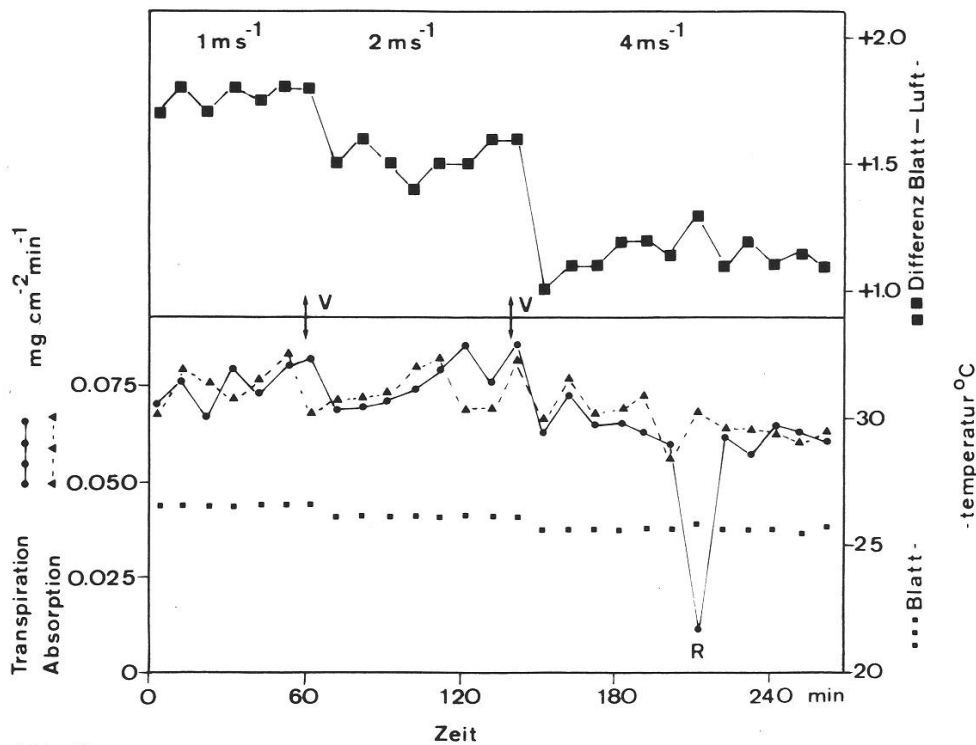


Abb. 2:

Verlauf der Blattemperatur, Transpiration und Absorption nach Erhöhung der Windgeschwindigkeit (V).

R vorübergehendes Schliessen der Stomata. Lufttemperatur 24.8°C , relative Luftfeuchte 40%, total eingestrahlte Energie 51 mW cm^{-2} , kurzwelliger Anteil der Strahlung 18 mW cm^{-2} , mittlere innere Diffusionswiderstände $0.16, 0.17, 0.20 \text{ min cm}^{-1}$.

solche Unterbrüche selten auf. Dieser einmalige Unterbruch im Transpirationsverlauf konnte unter den genau gleichen Bedingungen mehrfach an aufeinanderfolgenden Tagen beobachtet werden, ohne dass Zyklen aufgetreten wären oder dass sich die Unterbrüche mehrfach wiederholt hätten. Es kann sich bei diesen Unterbrüchen nicht um Artefakte handeln, wurden doch sämtliche Umgebungsparameter unabhängig voneinander und teilweise simultan doppelt kontrolliert. Ein Effekt seitens der Messeinrichtung oder der Pflanzenwuchskammer kann daher ausgeschlossen werden. Bei schlechterem Auflösungsvermögen der Geräte und wenn nicht sämtliche Umgebungsparameter gegeneinander abgesichert werden können, werden solche kurzzeitige Transpirationseinbrüche leicht als blosse Messfehler missdeutet oder gehen bei Messungen an Pflanzen mit mehreren Blättern in deren Mittelwertmessung verloren. Die Beobachtung von Feinheiten des Regelverhaltens ist nur bei grosser Auflösung der Messapparatur möglich.

Mit der gleichen Zuverlässigkeit können auch die kurzzeitigen Reduktionen der Transpiration in Abb. 3 gedeutet werden. Hier wurde die ganze Pflanze absichtlich ohne Belüftung des Wurzelraumes bei hoher Temperatur und geringer relativer Luftfeuchte (40°C , 30% rel. Feuchte) während 6 Stunden belassen. Vorgängig der Stressbehandlung war die Wasserbilanz ausgeglichen wie bei den in Abb. 2 gezeigten Versuchen. Nach dem ersten Transpirationseinbruch bleibt die Absorption anhaltend vermindert und hinter der Transpiration zurück. Die Stomata schliessen in der Folge neuerdings vorübergehend und kurzzeitig. Die Unterbrüche wiederholen sich, jedoch

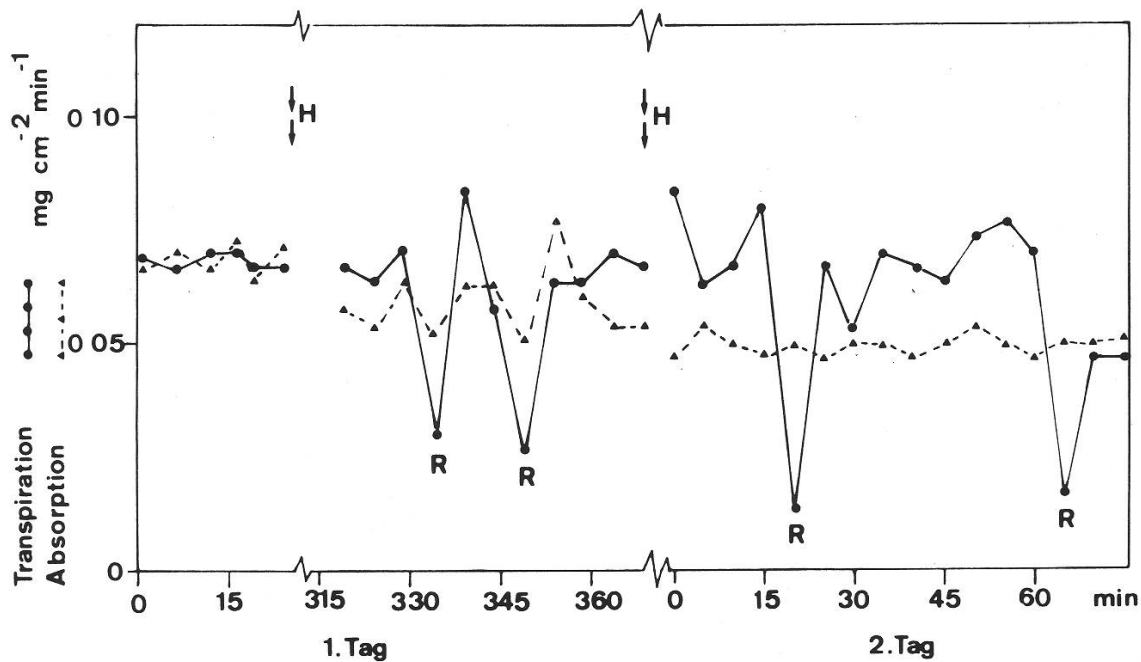


Abb. 3:

Vorübergehende Reduktion (R) der Transpiration bei konstanten Umgebungsbedingungen nach mehrstündigen Hitzestress (H) ohne Belüftung des Wurzelraumes. Lufttemperatur 23.5°C , Windgeschwindigkeit 1 m s^{-1} , relative Luftfeuchte 30%, totale eingestrahelte Energie 48 mW cm^{-2} , kurzwelliger Anteil der Strahlung 18 mW cm^{-2} .

nicht zyklisch. Sie nehmen sich wie kurzzeitige Erholungsphasen des Wasserhaushaltes bei ungenügender Absorption aus. Ähnliches Verhalten konnte auch beobachtet werden, wenn die Absorption von *Piper betle* durch sehr konzentrierte Lösungen im Wurzelraum des Potometers (= tiefes Wasserpotential der Lösung) erschwert wurde. Die diesbezügliche Wirkung des Bodenwasserpotentials ist aber umstritten (Cowan 1972). Nach einer Wiederholung der oben dargestellten Stressbehandlung wurde die Wasserbilanz der Versuchspflanze noch ungünstiger. Es traten aber auch dann noch keine Zyklen auf.

Echte Schwingungen des stomatären Öffnungsgrades (Zyklen) erschienen vielmehr unerwartet, besonders bei einer Vorkultivierung der Versuchspflanzen im Gewächshaus unter sommerlichen Bedingungen. In der Klimakammer wurden diese Pflanzen mässigen Lufttemperaturen und geringer relativer Luftfeuchte (30°C , 40% rel. Feuchte) ausgesetzt (Abb. 4). Lange et al. (1969) berichten über ein jahreszeitlich verschiedenes Verhalten bezüglich Zyklen. In Abb. 4 zeigt sich im deutlichen Unterschied zu Abb. 3 ein ausgeglichener Wasserhaushalt. Die Absorption folgt den Transpirationszyklen phasenverschoben und ebenfalls zyklisch. Die Zyklen in Abb. 4 werden gleichzeitig durch die mit der Transpiration synchronen Veränderung der Blattemperatur bestätigt. Regelmässige Zyklen dieser Art setzen offenbar eine noch ausgeglichene Wasserbilanz voraus, während bei den Bedingungen der Versuche in Abb. 3 bereits Schädigungen im Wurzelbereich ins Auge gefasst werden müssen.

Eine Phasenverschiebung zwischen Transpiration und Absorption als Folge von zyklischen Schwankungen des stomatären Öffnungsgrades ist bei Brogarth und Johnson (1973), welche Zyklen durch Xylemkompression bei Gräsern künstlich

erzeugten, viel weniger ausgeprägt. Dies könnte mit einer geringeren Wasserkapazität ihrer Pflanzen und mit der relativen Höhe des Xylemwiderstandes zusammenhängen, findet doch Kramer (1937) bei grösseren Pflanzen Phasenverschiebungen von mehreren Stunden. Andererseits kann bei kurzzeitigen Schwankungen die Phasenverschiebung genau so gross werden, dass sie scheinbar verschwindet, weil ein Absorptionsmaximum mit dem folgenden Transpirationsmaximum zusammenfällt.

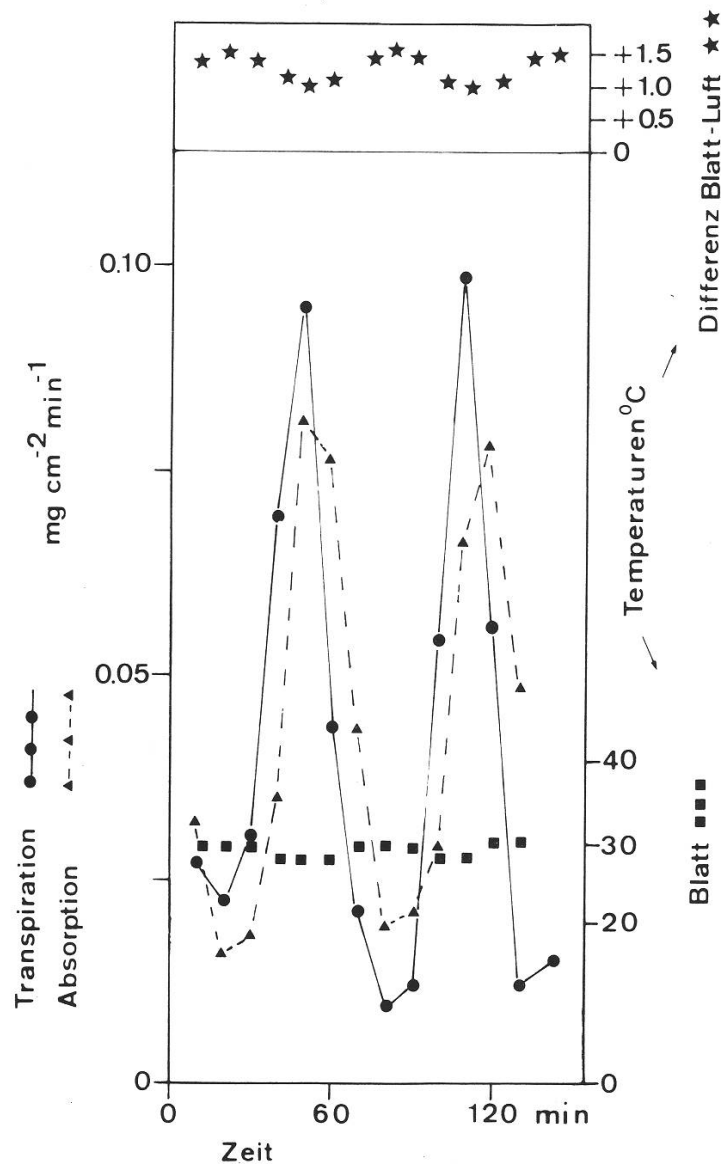


Abb. 4:

Zyklische Schwankungen der Transpiration mit synchroner Erniedrigung der Blattertemperatur und phasenverschobener Absorption bei konstanten Umgebungsbedingungen.

Lufttemperatur 27.5°C , relative Luftfeuchte 30%, Windgeschwindigkeit 1.1 m s^{-1} , totale eingestrahelte Energie 50 mW cm^{-2} , kurzwelliger Strahlungsanteil 18 mW cm^{-2} .

Diskussion

Man kann grundsätzlich die Notwendigkeit eines Wägepotometers zur Bestimmung des Spaltöffnungsgrades in Abrede stellen. Die indirekte Berechnung des Spaltöffnungsgrades aus der gemessenen Transpiration (Gaastra, 1959) drängt sich aber umso mehr auf, als Lange et al. (1971) sowie Schulze et al. (1975) die grosse Ansprechbarkeit des stomatären Öffnungsgrades auf die Luftfeuchte gezeigt haben. Die Verwendung von Diffusionsporometern (van Bavel et al. 1965), bei denen trockene Luft über das Blatt geleitet wird, ergibt somit Probleme. Zudem erlaubt erst die simultane Messung der Wasseraufnahme und -abgabe Einblick in die ursächlichen Zusammenhänge der Wasserbilanz.

Es ist bekannt (Kramer 1949), dass Sauerstoffmangel durch Verringerung der Atmung des Wurzelsymplasten dessen Permeabilität erniedrigt. Daher vermuten Brunner und Eller (1974), dass eine langsame Abnahme der Absorption und Transpiration während dem mehrstündigen Offenhalten der Stomata von *Piper betle* durch hohe Temperatur im Dunkeln durch Sauerstoffmangel im Wurzelraum verursacht wird. In vorliegenden Versuchen wird dies bestätigt und ausserdem gezeigt, dass eine derart gebildete Erschwerung der Absorption nicht zwangsläufig zu einer entsprechenden gleichgrossen Reduktion der Transpiration, sondern auch zu unregelmässigen oder regelmässigen, vorübergehenden Schliessbewegungen der Stomata führen kann. Nach Barrs (1971) müsste es sich dabei um „water based cycling“ und nicht um die Wirkung eines CO₂-Regelkreises handeln. Obwohl nun Brogardh und Johnson (1973) durch Erhöhung des Nachleitwiderstandes eindeutige Zyklen erzeugen konnten, genügt dies offenbar nicht immer für das zuverlässige Zustandekommen von Zyklen. Die oben dargestellten Beobachtungen bestätigen aber die Absorptionserschwerung als mögliche Teilursache von stomatären Öffnungsschwankungen in konstanter Umgebung; dies besonders bei tiefer Luftfeuchte und im Vergleich zum Sonnenlicht geringer kurzweiliger Infrarotstrahlung. In die gleiche Richtung weisen auch der Abbruch von bestehenden zyklischen Transpirationsschwingungen nach Entfernung der Wurzeln (Cowan 1972).

Kurzzeitiges Öffnen und Schliessen der Stomata muss aber nicht notwendigerweise mit den echten regelmässigen Zyklen in Zusammenhang stehen. Es könnte sich durchaus um unabhängige Phänomene handeln.

Zusammenfassung

Transpiration und Absorption von Wasser wurden bei bewurzelten Blattstecklingen von *Piper betle* L. simultan gemessen. Die Messungen erfolgten in einem speziell konstruierten Wägepotometer mit hoher Auflösung unter kontrollierten Bedingungen in einer Klimakammer. Die Umgebungsparameter wurden doppelt gemessen, um Reaktionen der Pflanze klar von Veränderungen der Messeinrichtung und der Klimakammer unterscheiden zu können.

Im Normalfall (Transpiration und Absorption gleich, wenn die Wurzeln für längere Zeit nicht belüftet und die Pflanze höheren Temperaturen ausgesetzt wurde) ergaben sich jedoch Absorptionsraten, die kleiner waren als die Transpiration und es trat eine Tendenz zu kurzen, nicht zyklischen Transpirationseinbrüchen auf. Echte Zyklen konnten nur bei weniger ausgeprägten Stressbedingungen beobachtet werden. Dabei blieb die Absorption immer genügend gross, um die Transpiration aufrecht zu erhalten, wobei die Absorption phasenverschoben der Transpiration nachfolgte. Zyklische Transpirationsschwingungen scheinen durch Veränderungen des Stomawiderstandes hervorgerufen zu sein, während kurzzeitige Transpirationseinbrüche durch die Wurzelwiderstände hervorgerufen werden könnten.

Summary

Spontaneous changes of transpiration under constant environmental conditions.

Water vapour exchange and absorption of water by the roots of intact single leaf plants of *Piper betle* L. were measured simultaneously. Measurements were carried out with a weighable high-sensitivity potometer under controlled environmental conditions. The reliability of the results was secured by two independent measurements of the ambient factors during each experiment.

The observed values of transpiration and absorption were generally equal. However, if the roots were not aerated for a long period of time and the whole plant was exposed to higher temperatures, absorption became insufficient and there was a tendency for short non cyclic interruptions of transpiration under unchanging environmental conditions. Truly cyclic variations of transpiration and absorption appeared after a less severe treatment. During these cycles absorption remained still sufficient, and a conspicuous phase-shift between loss and uptake of water could be observed.

The observed phenomena are explained as changes of the stomatal resistance. A connection between the stomatal action and the root resistance is suggested.

Literatur

- Barrs H.D. 1971. Cyclic variations in stomatal aperture, transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 223–236.
- Bavel, van, C.H.M., Nakyama F.S., Ehrler W.L. 1965. Measuring transpiration resistance of leaves. *Plant Physiol.* 40, 535–540.
- Brogardh T. et Johnson A. 1973. Oscillatory transpiration and water uptake of *Avena* plants. *Physiol. Plant. (Cph)*. 28, 341–345.
- Brunner U. 1975. Wasserhaushalt und Energiebilanz. Juris-Verlag, Zürich.
- Brunner U. et Eller B.M. 1974. Öffnen der Stomata bei hoher Temperatur im Dunkeln. *Planta (Berl.)*. 121, 293–302.
- Cowan J.R. 1972. Oscillation in stomatal conductance and plant functioning. *Planta (Berl.)*. 106, 185–219.
- Gaastra P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 59, 1–68.
- Gates D.M. 1962. Energy exchange in the biosphere. Harper and Row, New York.
- Hopmans P.M.A. 1971. Rhythms in stomatal opening of bean leaves. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 71 (3).
- Kramer P.J. 1937. The relation between the rate of absorption and transpiration of water in plants. *Amer. J. Bot.* 24, 10–15.
– 1949. *Plant and soil water relationships*. McGraw Hill, New York.
- Lang A.R.G., Klepper B., Cumming M.J. 1969. Leaf water balance during oscillation of stomatal aperture. *Plant Physiol.* 44, 826–830.
- Lange O.L., Rösch R., Schulze E.D., Kappen L. 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta (Berl.)*. 100, 76–83.
- Mingeau M. 1969. Action de la nutrition minérale sur l'économie de l'eau dans la plante. I. Equilibre absorption-transpiration. *Ann. agron.* 20, 263–276.
- Schulze E.D., Lange O.L., Kappen L., Evenary M., Buschbom U. 1975. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* under desert conditions. II. The significance of leaf water status and internal carbon dioxide concentration. *Oecologia (Berl.)*. 18, 219–233.

Dr. Ulrich Brunner, Dr. Benno M. Eller
Institut für Pflanzenbiologie
Universität Zürich
Zollikerstrasse 107
CH-8008 Zürich