

## Zur Regulation des Respiationsflusses bei Weizen

Jürgen Berlekamp, Andreas Schürmann und Gerd Esser

### Synopsis

Dark respiration as the important flux "plant-atmosphere" plays an essential role in the carbon budget of standing crops. Our first hypothesis that respiration only depends on temperature is not sufficient to describe dark respiration. Field experiments showed that the dependence upon temperature and light regime under which the plants were grown was only a secondary effect. Besides the temperature also the contents of assimilates, especially of glucose, primarily influences the dark respiration.

*respiration, assimilates, wheat*

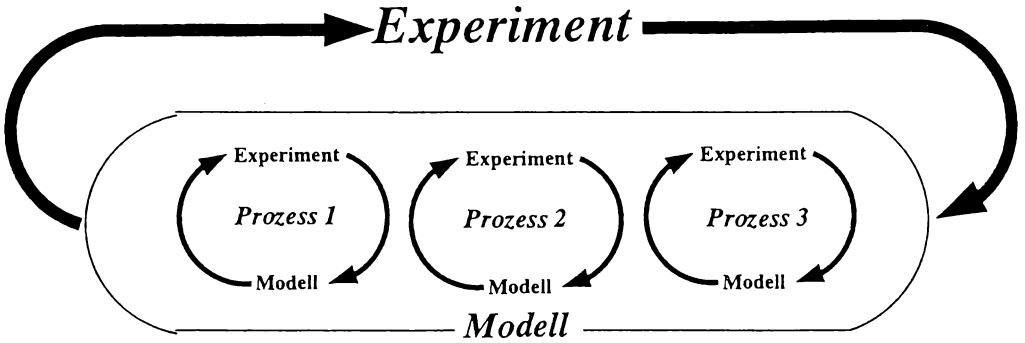
### 1. Einleitung

Die in der Klimaforschung allgemein anerkannte Prognose einer globalen, anthropogen verursachten Klimaveränderung läßt weitreichende Veränderungen des Pflanzenwachstums und der Ertragsbildung erwarten. Zwar hat es in der Erdgeschichte vielfach Veränderungen des Klimas gegeben, doch weist die Geschwindigkeit der bevorstehenden Klimaveränderung vermutlich keine historischen Parallelen auf. Die Vegetationsdecke der Erde wird in ihrer gegenwärtigen Ausprägung aus diesem Grund nicht die Gelegenheit haben, sich der Veränderung des Klimas mittels genetischer bzw. evolutionärer Mechanismen anzupassen. Die Abschätzung eines veränderten Pflanzenwachstums und speziell eines veränderten Kohlenstoff-Stoffwechsels muß daher auf der Basis der pflanzenphysiologischen Prozesse alleine erfolgen. Sind die elementaren Prozesse hierbei im allgemeinen noch gut experimentell zugänglich, so gilt dies für ihr Zusammenwirken in ganzen Pflanzen oder gar Pflanzenbeständen nicht mehr. Erst das Ergebnis dieses Zusammenwirkens ist wieder im Experiment beobachtbar und untersuchbar. Es besteht hier das Problem, daß Wissensbedarf auf einer höheren Aggregationsstufe besteht als auf derjenigen, auf der die Mechanismen untersuchbar sind.

Es ist dabei ganz entscheidend, daß komplexe, zusammengesetzte Prozesse in ihre Einzelprozesse aufgelöst werden, wenn diese unterschiedliche Abhängigkeiten von ihren Regelvariablen (hier Klimaparametern) zeigen. Somit ist es sinnlos, den Prozeß "Netto-Photosynthese" in der nicht selten anzutreffenden Weise als empirische Funktion der eingestrahelten photosynthetisch aktiven Strahlung auszudrücken, wenn das Modell klimasensitiv werden soll, denn die Einzelprozesse "Lichtabsorption", "CO<sub>2</sub>-Bindung" und "Respiration" hängen jeweils ganz unterschiedlich von den Klimavariablen ab. Diese an sich triviale Regel der Systemanalyse sollte konsequenter befolgt werden.

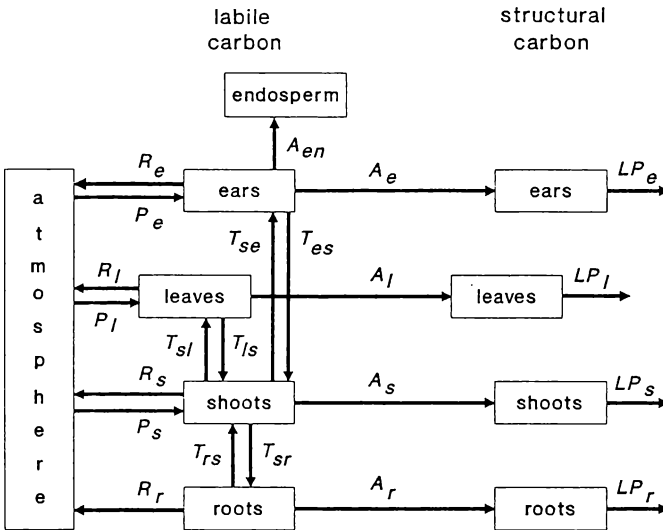
## 2. Methode

### 2.1 Modellbildung und Experimentplanung



**Abb. 1:** Gegenseitige Wechselwirkung zwischen Modell und Experiment auf mehreren Aggregationsebenen

Zunächst werden die für die interessierende Fragestellung, hier des pflanzlichen C-Stoffwechsels, relevant gehaltenen Prozesse zusammengestellt und soweit disaggregiert, wie es die am Schluß der Einleitung genannte Regel erfordert. Das oft herausgestellte "Streben nach Einfachheit der Modelle" berechtigt hierbei nicht zu Kompromissen. Ziel der Arbeiten ist schließlich nicht das einfache Modell, sondern das quantitative Verständnis des Zusammenwirkens der Prozesse. Das Modell ist hier also nichts anderes als eine quantifizierbare Arbeitshypothese.



**Abb. 2:** Struktur des Systems "Kohlenstoff im Weizenfeld". Die Kästen symbolisieren die Pools an frei verschiebbarem Kohlenstoff in Form von Assimilaten (links) und an strukturegebundenem Kohlenstoff (rechts) der einzelnen Pflanzenkompartimente  $i$ . Die Pfeile stellen die Flüsse zwischen den Pools dar ( $P_i$  Photosynthese,  $R_i$  Respiration,  $T_{ij}$  Translokation,  $A_i$  Allokation,  $LP_i$  Bestandesabfallproduktion). Assimilate und strukturegebundener Kohlenstoff eines Kompartiments (bei Ähren zuzüglich des Endosperms) addieren sich zu dessen Biomasse  $B_i$ .

Als nächster Schritt werden die Prozesse unter dem Gesichtspunkt der zu untersuchenden Fragestellung in sogenannte "Pool-Fluß-Ketten" aufgelöst. Dieser Schritt führt zur Aufstellung eines Strukturdiagramms des Systems. Die erhaltene Struktur des Systems ist also auf die Fragestellung hin bezogen. Verschiedene Fragestellungen führen auf verschiedene Systeme. Es ist prinzipiell unmöglich, beispielsweise das System "Weizenfeld" zu untersuchen oder ein Modell "Weizenfeld" zu erstellen. Möglich ist das nur für die Systeme "Kohlenstoff im Weizenfeld" oder "Wasser im Weizenfeld", "Stickstoff im Weizenfeld" usw., wobei jedes dieser Systeme eine von den anderen verschiedene Struktur hat. In unserem Fall ist das Strukturdiagramm in Abb. 2 dargestellt. Rechtecke (Pools) und Pfeile (Flüsse) haben in diesem Diagramm also eine wohldefinierte (mathematische) Bedeutung. Das Diagramm läßt sich daher unmittelbar in ein System von Differentialgleichungen umwandeln, wenn man den physikalischen Satz von der Erhaltung der Masse anwendet:

$$\frac{dP(i)}{dt} = \sum_{m=1} M(i) F(m)$$

Die Gleichung besagt, daß die zeitliche Änderung jedes einzelnen (*i*-ten) Pools *P(i)* durch Bilanzieren der *M(i)* Flüsse, die den Pool berühren, berechnet werden kann. Man erhält also so viele, meist gekoppelte, Differentialgleichungen, wie das Strukturdiagramm Rechtecke (Pools) aufweist.

Im dritten Schritt werden die Flüsse *F(m)* nun durch Annahmen über die Pools ersetzt (ausgedrückt). Dieser Schritt muß erfolgen, da die Flüsse unseres Strukturdiagramms, wie leicht erkennbar ist, Denkschemata sind, in der Realität also gar nicht existieren und daher experimentell auch nicht zugänglich sind (die experimentell oft gemessenen "Flüsse" sind in Wirklichkeit Pooländerungen, zum Beispiel ist der Fluß "Respiration" nur indirekt über die Änderung des Pools "CO<sub>2</sub> in der Küvettenluft" zugänglich). Dieses Ersetzen führt neben den Pools eine Reihe von Koeffizienten in die Gleichungen ein, wie nachstehendes Beispiel zu unserem System zeigt:

Respiration:	$R_i$	=	$kr_i \cdot B_i$
Photosynthese:	$P_i$	=	$kph_i \cdot PAR_{abs}$
		=	$kph_i \cdot PAR \cdot (1 - \exp(-ke_i \cdot B_i))$ <sup>1</sup>
Translokation:	$T_{ij}$	=	$kt_{ij} \cdot Ass_j$
Allokation:	$A_i$	=	$ka_i \cdot Ass_j$
Bestandes- abfallproduktion:	$LP_i$	=	0

$Ass_j$	Assimilatpool	$kr_i$	Respirationskoeffizient
$B_i$	Biomasse	$kt_{ij}$	Translokationskoeffizient
$ka_j$	Allokationskoeffizient	$PAR$	eingestrahlte PAR
$ke_j$	Extinktionskoeffizient	$PAR_{abs}$	absorbierte PAR
$kph_j$	Quantenwirksamkeit der Photosynthese	$PAR(s)$	PAR nach Durchgang durch Schicht mit Dicke <i>s</i>

Die Koeffizienten (in den Gleichungen alle mit "k" beginnend) sind die Orte der Wirkung der Regelvariablen des Systems. Sie sind also als Funktion der Regelvariablen experimentell zu bestimmen. Die experimentellen Bedingungen, unter denen sie meßbar sind, erhält man durch Auflösen der Gleichungen nach den Koeffizienten:

<sup>1</sup> Der Ansatz für die absorbierte PAR entspricht dem für Bestände mit zufällig verteilten Blättern gültigen "Bouguer-Gesetz" (CAMPBELL 1981)

$$kr_i = - \frac{\ln(B_i(t_2)) - \ln(B_i(t_1))}{t_2 - t_1} \quad \text{für PAR} = 0$$

$$kph_j = \frac{(dB_i/dt) + kr_i \cdot B_i(t)}{\text{PAR} \cdot (1 - \exp(-ke_j \cdot B_i(t)))}$$

$$ke_j = - \frac{\ln(\text{PAR}(s)) - \ln(\text{PAR})}{B_i(t)}$$

Während der Systemanalyse und der Modellbildung fließt somit an zwei eindeutig definierten Stellen biologischer Sachverstand ein: Bei der Aufstellung des Strukturdiagramms und beim Ersetzen der Flüsse durch Annahmen zu den Pools. Dieses sind somit die Arbeitshypothesen, die zu überprüfen sind. Wir führen diese Überprüfung auf einer höheren Stufe der Aggregation durch, nämlich dadurch, daß wir das durch das Modell berechnete Wachstum mit dem im Feld gemessenen Wachstum vergleichen.

Es hat sich bereits in einem frühen Stadium der Experimente (ESSER 1989) herausgestellt, daß nicht die Koeffizienten der Photosynthese, sondern der Respirationskoeffizient besonders komplexe Abhängigkeiten zeigt. Wir haben uns daher auf diesen Teil des Systems konzentriert. Insbesondere interessierte uns die Frage, ob Pflanzen sich gleichsam "zu Tode atmen" können, wenn sie unter hohen Temperaturen existieren müssen. Im voraus kann diese Frage eigentlich schon verneint werden, wenn man an die vielen dunkel und warm gehaltenen Zimmerpflanzen denkt, jedoch verstehen wir nicht ohne weiteres die wirksamen Regelmechanismen.

## 2.2 Meßmethode

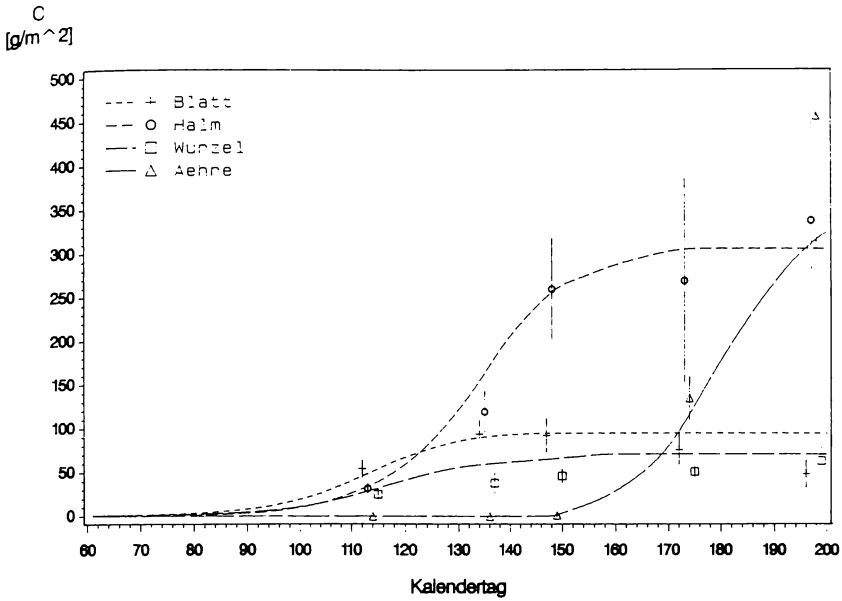
Mit Hilfe einer klimatisierbaren Pflanzenkuvette und eines Vergleichs-URAS wurden CO<sub>2</sub>-Gaswechsellmessungen an den verschiedenen Pflanzenkompartimenten durchgeführt. Aus den gewonnenen Daten ließen sich dann über oben genannte Gleichungen die jeweiligen Respirationskoeffizienten bestimmen. Messungen wurden während fünf verschiedener Meßzeiträume zu jeweils unterschiedlichen Phänophasen durchgeführt:

- |                   |                 |
|-------------------|-----------------|
| a) Bestockung,    | 21.3. - 5.4.90  |
| b) Schossen,      | 15.5. - 18.5.90 |
| c) Ährenschieben, | 29.5. - 1.6.90  |
| d) Blüte,         | 14.6. - 15.6.90 |
| e) Milchreife,    | 2.7. - 7.7.90   |

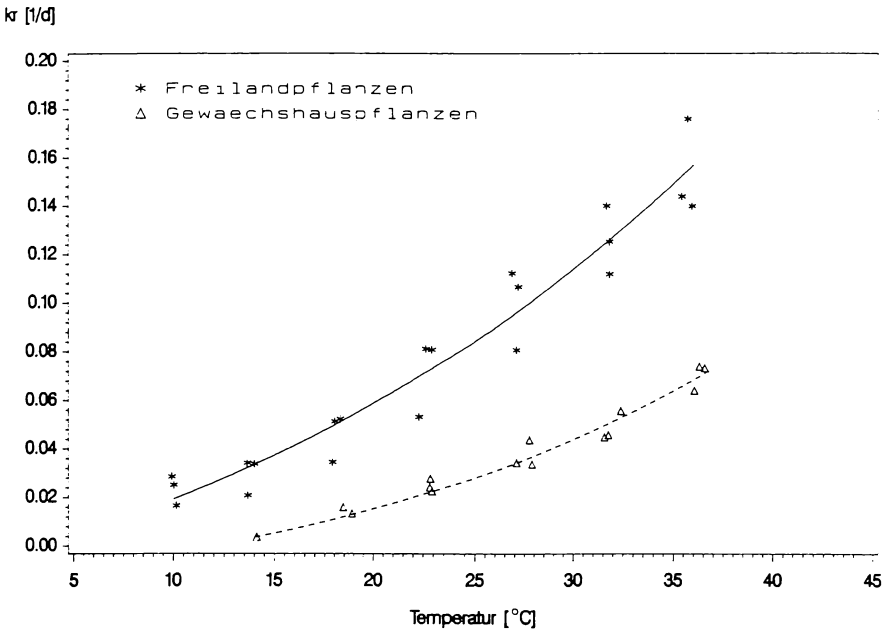
## 3. Ergebnisse

In einem ersten Ansatz im Jahr 1989 war die Arbeitshypothese aufgestellt worden, daß der Respirationskoeffizient  $kr$  ausschließlich von der Blattemperatur beeinflusst wird. Die exponentielle Abhängigkeit der Respiration von der Temperatur ist schon seit langem bekannt (KUIJPER 1910) und wurde häufig bestätigt (TODD 1982). Anschließende Modellläufe (Abb. 3) zeigten, daß unabhängige Messungen der Phytomassen durch das Modell nicht erreicht werden. Wir vermuteten, daß hierfür eine durch das Modell überschätzte Respiration verantwortlich war. Daraufhin wurde dann nach weiteren Einflußgrößen auf die Respiration gesucht.

Während der Phänophase der Bestockung wurde der Frage des Einflusses der Umgebungstemperatur, unter der die Pflanzen aufwachsen, auf die Respiration nachgegangen, denn es wird vielfach eine "Adaptation" der Respiration an die Umgebungstemperatur diskutiert. Hierzu wurden Pflanzen ausgegraben und der Respirationskoeffizient zum Teil sofort, z. T. erst nach einem 14tägigen Aufenthalt im Gewächshaus gemessen. Die Tagesmitteltemperaturen lagen dabei im Freiland zwischen 3 und 13°C. Im Gewächshaus herrschte eine konstante Temperatur von 20°C. Die Ergebnisse sind in Abb. 4 dargestellt. Es wird deutlich, daß die Respirationskoeffizienten im Freiland durchweg über denen des Gewächshauses liegen.

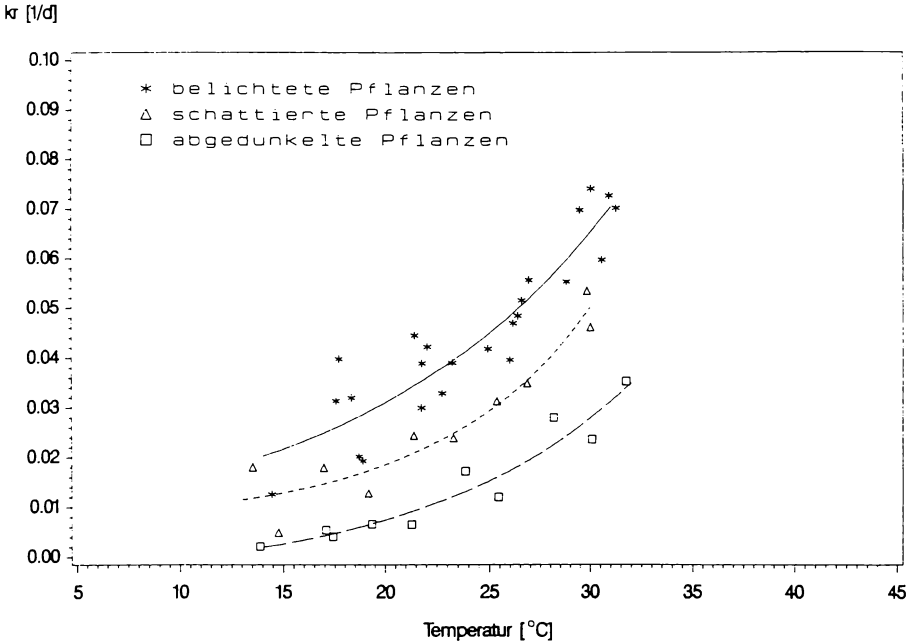


**Abb. 3:** Modellergebnis der Biomassen-Entwicklung des Winterweizens. Das Modell wird von 10-min-Mittelwerten der Temperatur und der PAR getrieben. Die Symbole stellen unabhängige Messungen der Phytomasse der einzelnen Kompartimente dar.



**Abb. 4:** Abhängigkeit der Respirationskoeffizienten (Weizenblätter während des Bestockens) von der Blattemperatur. Pflanzen im Freiland ( $kr = -0,0816 + 0,0724 \cdot \exp(0,0331 \cdot T)$ ) und nach 14tägigem Gewächshausaufenthalt ( $kr = -0,0339 + 0,0187 \cdot \exp(0,0457 \cdot T)$ )

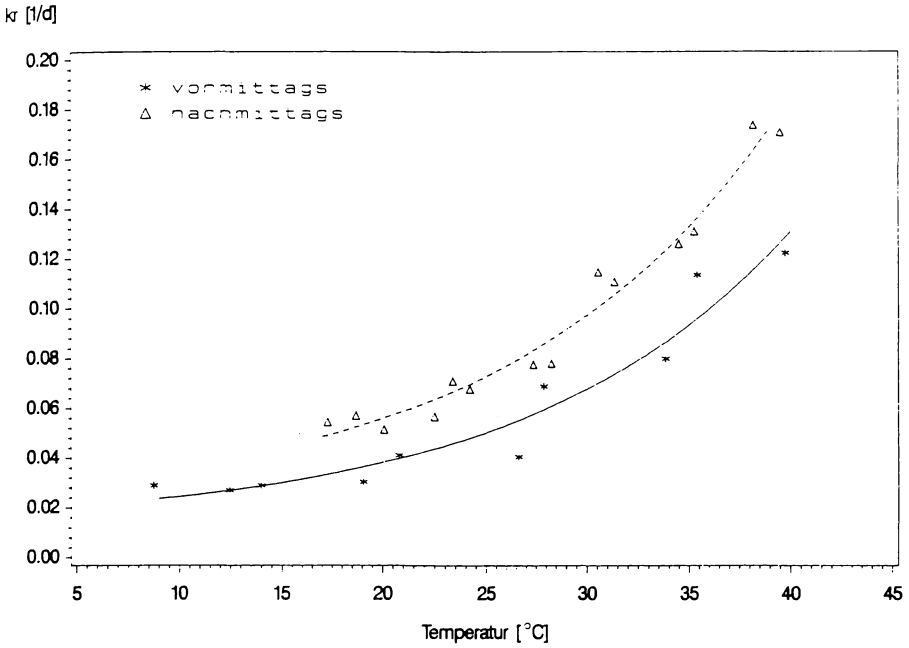
Um der Frage nachzugehen, ob tatsächlich die im Gewächshaus höheren Umgebungstemperaturen oder möglicherweise die geringere Lichtintensität (je nach Sonnenstand und Bewölkung 25-50 % der Werte im Freiland) für die im Gewächshaus niedrigeren Respirationskoeffizienten verantwortlich sind, wurden während der Phänophase des Bestockens und der Milchreife Messungen im Freiland an abgedunkelten und schattierten Pflanzen durchgeführt. Bei den abgedunkelten Pflanzen wurde die Lichtintensität durch eine schwarze Folie über dem Bestand auf unter 1 %, bei den schattierten Pflanzen durch ein Schattierungsgewebe auf 20-30 % der natürlichen Lichtintensität gesenkt. Die Bestände wurden zwei bis vier Tage vor der Messung abgedunkelt bzw. schattiert. Die Temperaturdifferenz des abgedunkelten und abgeschatteten Bestandes zum Freilandbestand betrug nicht mehr als 2°C. Abb. 5 zeigt bei den Pflanzen unter vollem Licht die höchsten, bei den abgedunkelten Pflanzen die geringsten Respirationskoeffizienten.



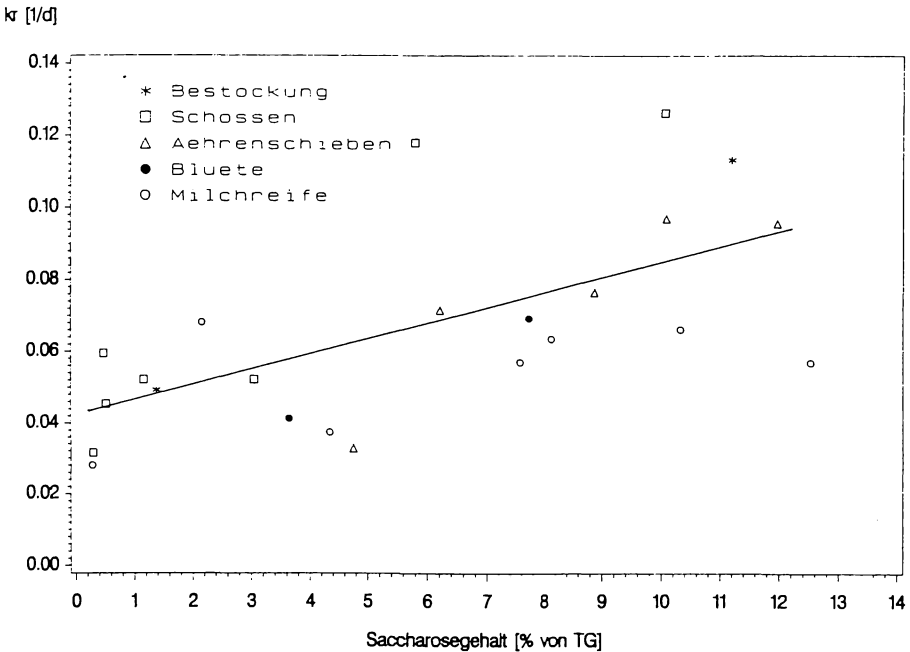
**Abb. 5:** Abhängigkeit der Respirationskoeffizienten (Fahnenblätter Weizen während der Milchreife) von der Blattemperatur bei unterschiedlicher Lichtexposition (Freiland, schattierte Pflanzen: 70-80 % reduziert, abgedunkelte Pflanzen: 99 % reduziert)

Dies gilt auch für die einzelnen Blätter einer einzigen Pflanze. So wiesen bei unseren Messungen die Fahnenblätter eine höhere Dunkelrespiration auf als die unteren Blätter. Jedoch zeigt nicht nur die Beleuchtungsstärke, sondern auch die Dauer der Belichtung einen Einfluß auf den Respirationskoeffizienten. Abb. 6 zeigt, daß die Respirationskoeffizienten von Fahnenblättern am Vormittag deutlich unter den am Nachmittag gemessenen liegen.

Parallel zu den Respirationsmessungen wurden die Gehalte der einzelnen Kompartimente an Glucose, Fructose, Saccharose und nicht löslicher Stärke bestimmt, da wir aufgrund der experimentellen Befunde eine Abhängigkeit des Respirationskoeffizienten von den vorhandenen Assimilatpools vermuteten. Die Einflüsse der Beleuchtung, der langfristigen Umgebungstemperatur usw. wären dann nur indirekt wirksam. Eine Abhängigkeit der Respiration vom Fructosegehalt sowie vom Stärkegehalt ließ sich nicht nachweisen. Wie Abb. 7 verdeutlicht, zeigt sich bei der Abhängigkeit vom Saccharosegehalt nur eine schwache Korrelation ( $r = 0,65$ ). Aus Abb. 8 geht dagegen hervor, daß eine hohe Korrelation ( $r = 0,91$ ) zwischen dem Glucosegehalt der Kompartimente und dem Respirationskoeffizienten nachgewiesen werden konnte.



**Abb. 6:** Vergleich der Abhängigkeit der Respirationskoeffizienten (Fahnenblätter Weizen während des Ährenschiebens) von der Blattemperatur bei sonnigem Wetter am Vormittag und am Nachmittag



**Abb. 7:** Abhängigkeit der Respirationskoeffizienten (Weizenblätter bei 30°C Blattemperatur) vom Saccharosegehalt

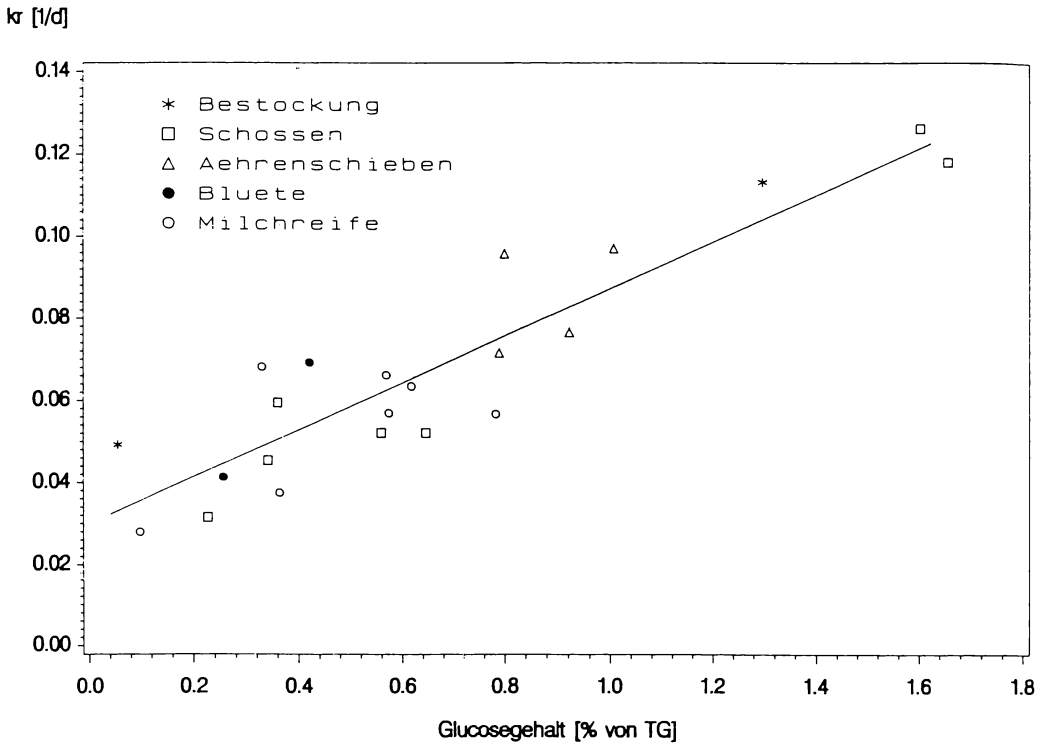


Abb. 8: Abhängigkeit der Respirationskoeffizienten (Weizenblätter bei 30°C Blattertemperatur) vom Glucosegehalt

#### 4. Diskussion

Die im ersten Zyklus Modell - Experiment aufgestellte Arbeitshypothese der Abhängigkeit der Respiration von der Temperatur ist nach unseren Ergebnissen nicht ausreichend. Zwar ist während unserer Experimente jederzeit ein deutlicher exponentieller Zusammenhang zwischen der Temperatur eines Pflanzenkompartiments und seines Respirationskoeffizienten nachgewiesen worden. Jedoch zeigte sich darüber hinaus eine deutliche Beeinflussung der Respiration von der klimatischen "Vorgeschichte" unter denen die Pflanzen aufwuchsen. Sowohl bei dem Einfluß der Umgebungstemperatur als auch bei dem Einfluß der Beleuchtungsstärke und Beleuchtungsdauer handelt es sich jedoch offensichtlich nur um indirekte Effekte auf die Respiration. Primäre Einflußgröße ist vielmehr der Gehalt an Assimilaten in den einzelnen Kompartimenten. Diese werden am Tage parallel zur eingestrahlten Menge photosynthetisch aktiver Strahlung über die Photosynthese gebildet, im Tagesverlauf akkumuliert und stehen dann als Substrat der Respiration zur Verfügung. Zeigen Fructose und Stärke hierbei keinen, Saccharose nur einen geringen Einfluß auf die Respiration, so scheint speziell der Glucose als Einstiegsmolekül in die Glycolyse eine Schlüsselfunktion zur Regulation der Respiration zuzukommen. Die Pflanze ist so anscheinend über die Umwandlung Glucose - Fructose - Saccharose - Stärke in der Lage, bei ungünstigen Witterungsbedingungen wie hohen Temperaturen bei gleichzeitig geringer Bestrahlung die Respirationsverluste und somit auch das Wachstum zu drosseln, um so möglichst lange die C-Bilanz positiv zu halten.



## 5. Zusammenfassung

Die Dunkelrespiration als entscheidender Fluß Pflanze - Atmosphäre spielt eine wesentliche Rolle im C-Haushalt von Pflanzenbeständen. Die zunächst aufgestellte Arbeitshypothese einer Abhängigkeit der Respiration allein von der Temperatur ist nicht ausreichend zur Beschreibung der Dunkelatmung. Die experimentell untersuchte Abhängigkeit vom Temperatur- und Lichtregime, unter denen die Pflanzen aufwuchsen, stellte sich als sekundärer Effekt dar. Als neben der Temperatur primäre Einflußgröße konnte der Assimilatgehalt der Pflanzenkompartimente nachgewiesen werden. Hier ist es im speziellen der Glucosegehalt, der einen wesentlichen Einfluß auf das Maß der Dunkelrespiration ausübt.

## Literatur

- CAMPBELL, G. S., 1981: Fundamentals of radiation and temperature relations. In: LANGE, NOBEL, OSMOND & ZIEGLER (eds.): Physiological Plant Ecology I. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 11-40.
- ESSER, G., 1989: Untersuchungen zum Stoffhaushalt landwirtschaftlicher Intensivkulturen im Rahmen des interdisziplinären Experiments LOTREX10E / Hibe 88. Verh. Ges. Ökol. 18: 531-536.
- KUIJPER, J., 1910: Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. Trav. bot. neerl. 7: 130-240.
- TODD, G. W., 1982: Photosynthesis and respiration of vegetative and reproductive parts of wheat and barley plants in response to increasing temperature. Proc. Okla. Acad. Sci. 62(0): 57-62.

## Adressen

Dipl.-Biol. Jürgen Berlekamp  
Cand.-Biol. Andreas Schürmann  
AG Allgemeine Ökologie  
FB Biologie/Chemie der Universität  
Barbarastr. 11

Prof. Dr. Gerd Esser  
Internationales Institut für  
angewandte Systemanalyse (IIASA)  
Schloßplatz 1

W - 4500 Osnabrück

A - 2361 Laxenburg

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [20\\_2\\_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Esser Gerd, Schürmann Andreas, Berlekamp  
Jürgen

Artikel/Article: [Zur Regulation des Respirationsflusses bei Weizen 777-785](#)