

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 45 (1936)

Artikel: Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration
Autor: Gäumann, Ernst / Jaag, Otto
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-30322>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 27.03.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration.

Von Ernst Gäumann und Otto Jaag.

(Aus dem Institut für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich.)

Eingegangen am 16. März 1936.

Inhalt.	Seite
1. Kapitel. Die Methode	412
2. Kapitel. Versuche mit <i>Quercus Robur</i> L.	417
a) Die Transpiration des Stammes und der Zweige	420
b) Die kutikulare Transpiration der Blätter bei einer Lufttemperatur von 20° C.	423
c) Die kutikulare Transpiration der Blätter bei 30° C.	428
d) Die kutikulare Transpiration der Blätter bei 40° C.	433
e) Die kutikulare Transpiration der Blätter bei 50° C.	437
f) Allgemeine Betrachtungen	441
§ 1. Der Austauschfaktor	444
§ 2. Die Eigentemperatur der Blätter	445
§ 3. Die empirischen Beziehungen zwischen dem physikalischen und dem physiologischen Sättigungsdefizit	450
§ 4. Der Wirkungsgrad des physiologischen Sättigungsdefizites	455
§ 5. Der Permeabilitätsfaktor	459
§ 6. Die Entquellungserscheinungen	464
3. Kapitel. Versuche mit <i>Phyllitis Scolopendrium</i> (L.) Newm.	468
4. Kapitel. Versuche mit <i>Rhododendron hybridum</i> hort.	475
5. Kapitel. Versuche mit <i>Prunus Laurocerasus</i> L.	485
6. Kapitel. Versuche mit <i>Abies sibirica</i> Led.	490
7. Kapitel. Versuche mit <i>Pinus silvestris</i> L.	493
a) Die Transpiration des Stammes und der Zweige	496
b) Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 13	498
c) Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 10	506
d) Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 15	507
8. Kapitel. Rückblick	513
Zitierte Literatur	518

Bei der experimentellen Untersuchung einiger Welkekrankheiten stiessen wir auf die Schwierigkeit, dass das übliche Verfahren der Verdunstungsmessung (mit abgeschnittenen Sprossen und Blättern) für unsere Zwecke nicht ausreichte; wir waren deshalb gezwungen, die Methode auszubauen. Die Bemühungen gehen auf das Jahr 1930 zurück; nach Überwindung verschiedener technischer Schwierigkeiten gelang es, die Transpiration kräftiger, normal im Erdreich wurzelnder, unversehrter Pflanzen unter konstanten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen zu verfolgen.

Die vorliegende erste Mitteilung schildert die Arbeitsweise, ferner einige Werte der kutikularen Transpiration, die bei hinlänglicher Wasserversorgung der Wurzeln und in vollkommener Dunkelheit und unbewegter Luft gemessen wurden. Eine Besprechung des sehr umfangreichen Schrifttums liegt ausserhalb unseres

Rahmens; wir zitieren mit Namen nur jene Arbeiten, die wir aus irgendeinem Grunde ausdrücklich nennen möchten.

Unserer Kollegen und Mitarbeiter, die uns mit Rat und Tat unterstützten, möchten wir auch hier dankbar gedenken. Im besondern möchten wir Herrn Dr. W. Mörkner, Direktor des physikalisch-meteorologischen Observatoriums in Davos, für einige entscheidende Anregungen und Hinweise unsern Dank sagen.

Kapitel 1.

Die Methode.

Als Versuchsraum diente ein Keller, dessen Temperatur durch elektrische Heizung automatisch konstant gehalten wurde; Lufttemperaturen unterhalb 20°C standen nur während des Winters zur Verfügung. Die hölzerne Versuchskabine (Abb. 1, K) besass einen Inhalt von rund 7 m^3 ; die von der Versuchspflanze abgegebene Wassermenge war also, im Vergleich zur aufsaugenden Luftmasse, gering.

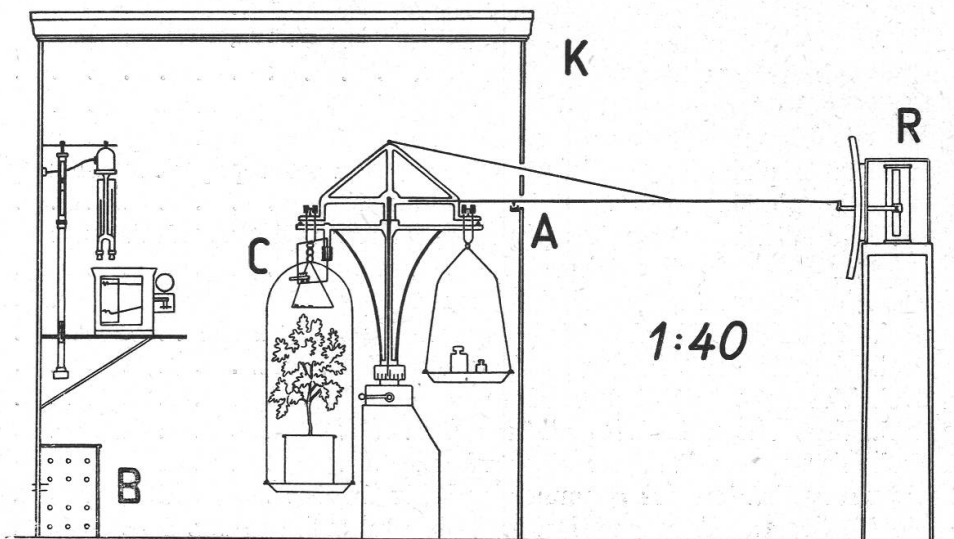


Abbildung 1.

Schematischer Schnitt durch den Versuchsraum.

Eine Luftpumpe presste Luft aus dem Freien durch eine Trocknungs- bzw. durch eine Befeuchtungsanlage. Die Trocknung erfolgte durch Adsorption des Wassers mittels Silicagel (kolloider Kieselsäure). Die Befeuchtung geschah in einem Blechkasten durch Zerstäuben von Leitungswasser gegen eine Heizplatte, deren Temperatur auf der jeweils notwendigen Höhe automatisch reguliert wurde. Der trockene und der feuchte Luftstrom wurden in einem zweiten Blechkasten gemischt, auf die gewünschte Temperatur korrigiert und sodann durch den Behälter B, dessen Wandungen mit zahlreichen Öffnungen versehen waren, in die Versuchskabine eingeleitet. Durch Änderung der

Hahnstellung, z. B. durch steigende Gaben von trockener und verminderte Gaben von feuchter Luft, wurden die jeweils gewünschten Feuchtigkeitsgrade empirisch gewonnen; im Laufe der Jahre erreichte die Fertigkeit eine beträchtliche Höhe.

In den « guten » Versuchsserien schwankte die Lufttemperatur in der Versuchskabine während 4—5 Stunden um höchstens $\pm 0.05^\circ \text{C}$ und die Luftfeuchtigkeit um höchstens $\pm 1\%$; dagegen litt unsere Versuchsanordnung unter der Inkonstanz der Temperatur des Leitungswassers: je nach dem Reservoir, das während der betreffenden Nacht durch die Verwaltung eingeschaltet wurde, konnte die Temperatur des Wassers zwischen 8 und 15°C liegen. Ferner war die Stromstärke je nach den übrigen elektrischen Installationen, die jeweils im Gewächshaus im Betrieb standen, grösser oder kleiner. All das bewirkte, dass die Temperatur der feuchten Luft in den verschiedenen Nächten Unterschiede aufwies. Durch Einsatz von noch mehr Strom und noch mehr Regulievorrichtungen hätte man selbstverständlich diese Schwankungen auffangen und ausgleichen können. Hierzu reichten unsere Mittel nicht aus. Uns genügte, dass die Temperatur in der Versuchskabine (und im ganzen Versuchsraum) z. B. in der einen Nacht auf 20.4°C konstant war und in der folgenden Nacht, aus eben diesen Gründen, auf 20.1°C konstant war; es kam ja in unsern Versuchen nicht so sehr auf eine vollkommene Identität der Temperaturen während mehrerer Monate an, als vielmehr auf ihre Konstanz während des einzelnen Versuches.

Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden in der Versuchskabine und im Versuchsraum stets möglichst identisch gehalten. Luft von der gewünschten Temperatur und Feuchtigkeit wurde nicht nur vor dem Versuch, sondern, in geringen Mengen, auch während des Versuches in die Kabine eingeleitet; wir hatten also in der Kabine stets einen leichten Überdruck, wobei die Luft durch die Spalte des verlängerten Waagebalkens an der rechten Seitenwand entweichen konnte. Im Innern der Kabine war mit den üblichen Mitteln, Zigarettenrauch und Ammoniak-Salzsäure, keine Luftströmung festzustellen; die Luft war « unbewegt ». Das Ausmass der Konvektionsströmungen hoffen wir in einer späteren Arbeit angeben zu können; für diesen ersten Bericht genügt, dass sie, im Rahmen des praktisch Möglichen, konstant waren und dass somit die Messwerte unter sich vergleichbar sind.

Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit wurden durch ein elektrisch betriebenes Assmannsches Aspirationspsychrometer mit Zehntelgrad-einteilung bestimmt. Die Befeuchtung des Musselins erfolgte mit dest. Wasser von Raumtemperatur, und zwar mittels einer besondern Hebelvorrichtung durch die Kabinenwand hindurch; die Ablesungen wurden durch eine Glasscheibe hindurch bei geschlossener Versuchskabine ausgeführt. Ein Thermograph und ein Haarhygroph dienten zur Sicht-

barmachung eventueller Schwankungen infolge Störungen. Auch der Luftdruck wurde stets im Innern der Kabine bestimmt.

Auf der rechten Seite der Kabine stand, in einem 60 cm hohen Betonsockel fest mit dem Fussboden vermauert, eine ad hoc konstruierte Präzisionswaage mit Schneiden und Lager aus besonders gehärtetem Material. Der Waagebalken war nach rechts durch drei Metallstäbe stabil auf 209 cm verlängert und trug an seinem Ende in einer Metallfassung ein Glühlämpchen mit einer Linse, deren Lichtbündel bei R auf das Bromsilberpapier der Registriertrommel fiel; diese letztere legte stündlich einen Weg von 12 mm zurück. Zwischen Lämpchen und Photopapier war ein Maßstab aus Glas eingesetzt, dessen Skala mitphotographiert wurde; der Wert der Skalenteile wurde bei der jeweiligen Belastung der Waage geeicht. Da die Temperatur des Versuchsraumes konstant war (Veränderungen der Hebellänge also unterblieben) und da die Waage höchstens im Winkel von $\pm 2\frac{1}{2}$ Grad beansprucht wurde, so darf der Arcus gleich der Tangens gesetzt werden. Durch die Auswertung der Skalenteile auf dem Photogramm lässt sich somit die von der Versuchspflanze in der Zeiteinheit abgegebene Wassermenge, ferner die Art der Wasserabgabe, ob regelmässig oder ruckweise, unmittelbar feststellen. Zwei Photogrammausschnitte sind in Abb. 27 verkleinert wiedergegeben.

Um zu vermeiden, dass die Waage bei starker Transpiration vorübergehend an der untern Arretierung festsass, tauchte bei A eine Metallspitze des verlängerten Waagebalkens in ein mit Quecksilber gefülltes Gefäss und schloss einen Stromkreis, der bei C auf elektromagnetischem Wege ein Metallstück in eine kleine Schale abwarf; das Gewicht dieses Metallstückes war derart berechnet, dass die Waage durch die Neubelastung wieder an den oberen Rand der Skala zurückdrehte, worauf die Registrierung weiterging; die Schwingungsdauer wurde durch eine Luftdämpfung verkürzt.

Die Versuchspflanzen wurden während einiger Jahre in säureglasierten Vegetationsgefässen (T a n j a, 1933) auf Rollwagen im Freien gezogen und waren kräftig mit dem Erdreich verwurzelt. War eine Pflanze für den Versuch ausgewählt, so wurde sie mit einem Schwamm sorgfältig gewaschen und von beschädigten Blättern und Zweigen gereinigt. Jedes Blatt wurde mit einem spitzen Bleistift nachgezeichnet und mittels des Amslerschen Polarplanimeters und eines Kurvenmessers nach Flächeninhalt und Umfang ausgemessen. Viel Sorgfalt wurde auf das Studium des Spaltöffnungsapparates und seiner Veränderungen unter unsern Versuchsbedingungen verwendet. Waren Art, Zahl und Grösse der Spaltöffnungen an Quer- und Flächenschnitten ermittelt, so wurde mit Hilfe des Opakilluminators die Öffnungsweite der Schliesszellen festgestellt, und zwar sowohl an Blättern, die im

Licht, wie an solchen, die in Dunkelheit oder bei hoher oder bei niedriger Luftfeuchtigkeit gewonnen und in Alkohol fixiert worden waren. Auch die Methode der Infiltration durch Flüssigkeiten von verschiedener Viskosität (Xylol, Petrol, Gemische von Terpentin und Ricinusöl usw.) wurden in Zweifelsfällen, vor allem zur Überwachung der submikroskopischen Öffnungsweite, zu Hilfe gezogen. Diese Untersuchungen wurden stets an einer zweiten Pflanze der gleichen Art durchgeführt, welche neben der eigentlichen Versuchspflanze im Versuchsraum stand und gleich behandelt wurde wie diese.

Die Temperatur der Blatt- und der Rindenoberfläche wurde thermoelektrisch mit Hilfe der Einrichtung gemessen, die Eglits (1932) beschrieben hat; im Anschluss an Seybold und Füsser (1931) wurden gelegentlich, statt des Bündels von Kupfer-Konstantan-Drähten, Kupfer-Konstantan-Plättchen verwendet. Jeder Einzelwert ist das arithmetische Mittel aus 40 Messungen an verschiedenen Stellen der Blattober- und -unterseite. Wir geben uns über die Genauigkeit dieser Oberflächentemperaturen keinen Illusionen hin; bei den Blättern waren die Ergebnisse bei hohen Luftfeuchtigkeiten sehr sprunghaft, und bei der Rinde waren sie es überhaupt immer; dennoch erhalten wir auf diesem Wege einigermassen brauchbare *Mittelwerte*, da wir annehmen dürfen, dass im Mittel aus 40 Bestimmungen die einzelnen Zufälligkeiten sich aufheben.

In der Regel wurden für eine Versuchspflanze und eine Versuchstemperatur 2—3 Punkte (bei verschiedenen physikalischen Sättigungsdefiziten) eingehend gemessen und, für die Interpolation der übrigen Punkte, geradlinig verbunden. Wir haben sodann, auf Grund der relativen Feuchtigkeit (abgekürzt rel. F.) und der Lufttemperatur, für alle Transpirationsbestimmungen das physikalische Sättigungsdefizit (abgekürzt S. D.) berechnet, auf Grund des physikalischen S. D. die mutmassliche Unterkühlung der Blätter graphisch interpoliert, und endlich auf Grund dieser Unterkühlung das in den Tabellen aufgeführte physiologische S. D. berechnet. Wo in dieser Arbeit von Sättigungsdefiziten schlechthin gesprochen wird, sind stets die physiologischen S. D. gemeint; auf die Beziehungen zwischen dem physikalischen und den physiologischen S. D. werden wir bei den allgemeinen Betrachtungen zu *Quercus Robur* näher eintreten.

Der Topf der im Versuch stehenden Pflanze wurde über der Erde mit einem wasserundurchlässigen (und vorher in trockener Luft getrockneten) Deckel aus einem Gemisch von Vaseline und Paraffin verschlossen, so dass der während des Versuches gemessene Gewichtsverlust wirklich nur von der Transpiration der oberirdischen Teile der Pflanze herrührte. Kontrollmessungen zeigten, dass die Wasserabgabe

des Topfes samt Deckel nicht über 4 mg je Versuch hinausging. Zwei bis drei Stunden (bei niederen Temperaturen auch mehr) vor Beginn der Versuche wurde die Pflanze in den Versuchsraum gebracht, damit sie ihre Spaltöffnungen schliessen und an den ober- und unterirdischen Teilen durch und durch die Raumtemperatur annehmen konnte. Letzteres war besonders bei hoher Luftfeuchtigkeit notwendig, um die Bildung von Kondenswasser an der Oberfläche des Topfes und der Pflanze zu verhindern. Während der Wintermonate wurde der Topf tagsüber durch eine Heizeinrichtung auf ungefähr der Temperatur gehalten, welche nachts für den Versuch vorgesehen war.

Nach Abschluss des letzten Versuches, also jeweils morgens etwa um 8 Uhr, wurde der Wachsdeckel zur Hälfte geöffnet (um die Wurzelatmung zu ermöglichen), und die Pflanze erhielt nach Bedarf Wasser zugegeben. Tagsüber war die Pflanze während der Vegetationszeit unter einem Vordach, während des Winters im Gewächshaus, unter Ausschluss von direkter Besonnung, also nur im diffusen Licht, aufgestellt.

Die Versuche selbst wurden, wie aus der Beschreibung des Versuchsraumes hervorgeht, in völliger Dunkelheit durchgeführt; die gelegentliche Überwachung erfolgte bei schwachem rotem Licht. Damit ein und dieselbe Pflanze während Wochen und Monaten in einer Versuchsserie verwendet werden konnte, liefen die Versuche nur nachts; während des Tages hatte die Pflanze ihre normale Lebensweise; die Lebensweise der Versuchsansteller wurde somit zugunsten der Lebensweise der Versuchspflanze geopfert. Ein Versuch dauerte in der Regel etwa 4 Stunden, bei sehr starker Transpiration etwas weniger, bei schwacher Transpiration entsprechend länger. Je Nacht konnten also durchschnittlich zwei Messpunkte gewonnen werden. Darin liegt der Vor- und der Nachteil unserer Methode. Vorteil: Wir lassen die Versuchspflanze ungestört weiterleben, rechnen die Ergebnisse eines stundenlangen Versuches und einer grossen Blattfläche (etwa 70—90 dm²) auf eine mehrere hundertmal kleinere Einheit (dm²/h) um und gewinnen dadurch ausgeglichene Mittelwerte. Nachteil: Die Versuche gehen nur langsam vorwärts und können in dieser Weise nur mit Pflanzen ausgeführt werden, die ihr Wachstum in einem bestimmten Zeitpunkt abgeschlossen haben; ferner sind die Versuche im Materialverbrauch recht kostspielig, und stehen und fallen überdies mit dem Schicksal der Versuchspflanze; stösst ihr etwas zu, so ist die Versuchsreihe abgebrochen. Und auch wenn ihr mechanisch nichts zustösst, so kann sie doch nicht, ohne innern Schaden, monatelang geplagt werden. Durch diese natürlichen Einschränkungen ist die Zahl der Messpunkte, die sich an ein und derselben Pflanze gewinnen lassen, erheblich eingeengt.

Wir geben im folgenden nicht alle Versuchsserien wieder, sondern beschränken uns auf einige vollständige Beispiele.

Kapitel 2.

Versuche mit *Quercus Robur* L.

Abb. 2 vermittelt eine Vorstellung über die Gestalt der von uns verwendeten Stieleichen; es handelt sich durchwegs um mindestens achtjährige, rund 60—90 cm hohe, kräftig gewachsene Exemplare, die mindestens drei Jahre in den Versuchstöpfen gezogen worden waren und daher einen kräftigen Wurzelballen gebildet hatten.



Abbildung 2.

Ansicht von *Quercus Robur* L.,
Versuchspflanze Nr. 4. Etwa $\frac{1}{10}$
natürl. Grösse.

Die Blätter sind im Mittel 142μ dick, grosse Blätter 148μ , mittelgrosse 140μ und kleine 139μ . Bei der Epidermis der Blattoberseite beträgt die Höhe der Zellen im Mittel 15.0μ , die Dicke der Epidermisaussenwand samt Kutikula 4.1μ , die Dicke der Kutikula allein 0.8μ . Bei der Epidermis der Blattunterseite beträgt die Höhe der Zellen im Mittel 8.2μ , die Dicke der Epidermisaussenwand samt Kutikula 2.1μ und die Dicke der Kutikula allein 0.8μ .

Spaltöffnungen sind nur auf der Blattunterseite vorhanden, und zwar im Mittel zu 28,440 je cm^2 . Sie liegen oberflächlich in der Epidermis und sind nicht besonders geschützt; die Länge des gesamten

Spaltöffnungsapparates beträgt durchschnittlich $25.0\ \mu$, die Breite $17.8\ \mu$. Abb. 3 gibt einen leicht schematisierten Schnitt durch eine Spaltöffnung wieder. Der Vorhof ist durchschnittlich $14.4\ \mu$ lang, $3.7\ \mu$ breit und $6.9\ \mu$ hoch. Die Schliesszellen sind klein (durchschnittlich $12.3\ \mu$ hoch) und in ihren Wänden stark verdickt; ihr Zellumen ist durchschnittlich $7.4\ \mu$ breit und $3.4\ \mu$ hoch. Die Spalten waren bei allen Temperaturen und bei allen Luftfeuchtigkeiten während der Versuche fast ausnahmslos geschlossen, d. h. es konnte weder auf Schnitten durch fixiertes Material noch bei Betrachtung mittels der Ölimmersion

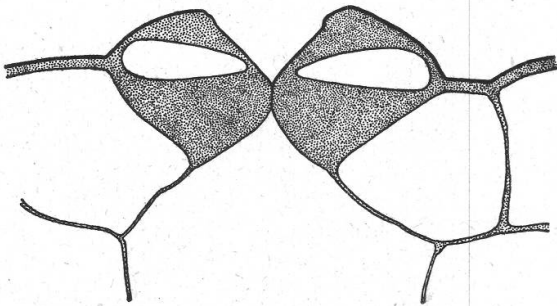


Abbildung 3.
Quercus Robur L. Leicht schematisierter Schnitt durch eine Spaltöffnung.
Vergr. 1350.

des Opakilluminators eine sichtbare Öffnungsweite festgestellt werden. Die Atemhöhle ist gross und steht allseitig mit dem lockern Gewebe des Mesophylls in Verbindung.

Um über die Art der Verteilung der Blattgrössen ein Bild zu geben, ist in Tab. 1 das Laubwerk der Versuchspflanze Nr. 2 nach Grössenklassen geordnet worden. Die Zahl der Blätter beträgt bei dieser Pflanze 251. Die Klassenstufen gehen bei den Ordinaten von 5 zu 5, bei den Abszissen von 4 zu 4, und zwar entsprechen die Ordinaten der Blattoberfläche in cm^2 (einfach gerechnet), die Abszissen dem Blattumfang in cm (bestimmt mit Hilfe des Kurvenmessers). Die gesamte Blattoberfläche beträgt in diesem Falle, einfach gerechnet, $39.11\ \text{dm}^2$, der gesamte Umfang der Blätter $48.29\ \text{m}$.

Da die Verteilungstabellen der Grössenklassen der Blätter stets ungefähr gleichbleiben, geben wir sie, aus Gründen der Raumersparnis, bei den übrigen Versuchspflanzen nicht wieder, sondern beschränken uns dort auf die Angabe der Zahl der Blätter, der gesamten Oberfläche und des gesamten Umfanges.

Die Blattstiele wurden bei den Flächenbestimmungen vernachlässigt, da ihre durchschnittliche Länge nur $1.8\ \text{mm}$ und ihre durchschnittliche Oberfläche nur $11.8\ \text{mm}^2$ beträgt.

Bei 20 wahllos herausgegriffenen Blättern betrug das Frischgewicht $6.652\ \text{g}$, das Trockengewicht $3.531\ \text{g}$, die Oberfläche (einfach gerechnet) $4.24\ \text{dm}^2$; der Faktor der Oberflächenentwicklung (bezogen auf das Frischgewicht) stellt sich demnach auf 1.27 .

Tabelle 1.

Verteilungstafel der Blätter von *Quercus Robur* L., Versuchspflanze Nr. 2.
Erklärung im Text.

cm ²	0—4	4—8	8—12	12—16	16—20	20—24	24—28	28—32	32—36	36—40 cm
45—50								1	1	
40—45							1	4	1	
35—40							5	1		
30—35						2	5	1		
25—30					2	12	6			
20—25				1	11	16	3			
15—20			1	2	20	18	5			
10—15		1	2	18	26	6				
5—10			27	35						
0—5	1	6	10							

Der Stamm ist nach aussen durch eine etwa 50 μ dicke, fest zusammenhängende Peridermschicht begrenzt. Sind (vom Phellogen aus) etwa 20 Zellschichten gebildet, so zerreist das Periderm in tangentialer Richtung, wobei etwa die zehn äussern Zellschichten abblättern, während die 8—10 innern Zellschichten intakt bleiben. Auf diese Weise ist das Rindenparenchym dauernd von einem kompakten Peridermmantel umschlossen.

Die Oberfläche des Stammes und der Zweige wurde durch die Bestimmung des Durchmessers und der Länge aller Triebe ermittelt, wobei alle Triebe als Walzen angenommen wurden. Die Gesamtlänge der Triebe ist erheblich grösser, als man von blossen Auge vermuten würde; bei der Versuchspflanze Nr. 2 betrug sie beispielsweise 4.25 m, und die gesamte Oberfläche der Triebe stellte sich auf 5.33 dm².

a) Die Transpiration des Stammes und der Zweige.

Die Transpiration des Stammes und der gesamten Zweige wurde in der Regel im Herbst, unmittelbar nach dem Laubfall, gemessen; es schien, dass die Eichen im Laufe des Monats Oktober oder November, unmittelbar nach der Bräunung der Blätter, noch genügend « im Saft » sind, um einen Anhaltspunkt über die Grössenordnung der sommerlichen Transpiration der Rinde zu liefern; jedenfalls dauern bei der Buche die Stoffwanderungen und Stoffumsetzungen in der Rinde noch

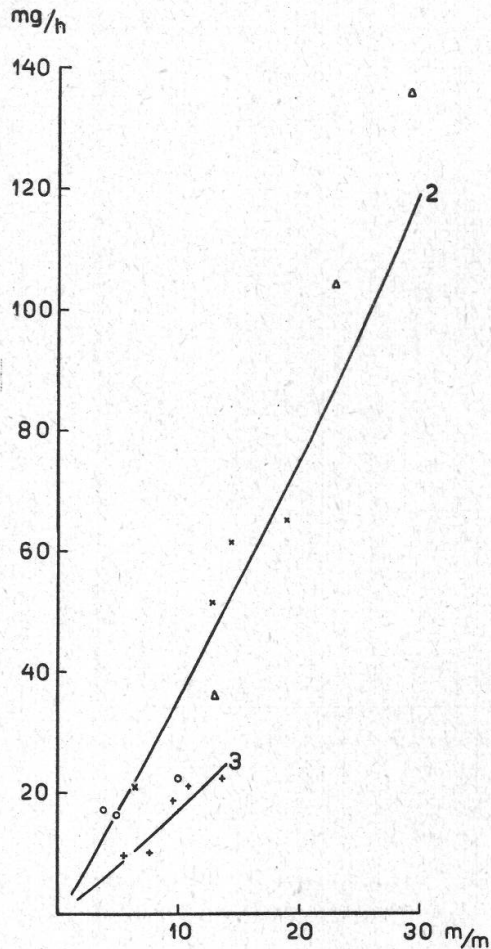


Abbildung 3 a.

Quercus Robur L. Transpiration des Stammes und der entlaubten Triebe.

Versuchspflanze Nr. 2 (Tab. 2).

Kreise : Lufttemperatur von 20° C.

Liegende Kreuze: Lufttemperatur von 30° C.

Dreiecke : Lufttemperatur von 40° C.

Versuchspflanze Nr. 3 (Tab. 3).

Stehende Kreuze: Lufttemperatur von 20° C.

reichlich einen Monat nach dem Laubfall an (G ä u m a n n , 1935). Später im Jahr, zur Zeit der vollen Winterruhe (kurz vor Weihnachten), sinkt dagegen die Rindentranspiration der Stieleichen bis auf etwa die Hälfte.

Unsere Zahlen geben nicht nur die Transpiration des Stammes und der Triebe (also die Transpiration der gesamten Rinde) wieder, sondern sie enthalten auch noch die Transpirationsquoten der Knospen. Diese Fehlerquelle darf jedoch aus einem sachlichen und einem methodischen Grunde vernachlässigt werden. Sachlich, weil die Knospen der Stieleichen im frühen Herbst noch derart klein und von wasserundurch-

lässigen Schichten umhüllt sind, dass ihre gesamte Wasserabgabe zweifelsohne nur in der Grössenordnung weniger Milligramme je Stunde liegt. Methodisch, weil der Knospenfehler bei allen Messungen, auch bei denen der belaubten Pflanze im Hoch- und im Spätsommer, konstant auftritt und daher die Vergleichung der Messungen untereinander nicht beeinträchtigt.

Wir haben bei *einer* entlaubten Pflanze (Nr. 2) die Rindentranspiration bei verschiedenen Lufttemperaturen verfolgt, bei den übrigen Exemplaren dagegen nur einige Stichproben gemessen und die dazwischenliegenden Werte graphisch interpoliert. Die Ergebnisse der Versuchspflanze Nr. 2 sind in Tab. 2 und in Abb. 3 a zusammengestellt und durch einige Messpunkte der Pflanze Nr. 3 (Tab. 3) ergänzt. Leider ist die Zahl der Messpunkte nicht so gross, wie wir sie gewünscht hätten; es war nicht möglich, die Messungen länger fortzusetzen, weil Gefahr bestand, dass die Knospen anfangen auszutreiben.

Tabelle 2.

Die Wasserabgabe des entlaubten Stammes von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2) bei verschiedenen Temperaturen und verschiedenen Luftfeuchtigkeiten.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Rindenoberfläche			
3.8	92	17.4	23.0	82	719
4.8	86	16.2	21.4	75	719
9.9	119	22.5	22.0	50	719
6.4	110	20.8	30.1	80	722
12.8	273	51.5	30.1	60	721
14.4	326	61.5	30.1	55	722
18.9	346	65.3	30.1	41	722
12.9	191	36.0	40.3	77	722
22.9	553	104.3	40.2	59	722
29.3	722	136.2	40.0	47	722

Für die Messpunkte der Tab. 2 und 3 wurden nach der Methode der kleinsten Quadrate die mittlern Konstanten der Exponentialfunktion berechnet, die durch den Nullpunkt geht und die Struktur $V = K \cdot s^n$ besitzt; dabei ist V die Verdunstung, s das Sättigungsdefizit. Die gesuchte Gleichung lautet für die Versuchspflanze Nr. 2

$$V_{2r} = 2.96 \cdot s^{1.08}$$

und für die Versuchspflanze Nr. 3

$$V_{3r} = 1.41 \cdot s^{1.09}$$

Da die Exponenten dieser beiden Funktionen nahe bei 1 liegen, so muss die Rindentranspiration der Stieleiche fast linear vom physiologischen Sättigungsdefizit abhängen. Im Gegensatz zur kutikularen Transpiration der Laubblätter (vgl. z. B. Abb. 8) wird sie durch die Lufttemperatur nur wenig beeinflusst: in Abb. 3 a fügen sich sowohl die Kreise (Messpunkte bei einer Lufttemperatur von 20° C) als die liegenden Kreuze (Messpunkte bei 30° C), als die Dreiecke (Messpunkte bei 40° C) der mittlern Exponentialkurve Nr. 2 mühelos ein; dennoch vermuten wir, dass sich diese Mittelkurve bei einer hinlänglich grossen Zahl von Messpunkten in einen steilen Fächer von drei Exponentialfunktionen, ähnlich wie in Abb. 8, je eine für jede Lufttemperatur, auflösen würde; doch ist der praktische Fehler, den wir bei der Rindentranspiration durch die Verwendung einer mittlern Formel für alle Lufttemperaturen begehen, gering.

Die Rindentranspiration der Versuchspflanze Nr. 2, bezogen auf die Oberflächeneinheit, ist rund doppelt so hoch wie diejenige der Versuchspflanze Nr. 3; ähnliche Abweichungen haben wir auch bei andern Versuchspflanzen kursorisch gemessen. Da eine Versuchspflanze nur *eine* Rinde, dagegen etwa 200 Laubblätter besitzt, so können sich die Ergebnisse der Rindentranspiration naturgemäss weniger ausbilden als diejenigen der Blattranspiration.

Verglichen mit der Form der später zu besprechenden Transpirationsformeln der Laubblätter fallen die beiden oben aufgestellten Kurven durch immer steiler werdenden Anstieg (Exponent grösser als 1) auf; es scheint, dass in diesen beiden Beispielen die Transpiration der Rinde bei den hohen Luftfeuchtigkeiten (im Gegensatz zur Transpiration der Laubblätter) langsamer ansteigt als das S. D., hernach umbiegt und so dann rascher ansteigt als dieses. Unsere Erfahrungen reichen nicht aus, um aus diesen Verhältnissen schon jetzt einen bestimmten Schluss abzuleiten; doch werden wir auch später, bei der Rindentranspiration von *Pinus silvestris*, die Erscheinung antreffen, dass die Rindentranspiration, im Gegensatz zur kutikularen Transpiration der Assimiliationsorgane, nahezu geradlinig vom physiologischen S. D. abhängt.

Tabelle 3.

Die Rindentranspiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 3) bei einer Lufttemperatur von rund 20° C.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Rinden- oberfläche			
5.3	79	9.4	20.2	70	716
7.6	84	10.0	20.1	56	716
9.5	156	18.6	20.2	46	715
10.8	176	21.0	20.2	39	716
13.5	189	22.5	20.0	22	716

Verglichen mit der Grössenordnung der kutikularen Transpiration der Laubblätter ist die Transpiration unserer jugendlichen Eichenrinden verhältnismässig gross: Bei einer Lufttemperatur von 30° C und einem S. D. von rund 25 mm beträgt die Rindentranspiration der Versuchspflanze Nr. 2 je dm²/h rund 96 mg, die kutikulare Transpiration ihrer Laubblätter dagegen rund 46 mg, also nur rund die Hälfte. Es ist kaum anzunehmen, dass dieser grosse Unterschied durch die wenigen Lentizellen bedingt sei; sondern man muss sich wohl vorstellen, dass das jugendliche Periderm bei gewissen Individuen noch nicht einen derart wirksamen Transpirationsschutz darstellt wie die Kutikula.

Die Messungen der Rindentranspiration verfolgen im Rahmen der vorliegenden Arbeit hauptsächlich einen praktischen Zweck, nämlich den Betrag zu liefern, um den wir die Transpiration der gesamten Pflanze (2. Kolonne der Tab. 4, 5 usw.) verringern müssen, um die reine Transpiration des Laubwerkes (3. Kolonne der Tab. 4, 5 usw., jeweils bezogen auf den dm² Blattoberfläche) zu erhalten. Für jede Versuchspflanze wurde, ähnlich der Abb. 3 a, in grossem Maßstab eine Kurve der Rindentranspiration, mit dem *physikalischen* S. D. als Abszisse, aufgezeichnet, worauf für jeden Messpunkt der belaubten Pflanze bei dem entsprechenden physikalischen S. D. der Rindenabzug abgelesen werden konnte.

b) Die kutikulare Transpiration der Eichenblätter bei einer Lufttemperatur von 20°.

Wir liessen die Versuchspflanze Nr. 2 zunächst bei hohen relativen Luftfeuchtigkeiten transpirieren und gingen dann langsam zu geringern Feuchtigkeiten über. Die Ergebnisse finden sich in Tab. 4. Die Reihenfolge in Tab. 4 (und in den entsprechenden übrigen Tabellen) entspricht nicht restlos den Versuchsprotokollen, da wir kleine Unebenheiten durch Umstellung ausgeglichen haben; so wurde die Pflanze Nr. 2 erst bei 82% rel. F. beobachtet, dann bei 80% und darauf (weil in der folgenden Nacht die Luftfeuchtigkeit wieder 82% betrug) nochmals bei 82%; in Tab. 4 wurden dagegen die beiden 82%-Zahlen nacheinander aufgeführt. Diese kleinen Umstellungen haben sachlich keine Bedeutung, sie wurden nur mit Rücksicht auf die bessere Lesbarkeit vorgenommen.

Die durchschnittliche Untertemperatur der Blätter betrug bei einer Lufttemperatur von 19.4° und bei einer rel. F. von 80% 0.4°, bei 20.7° und 28% 1.4°. Mit Hilfe der Geraden, die durch diese beiden Punkte verläuft, wurden für die Messungen der Tab. 4—6 die mutmasslichen Blattertemperaturen graphisch interpoliert.

Die Lage der Messpunkte der Tab. 2 ist in Abb. 4 in Gestalt von stehenden Kreuzen eingezeichnet; als Abszissen wurden die physiologi-

schen Sättigungsdefizite in mm verwendet, als Ordinaten die (je dm² Blattoberfläche) abgegebenen Verdunstungsmengen in mg je Stunde.

Wir berechnen für s von 0 bis 11.2 mm nach der Methode der kleinsten Quadrate die Konstanten der mittlern Gleichung, die durch den Nullpunkt geht und die Struktur $V = K \cdot s^n$ besitzt; dabei bedeutet V die Verdunstung in mg/h/dm², K eine Konstante, s das physiologische S. D. und n den charakteristischen Exponenten. Wir glauben nicht, dass diese Form der Kurve den tatsächlichen Verhältnissen vollkommen ge-

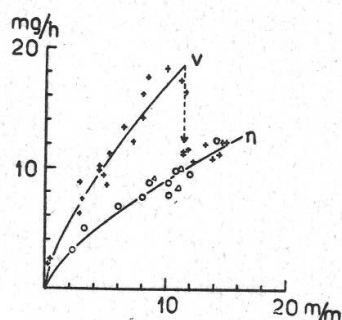


Abbildung 4.

Die kutikulare Transpiration der Blätter von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2) bei einer Lufttemperatur von rund 20°.

Kreuze: Transpiration der ersten ansteigenden Reihe (Tab. 4).

Kreise: Transpiration der ersten absteigenden Reihe (Tab. 5).

Dreiecke: Transpiration der zweiten ansteigenden Reihe (Tab. 6).

Weitere Erklärungen im Text.

recht wird. Wir hatten wiederholt den Eindruck, dass unsere ersten Messpunkte zu tief liegen und dass die Gleichung möglicherweise S-förmig verlaufen: erst langsam, dann steil, und dann, im Hauptgebiet, wieder langsam steigen sollte. Doch reicht auf der heutigen Stufe unserer Erkenntnis der mittlere Näherungswert, den wir durch die genannte Exponentialfunktion erhalten, vorläufig aus. Die gesuchte Gleichung lautet sodann

$$V_{20 \text{ v}} = 3.76 \cdot s^{0.65} \quad (1.)$$

Der Index 20 bedeutet 20° C Lufttemperatur, der Index v « vor der Abhärtung ». Die dieser Gleichung entsprechende Kurve ist in Abb. 4 mit dem Buchstaben v (= vor der Abhärtung) bezeichnet.

Erst bei einem S. D. von 11.4 mm (entsprechend einer Luftfeuchtigkeit von weniger als 35%) wird das Verhalten der Pflanze unregelmässig: ihre Wasserabgabe sinkt von 18.3 mg unvermittelt auf 11.2 mg, steigt ohne äussern Grund wieder auf 16.4 mg, sinkt wieder auf 10.5 mg, steigt auf 17.3 mg, sinkt erneut auf 11.6 mg und bleibt sodann im Bereich von 11–13 mg/h je dm² Blattoberfläche stehen. Betrachten wir in Abb. 4 die Scharung der Kreuze im Bereich der S. D. von 11–15 mm, so scheint es, als sei bei einem S. D. von rund 11 mm die Wasserabgabe der Pflanze ruckweise auf eine tiefere Ebene gerutscht und steige nunmehr, von dieser Ebene aus, wieder schwach an.

Ehe wir an die Deutung dieser Befunde herantreten, fragen wir uns: was geschieht, wenn wir von den extremen Lufttrockenheiten am Schluss der Tab. 4 (13% rel. F., entsprechend einem physiologischen

Tabelle 4.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2) bei steigender Lufttrockenheit und bei einer Lufttemperatur von rund 20 °C (erste ansteigende Reihe von 20 ° C).

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt- oberfläche			
0.1	181	2.2	19.8	97	720
0.2	197	2.3	19.8	96	710
2.7	618	6.1	19.7	82	724
2.5	769	8.9	19.6	82	716
3.0	672	7.4	19.4	80	721
4.3	888	9.8	19.9	72	718
4.3	915	10.2	19.4	71	722
4.7	857	9.3	19.7	69	719
5.0	810	8.6	19.1	66	725
5.1	1016	11.2	19.5	66	721
6.4	1223	13.4	20.1	59	721
7.2	1145	12.2	19.7	54	720
8.0	1491	16.3	20.1	49	720
8.0	1327	14.2	19.9	48	720
8.3	1603	17.6	19.8	46	720
10.0	1709	18.3	21.0	39	722
11.4	1191	11.2	21.2	31	725
11.6	1605	16.4	21.2	30	719
12.1	1158	10.5	21.7	29	728
11.2	1656	17.3	20.0	28	727
11.7	1230	11.6	20.7	28	727
11.4	1200	11.4	20.1	27	727
13.1	1300	12.0	21.1	20	727
14.4	1271	11.1	22.5	19	726
13.8	1199	10.7	21.5	18	728
14.5	1355	12.2	22.0	17	728
15.0	1378	12.3	21.9	13	726

S. D. von 15 mm) wieder zu grössern Luftfeuchtigkeiten zurückkehren? Erfolgt beim S. D. von 11 mm wieder ein Ruck nach oben, ins alte Geleise, oder gehorcht die Wasserabgabe nunmehr einer andern Kurve?

Die Antwort finden wir in Tab. 5; die entsprechenden Punkte sind in Abb. 4 in Gestalt von Kreisen eingezeichnet. Wir sehen: nachdem das Exemplar von *Quercus Robur* einmal die Schwelle von 35% rel. F. nachhaltig unterschritten und extreme Trockenheiten bis zu 13% rel. F. durchgemacht hat, verhält es sich anders als zuvor. Gehen wir nämlich von den extremen Trockenheiten allmählich zu grössern Luftfeuchtigkeiten über (bis 84% rel. F.), so bleibt bei 11 mm der Sprung zurück ins alte Geleise aus; die Punkte scharen sich vielmehr um eine neue Kurve, die der Gleichung gehorcht:

$$V_{20\text{ n}} = 1.98 \cdot s^{0.67} \quad (2.)$$

Im Bereich der S. D. von 3 mm liegt freilich in Abb. 4 ein Kreis deutlich zu hoch; seine positive Abweichung ist jedoch nicht grösser als, z. B. im Bereich der S. D. von 10 mm, die negative Abweichung eines der dortigen Kreise: es handelt sich zweifelsohne um eine zufällige Abweichung im Rahmen der normalen Streuung.

Die Kurve V_{20n} ist in Abb. 4 mit dem Buchstaben n (= nach der Abhärtung) bezeichnet. *Die Pflanze ist also wirklich eine andere als zuvor*: sie gibt unter gleichen äussern Verhältnissen erheblich weniger Wasser ab als früher, *sie ist abgehärtet*.

Um ein unmittelbares Mass für die durch die Abhärtung bedingte Verminderung der kutikularen Transpiration zu gewinnen, bringen wir die Gleichungen 1 und 2 auf den gleichen Exponenten, d. h. wir geben ihren Kurven die gleiche Krümmung; als Exponenten wählen wir, aus später zu besprechenden Gründen, den Wert 0.71 und erhalten sodann für die Gleichung 1

$$V_{20v} = 3.35 \cdot s^{0.71} \quad (1a.)$$

und für die Gleichung 2

$$V_{20n} = 1.87 \cdot s^{0.71} \quad (2a.)$$

Das Ausmass der Transpirationsherabsetzung entspricht dem Quotienten der Parameter der Gleichungen 2 a und 1 a; die Transpirationsraten der Gleichung 2 a betragen nur 56 % derjenigen der Gleichung 1a: *durch die Abhärtung wird also die kutikulare Transpiration der Blätter von Quercus Robur auf rund die Hälfte herabgesetzt*.

Und kehren wir von den hohen Luftfeuchtigkeiten am Schluss der Tab. 5 (84 % rel. F.) zum zweitenmal in den Bereich der kritischen Trockenheitsschwelle von 11 mm S. D. zurück (zweite ansteigende Versuchsreihe), so erhalten wir (Tab. 6) die gleichen Ergebnisse wie in Tab. 5; die entsprechenden Punkte sind in Abb. 4 durch Dreiecke gekennzeichnet: nachdem das Exemplar von *Quercus Robur* einmal seine Abhärtung durchgemacht hat, verhält es sich konstant.

Diese Abhärtung ist durch drei Merkmale gekennzeichnet: dass die Blätter 1. *nach dem Überschreiten einer bestimmten Schwelle* 2. *ruckartig* 3. *eine irreversible Zustandsänderung* durchmachen.

1. Das Überschreiten eines bestimmten Schwellenwertes. Die Lage dieser Schwelle schwankt von einem Individuum zum andern innerhalb gewisser Grenzen, scheint jedoch, soweit unsere Erfahrungen reichen, bei *Quercus Robur* im Bereich eines S. D. von 10—12 mm zu liegen.
2. Die *ruckartige* Veränderung. Sie sieht aus, als ob nach dem Überwinden einer bestimmten Reizschwelle plötzlich eine Spannung gelöst würde.

Tabelle 5.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2) bei steigender Luftfeuchtigkeit und bei einer Lufttemperatur von rund 20° C (*erste absteigende* Reihe von 20° C).

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt- oberfläche			
14.1	1350	12.3	22.1	20	725
12.0	1077	9.6	20.9	27	726
10.7	1072	9.9	20.2	32	726
10.1	885	7.8	20.1	36	726
10.1	963	8.8	20.4	38	728
8.6	919	8.7	20.3	45	728
8.0	808	7.5	20.5	50	728
6.0	696	6.8	20.6	62	727
3.1	472	4.9	20.8	81	727
2.4	335	3.2	20.5	84	727

3. Die Irreversibilität des Vorganges : Haben die Blätter einmal diese Abhärtung durchgemacht, so bleibt ihre Transpirationsgleichung auch nach Monaten noch dieselbe.

Es ist bedeutsam, dass diese Abhärtungserscheinungen nur bis in den Monat Juni hinein auftreten. Haben die Stieleichen einmal die Julisonne ertragen, so sind sie offensichtlich von Natur aus abgehärtet und die ruckweise Erniedrigung der Transpirationswerte im Bereich der hohen Lufttrockenheiten bleibt aus. Es handelt sich um eine *einmalige* Abhärtung der Aussenmembran, die offenbar in der Natur regelmässig im Vorsommer erfolgt, bei unsern Versuchen jedoch, wegen der Besonderheiten der Versuchsanordnung, spontan und sprunghaft zutage tritt.

Versuchstechnisch ergibt sich aus diesen Abhärtungserscheinungen die Lehre, dass es *nicht* gleichgültig ist, ob wir mit einer Versuchspflanze von grosser Luftfeuchtigkeit zu grosser Lufttrockenheit oder, umgekehrt, von grosser Lufttrockenheit zu grosser Luftfeuchtigkeit schreiten : Es kann unter Umständen geschehen, dass eine Versuchs-

Tabelle 6.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2) bei erneut zunehmender Lufttrockenheit und bei einer Lufttemperatur von rund 20° C (*zweite ansteigende* Reihe von 20°).

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt- oberfläche			
8.9	959	9.1	21.1	46	725
11.0	954	8.3	22.8	39	725
11.1	1095	10.0	22.7	38	725

pflanze durch extreme Lufttrockenheit eine individuelle Abhärtung erfährt. *Wir müssen also, wie der Kolloidchemiker bei manchen Koiloiden (z. B. Kieselsäuregallerte), in jedem Falle die individuelle Vorgeschichte der Versuchspflanze kennen.* Aus diesem Grunde begannen wir die Versuchsserien im allgemeinen mit grossen Luftfeuchtigkeiten und gingen dann schrittweise zu grösserer Lufttrockenheit über.

c) Die kutikulare Transpiration der Eichenblätter bei einer Lufttemperatur von 30°.

Wir besprechen hier ausführlich nur die Versuche, die ausgeführt wurden mit der Versuchspflanze Nr. 2, die schon im vorangehenden Kapitel im Mittelpunkt der Darstellung stand. Das transpirierende Objekt ist also dasselbe wie bei 20° (und es hat dort auch schon seine Abhärtung durchgemacht); unsere Versuchsfrage lautet deshalb: Welchen Einfluss hat *die unterschiedliche Lufttemperatur* auf die kutikulare Transpiration ein und desselben pflanzlichen Individuums, d. h. welche Werte erreicht die kutikulare Transpiration *bei gleichem physiologischen Sättigungsdefizit*, wenn wir die Versuche bei einer Lufttemperatur von 30°, statt, wie im vorangehenden Kapitel, bei 20° durchführen?

Die durchschnittliche Untertemperatur der Blätter betrug bei einer Lufttemperatur von 30.0° und bei einer rel. F. von 83 % 0.5°, bei 29.0° und 26 % rel. F. 1.6°. An Hand der Geraden, die durch diese beiden Punkte geht, wurden für die Messungen der Tab. 7—9 die mutmasslichen Blattemperaturen graphisch ermittelt.

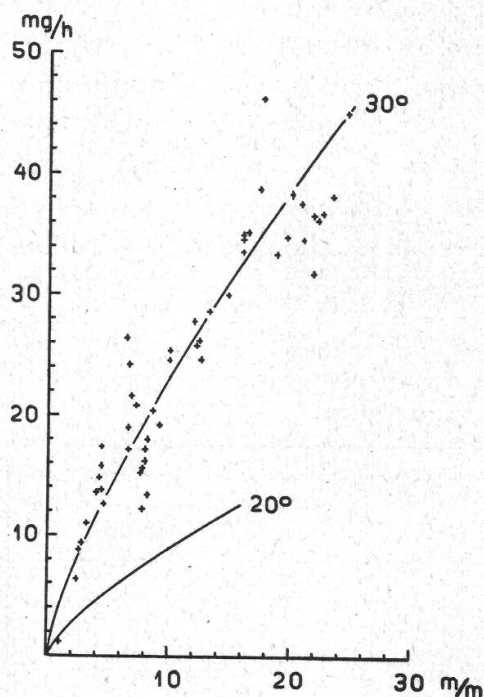


Abbildung 5.

Die kutikulare Transpiration der Blätter von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2) bei einer Lufttemperatur von rund 30° (Tab. 7).

Die erste Versuchsreihe (Tab. 7) begann mit einer rel. F. von 96 % und lieferte bis zu einem S. D. von 24.6 mm, also bis zu einer rel. F. von 10 %, verhältnismässig ausgeglichene Werte. Jegliche Störung beim S. D. von 11 mm blieb aus : nachdem die Eiche Nr. 2 einmal ihre Abhärtung durchgemacht hat (und das gleiche ist bei den andern, hier nicht besprochenen Exemplaren der Fall), transpiriert sie bis in die Trockenheit des Steppenklimas hinauf « normal ». Die betreffenden Messpunkte sind in Abb. 5 in Gestalt von Kreuzen eingetragen.

Wir berechnen aus den 50 einigermassen « normalen » Messpunkten der Tab. 7 (also ohne den tiefen Wert bei S. D. 1.0 mm und ohne den aus der Reihe fallenden Wert bei S. D. 17.6 mm) die mittlere Exponentialfunktion und erhalten

$$V_{30} = 4.22 \cdot s^{0.74} \quad (3.)$$

Die entsprechende Kurve ist in Abb. 5 mit « 30° » angeschrieben.

Es ist nicht zu verkennen, dass die Messpunkte im Bereich der S. D. von 21—24 mm eine Depression aufweisen : sie liegen fast ausnahmslos *unterhalb* des Mittelwertes. Wir glauben, dass es sich hierbei nicht um eine Zufälligkeit handelt, sondern um den Beginn jener Erscheinung, die wir im nächsten Unterkapitel als die « Rückläufigkeit der Transpirationskurve » bezeichnen werden. Würden wir nämlich unsere Exponentialkurve nicht als Mittelwert aus *allen* 50 Messpunkten berechnen, sondern nur aus den 39 Messpunkten zwischen S. D. 2 und 18 mm, so würde sie, entsprechend der Formel

$$V_{30'} = 3.03 \cdot s^{0.91}$$

steiler und fast gerade verlaufen und sodann im Bereich von S. D. 16 bis 18 mm nach rechts unten umbiegen, ähnlich dem Kurvenverlauf in Abb. 6. Der Grund, warum wir die Urlisten für die Berechnung nicht in dieser Weise gruppiert haben, liegt in der Unsicherheit dieser Deutung : der Bereich von 21—24 mm ist zu kurz, um diese Interpretation zu sichern, und überdies liegt der letzte Messpunkt, bei S. D. 24.6 mm, wieder völlig « normal ». Persönlich zweifeln wir nicht daran, dass sich schon hier eine Tendenz zur Rückläufigkeit der Transpirationskurve abzuzeichnen beginnt; doch ist ihr Ausmass zu gering, um eindeutig über den Bereich des mittlern Fehlers hinauszukommen.

Um sicher zu sein, dass wir in Tab. 7 nicht einer Versuchsstücke zum Opfer gefallen sind, gingen wir von der extremen Trockenheit (10 % rel. F.) am Schluss der Tab. 7 schrittweise zu einer rel. F. von 97 % zurück. Die Ergebnisse sind in Tab. 8 zusammengestellt; sie liefern im grossen und ganzen eine Bestätigung der Tab. 7; doch beginnt bei ihnen eine Erscheinung hervorzutreten, die wir auch bei unsern übrigen Versuchspflanzen beobachten konnten : die Versuchsmüdigkeit. Wenn wir nämlich eine Versuchspflanze wochen- und

Tabelle 7.

Die kutikuläre Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2), nach ihrer Abhärtung, bei steigender Lufttrockenheit und bei einer Lufttemperatur von rund 30 ° C (erste ansteigende Reihe von 30 °).

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
1.0	118	1.1	31.2	96	726
2.4	561	6.3	30.0	91	727
2.5	767	8.8	30.2	90	727
2.8	818	9.4	30.0	89	729
3.2	954	11.0	30.2	88	727
3.9	1172	13.5	31.6	86	734
4.2	1274	14.7	30.1	84	727
4.4	1481	17.4	29.9	84	722
4.4	1362	15.8	29.5	83	733
4.5	1109	12.5	30.0	83	733
4.4	1208	13.8	31.0	84	734
6.3	2263	26.3	29.9	77	729
6.6	2068	24.1	29.9	76	730
6.5	1531	17.1	29.7	75	724
6.6	1667	18.9	29.8	75	724
6.7	1876	21.5	29.9	75	731
7.1	1820	20.7	30.0	74	725
7.7	1434	15.6	30.0	72	725
7.5	1403	15.2	31.9	75	728
7.7	1165	12.1	30.1	72	728
8.1	1272	13.3	30.0	70	728
7.9	1501	16.2	31.8	73	729
8.0	1580	17.2	31.9	73	728
8.1	1647	18.0	32.1	73	724
8.5	1830	20.3	32.1	72	725
9.1	1760	19.1	31.7	69	728
9.9	2269	25.4	30.6	65	729
9.9	2204	24.6	30.6	65	729
12.0	2510	27.8	30.6	58	732
12.1	2358	25.8	31.0	58	728
12.3	2394	26.2	31.3	58	728
12.5	2277	24.6	30.6	56	732
13.2	2599	28.5	30.7	54	728
14.8	2844	31.0	30.3	47	727
14.8	2765	30.0	30.3	47	727
15.9	3145	34.6	30.1	43	729
16.0	3175	35.0	29.5	41	729
16.0	3080	33.6	30.4	43	728
16.4	3203	35.1	30.1	41	729
17.3	3833	38.7	29.6	36	726
17.6	4096	46.1	29.6	35	726
18.7	3110	33.2	29.3	30	728
19.6	3261	34.8	29.0	26	725
19.9	3541	38.3	29.0	25	724

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
20.8	3509	37.6	28.4	19	726
20.9	3279	34.6	28.3	18	727
21.7	3453	36.6	28.3	15	726
21.7	3080	31.8	28.4	15	726
22.2	3441	36.2	30.4	22	725
22.6	3495	36.7	28.4	12	726
23.3	3624	38.1	30.4	18	725
24.6	4032	42.9	29.6	10	725

monatelang im Dienst halten (die Versuchspflanze Nr. 2 hatte am Schluss der Tab. 7 schon rund drei Monate im Dienst gestanden), so beginnt sie abwegige Werte zu liefern: die Tab. 8 enthält zunächst einen « richtigen » Wert, dann einige offensichtlich zu hohe Zahlen und dann wieder einige ungefähr « richtige » Werte. Diese Erscheinung konnten wir immer wieder beobachten: wenn eine Versuchspflanze übermüdet ist, so liefert sie nicht, wie man erwarten könnte, zu niedrige Werte, sondern durchwegs deutlich zu hohe Beträge. In diesem Sinne kann die Tab. 8 nur als ein Beleg dafür angesprochen werden, dass im Bereich des S. D. von 11 mm keine Knickung der Transpirationskurve

Tabelle 8.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2), nach ihrer Abhärtung, bei steigender Luftfeuchtigkeit und bei einer Lufttemperatur von rund 30 ° C (erste absteigende Reihe von 30 °).

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
23.2	3867	41.4	29.8	16	725
22.4	5592	63.5	30.2	20	725
19.7	5160	59.0	29.7	28	725
19.4	4819	54.8	29.7	29	725
16.8	4192	47.5	29.5	38	726
13.5	4137	48.1	29.3	49	726
11.7	2957	33.6	30.2	58	730
11.7	2869	32.5	30.2	58	731
10.9	3075	35.4	30.0	60	725
10.8	2388	26.6	29.8	60	730
10.5	2554	28.9	30.0	62	731
7.6	2299	26.7	30.3	73	730
1.9	1496	18.4	29.7	92	725
1.7	1419	17.5	29.9	93	727
0.9	459	5.5	29.5	96	726
0.6	79	0.7	29.5	97	724

eintritt; dagegen ist die *Lage* dieser Transpirationskurve nicht mehr völlig « normal ».

Und um jeden Zweifel an der Regelmässigkeit der Ergebnisse auszuschliessen, gingen wir von den hohen Feuchtigkeiten am Schluss der Tab. 8 wieder den gleichen Weg zurück bis zu einer rel. F. von 37 % (Tab. 9). Die Versuchspflanze transpiriert wieder im wesentlichen gleich wie beim Abstieg in Tab. 8: jegliche Knickung der Transpirationskurve bleibt aus. Leider war die Versuchspflanze inzwischen derart herbst- und dienstmüde geworden, dass ihre innern Störungen nicht nur, wie in Tab. 8, an der andauernden Übersteigerung der Transpiration zu erkennen waren, sondern die Schädigung wurde nunmehr durch eine fahle Verfärbung einiger Blätter manifest. Die Versuchspflanze Nr. 2 wurde deshalb, am Schluss der Tab. 9, für den Rest des Herbstes beurlaubt.

Tabelle 9.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 2), nach ihrer Abhärtung, bei erneut steigender Lufttrockenheit und bei einer Lufttemperatur von rund 30° C (*zweite ansteigende Reihe* von 30°).

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
6.1	1711	19.6	30.5	78	727
8.0	2383	27.6	30.1	71	727
8.1	2783	32.6	30.0	70	727
11.0	2680	30.4	30.2	61	728
11.8	3318	38.2	30.3	58	728
15.6	4679	54.3	29.4	42	724
15.8	5236	61.2	29.3	41	728
16.9	4310	49.2	29.6	38	724
17.2	4161	47.2	29.6	37	723

In den Ergebnissen der Tab. 7—9 möchten wir die Bestätigung dafür erblicken, dass die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* bei einer Lufttemperatur von 30° im gesamten Feuchtigkeitsbereich, von 97 % bis hinunter zu 10 % rel. F., im wesentlichen einer Exponentialfunktion entspricht, die am besten durch die Gleichung

$$V_{30} = 4.22 \cdot s^{0.74}$$

dargestellt wird. Wir geben auch dieser Gleichung aus einem später zu besprechenden Grunde eine etwas stärkere, dem Exponenten 0.71 entsprechende Krümmung, wodurch sie die folgende Gestalt annimmt:

$$V_{30} = 4.52 \cdot s^{0.71} \quad (3a.)$$

Der Quotient aus den Parametern der Gleichungen 3a und 2a gibt an, wie vielmals die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* bei einer

Lufttemperatur von 30° bei gleichem physiologischen Sättigungsdefizit höher ist als bei einer Lufttemperatur von 20° : sie ist 2.4mal grösser.

d) Die kutikulare Transpiration der Eichenblätter bei einer Lufttemperatur von 40°.

Die erste Versuchsreihe wurde mit einer Pflanze eingeleitet, die wir als Nr. 3 bezeichnen wollen. Sie besass 284 Blätter mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 40.13 dm² und einem Umfang von 54.3 m. Die Untertemperatur der Blätter stellte sich bei einer Lufttemperatur von 39.6° und einer rel. F. von 72 % auf 0.7°, bei 39.0° und 30 % auf 1.9°.

Die Oberfläche des Stammes und der Zweige betrug 8.36 dm²; die Nullpunktbestimmung des entblätterten Stammes ergab bei einer Temperatur von 30.2° und einem S. D. von 14.5 mm eine durchschnittliche Transpiration der Rinde von 31.7 mg/h je dm². Dieser Wert weicht von den Angaben der Tab. 3 etwas ab, da er aus einer andern Zeit stammt.

Die Versuchsreihe begann mit einer rel. F. von 91 % (Tab. 10) und schritt mit den üblichen kleinen Intervallen bis zu einer rel. F. von 72 % weiter. Die Messpunkte sind in Abb. 6 als liegende Kreuze eingetragen worden. Die Gleichung der mittlern Exponentialfunktion lautet

$$V_{40 \times} = 8.68 \cdot s^{0.70} \quad (4.)$$

Tabelle 10.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 3) bei zunehmender Lufttrockenheit und bei einer Lufttemperatur von rund 40° C.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blattoberfläche			
4.4	2162	25.8	40.0	91	730
6.9	2642	31.1	39.4	85	727
9.7	3769	44.4	40.0	80	730
10.6	4003	47.1	40.2	78	730
12.0	3958	46.1	40.2	75	730
12.3	4000	46.5	40.8	75	729
13.2	4550	53.2	39.6	72	730
13.4	4915	57.8	40.2	72	730

Leider musste die Versuchsreihe hier abgebrochen werden; die Pflanze schien nicht mehr völlig normal zu sein, einige Blätter sahen nicht mehr so frisch grün aus wie die übrigen. Wir konnten diese Beobachtung wiederholt machen : während es bei Lufttemperaturen von 20 und 30° bei genügender Sorgfalt gelingt, dieselbe Versuchspflanze den ganzen Sommer hindurch zu verwenden, ertragen unsere Laubhölzer die hohen Dampfgehalte bei einer Lufttemperatur von 40° schlecht; es scheint, als käme dort die sterilisierende Wirkung des Wasserdampfes

schon zur Geltung. Man kann eine Pflanze in diesem Bereich nur wenige Nächte gebrauchen — bis die Lage einiger Punkte gemessen ist — und muss sie sodann ersetzen; meist treten auf den Blättern 1—2 Wochen später — nachdem die Pflanze aus dem Versuch genommen ist — einige deutliche, lokale Verfärbungen auf, und es lohnt sich naturgemäss nicht, die sehr grosse Arbeit der Messungen mit einer Pflanze durchzuführen, der man hinsichtlich ihrer Reaktionsfähigkeit misstraut.

Die Versuche der Tab. 10 wurden mit der Versuchspflanze Nr. 4 in Tab. 11 fortgesetzt. Die Pflanze besass 159 Blätter mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 30.69 dm² und einem Umfang von 33.7 m. Für die Berechnung der Unterkühlung der Blätter wurden die Werte der Versuchspflanze Nr. 3 verwendet. Der Transpirationswert des entlaubten Stammes betrug bei 30.8° C und 60 % rel. F. 242 mg, bei 30.7° C und 37 % rel. F. 383 mg.

Die Messpunkte der Blätter sind in Abb. 6 als stehende Kreuze eingetragen. Zwei Werte (bei S. D. 18.6 und 19.6 mm) liegen deutlich zu tief; da wir für den linken Kurvenschenkel nur 7 Messpunkte gewinnen konnten, wird die Kurve durch diese Störung etwas abgedreht; wir nehmen deshalb an, die Kurve aus den Messpunkten der Tab. 11 besitze die gleiche Krümmung wie das Kurvenstück aus Tab. 10 und schliesse in seiner Nähe an, und erhalten dann näherungsweise die Formel

$$V_{40+} = 8.85 \cdot s^{0.70} \quad (5.)$$

Die beiden Messpunkte bei S. D. 24.1 und 24.8 mm schlagen bei dieser Berechnung stark nach oben aus. Man kann sich vorstellen, sie seien der Ausdruck einer Funktionsstörung: die Transpiration sei vorübergehend übersteigert und kehre erst beim Einsetzen des zweiten Kurvenstückes (S. D. 27.5 mm) wieder in das normale Geleise zurück. Es liegt leider im Wesen unserer Arbeitsmethode und unserer Versuchsobjekte, dass wir derartige Deutungsversuche nachträglich nicht mehr überprüfen können.

Jedenfalls dürfen wir sagen, dass bei einem S. D. von rund 24 bis 26 mm der Anstieg der kutikularen Transpiration aufhört: die Kurve biegt um und verläuft nunmehr schwach nach abwärts. In diesem Bereich von rund 24—26 mm liegt also bei unserem Exemplar von *Quercus Robur* eine Schwelle; wird diese überschritten, so steigt die Transpiration nicht weiter an; sie nimmt im Gegenteil mit steigendem S. D. schwach ab: je grösser das Sättigungsdefizit, um so kleiner wird nunmehr die Transpiration: *die Pflanze verhält sich somit umgekehrt wie bisher.*

Die Zahl der Messpunkte ist zu gering und ihre Streuung ist zu gross, als dass wir den Kurvenschenkel zwischen 27.5 und 42.1 mm berechnen könnten; er wurde deshalb nur näherungsweise eingezeichnet.

Tabelle 11.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 4) bei zunehmender Lufttrockenheit und bei einer Lufttemperatur von rund 40° C.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt- oberfläche			
15.5	3765	56.8	40.4	68	730
17.1	5007	76.4	40.6	65	729
18.6	3880	57.7	40.8	62	730
19.6	3563	52.3	40.6	60	726
22.5	4970	74.3	40.6	54	726
24.1	6424	97.5	40.6	50	726
24.8	6536	99.1	40.2	48	726
27.5	5588	82.9	40.9	44	726
29.8	5556	81.7	41.1	40	726
31.6	5094	73.6	39.0	30	727
33.6	5617	81.5	41.5	33	726
36.4	5216	74.2	40.2	23	724
37.0	5048	71.2	41.0	25	724
37.5	5394	76.8	40.1	21	724
39.3	5436	77.0	40.7	19	725
40.3	5578	79.0	40.6	17	724
40.4	5502	77.7	40.7	17	724
42.1	5591	78.7	40.9	14	724

Wie gross ist der Wirkungsgrad der Rückläufigkeit? Wir dürfen im Falle der Abb. 6 annehmen, dass die Rückläufigkeit ungefähr bei S. D. 25 mm beginnt und ungefähr bei S. D. 42 mm zum Abschluss gelangt (weil hier die Versuche aufhören). Bei S. D. 25 mm ist ihr Ausmass null. Bei S. D. 42 mm würde die ungehemmte kutikulare Transpiration entsprechend der Gleichung 5 den Wert 121.1 mg/h erreichen; statt dessen beträgt sie 74.2 mg, also nur 61 % des ungehemmten Wertes. Die Rückläufigkeit der Transpirationskurve setzt demnach die kutikulare Transpiration der Stieleiche im Falle unseres Versuches um rund einen Drittel herab, also (zufälligerweise?) um ungefähr den gleichen Betrag wie die « Abhärtung ».

Im Gegensatz zu den Abhärtungserscheinungen ist jedoch die Rückläufigkeit der Transpirationskurve *reversibel*; kehren wir nämlich von den extremen Sättigungsdefiziten (40 und mehr mm) wieder in den Bereich von 25 mm zurück, so steigt die Transpiration zunächst leicht an und sinkt erst gegen 20 mm hin in normaler Weise ab. Die Lage der Schwelle (im vorliegenden Falle bei 24—26 mm) scheint bei ein und demselben Individuum ungefähr konstant zu sein; sie wurde in unsern Versuchen durch mehrmaliges Überschreiten von links nach rechts und von rechts nach links nicht verschoben; dagegen kann die Schwelle, je nach dem Individuum, niedriger sein als in dem hier ausführlich beschriebenen Beispiel: die Umbiegung kann schon bei 19 mm einsetzen.

Höher als bei 26 mm fanden wir dagegen keine Umbiegungen mehr : wenn die Rückläufigkeit hier nicht eintrat, so blieb sie in unsern Versuchen vollkommen aus. Die Rückläufigkeit der Transpirationskurve braucht also bei *Quercus Robur* nicht unter allen Umständen einzusetzen, sondern ihr Auftreten hängt wahrscheinlich mit der Auslösung bestimmter Entquellungen zusammen, die hernach, bei der Rückkehr zu grössern Luftfeuchtigkeiten, wieder rückgängig gemacht werden; ob sie ganz oder nur teilweise rückgängig gemacht werden, vermögen wir auf Grund unseres Materials von *Quercus Robur* nicht mit Sicherheit festzustellen.

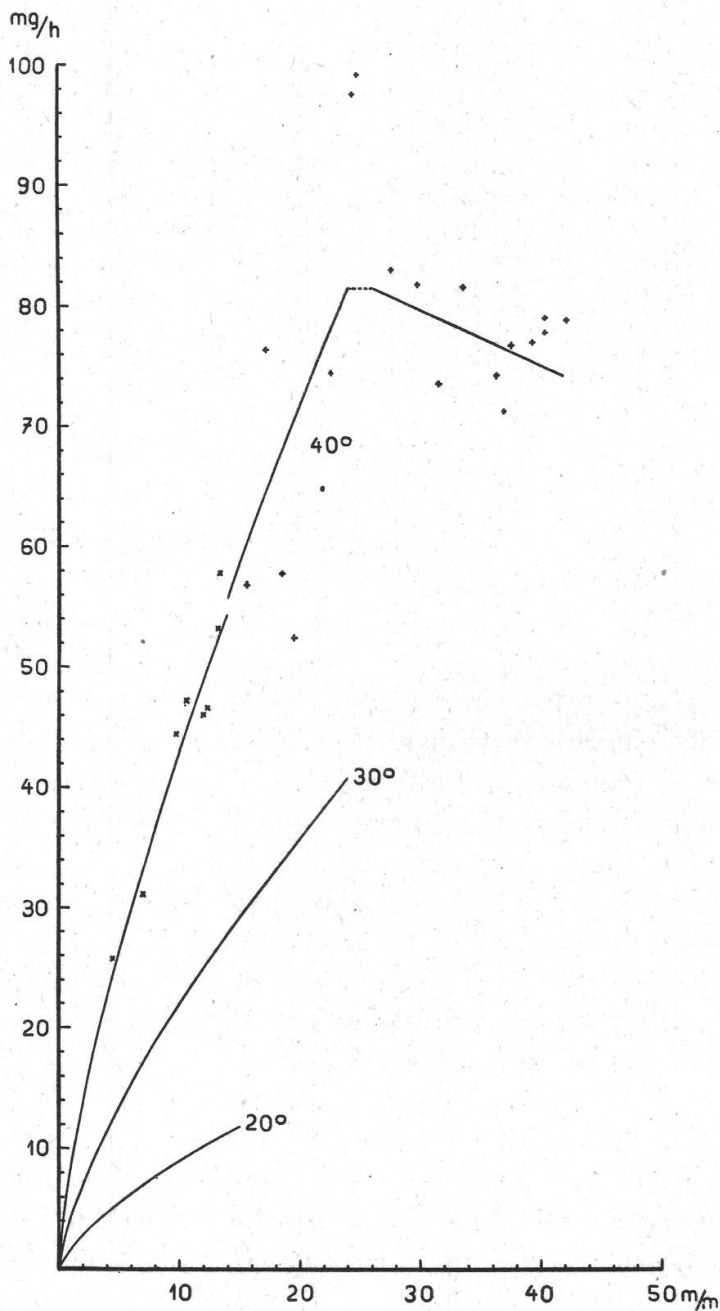


Abbildung 6.
Quercus Robur L. Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 40°. Liegende Kreuze: Versuchspflanze Nr. 3 (Tab. 10). Stehende Kreuze: Versuchspflanze Nr. 4 (Tab. 11).

Da somit die Möglichkeit besteht, dass bei hohen Sättigungsdefiziten Entquellungserscheinungen, also Zustandsänderungen im transpirierenden Objekt, auftreten können, so müssen wir den Geltungsbereich unserer Transpirationsformeln einschränken: die kutikulare Transpiration gehorcht (bei genügender Wasserversorgung der Wurzeln) nur bis zu einem Sättigungsdefizit von rund 20 mm zuverlässig einer strengen Exponentialformel; darüber hinaus kann bei *Quercus Robur*, unter Umständen, früher oder später eine Umbiegung und eine Rückläufigkeit der Transpirationskurven eintreten: *durch Auslösung von Transpirationswiderständen kann der, geringern Sättigungsdefiziten entsprechende Kurvenverlauf in sein Gegenteil umgebogen werden*. Ob die Transpiration auch in dieser neuen Phase (falls die Rückläufigkeit wirklich eintritt) eine eindeutige Gesetzmässigkeit befolgt, vermögen wir zur Stunde nicht zu entscheiden.

e) Die kutikulare Transpiration der Eichenblätter bei einer Lufttemperatur von 50°.

Durch diese Versuchsgruppe sollte, im Sinne einer Grenzwertbestimmung, geprüft werden, welche Wärme- und Feuchtigkeitsgrade die Eichenblätter überhaupt aushalten. Bei hohen Luftfeuchtigkeiten, über 70 % rel. F., gehen die Blätter bei einer Temperatur von 50° augenblicklich zugrunde; bei mittlern und niedern Luftfeuchtigkeiten kann man sie dagegen kürzere Zeit, z. B. eine Stunde, transpirieren lassen; doch werden sie auch dann bei mehrmaliger Wiederholung geschädigt und in ihrem Aussehen und in ihrer Konsistenz derart verändert, dass man sie versuchstechnisch nicht mehr als « normal » ansprechen kann; sie zeigen denn auch einige Tage später grössere oder kleinere gebräunte, trockendürre Stellen, wie man sie in der Natur gelegentlich bei Dürreschäden auftreten sieht. Wir möchten hier nur zwei der Pflanzen, die wir für diese Versuche geopfert haben, näher besprechen.

Die eine, Nr. 8, besass 114 Blätter mit einer Oberfläche (einfach gerechnet) von 23,12 dm² und einen Blattumfang von 22.4 m. Die Untertemperierung der Blätter konnte nicht gemessen werden; sie wurde nach der weiter unten abgeleiteten Formel 24 extrapoliert. Für die Nullpunktbestimmung des entlaubten Stammes besitzen wir nur eine Messung aus der Zeit vor den Versuchen; sie ergab bei einer Lufttemperatur von 39.7° und einer rel. F. von 40 % eine gesamte Transpiration von 1002 mg/h.

Da die Versuchspflanzen, wie schon gesagt, bei einer Lufttemperatur von 50° nur kurze Zeit zu gebrauchen waren, begannen wir die Transpirationsbestimmungen gleich mit verhältnismässig trockener Luft, um wenigstens einen Einblick in die Lage der *extremen* Werte zu erhalten. Die Ergebnisse sind in Tab. 12 zusammengestellt; es ist nicht möglich,

Tabelle 12.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 8) bei einer Lufttemperatur von 50 ° C.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt-oberfläche			
49.7	9019	174.4	49.7	41	721
51.1	9016	173.6	49.5	39	721
66.3	12983	250.0	50.0	22	721
66.4	12870	247.6	49.9	22	721
66.6	13816	268.1	50.1	22	721

auf Grund dieser wenigen Punkte den Verlauf einer sinngemässen Kurve zu *berechnen*; wir nehmen deshalb an, die durch diese Punkte gehende Transpirationskurve besitze dieselbe Krümmung wie die Transpirationskurven der Eichenblätter sie im Mittel bei den übrigen Lufttemperaturen aufweisen (mittlerer Exponent 0.7 der Tab. 13a) und gelangen auf diesem Wege näherungsweise zur Gleichung

$$V_{50} = 12.7 \cdot s^{0.7} \quad (6).$$

Die extrem hohen Beträge, bis 268 mg je dm²/h, d. s. rund zwanzigmal soviel als die kutikulare Transpiration (nach der Abhärtung) bei einer Lufttemperatur von 20° überhaupt erreichen kann, scheinen durch eine doppelte Störung bedingt zu sein. Einmal treten wahrscheinlich im Plasma Koagulationserscheinungen auf, wodurch der plasmatische Transpirationswiderstand ganz oder teilweise ausser Kraft gesetzt wird. Und zweitens erleiden wahrscheinlich die Membranen kolloidchemische Veränderungen, wodurch sie z. B. gröber dispers und deshalb für Wasser durchlässiger werden. Die Werte der Tab. 12 sind deshalb nicht mehr als Transpirationswerte intakter Pflanzen anzusprechen, sondern sie nähern sich der physikalischen Evaporation.

Immerhin beweist die Tab. 12, dass im Falle unserer Stieleichen die Aufnahmefähigkeit der Wurzeln und die Leitfähigkeit der Stämme, Zweige und Blattstiele keineswegs einen begrenzenden Faktor für die kutikulare Transpiration darstellt; denn unsere Pflanze gibt bei 50° andauernd rund dreimal soviel Wasser ab als die *maximale* Wasserabgabe bei einer Lufttemperatur von 40° betrug. Die Rückläufigkeit der Transpirationskurve bei 40° (und z. T. angedeutet bei 30°) kann also nicht mit einer zu starken Beanspruchung der Leitungsbahnen erklärt werden: *die Aufnahme- und Leitungsfähigkeit der Stieleichen scheint durch die kutikulare Transpiration bei weitem nicht voll beansprucht zu werden.*

Die zweite hier zu besprechende Pflanze (Nr. 5) wurde erst bei einer Lufttemperatur von 20° einmal geprüft, sodann bei 30, bei 40

und bei 50°. Sie besass 179 Blätter mit einer Oberfläche (einfach gerechnet) von 30.37 dm² und einem Umfang von 31.4 m. Die Unterkühlung der Blätter durch die Verdunstungskälte wurde für die Lufttemperaturen von 20, 30 und 40° gleich hoch genommen, wie sie bei den dort besprochenen Individuen gemessen worden war, und für die Lufttemperatur von 50° nach Gleichung 24 extrapoliert. Der Eigenwert der Transpiration des Stammes betrug bei einer Lufttemperatur von 30.4° und einer rel. F. von 40 % 502 mg, bei einer Lufttemperatur von 40.4° und einer rel. F. von 40 % 849 mg.

Abbildung 7.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 5).
Kutikuläre Transpiration bei verschiedenen
Lufttemperaturen
(Tab. 13).

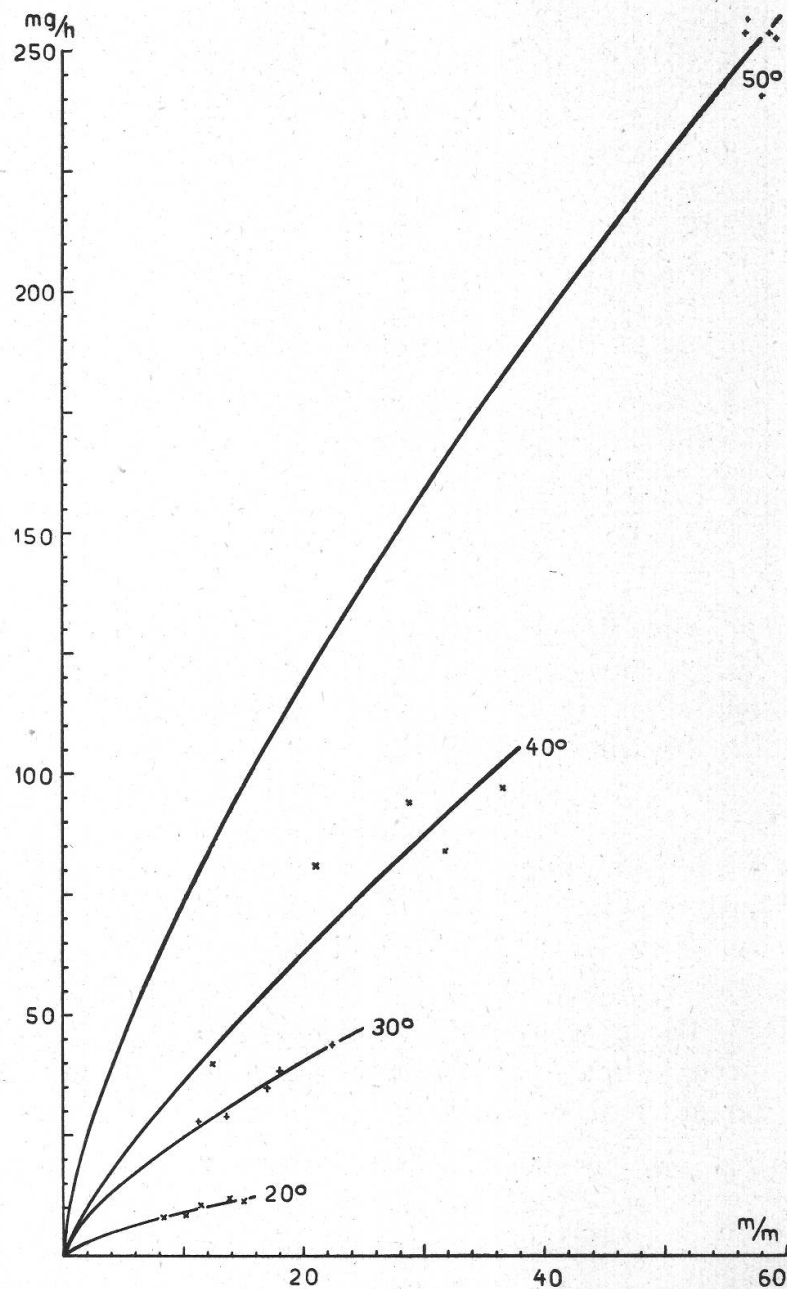


Tabelle 13.

Die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* L. (Versuchspflanze Nr. 5) bei verschiedenen Lufttemperaturen.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
8.3	728	8.0	19.8	46	717
10.1	826	8.7	20.4	38	717
11.4	950	10.1	20.1	27	718
13.8	1120	11.7	21.5	18	718
14.5	1134	11.6	22.0	17	717
11.1	2118	27.8	30.4	60	719
13.5	2136	28.5	30.4	52	719
17.0	2651	35.2	30.4	40	719
18.0	2868	38.3	30.3	36	719
22.6	3353	44.0	30.2	20	718
12.3	2789	39.8	40.8	75	717
21.0	5571	81.1	40.8	57	717
28.7	6592	94.1	40.4	40	718
31.8	6081	84.3	40.7	35	719
36.5	7005	97.2	40.2	23	719
57.0	17063	252.9	49.3	31	722
57.2	16281	256.4	49.4	31	722
58.3	16280	239.8	49.8	31	722
58.9	17063	252.7	50.0	31	722
59.5	17060	251.6	50.2	31	722

Die Messpunkte und die ihnen entsprechenden Kurven sind in Abb. 7 eingezeichnet. Sie haben den Vorteil, dass sie alle an ein und demselben Individuum gewonnen wurden; das pflanzliche System ist also für alle vier Kurven morphologisch identisch. Dagegen leidet diese Versuchsgruppe unter dem Nachteil, dass bei den hohen Temperaturen, wo die Streuung verhältnismässig gross ist, zu wenig Punkte gemessen werden konnten; denn wir durften die Pflanze beispielsweise bei einer Lufttemperatur von 40° nicht allzu lange aufhalten, um sie ja nicht irgendwie zu verändern und dadurch die Fortsetzung der Messungen bei einer Lufttemperatur von 50° zu verunmöglichen.

Die mittleren Transpirationsgleichungen für die vier Lufttemperaturen lauten (für die Messungen bei 50° wurde wiederum willkürlich der mittlere Exponent 0.7 verwendet) :

$$\text{für die Lufttemperatur von } 20^{\circ} \quad V_{20} = 1.76 \cdot s^{0.71} \quad (7.)$$

$$\text{für die Lufttemperatur von } 30^{\circ} \quad V_{30} = 4.40 \cdot s^{0.74} \quad (8.)$$

$$\text{für die Lufttemperatur von } 40^{\circ} \quad V_{40} = 5.72 \cdot s^{0.80} \quad (9.)$$

$$\text{für die Lufttemperatur von } 50^{\circ} \quad V_{50} = 14.6 \cdot s^{0.7} \quad (10.)$$

Die Gleichung 9 fällt wegen des tiefliegenden ersten Messpunktes etwas aus dem Rahmen: ihr ungewöhnlicher Exponent (0.80) ist ein Zufallsergebnis. Die Gleichung 10 entspricht nur einem Näherungswert, indem allgemein die Funktion gesucht wurde, die im Mittel durch die Schar der Messpunkte geht und den Exponenten 0.7 besitzt.

Die Versuchspflanze hatte durch den Aufenthalt bei 50° derart gelitten, dass nach einiger Zeit eine grössere Zahl von Blätter trocken-dürr wurde.

f) Allgemeine Betrachtungen.

Wir stellen zunächst in Tab. 13a die verschiedenen empirischen Transpirationsgleichungen zusammen und versehen sie mit der Nummer der Versuchspflanze, um anzudeuten, welche von ihnen an ein und demselben Individuum gewonnen wurden. Die Liste ist durch einige Exemplare ergänzt, deren Urwerte wir aus Raumgründen im Text nicht tabellarisch aufführten (Gleichungen 11—15).

Die Kurven, die diesen Formeln entsprechen, sind in Abb. 8 eingezeichnet. Sie verlaufen beinahe affin, ausgenommen Kurve Nr. 9, die, offenbar als Zufallsergebnis aus nur 5 Punkten, etwas aus dem Rahmen fällt. Bei der Lufttemperatur von 20° C liegen die Kurven derart eng beieinander, dass wir nur die beiden extremsten Kurven ausziehen konnten; die übrigen sind dazwischenliegend zu denken. Bei Exemplaren der Stieleiche, die unter denselben Bedingungen aufgezogen wurden, und zur Zeit der Transpiration hinreichend mit Wasser versorgt waren, gleichen sich also die individuellen Verschiedenheiten in der kutikularen Transpiration, bei hinreichend starker Belaubung der Versuchsexemplare (rund 150—280 Blätter), weitgehend aus. Dabei ist zu beachten, dass wir als Bezugseinheit die (doppelt gerechnete) *Blattfläche* verwendet haben. Sofern wir also gleichartige Individuen ein und derselben Art, mit rund 150—280 Blättern, untereinander vergleichen, dürfen wir die Umrechnung näherungsweise auf die mittlere *Blattfläche* beziehen; die Quotienten aus den « geometrischen » Faktoren, z. B. für die *Flächengrösse* ($F \frac{n}{2}$), für den *Blattumfang* und für die *Stellung der Blätter im Raum*, dürfen somit, unter diesen Voraussetzungen, vernachlässigt werden.

Nach den bisherigen Erfahrungen gelten unsere Transpirationsgleichungen ungestört bis zu einem S. D. von rund 20 mm; erst oberhalb dieses Bereiches können Abweichungen auftreten. Aus diesem Verlauf möchten wir schliessen, dass im ungestörten Geltungsbereich *kein aktiver Transpirationswiderstand* der Stieleiche in die Erscheinung tritt. Genügende Wasserversorgung der Wurzeln vorausgesetzt, gehorcht somit die kutikulare Transpiration der Stieleiche bei einer Lufttemperatur von 20° C im ganzen Feuchtigkeitsbereich, von fast völliger Feuchtigkeitsättigung bis hinunter zu extremer Trockenheit der Luft,

Tabelle 13 a.

Quercus Robur L. Empirische und ausgeglichene Werte der Kurven für die kutikulare Transpiration.

Lufttemperatur ° C	Nummer der Versuchspflanze	Anzahl der Urwerte	Nummer der Transpirations- gleichung	Empirischer Wert der Transpirations- gleichung	Werte des Parameters, wenn die Potenzen auf $s^{0.71}$ ausgeglichen sind
20	2 ¹	17	1	$3.76 \cdot s^{0.65}$	3.35
	2 ²	22	2	$1.98 \cdot s^{0.67}$	1.87
	7	10	13	$1.81 \cdot s^{0.69}$	1.74
	6	11	11	$1.66 \cdot s^{0.71}$	1.66
	5	5	7	$1.76 \cdot s^{0.71}$	1.76
	<u>Mittel</u>		<u>16</u>		<u>1.76 ± 0.07</u>
30	7	7	14	$4.50 \cdot s^{0.70}$	4.40
	6	8	12	$4.05 \cdot s^{0.73}$	4.24
	2	50	3	$4.22 \cdot s^{0.74}$	4.52
	5	5	8	$4.40 \cdot s^{0.74}$	4.72
	<u>Mittel</u>		<u>17</u>		<u>4.47 ± 0.18</u>
40	3	8	4	$8.68 \cdot s^{0.70}$	8.47
	4	7	5	$8.85 \cdot s^{0.70}$	8.64
	7	7	15	$8.52 \cdot s^{0.71}$	8.52
	5	5	9	$5.72 \cdot s^{0.80}$	8.03 ³
	<u>Mittel</u>		<u>18</u>		<u>8.41 ± 0.31</u>
50	8	5	6	$12.7 \cdot s^{0.7}$	12.33 ³
	5	5	10	$14.6 \cdot s^{0.7}$	14.17 ³
	<u>Mittel</u>		<u>19</u>		<u>13.25 ± 0.92</u>

¹ Vor der Abhärtung. ² Nach der Abhärtung. ³ Näherungswert.

und bei den Lufttemperaturen von 30° und 40° bis zu einem Sättigungsdefizit von mindestens 20 mm Hg, einer rechnerischen Gesetzmässigkeit.

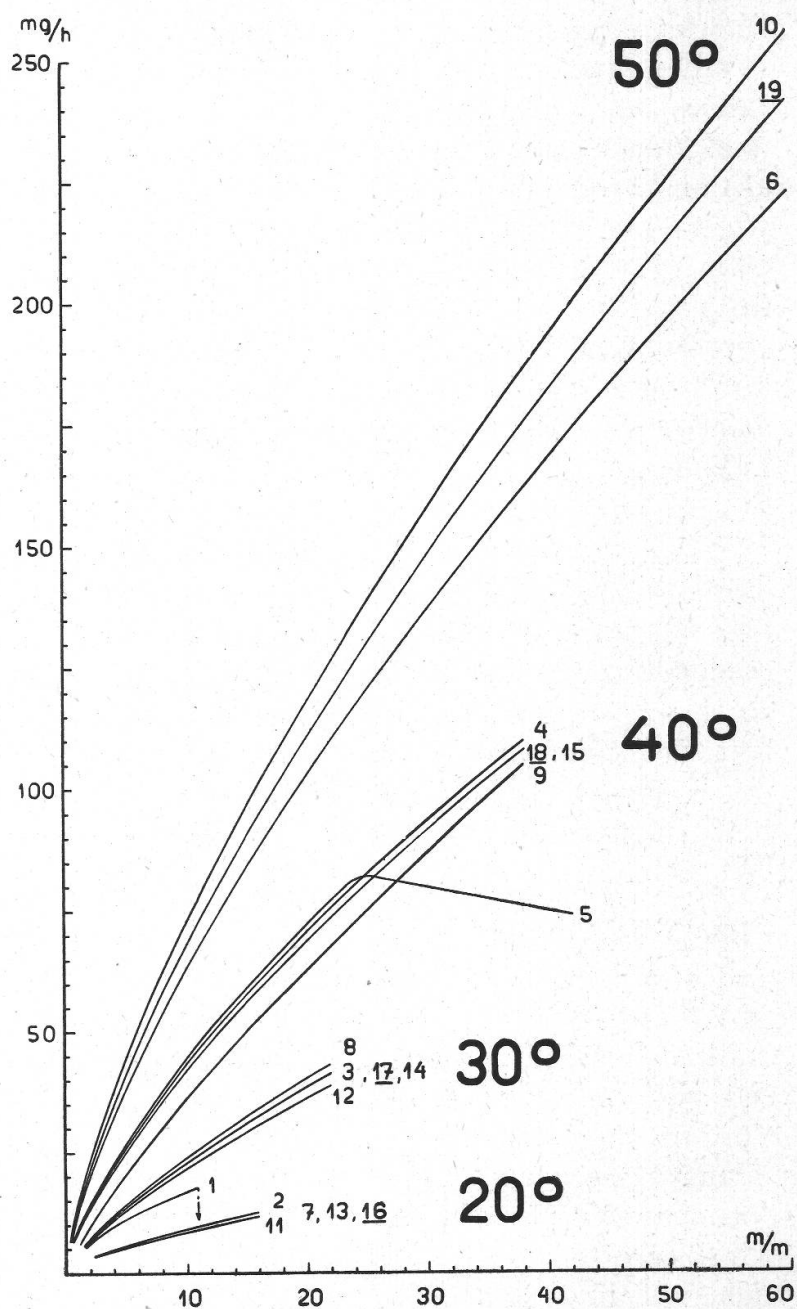
Die enge Scharung der Transpirationskurven bei den jeweiligen Lufttemperaturen ist in Abb. 8 derart suggestiv, dass ihr eine Gesetzmässigkeit zugrunde liegen muss. Welches ist diese Gesetzmässigkeit?

Wir sind uns bewusst, dass in der Biologie das Suchen nach einer zahlenmässig fassbaren « Gesetzmässigkeit » meist einen andern Sinn hat als in den « exakten » Naturwissenschaften. Physiker und Chemiker zergliedern rechnerisch einen Reaktionsablauf, um hernach vorauszu- bestimmen, in welcher Weise im Wiederholungsfalle dieselbe Reaktion

unter ähnlichen Bedingungen verlaufen wird; denn ihre Vorgänge sind in der Regel eindeutig und reproduzierbar. Das Leben ist vieldeutig und nicht reproduzierbar; der Biologe sucht deshalb in seinen Rechnungen zunächst nicht einen quantitativen, sondern einen qualitativen Sinn; er möchte, um nicht auf blosser Spekulationen angewiesen zu sein, zahlenmässig herauschälen, wie gross der *Anteil* irgendeines Faktors am gesamten Kräftespiel sei. Gewiss wäre es schön, wenn wir nach Abschluss der zahlenmässigen Analyse vorausberechnen könnten, wie gross unter bestimmten äusseren Bedingungen (Blattemperatur, Lufttemperatur, Luftbewegung, Luftfeuchtigkeit) die kutikulare Transpiration sein wird; die

Abbildung 8.

Quercus Robur L. Graphische Darstellung der verschiedenen Transpirationskurven; die Indices entsprechen den Nummern der empirischen Gleichungen (Tab. 13 a); die unterstrichenen Indices sind Mittelwerte.



vorliegenden Untersuchungen zeigen, dass dies in der Regel unmöglich ist. So möchten wir mit den zahlenmässigen Überlegungen nichts anderes anstreben, als uns *qualitativ* über die Zusammensetzung jener Resultante, die wir kutikulare Transpiration nennen, klar zu werden.

§ 1. Der Austauschfaktor.

Die kutikulare Transpiration beruht auf dem folgenden Prinzip. Durch den osmotischen Druck wird eine sehr verdünnte Salzlösung in ein benetzbares Gitter (die Zellwand), dem ein nicht benetzbares Gitter (die Kutikula) aufliegt, hinausgepresst. Die atmosphärische Luft entzieht infolge ihres Dampfhungers (Sättigungsdefizit) den benetzbaren Intermizellaren der sonst nicht benetzbaren Kutikula andauernd Wasser (Verdampfung, Verdunstung); dieses strömt durch Diffusion aus dem Innern nach. Die kutikulare Transpiration zerfällt somit in einen Verdampfungs- und einen Diffusionsvorgang; zweifelsohne wird die Reaktionskette durch die Diffusion gesteuert, doch nicht in derart überwiegendem Masse, dass das Problem der Verdampfung neben dem Problem der Diffusion zurücktritt. Wir besprechen zunächst die Verdampfung und hernach die Diffusion (den Nachschub).

Die auf Brown und Escombe zurückgehende Formel für die kutikulare Transpiration in unbewegter Luft berücksichtigt nur die Verdampfungs-, nicht die Diffusionskomponente; sie lautet in allgemeiner Fassung :

$$V = k \cdot \varrho \cdot (S) \quad (20 a.)$$

Der Ausdruck S (S = Anfangsbuchstabe des Wortes System) enthält die Merkmale des transpirierenden Objektes, z. B. die Fläche und den Umfang; wir klammern ihn ein, um anzudeuten, dass er einen Sammelbegriff darstellt. In der vorliegenden Arbeit ist S stets gleich 1 zu setzen, da wir die Transpirationsergebnisse durchwegs auf eine Einheit, den Quadratdezimeter, bezogen haben.

k ist der Diffusionskoeffizient von Wasserdampf in Luft :

$$k = 0.23 \cdot \left(\frac{273 + t'}{273} \right)^2 \cdot \frac{760}{b}$$

wobei t' (im Anschluss an Dorn, 1927) die Körpertemperatur angibt und b den Barometerstand.

Gegen den Koeffizienten k lässt sich einwenden, dass er nur für vollkommen ruhige Luft, also für einen nur theoretisch möglichen Grenzfall gilt; denn praktisch werden durch das Absinken der (infolge der Verdunstung) feuchten Luftschlieren und infolge der Temperaturdifferenzen zwischen Luft und Blatt stets Strömungen erzeugt; über ihr Ausmass und über die durch sie bedingte Konvektion wissen wir wenig; wir wissen nur, dass sie vorhanden sein müssen. Wir möchten mit Rücksicht auf diese Bedenken, statt des k, einen Ausdruck in die Gleichung

eingeführen, der durch W. Schmidt (1925) entwickelt und in der botanisch-ökologischen Literatur schon mehrfach besprochen worden ist, nämlich den Ausdruck « Austausch », vertreten durch den *Austauschkoeffizienten* A . Dieser Austauschkoeffizient A soll alle jene Faktoren erfassen, welche die Raschheit der Durchmischung von Wasserdampf und Luft und damit die Raschheit des *Abtransportes* des Wasserdampfes beeinflussen, also insbesondere 1. die echte Diffusion, vertreten durch den Faktor k , und 2. die soeben skizzierte Konvektion oder Scheindiffusion; diese hängt im wesentlichen von der Stellung der Blätter im Raum und von der Windgeschwindigkeit ab, also im Falle unserer Versuchsanordnung von der Lebhaftigkeit der kleinen, senkrechten Konvektionsströmungen. A ist somit (im wesentlichen) *das Produkt aus Diffusion und Konvektion*. Wir nehmen vorläufig an, dass der Wert für A im Falle unserer Versuchsanordnung nicht wesentlich vom oben formulierten Wert für k abweiche, dass also die Zunahme der Konvektion bei den Lufttemperaturen von 20, 30 und 40° in einer ähnlichen Weise wie die Zunahme von k erfolge; inwiefern das zutrifft, werden wir in einer spätern Arbeit untersuchen.

§ 2. Die Eigentemperatur der Blätter.

Das zweite Glied der eingangs genannten Gleichung, q , ist ein Ausdruck für den *Dampf hunger* der Luft, d. i. für die Differenz, die zwischen dem Dampfdruck im Blatt und dem Dampfdruck der atmosphärischen Luft besteht; dabei wird angenommen, dass im Blatt der für Wasser maximale Sättigungsdruck herrsche und dass dieser maximale Sättigungsdruck auch an der *Blattoberfläche* wirksam sei, wogegen in der Luft nur der psychrometrisch gemessene Dampfdruck bestehe; die Differenz zwischen diesen beiden erzeugt ein Dampfdruckgefälle vom Blatt gegen die Luft hin.

Dieses Dampfdruckgefälle kann auf 2 Grössen bezogen werden. Entweder man nimmt an, die Temperatur des transpirierenden Systems, in unserm Falle des Blattes, sei im wesentlichen gleich hoch wie die der atmosphärischen Luft; der maximale Sättigungsdruck des Wassers wird daher auf die *Lufttemperatur* berechnet; dieser Wert des Sättigungsdefizites heisst *das physikalische Sättigungsdefizit*; es entspricht dem soeben genannten Faktor q . Oder man nimmt an, der Temperaturunterschied zwischen Luft und Blatt dürfe nicht vernachlässigt werden, und der maximale Sättigungsdruck des Wassers müsse für die Eigentemperatur des *Blattes* eingesetzt werden; in diesem Falle erhält man, im Anschluss an Dorn (1927), das *physiologische Sättigungsdefizit*; es entspricht unserm Faktor s , und die Formel 20a würde somit lauten

$$V = s \cdot A \cdot (S) \quad (20b.)$$

(Die Vertauschung der Reihenfolge von s und A , gegenüber k und q erfolgte, weil s in Wirklichkeit primär, A sekundär ist).

Die Verwendung des physiologischen Sättigungsdefizites stösst nun aber auf die praktische Schwierigkeit, dass die Eigentemperatur der Blätter je nach der Einstrahlung, nach den Windverhältnissen und nach der Transpiration fortwährend wechselt, ohne dass diese Veränderungen (vor allem im Winde) thermoelektrisch mit der wünschbaren Sauberkeit gemessen werden könnten; die damit verknüpften Probleme sind neuerdings von H u b e r (1935) erschöpfend dargestellt worden.

Infolge der besondern methodischen Voraussetzungen liegen nun freilich die Verhältnisse für die vorliegende Untersuchung erheblich einfacher; denn wir haben laboratoriumsmässig bei möglichst konstanten äussern Bedingungen gearbeitet, insbesondere bei völliger Dunkelheit (so dass die Einstrahlung wegfällt) und in möglichst unbewegter Luft. Die « Eigentemperatur » der Blätter kann sich deshalb in unserem Falle nur in einer Unterkühlung infolge der Verdunstungskälte äussern. Wir wollen uns zunächst fragen, ob die Unterkühlung der Blätter unmittelbar von der Verdunstungsmenge abhängt, ob also bei den verschiedenen Lufttemperaturen ihre Unterkühlung bei gleicher Verdunstungsmenge gleich gross sei.

Da sich die vorliegende Untersuchung nicht in erster Linie mit Fragen des Wärmehaushaltes beschäftigt, sondern mit den Beziehungen zwischen Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und kutikularer Transpiration, so haben wir, wie auf S. 415 ausgeführt, für jede Lufttemperatur in der Regel nur zwei Messpunkte genau ausgemessen (Tab. 14) und die übrigen Strecken geradlinig interpoliert; die Betrachtung der Abb. 8a lässt vermuten, dass der Fehler, den wir durch diese geradlinige Ausgleichung begehen, wahrscheinlich nicht allzu gross ist.

Durch Betrachtung der Abb. 8 und 8a erhalten wir unmittelbar eine Antwort auf unsere Frage, ob die Unterkühlung der Blätter geradlinig mit der verdunsteten Wassermenge zusammenhänge: nach Abb. 8 steigt die Verdunstung bei steigender Lufttemperatur stark an; nach Abb. 8a nimmt die Unterkühlung mit steigender Lufttemperatur deutlich ab: eine einfache Beziehung zwischen diesen beiden Grössen kann also offensichtlich nicht bestehen.

Bei einer Lufttemperatur von 20.4°C und einer rel. F. von 38% beträgt beispielsweise die kutikulare Transpiration je dm^2/h 9.0 mg. Bei einer spezifischen Verdampfungswärme von 581 cal werden somit dem Blatt je dm^2/h andauernd 5.2 cal entzogen, und dies äussert sich in einer Unterkühlung des Blattes um 1.0°C .

Bei einer Lufttemperatur von 30.2°C und einer rel. F. von 64%, also bei ungefähr demselben Sättigungsdefizit, gibt die Pflanze je dm^2/h 22.1 mg Wasser ab. Bei einer spezifischen Verdampfungswärme von 577 cal werden dem Blatt andauernd 12.8 cal je dm^2/h entzogen; und da dieser Wärmeentzug andauernd erfolgt, so sollte die Unter-

kühlung, wenn sie geradlinig mit der Verdunstung verlief, entsprechend grösser sein als bei der Lufttemperatur von 20.4° C, also 2.5° C betragen; statt dessen beläuft sie sich nur auf 0.8° C, also um 1.7° C weniger.

Die Unterkühlungsfrage steht in Beziehung zum Psychrometerproblem; ihre Analyse ist daher Sache des Physikers und nicht des Botanikers; wir wollen uns nur über die *Grössenordnung* der hier zu berücksichtigenden Faktoren klar werden.

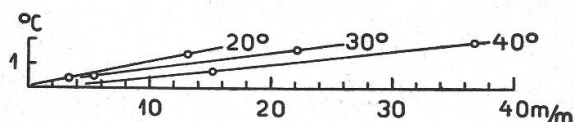


Abbildung 8 a.

Die Unterkühlung der Eichenblätter bei verschiedenen Lufttemperaturen; als Abszissen sind, im Gegensatz zu den übrigen Abbildungen, die physikalischen Sättigungsdefizite eingetragen.

Zunächst ist unzweifelhaft, dass der Ansatz für die soeben angenommene Unterkühlung des Blattes (um 2.5° C, proportional mit der Zunahme der Verdunstung) gewisse Einwände zulässt; denn in dem Masse, wie sich das Blatt stärker unterkühlt als um die genannten 0.8° C, nimmt das Dampfdruckgefälle gegenüber der umgebenden Luft und nimmt somit auch die Verdunstung ab; und in dem Masse, wie die Verdunstung abnimmt, nimmt auch wieder die Unterkühlung ab, so dass der *circulus vitiosus* von Verdunstung und Unterkühlung einem Grenzwert zustrebt. Wo liegt ungefähr dieser Grenzwert?

Die Ansätze scheinen sich wie folgt zu gestalten. Der maximale Dampfdruck bei 30.2° beträgt 32.2 mm; diesen Dampfdruck würde das Blatt ungefähr aufweisen, wenn es die gleiche Temperatur besässe wie die umgebende Luft. Der tatsächliche Druck ist jedoch wegen der Unterkühlung geringer, und zwar nimmt zwischen 27 und 30° der Dampfdruck für je 1° um 1.7 mm ab; wenn sich somit das Blatt um u unterkühlt, so nimmt der Dampfdruck um $1.7 \cdot u$ mm ab, und der tatsächliche maximale Dampfdruck des *Blattes* beträgt näherungsweise $32.2 - 1.7 \cdot u$ mm. Der Dampfdruck der *Luft* beträgt bei 30.2° und 64% rel. F. 20.6 mm. Das S. D. zwischen dem maximalen Dampfdruck des Blattes und dem tatsächlichen Dampfdruck der Luft beträgt somit

$$\begin{aligned} s &= (32.2 - 1.7 \cdot u) - 20.6 \\ &= 11.6 - 1.7 \cdot u; \text{ und} \\ u_{21} &= \frac{11.6 - s}{1.7} \end{aligned} \quad (21.)$$

wobei der Index 21 bei u besagen soll, dass es sich um denjenigen Wert von u handelt, der nach Formel 21 gewonnen wurde.

Einen zweiten Wert für u erhalten wir auf Grund der Messungen der Untertemperatur bei 20° . Dort waren ja bei einer bestimmten Luftfeuchtigkeit in der Zeit- und Oberflächeneinheit 9.0 mg Wasser verdampft worden und diese (bzw. die ihnen entsprechenden 5.2 cal) hatten eine Unterkühlung des Blattes um 1.0° bedingt. Die andauernde Verdampfung von 1 mg Wasser in der Zeit- und Oberflächeneinheit bedingt somit eine Unterkühlung um 0.11° , und die Verdampfung von V mg Wasser bedingt eine Unterkühlung um $0.11 \cdot V^\circ$. Nach Gleichung 3 beträgt V bei einer Lufttemperatur von 30° $4.2 \cdot s^{0.74}$ mg. Falls sich die Pflanze bei 30° gleich verhalten würde wie bei 20° , so würde ihre Unterkühlung betragen

$$\begin{aligned} u &= 0.11 \cdot (4.2 \cdot s^{0.74}), \text{ woraus} \\ u_{22} &= 0.46 \cdot s^{0.74} \end{aligned} \quad (22.)$$

Der gesuchte Endwert der Unterkühlung liegt nun dort, wo die Gerade 21 aus Gleichung 21 die Kurve 22 aus Gleichung 22 schneidet, nämlich bei einem S. D. von 8.0 mm und einer Untertemperatur von rund 2.1° C. Bis zu diesem Endwert würden sich die Blätter ungefähr unterkühlen, wenn die Unterkühlung im gleichen Maßstab wie die Verdunstung verlief. Da sie sich aber tatsächlich nur um 0.8° unterkühlen, so bleibt noch zu erklären, warum die Unterkühlung nicht auf diese 2.1° C hinuntergeht, sondern schon bei 0.8° haltmacht.

Die Ursache dieser zu geringen Unterkühlung kann einerseits in der vermehrten Einstrahlung und der stärkern Turbulenz und Konvektion bei 30° gesucht werden, anderseits in einem intensiveren Stoffwechsel der Blätter bei 30° , entsprechend dem van 't Hoff'schen Gesetz.

Den absoluten Wert der vermehrten Einstrahlung bei 30° vermögen wir Botaniker nicht zu berechnen (Planck'sche Strahlungsformel); dagegen scheint es auf Grund der folgenden Überlegung möglich zu sein, den Quotienten aus der Einstrahlung bei 30° und der Einstrahlung bei 20° näherungsweise zu bestimmen, also einen Anhaltspunkt darüber zu gewinnen, um wievielmals ungefähr die Einstrahlung bei einer Lufttemperatur von 30° , ceteris paribus, grösser ist als bei einer Lufttemperatur von 20° . Nach dem Stefan-Boltzmann'schen Gesetz hängt das Emissionsvermögen E von einer Materialkonstanten (der Strahlungszahl C) und von der absoluten Temperatur T ab:

$$E = C \cdot T^4$$

Ein Körper von der Temperatur T_1 strahlt also $C_1 T_1^4$ cal, ein anders beschaffener Körper von der Temperatur T_2 strahlt $C_2 T_2^4$ cal aus. Die in einer bestimmten Zeit- und Oberflächeneinheit übertragene Wärmemenge Q ist

$$Q = C_{12} \cdot (T_1^4 - T_2^4) \text{ cal}$$

d. h. die gesuchte Einstrahlung entspricht näherungsweise der Differenz

zwischen den vierten Potenzen der absoluten Temperaturen, vermehrt um die wirksame Strahlungszahl C_{12} . Wie gross diese Strahlungszahl C_{12} in unserm Falle ist, wissen wir nicht; wir wissen nur, dass sie im Bereich unserer Versuchsbedingungen näherungsweise von der Temperatur unabhängig ist; wenn wir also den Quotienten $Q_{30/20}$ bilden, so fällt C_{12} aus der Rechnung.

Ferner hängt die Einstrahlung vom Absorptionsvermögen der betr. Körper und Materialien, vom spezifischen Wärmeübergangswiderstand usw. ab; da wir aber den *Quotienten* bilden, erscheinen diese Faktoren sowohl im Zähler als im Nenner und fallen daher für die Überschlagsrechnung weg. Und endlich sind wir uns bewusst, dass die Konstanten C_1 und C_2 nur für die Strahlung von einer Fläche auf eine zweite Fläche gelten und dass für Gase andere Koeffizienten und andere Absorptionskonstanten bestehen; da wir aber diesen Fehler im Zähler *und* im Nenner begehen, so liegt der Quotient sehr nahe bei 1 und fällt daher für die Überschlagsrechnung wiederum weg. Der Quotient $Q_{30/20}$ ist deshalb in erster Annäherung nur abhängig von den Temperaturpotenzen :

$$Q_{30/20} = \frac{303.2^4 - 301.1^4}{293.4^4 - 292.4^4} = 2.3$$

Bei einer Lufttemperatur von 30.2° ist somit die Einstrahlung von der Luft auf das Blatt, *ceteris paribus*, rund 2.3mal grösser als bei einer Lufttemperatur von 20.4° .

Der Ansatz für die Überschlagsrechnung scheint nun folgendermassen zu lauten. Wenn sich das Blatt bei einer Lufttemperatur von 30.2° im gleichen Mastab unterkühlte wie bei einer Lufttemperatur von 20.4° , so würde die Unterkühlung bei 30.2° 2.1mal grösser sein als bei 20.4° ; die Einstrahlung nimmt jedoch rascher zu: sie würde bei 30.2° rund 2.3mal grösser sein als bei 20.4° , und dies hat zur Folge, dass sich das Blatt in Wirklichkeit bei 30° weniger unterkühlt als bei 20° , nämlich nur um $2.1/2.3 = 0.9^\circ$. Bei dieser Überschlagsrechnung wird vernachlässigt, dass Unterkühlung und Einstrahlung gekoppelt sind und einem ähnlichen Endwert zustreben wie die Gleichungen 21 und 22; dieser Endwert liegt bei 1.1° : die vermehrte Einstrahlung bei der Lufttemperatur von 30° würde also, genauer betrachtet, bewirken, dass sich das Blatt, statt um 2.1 nur um näherungsweise 1.1° (statt der überschlagsmässig berechneten 0.9°) unterkühlt; mit andern Worten: die vermehrte Einstrahlung bewirkt eine Erwärmung des Blattes von -2.1° auf -1.1° . Der Grund, warum sich das Blatt noch weiter, von -1.1° auf -0.8° , erwärmt, liegt wohl in der kinetischen Wärmezufuhr durch Turbulenz und Konvektion.

Auf diese Weise wäre in Form einer Überschlagsrechnung einiger-massen erklärt, warum, von einer Lufttemperatur zur andern, zwischen

der Grösse der Unterkühlung und der Grösse der verdunsteten Wassermenge keine einfache Beziehung bestehen kann: der Grad der Unterkühlung wird, bei steigender Lufttemperatur, im wesentlichen von der vermehrten Einstrahlung nach dem Stefan-Boltzmann'schen Gesetz beherrscht.

Aus der ungefähren Übereinstimmung der physikalisch errechneten und der tatsächlich gemessenen Unterkühlung der Blätter glauben wir den Schluss ziehen zu dürfen, dass die in den Blättern exotherm, durch Atmung, freigemachte Wärme für die hier zu besprechenden Vorgänge nur eine untergeordnete Rolle spielt; ihr Eigenwert verschwindet wahrscheinlich gegenüber den rein physikalischen Strahlungs- und Strömungsvorgängen. Dies stimmt gut überein mit den Berechnungen von Seybold (1929), wonach sich die Atmungswärme nur mit etwa 1% am gesamten Wärmeaustausch des Blattes beteiligt.

§ 3. Die empirischen Beziehungen zwischen dem physikalischen und dem physiologischen Sättigungsdefizit.

Der vorangehende Abschnitt ergab, dass es im Rahmen der dem Botaniker zugänglichen Mathematik nicht möglich ist, die Unterkühlung der Blätter (selbst unter unsern einfachen Versuchsbedingungen) mit brauchbarer Genauigkeit physikalisch zu berechnen; dennoch legt die Abb. 8a den Gedanken nahe, dass zwischen den Ordinaten (der Unterkühlung u) und den Abszissen (dem physikalischen Sättigungsdefizit ϱ) eine empirische Beziehung bestehen muss. Selbstverständlich gilt diese Beziehung nur für *Quercus Robur* und nur für unsere Versuchsbedingungen (Dunkelheit und unbewegte Luft).

In Abb. 8a nimmt (bei ein und derselben Lufttemperatur) die Unterkühlung u mit steigendem ϱ zu, und zwar ungefähr geradlinig. Wir bilden daher in Tab. 14 für die sechs genauen Messpunkte die Quotienten Q aus den Ordinaten u und den Abszissen ϱ :

$$Q = \frac{u}{\varrho}, \text{ woraus } u = \varrho \cdot Q \quad (23.)$$

Die arithmetischen Mittel dieser Quotienten betragen für eine Lufttemperatur von rund 20° 0.112°, für 30° 0.083 und für 40° 0.049. Wenn also bei einer Lufttemperatur von 20° das Sättigungsdefizit ϱ um 1 mm zunimmt, dann wird unter unsern Versuchsbedingungen auch die Unterkühlung des Blattes grösser, und zwar um rund 0.112°. Wenn bei einer Lufttemperatur von 30° das Sättigungsdefizit ϱ um 1 mm zunimmt, dann nimmt die Unterkühlung des Blattes trotz gleichbleibender Versuchsbedingungen weniger zu als bei einer Lufttemperatur von 20°, nämlich nur um 0.083°, und wenn endlich bei einer Lufttemperatur von 40° das Sättigungsdefizit ϱ um 1 mm steigt, so wächst die Unterkühlung u nur noch um rund 0.049°.

Tabelle 14.

Quercus Robur L. Unterkühlung der Blätter bei verschiedenen Lufttemperaturen und verschiedenen Sättigungsdefiziten.

Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Physikalisches Sättigungs- defizit q mm	Kutikulare Transpiration mg/dm ² /h	Gemessene Unterkühlung u ° C	Quotient $\frac{u}{q}$
19.4	80	3.4	4.2	0.4	0.118
20.7	28	13.2	11.0	1.4	0.106
30.0	83	5.4	14.3	0.5	0.093
29.0	26	22.2	38.5	1.6	0.072
39.6	72	15.2	57.8	0.7	0.045
39.0	30	36.7	107.1	1.9	0.052

Wenn also umgekehrt die Lufttemperatur von 40 auf 30° sinkt, so nimmt nach Tab. 14 der mittlere Quotient im Mittel um 0.034 zu; und wenn die Lufttemperatur von 30 auf 20° sinkt, so nimmt er im Mittel um 0.029 zu. Diese gute Übereinstimmung ist zweifelsohne ein Zufall; denn bei 30° klaffen die beiden Einzelquotienten um volle 0.021 auseinander. Immerhin dürfen wir annehmen, dass der mittlere Quotient von einer Lufttemperatur von 40° bis zu einer solchen von 20° *stetig* steigt, und zwar von rund 0.049 auf rund 0.112; und ferner dürfen wir vermuten, dass diese Zunahme *ungefähr* linear verläuft; der mittlere Quotient nimmt also *durchschnittlich* um 0.00315 zu, wenn die Lufttemperatur um 1° abnimmt; in Wirklichkeit verläuft diese Beziehung, wir wiederholen es, zweifelsohne nicht linear; doch ist der durch diese Ausebnung bedingte Fehler erträglich.

Wenn nun die Lufttemperatur noch weiter sinken würde als nur bis auf 20°, so würde mutmasslicherweise der Quotient Q noch weiter wachsen; es besteht kein Grund, anzunehmen, dass er ausgerechnet bei 20° stillsteht. Die Temperaturen unterhalb 10° sind biologisch bedeutungslos; denn die Blätter unserer Stieleichen können normalerweise nur bei Lufttemperaturen von rund 10 bis rund 40° transpirieren, und dementsprechend brauchen auch unsere empirischen Gleichungen nur für diesen Bereich richtig zu sein. Um jedoch rechnerisch zu einem Nullpunkt zu gelangen, verlängern wir die Gerade des mittleren Quotienten durch diesen praktisch bedeutungslosen Temperaturstreifen hindurch bis zum Gefrierpunkt (dem ungefähren Nullpunkt für die pflanzliche Transpiration). Zweifelsohne ist diese geradlinige Verlängerung in den Bereich der Lufttemperaturen unterhalb 10° unrichtig; doch spielt dieser Fehler keine Rolle, da wir unsere Gleichungen aus biologischen Gründen ohnehin erst oberhalb 10° verwenden können.

Die Gerade der mittlern Quotienten schneidet die Ordinatenachse bei 0.175; bei einer Lufttemperatur von 0° würde also der Quotient Q rechnerisch ungefähr 0.175 betragen. Wenn die Lufttemperatur nun 1° steigt, so nimmt er, wie oben ausgeführt, um 0.00315 ab; wenn die Lufttemperatur nun t° steigt, so nimmt er um $0.00315 \cdot t$ ab. Bei irgendeiner Lufttemperatur t beträgt er also

$$Q = 0.175 - 0.00315 \cdot t$$

Diesen Wert für Q können wir in die Gleichung 23 einsetzen und erhalten

$$u = \varrho \cdot (0.175 - 0.00315 \cdot t)^\circ \quad (24.)$$

wobei dieser Näherungswert für u gelten soll für Lufttemperaturen t zwischen 10 und 40°.

Damit wäre der erste Schritt zur Lösung unserer algebraischen Aufgabe getan und, für *Quercus Robur*, näherungsweise eine empirische Beziehung zwischen der Unterkühlung u , dem physikalischen Sättigungsdefizit ϱ und der Lufttemperatur t hergestellt; die Gleichung 24 gestattet, für den Fall unserer Versuchsbedingungen (Dunkelheit und unbewegte Luft!) die ungefähre Unterkühlung eines Eichenblattes zu berechnen, wenn wir die relative Feuchtigkeit und die Lufttemperatur kennen. Bei der praktischen Versuchsarbeit (alle unsere Tabellen sind ja auf s umgerechnet!) wird man diese Umrechnung nicht für jeden Messpunkt einzeln durchführen, sondern sie graphisch, auf Millimeterpapier, mit u als Ordinate und ϱ als Abszisse lösen.

Auf Grund der Gleichung 24 ist es nun möglich, im Rahmen unserer konstanten Versuchsbedingungen das physiologische Sättigungsdefizit s unmittelbar mit dem physikalischen Sättigungsdefizit ϱ zu verknüpfen; denn das physiologische Sättigungsdefizit s entspricht dem physikalischen Sättigungsdefizit ϱ minus der durch die Unterkühlung u bedingten Abweichung. Dabei übersehen wir keineswegs, dass sich die Unterkühlung u in der Transpirationsgleichung 20b nicht nur bei s , sondern auch bei A auswirkt; denn auch A enthält in irgendeiner Form die Eigentemperatur des Blattes. Die Korrektur von A können wir jedoch vernachlässigen; denn sie macht sich, im Rahmen unserer Versuchsbedingungen, erst auf der dritten Dezimale geltend.

Die Verknüpfung von ϱ und s möchten wir in der folgenden Weise durchführen. Wenn keine Unterkühlung bestände, so wäre $\varrho = s$. Die Unterkühlung bewirkt, dass das physiologische Sättigungsdefizit s kleiner ausfällt als das physikalische Sättigungsdefizit ϱ . Wenn die Unterkühlung 1° beträgt, so erniedrigt sich das physiologische Sättigungsdefizit s um Δp mm; dabei bezeichnen wir mit Δp den Betrag, um den sich der maximale Sättigungsdruck (in mm Hg) im fraglichen Temperaturbereich verändert, wenn sich die Temperatur um 1° verändert; bei 19° ist der maximale Sättigungsdruck 16.48 mm, bei 20°

17.53 mm, also ist Δp für eine Lufttemperatur von 20° rund 1.05 mm; bei 29° ist der Sättigungsdruck 30.04 mm, bei 30° 31.82 mm, also ist Δp für eine Lufttemperatur von 30° rund 1.78 mm; und bei 39° ist der Sättigungsdruck 52.44 mm, bei 40° 55.32 mm, also ist Δp für eine Lufttemperatur von 40° rund 2.88 mm. Allgemein können wir schreiben: wenn die Unterkühlung um u Grad zunimmt, so erniedrigt sich unter unsern Versuchsbedingungen das physiologische Sättigungsdefizit s gegenüber dem physikalischen Sättigungsdefizit ϱ um $u \cdot \Delta p$ mm. Das endgültige, physiologisch wirksame Sättigungsdefizit s ist also

$$s = \varrho - u \cdot \Delta p \text{ mm}$$

Wir setzen den Wert für u aus Gleichung 24 ein :

$$\begin{aligned} s &= \varrho - \Delta p \cdot \varrho \cdot (0.175 - 0.00315 \cdot t) \\ s &= \varrho \cdot [1 - \Delta p \cdot (0.175 - 0.00315 \cdot t)] \end{aligned}$$

Der Ausdruck in der eckigen Klammer entspricht dem gesuchten Faktor, der bei *Quercus Robur* das Ausmass der Abweichung des physiologischen Sättigungsdefizites s vom physikalischen Sättigungsdefizit ϱ angibt, und zwar für Dunkelheit und unbewegte Luft. Wir nennen ihn den *Unterkühlungsfaktor* und bezeichnen ihn mit dem Buchstaben y . Wir können daher schreiben :

$$y = 1 - \Delta p \cdot (0.175 - 0.00315 \cdot t) \quad (25 a.)$$

Das Produkt $\varrho \cdot y$ ist gleich unserm s : *das physiologische Sättigungsdefizit s ist gleich dem physikalischen Sättigungsdefizit ϱ mal dem Unterkühlungsfaktor y :*

$$s = \varrho \cdot y \quad (25 b.)$$

Diese rechnerische Beziehung ist, wie beiläufig ausgeführte Kontrollmessungen zeigten, auf etwa $\pm 4\%$ genau; sie ist also praktisch brauchbar. Die stärksten Abweichungen wurden bei einer Lufttemperatur von 30° beobachtet, die geringsten bei 20 und bei 40°; daraus ist zu schliessen, dass die Gerade der Formel 24 die Kurve der tatsächlichen Unterkühlungswerte in der Nähe von 20 und von 40° schneidet und dass in der Nähe von 30° die Ausbuchtung am grössten ist. In der endgültigen Transpirationsgleichung macht sich freilich diese Divergenz zwischen der mittlern Geraden und der tatsächlichen Unterkühlung noch stärker als nur um $\pm 4\%$ geltend; denn das Produkt $\varrho \cdot y$ wird später noch potenziert (Gleichung 27). Da jedoch eingehende Messungen der Blattemperaturen ausserhalb unseres gegenwärtigen Arbeitsbereiches liegen, sind wir vorläufig nicht in der Lage, diese Teilfrage weiter zu verfolgen.

Der Klammerausdruck der Gleichung 25a erreicht bei einer Lufttemperatur $t = 56^\circ$ den Wert 0; bei dieser Lufttemperatur bestände somit keine messbare Unterkühlung mehr. Ob dies zutrifft, bleibe dahingestellt; denn bei einer Lufttemperatur von 56° ist keine Transpiration

der Stieleichen mehr möglich, also lässt sich die Richtigkeit dieses Grenzwertes nicht überprüfen.

Welches ist der Geltungsbereich und die Struktur des Faktors y , und welche Bedeutung besitzt er für die Transpirationsgleichung?

1. *Der Geltungsbereich.* Die Formel 25a enthält einen Koeffizienten $1 - \Delta p$ und einen Klammerausdruck $(0.175 - 0.00315 \cdot t)$. Der Koeffizient $1 - \Delta p$ ist ein rein physikalischer Wert; er gilt für jede beliebige Pflanzenart. Der eingeklammerte Ausdruck ist dagegen sowohl von den Versuchsbedingungen als von der Versuchspflanze abhängig. Von den Versuchsbedingungen, weil er zweifelsohne durch die Windbewegung beeinflusst wird; wie sehr, wissen wir noch nicht; wir vermuten jedoch, dass die in dieser Arbeit genannten Unterkühlungswerte bei bewegter Luft kleiner werden. Von der Versuchspflanze ist unser Klammerausdruck deshalb abhängig, weil seine Werte, wie später zu besprechende Messungen zeigen, artspezifisch, d. h. nur für *Quercus Robur* spezifisch und daher von einer Pflanzenart zur andern verschieden sind; und zwar ist sowohl das erste Glied (0.175) als der Koeffizient des zweiten Gliedes (0.00315) für *Quercus Robur* charakteristisch und müssen deshalb für jede andere Pflanzenart besonders ermittelt werden.

2. *Die Struktur.* In ihrer äussern Form tritt uns die Gleichung 25a als Gerade entgegen. In Wirklichkeit ist der Koeffizient von t nicht eine Konstante (0.00315), sondern er entspricht einer Potentialfunktion, deren Werte jedoch in dem von uns benützten Bereich ($10-40^\circ$) unserem Mittelwert 0.00315 sehr nahe kommen.

Dagegen dürfen die Abweichungen, die sich bei verschiedenen Lufttemperaturen, z. B. $20, 30, 40^\circ$, von der mittlern Geraden ergeben, nicht vernachlässigt werden; sie sind durch den Umstand bedingt, dass die Werte des Sättigungsdruckes p nicht in einer linearen Beziehung zur Lufttemperatur t stehen, sondern (entsprechend einer der empirischen Dampfdruckgleichungen) im Sinne einer komplizierten Exponentialfunktion. Wir verzichten darauf, diese Funktion in unsere Gleichung einzuführen; denn wir können den jeweiligen Wert für Δp ohne weiteres den Dampfdrucktabellen entnehmen. Da somit die Gleichung 25a das Produkt aus einer deutlich erkennbaren Exponentialfunktion (vertreten durch Δp , entsprechend den empirischen Dampfdruckgleichungen) und einer verschleierte Exponentialfunktion (vertreten durch die mittlere Gerade $0.00315 \cdot t$) enthält, so sind ihre Werte entsprechend undurchsichtig; bei einer Lufttemperatur von 20° beträgt y 0.882, bei 30° 0.857, bei 40° 0.859 und bei 50° 0.921.

3. *Die praktische Bedeutung.* Wenn sich der Unterkühlungsfaktor y linear auswirkte, so wäre seine praktische Bedeutung gering; denn er würde die kutikulare Transpiration beim Übergang von einer Lufttemperatur zur andern um einen konstanten Betrag verändern. Der be-

sondere Wirkungsgrad des Faktors y beruht vielmehr darauf, dass er, trotz seiner linearen Form, nicht eine *lineare* Konstante darstellt, sondern einem exponentiellen *Unterkühlungsgradienten* entspricht; diese Eigenschaft als Gradient bewirkt ja, dass die Unterkühlung der Blätter — beispielsweise — bei einer Lufttemperatur von 30° , unter sonst gleichen Voraussetzungen, nur 0.8° beträgt statt 2.1° ; und so muss, bei der Lufttemperatur von 30° , bei gleichem *physikalischen* Sättigungsdefizit, das *physiologische* Sättigungsdefizit im Vergleich zur Lufttemperatur von 20° zu hoch ausfallen, und zwar um jenen Betrag zu hoch, um den die Unterkühlung zu gering ausfiel. Entsprechend diesem zu hohen Sättigungsdefizit muss auch die Transpiration zu hoch ausfallen.

Wir haben, um uns hierüber ein Bild zu machen, für drei Fälle den ungefähr zu erwartenden Unterkühlungswert, der sich einstellen würde, wenn y nicht den Charakter eines Gradienten besässe, berechnet und die entsprechenden Blattemperaturen in Tab. 15 als « Werte ohne Gradientenwirkung » eingetragen. Auf Grund dieser Unterkühlungen haben wir sodann die entsprechenden Werte des S. D. und der Transpiration bei einer Lufttemperatur von 30° berechnet. Der Quotient zwischen den Transpirationswerten ohne Gradientenwirkung bei 30° und der tatsächlichen Transpiration bei 20° schwankt zwischen 1.9 und 2.1; wenn sich also das Blatt bei einer Lufttemperatur von 30° im gleichen Maßstab unterkühlen würde wie bei einer Lufttemperatur von 20° , so würde es 1.9—2.1 (statt 2.4) mal mehr Wasser abgeben als (unter sonst gleichen Bedingungen) bei einer Lufttemperatur von 20° .

Die zu geringe Unterkühlung der Blätter bei einer Lufttemperatur von 30° bedingt also eine *Überhöhung* der kutikularen Transpiration um rund 0.4 Einheiten; dieser Wert ist unerwartet gross; denn er besagt, dass die durch den Unterkühlungsgradienten bedingte Übersteigerung der kutikularen Transpiration bei einer Lufttemperatur von 30° rund vier Zehntel, also fast die Hälfte, der gesamten kutikularen Transpiration der Blätter bei einer Lufttemperatur von 20° ausmacht; so gross ist, mit andern Worten, der Fehler, der im Falle unserer Versuchsbedingungen (Dunkelheit, unbewegte Luft) bei *Quercus Robur* durch die Vernachlässigung des Unterkühlungsgradienten in der Transpirationsgleichung entstehen würde; über die Verhältnisse in bewegter Luft werden wir später berichten.

§ 4. Der Wirkungsgrad des physiologischen Sättigungsdefizites.

In Gleichung 20b wurde die kutikulare Transpiration zu

$$V = s \cdot A \cdot (S)$$

angesetzt. Da nach Gleichung 25b das physiologische Sättigungsdefizit s gleich ist dem physikalischen Sättigungsdefizit q mal dem Unterkühlungsfaktor y , so können wir auch schreiben

$$V = (\varrho \cdot y) \cdot A \cdot (S) \quad (26.)$$

Um die Sachlage zu veranschaulichen, haben wir in Abb. 9 für eine Lufttemperatur von 30° die Gerade der nach Formel 20a (Gerade $k \cdot \varrho$) und die Gerade der nach Formel 26 bei Dunkelheit und unbewegter Luft zu erwartenden kutikularen Transpiration (Gerade $[\varrho \cdot y] \cdot A$, wobei A vorläufig $= k$) eingezeichnet; die letztere verläuft um rund einen Sechstel niedriger.

Überdies haben wir in Abb. 9 die Kurve der bei 30° tatsächlich gemessenen kutikularen Transpiration (V_{30}) eingezeichnet; sie liegt von der Geraden 26 weit entfernt.

Der nächstliegende Gedanke wäre, die Gerade $(\varrho \cdot y) \cdot A$ durch eine kräftige Erhöhung des Austauschkoeffizienten A (dessen Wert nur zu rund 0.29 angesetzt ist) bis zur Kurve V_{30} hinaufzudrehen. Das geht jedoch nur in beschränktem Masse, weil A durch die Ergebnisse der bei niedrigeren Lufttemperaturen, z. B. bei 20°, durchgeführten Versuche in einen bestimmten Rahmen gebunden ist. Die Lösung der Aufgabe muss also anderswo liegen.

Eine Angleichung unserer Formel 26 an die Formel 17 und an die übrigen Formeln der Tab. 13a lässt sich dadurch erzielen, dass wir das Dampfdruckdefizit mit einem Exponenten versehen; denn alle unsere Gleichungen führen beim Faktor s einen Exponenten.

Wir sind uns bewusst, dass die Einführung eines derartigen, gemeinsamen Exponenten nicht die Lösung eines physikalischen *Problemes* darstellt, denn dieser Exponent ist nicht der unmittelbare Ausdruck eines physikalischen Geschehens, sondern einer statistischen Massnahme, um alle empirischen Transpirationsformeln vergleichbar zu machen. Der zu suchende gemeinsame Exponent kann daher nicht unmittelbar physikalisch ausgewertet werden, sondern man müsste, für eine physikalische Behandlung, die Schar unserer Messpunkte wohl nach andern Gleichungen behandeln als nach der Exponentialfunktion $K \cdot s^n$. Hierfür müsste man jedoch erst wissen, welche Faktoren die Grösse des Exponenten bestimmen. Besagt der Exponent, dass an der Phasengrenze Kutikula—Luft der *Wirkungsgrad* der Dampfspannung auf die n —te Potenz herabgesetzt wird, oder besagt er, dass der Dampfdruck selbst an dieser Phasengrenze nicht den *maximalen* Wert der Dampfspannung von reinem Wasser erreicht, sondern nur die n —te Potenz dieses maximalen Wertes?

Falls der *Wirkungsgrad* herabgesetzt ist, sollte man wissen, ob die Verdunstung einer freien Wasseroberfläche bei verschiedenen Luftfeuchtigkeiten und verschiedenen Lufttemperaturen wirklich linear mit dem Dampfdruckgefälle verläuft, oder ob nicht schon hier die Dampfdruckdifferenz (jedenfalls bei den hohen Sättigungsdefiziten) nicht mehr linear zur Auswirkung gelangt, sondern nur noch in der n —ten

Tabelle 15.
Quercus Robur L. Die Auswirkung des Unterkühlungsgradienten.

Ungefähre relative Feuchtigkeit bei		Ungefähre Blattertemperatur			Austauschkoefizient A			Physiologisches Sättigungsdefizit		Ungefähre Transpiration			
20.4°	30.2°	Tatsächlicher Wert bei		Wert bei 30.2°, ohne Gradientenwirkung °C	bei 20.4°	bei 30.2°	Quotient A 30/20	Tatsächlicher Wert bei 20.4° und bei 30.2° mm	Wert bei 30.2°, ohne Gradientenwirkung mm	Gemessener Wert bei		Wert bei 30.2°, ohne Gradientenwirkung mg	Quotient V 30/20
		20.4°	30.2°							20.4°	30.2°		
%	%	°C	°C	°C						mg	mg		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
69	82	19.9	29.7	28.9	0.276	0.294	1.07	5.0	3.5	5.5	13.7	10.6	1.9
38	64	19.4	29.4	28.1	0.276	0.294	1.07	10.0	7.9	9.0	22.1	18.7	2.1
8	47	18.9	29.1	27.2	0.276	0.294	1.07	15.0	12.0	12.0	29.3	25.1	2.1

Potenz (wobei $n < 1$); und welches ist dann, für reines Wasser, der Wert für n ?

Und falls überdies die Dampfspannung selbst herabgesetzt ist (was für uns ausser Zweifel steht), sollte man die einzelnen Faktoren kennen, die sie herabsetzen, den Einfluss des Quellungszustandes und der Porengrösse des verdunstenden intermizellaren Gels, die Dampfspannung des (monomolekularen?) Wasserfilms an der Oberfläche dieses Gels, den Salzgehalt der aus dem Plasma herausdiffundierenden wässe-

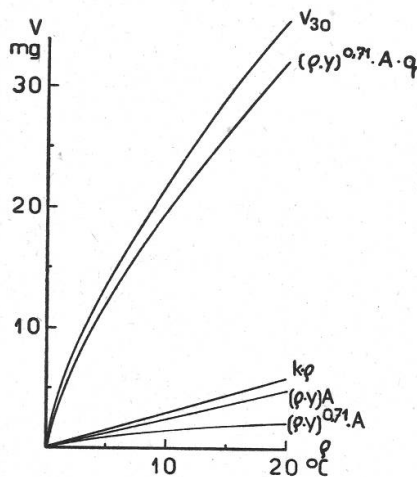


Abbildung 9.

Quercus Robur L. Werte der kutikularen Transpiration bei einer Lufttemperatur von 30° und bei Anwendung der verschiedenen Transpirationsgleichungen.

- $k \cdot e$ = Ursprüngliche Transpirationsgleichung 20 a.
 $(e \cdot y) \cdot A$ = Transpirationsgleichung bei Berücksichtigung des physiologischen Sättigungsdefizites (Formel 26).
 $(e \cdot y)^{0.71} \cdot A$ = Transpirationsgleichung nach Berücksichtigung der an der Blattoberfläche bestehenden Dampfdruckerniedrigung (Formel 27).
 $(e \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot q$ = Transpirationsgleichung nach Einführung des empirischen Permeabilitätsfaktors q .
 V_{30} = Mittlere Kurve der empirisch gemessenen Transpiration.

rigen Lösung: alles unbekannte Grössen. Der transpirierende Anteil der Kutikula stellt überdies (wahrscheinlich) nicht eine geschlossene, monomolekulare Wasserfläche dar, sondern ein feines, gitterartiges Netz aus feuchten, intermizellaren Protopektinplättchen; aber auch die Feuchte dieses Netzes ist nicht homogen, sondern, wie *Buscalioni* und *Pollacci* (1901—1902) und *Rudolph* (1925) nachwiesen, dort grösser, wo die Mittellamellen der senkrechten Epidermiswände an die Kutikula stossen. Der Dampf hunger der Luft (den wir im physiologischen Sättigungsdefizit ausdrücken) wirkt also (wahrscheinlich) nicht auf die gesamte Blattoberfläche ein, sondern nur auf das kompliziert gebaute, ungleich feuchte Maschwerk von wasserdurchlässigen Protopektinplättchen. Die Probleme der kutikularen Transpiration nähern sich deshalb viel eher denjenigen der stomatären Transpiration als den Problemen der Verdunstung freier Wasserflächen. Aus diesem Grunde (und weil an der Geloberfläche ohnehin nicht der für Geltemperatur

maximale Dampfdruck herrscht) müsste auch der sonst wertvolle Begriff der Oberflächenfeuchte, den Büttner (1935) einführte, entsprechend umgebaut werden.

Aus allen diesen Erwägungen ist die *Wahl* des gemeinsamen Exponenten für die in Tab. 13a aufgeführten empirischen Transpirationsgleichungen vorläufig nur eine Frage der Konvenienz; wir berechnen ihn als gewogenes Mittel, wobei das Gewicht die Zahl der berücksichtigten Messpunkte ist; dies setzt voraus, dass die Einzelwerte für s ungefähr gleichmässig über die Verteilungstafel verstreut sind, was in unserm Falle hinlänglich zutrifft. Der gesuchte gemeinsame Exponent ist 0.71. Wir können somit die Formel 26 in der folgenden Weise erweitern

$$V = (\varrho \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot (S) \quad (27)$$

Der Exponent 0.71 besagt, dass auf Grund der empirischen Messungen die kutikulare Transpiration der Blätter der Stieleiche bei Lufttemperaturen von rund 20—40° und bei relativen Luftfeuchtigkeiten von 97 % bis hinunter zu 10 % nicht in einer *linearen* Beziehung zum Dampfdruckgefälle (dem physiologischen Sättigungsdefizit) steht, sondern im Sinne einer Exponentialfunktion: bei einem doppelt so hohen physiologischen Sättigungsdefizit steigt die kutikulare Transpiration nicht auf den doppelten Betrag, sondern im Mittel nur um rund $2^{0.71}$, also auf den rund 1.6fachen Betrag. Damit ist, am natürlichen Objekt, die Richtigkeit der Überlegungen von Seybold (1927) experimentell bewiesen. — Ob und in welchem Masse dieser Exponent von der transpirierenden Pflanzenart abhängt, werden wir in einem spätern Kapitel besprechen.

§ 5. Der Permeabilitätsfaktor.

Durch die Potenzierung des physiologischen Sättigungsdefizites sind in die Transpirationsgleichung 20b alle Grössen eingeführt, die wir im gegenwärtigen Augenblick *von der Verdampfungsseite her* dort einführen können. Wir haben uns bei dieser schrittweisen Erweiterung der ursprünglichen Transpirationsgleichung immer mehr von unserem geometrischen Ziel, in Abb. 9 die theoretische Transpirationsgleichung an die empirische Kurve V_{30} anzunähern, entfernt; denn die Kurve $(\varrho \cdot y)^{0.71} \cdot A$ (entsprechend unserer Gleichung 27) verläuft noch tiefer als die Gerade $(\varrho \cdot y) \cdot A$ der Gleichung 26: bei einer Lufttemperatur von 30° (entsprechend der Berechnungsgrundlage der Abb. 10) *entfallen nur rund 6—7 % des Gewichtes der Transpirationsgleichung auf die (bis jetzt besprochene) Verdampfungsseite und rund 93—94 % auf die Diffusionsseite*. Daraus erhellt, wie sehr die kutikulare Transpiration von der Diffusionsseite her gesteuert wird.

Der entscheidende Schritt für die Lösung unserer Aufgabe kann somit nicht auf der Verdampfungsseite der Transpirationsgleichung er-

folgen, nicht beim *Abtransport* der Wassermolekel, sondern er muss auf der Diffusionsseite durchgeführt werden. Um Missverständnisse zu vermeiden, sei betont, dass das Problem nach unserer Auffassung nicht so gestellt werden darf, als sei die Verdampfungsseite nur physikalisch, durch die Gasgesetze, bedingt und daher allgemeingültig, und als sei die Diffusionsseite vorwiegend physiologisch, individuell, gebunden, d. h. nur vom transpirierenden pflanzlichen Subjekt abhängig; denn auch die Verdampfungsseite unserer Transpirationsgleichung enthält pflanzliche Merkmale, insbesondere im Exponenten 0.71 (worauf wir später, an Hand der übrigen untersuchten Pflanzenarten, noch einmal zurückkommen werden). Die Scheidung in eine Diffusions- und eine Verdampfungsseite ist vielmehr so gemeint: wir denken uns an die Phasengrenze Kutikula—Luft versetzt, nach rechts dampft Wasser weg (Verdampfungsseite), von links strömt, durch die Epidermisaussenwand und die Kutikula, Wasser nach (Diffusionsseite); es ist unzweifelhaft, dass ein und derselbe Faktor, z. B. der Zustand des intermizellaren Gels, sich sowohl links (bei der Diffusion) auswirken kann als (durch die Herabsetzung der Dampfspannung) auch rechts bei der Verdampfung.

Wir wollen vorläufig, der Einfachheit halber, alle jene Faktoren, die irgendwie mit der Permeabilität der Blattaussenschichten, mit dem Quellungszustand der Membranen, mit der Diffusionsgeschwindigkeit des Wassers durch die Membranen und mit der Saugkraft der Zellinhalte zusammenhängen, im Buchstaben q ausdrücken. Dieser *Permeabilitätsfaktor* q soll das Symbol für alle jene Probleme sein, die wir in der Transpirationsgleichung auf der Diffusionsseite unterbringen müssen. Die Gleichung 27 würde somit lauten

$$V = (e \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot q \cdot (S) \quad (28.)$$

An die Eigenschaften des Permeabilitätsfaktors q dürfen wir die folgenden Anforderungen stellen:

1. Er sollte die Entquellungserscheinungen, welche die Abhärtung bedingen, berücksichtigen.
2. Er sollte von der Temperatur abhängig sein, und zwar in zweierlei Weise.
 - a) Er sollte, wenn möglich, in der Nähe von 0° den Wert 0 erreichen; denn in der Nähe des Gefrierpunktes hört die Diffusion des Wassers auf. Durch diese Eigenschaft unterscheidet sich der Faktor q (und unterscheidet sich die Diffusionsseite der Transpirationsgleichung überhaupt) von der Verdampfungsseite der Transpirationsgleichung, welche mit den Gasgesetzen und daher mit absoluten Temperaturen arbeitet.
 - b) Der Neigungswinkel der Temperaturabhängigkeit sollte steil genug sein, um die Übersteigerung der kutikularen Transpiration

bei steigender Lufttemperatur zu erklären : er sollte beispielsweise beim Anstieg von einer Lufttemperatur von 20° auf eine solche von 30° eine zusätzliche Steigerung der kutikularen Transpiration um rund den 0.9fachen Betrag bewirken. Auf Grund der Gleichung 27 würde ja die kutikulare Transpiration beim Anstieg der Lufttemperatur von 20 auf 30° nur um rund die Hälfte zunehmen (Quotient $V_{30/20} \sim 1.5$), in Wirklichkeit nimmt sie aber um rund den 1.4fachen Betrag zu (Quotient $V_{30/20} = 2.4$). Dieser ungedeckte Betrag von rund 0.9 sollte, wenn möglich, durch q erfasst werden.

Wir fragen uns zunächst, welcher Restbetrag in den verschiedenen Transpirationsgleichungen schlussendlich übrigbleibt und, entsprechend der Gleichung 28, bei q untergebracht werden sollte. Wir greifen zu diesem Zwecke auf die Tab. 13a zurück.

Den durch die Abhärtung bedingten Sprung (1. und 2. Zeile der Tab. 13a) haben wir schon besprochen : q muss in diesem Falle eine Herabsetzung des Wertes der Transpirationsgleichung auf 56% ermöglichen (noch viel grössere Divergenzen werden wir später bei *Pinus silvestris* finden; auch diese sollten durch q gedeckt werden).

Noch nicht bekannt ist uns dagegen, welcher Wert für q bei den verschiedenen Lufttemperaturen übrigbleibt. Um diesen Betrag zu ermitteln, rechnen wir in Tab. 13a zunächst alle empirischen Transpirationsgleichungen auf den mittlern Exponenten 0.71 (d. h. auf die gleiche Krümmung) um, und zwar auf Grund der folgenden geometrischen Überlegung. In der logarithmischen Ebene ist die Kurve $V = K \cdot s^n$ eine Gerade mit $\log K$ als Ordinatenabschnitt und mit n als Richtungskoeffizienten. Bei einer Lufttemperatur von 20° reicht s von 0 bis ungefähr 14 mm. Wir erhalten einen guten Mittelwert für die zu suchende neue Gerade (und somit für die neue Kurve), wenn wir die alte Gerade um ihre Mitte, also mit $s = 7$ als Drehpunkt, so lange drehen, bis ihr Richtungskoeffizient 0.71 wird; dann können wir den neuen Ordinatenabschnitt K berechnen. Ein Beispiel : die Gleichung 2 soll näherungsweise in die Form $K \cdot s^{0.71}$ übergeführt werden. $s = 7$ gilt sowohl für die alte wie für die neue Gleichung; daher

$$1.98 \cdot 7^{0.67} = K \cdot 7^{0.71}, \text{ woraus} \\ K = 1.98 \cdot 7^{-0.04} = 1.87$$

Die Formel $V = 1.98 \cdot s^{0.67}$ besitzt also, für s von 0—14, im Mittel den gleichen Wert wie die Formel $V = 1.87 \cdot s^{0.71}$. Für die Lufttemperatur von 30° wurde $s = 10$ als Drehpunkt angenommen, für 40° $s = 11$ und für 50° $s = 20$.

Diese neuen Werte des Parameters K sind in der letzten Kolonne der Tab. 13a zusammengestellt. Da nunmehr sämtliche Kurven affin (und alle Pflanzen abgehärtet) sind, dürfen wir die arithmetischen

Tabelle 16.
Quercus Robur L. Maximale Werte des Permeabilitätsfaktors q
bei den verschiedenen Lufttemperaturen.

Lufttemperatur ° C	Mittlere Parameter K der empirischen Transpirations- gleichungen	Austausch- koeffizient A	Maximale Werte des Permeabilitätsfaktors q		
			empirisch bestimmt	berechnet	Abweichung %
20 ¹	3.35	0.276	12.14	—	—
20 ²	1.76 ± 0.07	0.276	6.38	6.48	+ 1.6
30	4.47 ± 0.18	0.294	15.20	14.58	— 4.1
40	8.41 ± 0.31	0.317	26.53	25.92	— 2.3
50	13.25 ± 0.92	0.336	39.43	40.50	+ 2.7

¹ Vor der Abhärtung. ² Nach der Abhärtung.

Mittel aus den Parametern berechnen. Sie sind kursiv hervorgehoben und steigen von 1.76 bei einer Lufttemperatur von 20° auf 13.25 bei einer solchen von 50°. Bei der Lufttemperatur von 20° sind die mittlern Abweichungen gering; die Transpirationsgleichungen der verschiedenen Individuen von *Quercus Robur* liegen also nahe beieinander. Mit zunehmender Lufttemperatur wird die Streuung, absolut genommen, grösser; relativ, bezogen auf den zugehörigen Mittelwert, bleibt sie dagegen ungefähr gleich gross, nämlich rund ± 4% des Mittelwertes. ausgenommen bei der Lufttemperatur von 50°, wo die Abweichung rund ± 7% des Mittelwertes beträgt; doch ist bei 50° zu beachten, dass die Werte nur Näherungswerte sind und, trotz der grossen s, aus den früher erwähnten technischen Gründen nur aus je 5 Urwerten gewonnen werden konnten. Diese bei zunehmender Lufttemperatur zunehmende Streuung der kutikularen Transpiration innerhalb der botanischen Art *Quercus Robur* verläuft gleichsinnig mit der Zunahme der individuellen Streuung bei steigenden Lufttemperaturen, die wir in früheren Abschnitten kurz gestreift haben.

Aus den mittlern Parametern der letzten Kolonne der Tab. 13a gewinnen wir die Restbeträge für q in der folgenden Weise. Die Werte der Tab. 13a sind auf der Gleichung $V = K \cdot s^{0.71}$ aufgebaut, wobei $s = \varrho \cdot y$ und K eine Konstante, eben der Parameter. Diese Formel ist gleichwertig mit $V = (\varrho \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot q$ (entsprechend Formel 28, wobei $S = 1$). Hieraus ergibt sich

$$(\varrho \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot q = K \cdot s^{0.71}, \text{ und} \\ q = \frac{K}{A}$$

Die Werte von q sind in Tab. 16 aufgeführt; sie steigen von 6.38 bei einer Lufttemperatur von 20° (nach der Abhärtung) auf 39.43 bei einer solchen von 50°. Sie sind nicht endgültig, da der Betrag für A noch nicht feststeht und weil auch y nur einen Näherungswert darstellt.

Wir haben in Tab. 16 $A = k$, also gleich dem Diffusionskoeffizienten von Wasserdampf in Luft, gesetzt. Ob dies richtig ist, werden wir, wie früher erwähnt, in einem folgenden Bericht untersuchen.

Trotz dieser Vorbehalte möchten wir uns fragen, ob den Werten für q in *ihrer heutigen Gestalt* eine Gesetzmässigkeit innewohnt oder ob sie regellos verlaufen. Die einzige befriedigende Lösung fanden wir in einem Koordinatensystem mit der Lufttemperatur t (in °C) als Abszisse und mit q als Ordinate. Die Veränderungen des Permeabilitätsfaktors q lassen sich dann durch die folgende Gleichung wiedergeben :

$$q = 0.0162 \cdot t^2 \quad (29.)$$

Die nach dieser Gleichung berechneten Werte sind in der vorletzten Kolonne der Tab. 16 eingetragen. Sie stimmen überraschend gut mit der empirischen Beobachtung überein. Leider nützt uns das vorläufig nicht viel, da es u. W. zur Zeit keine theoretische oder empirische Permeabilitäts- oder Diffusionsgleichung gibt, welche die Struktur unserer Gleichung 29 besitzt. Dies ist ein zweiter Grund, die eingehende Behandlung von q auf eine spätere Arbeit zu verschieben.

Wir möchten deshalb auf Grund der bisherigen Erfahrungen nur das Folgende über den Permeabilitätsfaktor q aussagen :

1. er kann bei den Blättern der Stieleiche bei ein und derselben Lufttemperatur infolge der spontanen Alterungserscheinungen (Entquellung) innerhalb weniger Tage von 12.14 auf 6.38 sinken, und
2. er scheint bei den Blättern der Stieleiche eng temperaturegebunden zu sein, und zwar im Sinne der Gleichung 29 (sofern die Werte für den Austauschkoefizienten A , welche für die Berechnung dieser Gleichung eingesetzt wurden, richtig sind). Auf die Natur dieser Temperaturegebundenheit und auf den wirklichen Wert des Austauschkoefizienten werden wir in einer spätern Arbeit zurückkommen.

Der nach den Formeln 28 und 29 berechnete Wert der kutikularen Transpiration der Stieleiche bei einer Lufttemperatur von 30° C ist in Abb. 9 als $(\varrho \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot q$ eingezeichnet. Die Kurve verläuft deutlich tiefer als die empirische Kurve V_{30} ; dies rührt von y her, das in der von uns angewandten geradlinigen Ausgleichung bei einer Lufttemperatur von 30° C eine verhältnismässig grosse Abweichung von der Wirklichkeit zeigt. Abb. 9 gibt also einen ungünstigen Fall für den Vergleich zwischen Rechnung und Wirklichkeit wieder; doch ist es beim gegenwärtigen Stand unseres sonstigen Wissens (vgl. die Labilität von A und q) wenig fruchtbar, die theoretische Kurve durch Einführung einer komplizierten Ausgleichsrechnung für y stärker an die empirische Kurve anzugleichen; vorläufig genügt es, dass sich die beiden *einigermassen* nahekomen.

§ 6. Die Entquellungserscheinungen.

Wir haben bis jetzt die Kurven der Tab. 13a besprochen, wie wenn sie bei allen Sättigungsdefiziten ungehindert gelten würden; dies trifft jedoch, wie schon wiederholt betont wurde, nicht zu, sondern ihr Geltungsbereich kann durch die Erscheinungen der « Abhärtung » und der « Rückläufigkeit » erheblich eingeschränkt werden. Beiden Erscheinungen ist gemeinsam, dass sie wahrscheinlich durch eine Zustandsänderung, nämlich durch eine Entquellung des intermizellaren Gels, ausgelöst werden; nur ist die Abhärtung irreversibel, die Rückläufigkeit, soweit bekannt, reversibel.

Es erscheint auf den ersten Blick möglich, die Abhärtung als eine Form der Hysteresis, der kolloidchemischen Alterung, zu deuten, ähnlich wie sie für die Reifungsprozesse im Fichten- und im Tannenholz bekannt wurden (G ä u m a n n, 1932) : hat die Entquellung einmal einen gewissen Betrag unterschritten, so vermag die nachfolgende Quellung den frühern Gelzustand nicht mehr herzustellen; dem steht jedoch entgegen, dass wir bei den Abhärtungserscheinungen von *Quercus Robur* keine nachfolgenden Quellungen kennen, auch dann nicht, wenn die Versuchspflanze wieder in grosse Luftfeuchtigkeit zurückgebracht wird; sondern die Abhärtung ist bei *Quercus Robur* einmalig und endgültig. Wir halten es deshalb für richtiger, die Ursachen der Abhärtung überdies auch auf chemischem Gebiet zu suchen, nämlich in einer Umwandlung von stark quellbaren Protopektinen in verwandte, schwächer quellbare Körper. In diesem Falle liegt es nahe, an die Verseifung der Kutikula zu denken, die A r e n s (1934) und L a n s b e r g (1935) erforscht haben; nur müssten wir uns vorstellen, dass in der Auswirkung der Verseifung ein Verzug eintritt, wodurch dann die Permeabilität der Kutikula ruckartig, auf einen Schlag, herabgesetzt wird. Für diese Salzwirkung würde der Umstand sprechen, dass die « Abhärtung » erst erfolgt, wenn eine bestimmte Wassermenge die Kutikula passiert und dort eine gewisse Salzmenge abgelagert hat.

Soweit wir die Sachlage zu überblicken vermögen, hat die Abhärtung kaum etwas zu tun mit jenen Erscheinungen, die in der Literatur als das beginnende Austrocknen (incipient drying) beschrieben wurden, sondern sie ist ein einmaliger, irreversibler Vorgang, der sich bei *ungestörter* Wasserbilanz der Pflanzen spontan abspielt; dagegen ist nicht ausgeschlossen, dass die unterschiedliche Transpirationseigenschaft der Sonnen- und der Schattenblätter gewisser Pflanzenarten z. T. mit ähnlichen Entquellungen, wie die Abhärtung sie bedeutet, zusammenhängt; wir gedenken, hierüber in einer spätern Mitteilung zu berichten.

Die *Rückläufigkeit* der Transpirationskurven möchten wir dagegen, ohne chemische Veränderungen, als eine kolloidchemische Entquellung

der äussersten Lamellen der Kutikula deuten: überschreitet die Lufttrockenheit und damit der Dampfhunger der Luft einen gewissen Betrag, so wird der Wasserentzug grösser als die Diffusion des Wassers durch die Kutikula; diese letztere verliert daher einen Teil ihres Quellungswassers und entquillt in ihren äussersten Schichten. Je höher die Trockenheit der Luft und je grösser das Nachschubdefizit, um so grösser muss auch die Entquellung sein; auf diesem Wege möchten wir verstehen, warum in Abb. 6 die Transpirationskurve von der Umbiegungsstelle weg nicht waagrecht verläuft, sondern schwach absinkt. Die Rückläufigkeit der Transpirationskurven ist somit ein Ausdruck dessen, was Seybold (1931) als einen temporären hydratischen Transpirationswiderstand bezeichnet hat. Ob dieser Widerstand ausschliesslich von der Kutikula getragen wird oder ob auch die Epidermisaussenwand an ihm teilnimmt, oder ob gar zum hydratischen Transpirationswiderstand der Zellwände auch noch ein plasmatischer Transpirationswiderstand der Epidermiszellen hinzutritt, vermögen wir zur Zeit nicht zu entscheiden.

Im Gegensatz zur Abhärtung, die, wir wiederholen es, eine einmalige, irreversible Strukturänderung der Blattaussenwand bedeutet, haben die mit der Rückläufigkeit verbundenen Entquellungen nur den Charakter einer *vorübergehenden*, temporären Regulation; denn auf die Entquellung folgt, wenn die Versuchspflanze zu grössern Luftfeuchtigkeiten zurückkehrt, wieder eine Quellung und damit eine Zunahme der Transpiration. Das Wesen der Abhärtung ist statisch, das der Rückläufigkeit dynamisch. Es wäre wichtig zu wissen, ob der geometrische Ort der Messpunkte bei dieser Rückkehr zu grössern Luftfeuchtigkeiten genau derselbe ist wie beim ersten Anstieg zu grosser Lufttrockenheit; aus technischen Gründen konnten wir leider für diese Rückkehr zu grössern Luftfeuchtigkeiten nicht genügend zahlreiche Messungen vornehmen; über derartige Rückläufigkeiten besitzen wir vorderhand nur für *Pinus silvestris* (Abb. 25) eingehende Messungen, die aber, weil in einem andern Zusammenhang stehend, die hier angeschnittene Frage auch nicht zu fördern vermögen.

Wir haben Anlass zu vermuten, dass derartige reversible Quellungen der kutikularen und epidermalen Schichten bei andauernder Feuchtigkeit (Tau, Regen) unter nachfolgender Entquellung bei Sonnenbestrahlung eine grössere Rolle in der kutikularen Transpiration spielen, als gemeinhin angenommen wird. Hierüber wird vielleicht eine spätere Arbeit berichten.

Nicht zu deuten vermögen wir, warum bei gewissen Exemplaren die Rückläufigkeit der Transpirationskurve, also der hydratische Transpirationswiderstand, ausbleibt, so dass sich die Pflanze unter Umständen zu Tode transpiert. Bei einer Lufttemperatur von 50° C mag

eine Ausflockung gewisser Kolloide daran schuld sein. Bei den Lufttemperaturen von 40° C müssen wir dagegen annehmen, dass bei gewissen Individuen eine individuelle Insuffizienz, eine individuelle Widerstands~~un~~fähigkeit, vorhanden ist; so wäre, nach unsern sonstigen Erfahrungen zu urteilen, die Versuchspflanze Nr. 5 (Tab. 13, Abb. 7) bei einer Lufttemperatur von 40° C wahrscheinlich zugrunde gegangen, wenn wir sie dort noch einige Tage länger hätten transpirieren lassen. Diese Annahme individueller Insuffizienzen deckt sich mit manchen Feldbeobachtungen über natürliche Selektion infolge unterschiedlicher Dürresistenz.

Falls diese Deutung der Rückläufigkeit richtig ist, so muss es bei den intermizellaren Gelen zweierlei Änderungen des Quellungszustandes geben, chemisch bedingte und physikalisch bedingte. Als chemisch bedingte Änderungen kennen wir zur Stunde nur Dehydratisierungen, nur Entquellungen; sie sind, eben weil chemisch bedingt, irreversibel («Abhärtung»). Die physikalisch bedingten Veränderungen des Gelzustandes sind reversibel: auf die Entquellung kann wieder eine Quellung folgen. Wir vermuten, dass sie wieder in zwei Gruppen zerfallen, in thermisch und in hydratisch bedingte. Die thermisch bedingten Zustandsänderungen möchten wir in den Schwankungen des Faktors q (S. 463) sehen; sie bewirken, dass die Permeabilität der Blattaussenschichten der Stiele mit steigender Lufttemperatur wächst, wodurch die kutikulare Transpiration rascher ansteigt, als sonst nach den Aussenfaktoren zu erwarten wäre. Die hydratisch bedingten Zustandsänderungen möchten wir dagegen in der Rückläufigkeit der Transpirationskurven suchen, von der wir soeben sprachen; wir werden sie später, vor allem bei *Pinus silvestris*, erneut antreffen.

Wenn nun aber die hydratischen Zustandsänderungen wirklich dadurch zustande kommen, dass die Verdampfung den Nachschub übersteigt, dann ist es möglich, an Hand der Umbiegungsstelle der Transpirationskurve die maximale *Leitungsfähigkeit der Kutikula* (bzw. der Blattaussenschichten im allgemeinen) festzustellen. In Abb. 6 liegt der Umschlagpunkt bei S. D. 25 mm; dies entspricht, nach Gleichung 5, einer ungefähren Wasserabgabe von 84 mg je dm²/h; dies dürfte somit die Grössenordnung der maximalen Leitungsfähigkeit der Blattaussenschichten der Versuchseiche Nr. 4 bei einer Lufttemperatur von 40° C sein. Nach den Ausführungen von S. 429 halten wir es für möglich, dass auch die Versuchseiche Nr. 2 bei einer Lufttemperatur von 30° C und einem S. D. von 19—20 mm Andeutungen einer beginnenden Rückläufigkeit der Transpirationskurve zeigt (Abb. 5); dies entspricht nach Formel 3 einer Wasserabgabe von rund 37—39 mg je dm²/h. Dieser Wert ist zwar deutlich niedriger als er, nach Tab. 16, auf Grund der allgemeinen Abnahme des Permeabilitätsfaktors q von der Luft-

temperatur von 40° C auf diejenige von 30° C sein dürfte; doch ist er in der Grössenordnung nicht vollkommen abwegig.

Zum Abschluss der allgemeinen Betrachtungen über die kutikulare Transpiration von *Quercus Robur* wollen wir uns den Inhalt unserer vorläufigen Formel 28 noch einmal vergegenwärtigen. Sie lautet

$$V = (\varrho \cdot y)^{0.71} \cdot A \cdot q \cdot (S)$$

In dieser Formel ist kein einziger Wert rein physikalischer Natur und daher allgemeingültig; sondern alle Werte sind entweder mehr oder weniger artspezifisch (d. h. spezifisch für die botanische Art *Quercus Robur*) oder sie sind mehr oder weniger individuell gebunden (d. h. spezifisch für ein bestimmtes *Exemplar* von *Quercus Robur*).

1. Artgebundene Faktoren.

Vorwiegend artgebunden ist zunächst der Unterkühlungsfaktor y , der das physikalische Sättigungsdefizit ϱ in das physiologische Sättigungsdefizit s überführt; gewiss gibt es von einem Individuum zum andern gewisse Schwankungen in der Unterkühlung; doch sind sie, soweit unsere Erfahrungen reichen, derart gering, dass wir sie im Rahmen der Messmethode vernachlässigen dürfen.

Teilweise artgebunden (wegen des Fehlens oder des Vorhandenseins von Behaarungen und ähnlichen Einrichtungen) ist ferner der Austauschfaktor A ; er gibt an, mit welcher Geschwindigkeit der Abtransport der Wassermolekel von der Blattoberfläche weg erfolgt; ein anderer Teil von A (z. B. Einfluss der Luftbewegung!) ist dagegen physikalisch bedingt und deshalb (wahrscheinlich) allgemeingültig. Hierüber wird in einer spätern Arbeit zu sprechen sein.

Und endlich ist artgebunden der Klammerausdruck (S) , sofern er auf die Einheit (z. B. den dm^2) bezogen wird; er enthält die für die betreffende botanische Art charakteristischen « geometrischen » Grössen, so die Flächenaufteilung, den Blattumfang, die Beziehungen zwischen Fläche und Rand; dagegen sind selbstverständlich die absoluten Ausmasse eines bestimmten Individuums eine individuelle Angelegenheit.

2. Individuell gebundene Faktoren.

Individuell gebunden sind zunächst die Exponenten, mit welchen das physiologische Sättigungsdefizit $\varrho \cdot y = s$ potenziert wird. Sie sind ein Ausdruck für die Herabsetzung der Dampfspannung oder des Wirkungsgrades der Dampfspannung (oder beider Grössen) an der Blattoberfläche. Falls wir nur *Quercus Robur* kennen würden, so wären wir, auf Grund der Tab. 13 a, geneigt, den mittlern Exponenten 0.71 für artspezifisch zu halten; denn alle individuellen Exponenten der Tab. 13a liegen in der Nähe von 0.71. Wir werden jedoch später andere

Arten kennen lernen, bei welchen diese enge Scharung der individuellen Exponenten um einen Mittelwert fehlt.

Und individuell gebunden ist teilweise der Permeabilitätsfaktor q , nämlich um den Betrag, um den er, bei *Quercus Robur*, durch die individuelle Abhärtung verschoben wird; dagegen ist der Betrag der thermisch bedingten Quellungen und Entquellungen (Tab. 16) wohl vorwiegend artgebunden. Da nun aber nach den Berechnungen von S. 459 bei einer Lufttemperatur von 30° C rund 93—94% des Betrages der kutikularen Transpiration auf q entfallen und da q bei der (individuellen) Abhärtung sich um rund 50% verändern kann (wir werden später, bei *Pinus silvestris*, noch grössere individuelle Schwankungen kennen lernen), so dürfen wir sagen, dass rund die Hälfte der kutikularen Transpiration von *Quercus Robur* durch spontane, nicht mit Sicherheit vorauszusehende, individuelle Zustandsänderungen gesteuert werden kann. Damit ist bewiesen, was man schon längst wusste, dass es nämlich eine allgemeingültige Formel für die kutikulare Transpiration nicht gibt.

3. Kapitel.

Versuche mit *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm.

Die Hirschzunge, *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (= *Scolopendrium vulgare* L.), sei hier als Beispiel einer immergrünen Pflanze mit *zarten* Laubblättern besprochen; ihre Spreiten sind durchschnittlich 0.365 mm dick; ihr Mesophyll ist sehr locker (Abb. 10), mit grossen, reichlich anastomosierenden Interzellularen; Palissadenschicht fehlt. Frischgewicht der Spreiten, je dm², 3.577 g, Trockengewicht 0.878 g. Epidermis der Oberseite 36 μ hoch, Epidermisaussenwand einschliesslich der Kutikula-artigen Schicht 4.0 μ dick, Epidermisaussenwand allein 3.4 μ . Epidermis der Unterseite 28 μ hoch, Epidermisaussenwand einschliesslich « Kutikula » 3.2 μ dick, Epidermisaussenwand allein 2.6 μ .

Spaltöffnungen (Abb. 11) nur auf der Unterseite, zu 1445 je cm², in pennaten Reihen; Atemhöhle sehr gross; Schliesszellen über die Epidermis vorragend, im diffusen Licht geöffnet, während der Versuche stets dicht geschlossen. Breite des Spaltöffnungsapparates 48 μ , Höhe der Schliesszellen 23 μ , Lumen 17.5 μ ; Wandungen verhältnismässig dünn.

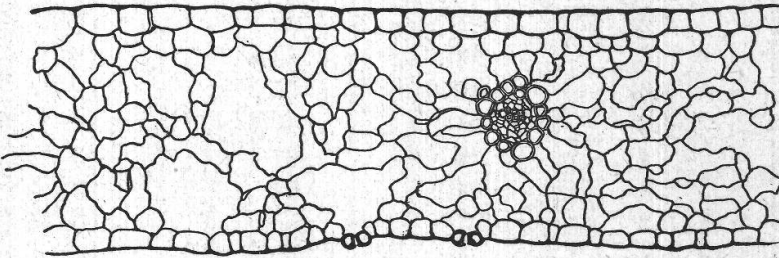
Die Blattstiele bestehen aus einem eng schliessenden, isodiametrischen Parenchym mit zentraler Stele. Unter der Epidermis liegt ein wenig deutliches, ringförmiges Kollenchym mit kleinen, verhältnismässig dickwandigen Zellen. Spaltöffnungen fehlen oder sind nur äusserst spärlich vorhanden. Die Wasserabgabe der Stiele wurde bei der Berechnung der Transpiration je dm² zu einem Fünftel ihrer Fläche eingesetzt.

Die Versuchspflanze Nr. 1 besass 26 Wedel mit einer gesamten Fläche (einfach gerechnet) von 23,51 dm², einem Umfang von 14.41 m und einer Gesamtoberfläche der Blattstiele von 2.45 dm²; der Divisor für die dritte Kolonne der Tab. 17 beträgt somit 47.5. Die Unterkühlung wurde bei einer Lufttemperatur von 20.0° C und einer rel. F. von 63 % zu 0.3° C gemessen, bei 36 % zu 0.4° C.

Die erste Versuchsreihe (Tab. 17) begann bei einer Lufttemperatur von 20° C mit einer rel. F. von 96 % und schritt in kleinen Intervallen

Abbildung 10.

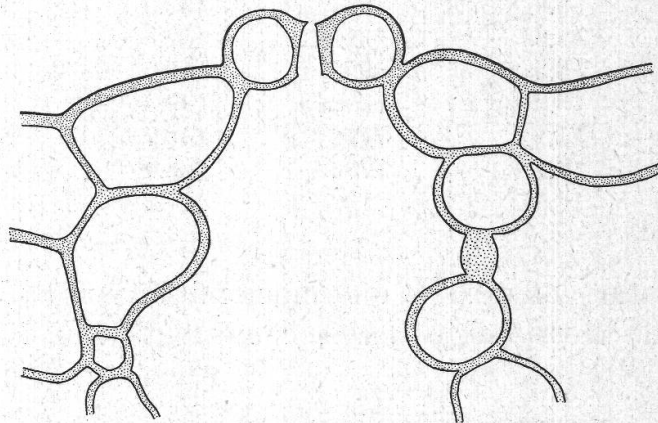
Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. Schnitt durch einen Wedel. Vergr. 67.



bis zu einer rel. F. von weniger als 2 % (Temperaturunterschied zwischen dem feuchten und dem trockenen Thermometer des Aspirationspsychrometers 13.4° C). Die Messpunkte (stehende Kreuze der Abb. 12) weisen bis zu den höchsten Sättigungsdefiziten keine Störungen, keine Abhärtung und keine Rückläufigkeit, auf. *Obschon die Hirschzunge, eine Charakterpflanze der Nebelzone unserer feuchten Bergwälder ist, zeigt ihre kutikulare Transpiration bis hinauf in die extremste Trockenheit, die je für ein Wüstenklima gemessen wurde, keinerlei Einschränkungen,* sofern die Wurzeln hinreichend mit Wasser versorgt sind. Die mittlere Gleichung der 29 Messpunkte lautet

Abbildung 11.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. Leicht geöffnete Spaltöffnung. Vergr. 360.



kungen, sofern die Wurzeln hinreichend mit Wasser versorgt sind. Die mittlere Gleichung der 29 Messpunkte lautet

$$V_{20} = 21.33 \cdot s^{0.69} \quad (30.)$$

Nach Abschluss dieser Versuchsreihe wurde die kutikulare Transpiration der Pflanze Nr. 1 bei einer Lufttemperatur von 10° C gemessen (Tab. 18). Die Unterkühlung der Blätter betrug bei einer Lufttemperatur von 10.0° C und einer rel. F. von 30 % 0.5° C, bei einer Lufttempe-

Tabelle 17.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 20°).

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt-oberfläche			
0.5	1314	27.7	20.0	96	712
0.8	1940	40.8	20.0	94	712
2.3	2377	50.0	20.2	86	712
2.9	2587	54.5	20.2	82	712
3.6	2601	54.8	20.2	78	212
3.6	2612	55.0	20.3	78	712
4.2	2200	46.3	20.2	74	712
4.4	2915	61.4	20.3	73	712
5.6	3064	64.5	20.0	66	712
6.2	3130	65.9	20.0	63	712
6.7	3303	69.5	20.0	60	712
7.1	3003	63.2	20.3	58	712
7.4	3918	82.5	20.2	56	712
7.7	3692	77.7	20.0	54	712
8.1	3580	75.4	20.0	52	712
8.1	3520	74.1	20.2	52	712
8.4	4579	96.4	20.0	50	712
9.0	4565	96.1	20.0	47	712
9.6	4285	90.2	20.2	43	712
9.7	5621	118.3	20.0	42	712
10.2	4916	103.5	20.2	40	712
10.8	5240	110.3	20.0	36	712
12.6	6244	131.5	20.1	26	714
12.6	6310	132.8	20.3	27	714
13.2	6999	147.3	20.0	22	714
13.9	7092	149.3	20.0	18	714
15.2	7112	149.7	20.0	10	714
16.1	7286	153.4	20.0	5	714
16.6	8130	171.2	20.0	2	714

ratur von 10.3° C und einer rel. F. von 83 % 0.1° C. Wieder scharen sich die Messpunkte um eine ausgeglichene Kurve, deren Gleichung lautet

$$V_{10} = 18.17 \cdot s^{0.56} \quad (31.)$$

Um die Kurven 30 und 31 unmittelbar miteinander zu vergleichen, geben wir ihnen dieselbe Krümmung; wir rechnen sie zu diesem Zwecke auf den Exponenten 0.60 (als dem gewogenen Mittel der Exponenten aller *Phyllitis*kurven) um und erhalten

$$V_{20'} = 26.32 \cdot s^{0.60} \quad (30 \text{ a, und}$$

$$V_{10'} = 17.04 \cdot s^{0.60} \quad (31 \text{ a.}$$

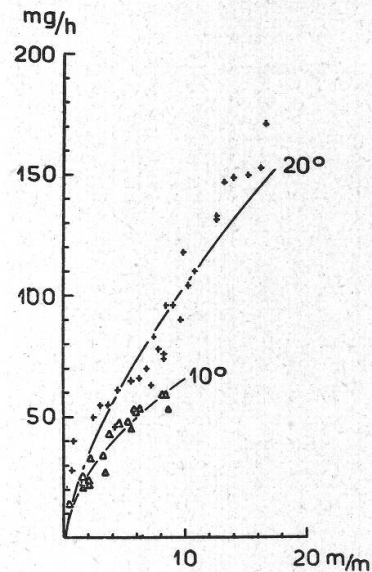
Die kutikulare Transpiration ein und desselben *Phyllitis*exemplares beträgt also bei einer Lufttemperatur von 10° C (*ceteris paribus*) noch

64.8 % des Betrages, den es bei einer Lufttemperatur von 20° C erreichte.

Durch ein Missgeschick wurde die Versuchspflanze Nr. 1 gebrauchsunfähig; die Versuche mussten deshalb mit einer neuen Pflanze (Nr. 2) fortgesetzt werden. Diese besass 17 Wedel mit einer gesamten Oberfläche (einfach gerechnet) von 18.85 dm², einem Gesamtumfang von 10.48 m und einer Gesamtoberfläche der Blattstiele von 2.40 dm². Die

Abbildung 12.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 20° C (stehende Kreuze) und von 10° C (Dreiecke).



Unterkühlung wurde bei einer Lufttemperatur von 20.0° C und einer rel. F. von 83 % auf 0.2° C bestimmt, bei einer rel. F. von 45 % auf 0.6° C; ferner, bei einer Lufttemperatur von 29.9° C und einer rel. F. von 70 %, auf 0.5° C, und bei einer Lufttemperatur von 30.6° C und einer rel. F. von 30 % auf 1.2° C.

Die Versuche wurden zunächst bei einer Lufttemperatur von rund 20° C begonnen und mit hohen Feuchtigkeiten und hernach schrittweise bis zu einer rel. F. von 10 % hinunter fortgesetzt (Tab. 19). Die Messpunkte (Abb. 13) weisen eine verhältnismässig grosse Streuung auf; ihre mittlere Gleichung lautet

$$V_{20} = 27.28 \cdot s^{0.48} \quad (32.)$$

oder, auf den mittlern Exponenten 0.60 gebracht,

$$V_{20'} = 21.26 \cdot s^{0.60} \quad (32a.)$$

Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 2 ist also, auf die Fläche bezogen, unter sonst gleichen Verhältnissen um rund einen Fünftel niedriger als diejenige der Versuchspflanze Nr. 1.

Am Schluss der Tab. 19 gingen wir mit der Versuchspflanze Nr. 2 zur Lufttemperatur von 30° C und zu grosser Feuchtigkeit über und wiederholten dort den Abstieg bis zu einer rel. F. von 10 % (Tab. 20).

Tabelle 18.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 10°.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blattoberfläche			
0.4	680	14.3	11.0	96	712
1.5	1015	21.4	10.7	83	712
1.5	1089	22.9	10.3	83	712
1.5	1194	25.1	11.8	85	712
1.9	1148	24.2	10.5	80	712
1.8	1106	23.3	10.3	80	712
2.2	1558	32.8	10.3	76	712
3.2	1609	33.9	13.2	70	712
3.3	1296	27.3	13.6	70	712
3.8	2035	42.8	10.7	59	712
4.4	2209	46.5	12.9	58	712
5.3	2278	48.0	14.0	53	712
5.5	2140	45.1	10.2	38	712
5.9	2463	51.9	11.1	37	712
5.8	2530	53.3	13.9	48	712
6.1	2503	52.7	10.0	30	711
8.2	2809	59.1	11.0	12	711
8.3	2788	58.7	10.6	8	711
8.6	2517	53.0	10.5	5	711

Die Streuung der Kreise in Abb. 13 ist wiederum ziemlich gross; ihre mittlere Gleichung lautet

$$V_{30} = 27.35 \cdot s^{0.58} \quad (33, \text{ bzw. } (33 \text{ a.}$$

$$V_{30'} = 25.94 \cdot s^{0.60} \quad (33 \text{ a.}$$

Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 2 ist also bei der Lufttemperatur von 30° C um ungefähr einen Fünftel höher als bei der Lufttemperatur von 20° C.

Aus Analogie zu *Quercus Robur* führten wir die Pflanze Nr. 2 in eine Lufttemperatur von 40° C. Sie zeigte hier schon nach einer Stunde deutliche Störungen und andern Tags gebräunte Ränder. Dasselbe Schicksal widerfuhr einer weitem, bei einer Lufttemperatur von 40° C und einer rel. F. von 40 % eingesetzten Versuchspflanze. Die zarten Wedel der *Phyllitis Scolopendrium* vermögen demnach eine Lufttemperatur von 40° C nicht mehr zu ertragen.

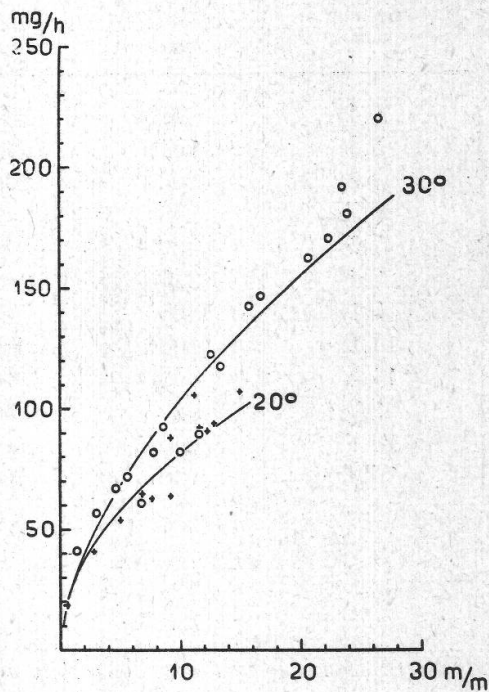
Leider besaßen wir keine einwandfreien Stöcke, um die Versuche auf einer gleich breiten Basis wie bei *Quercus Robur* fortzusetzen. Immerhin möchten wir aus den hier mitgeteilten Daten die folgenden Schlüsse ziehen.

1. Im Gegensatz zu den Blättern von *Quercus Robur* zeigen die Wedel von *Phyllitis Scolopendrium* keinerlei Erscheinungen, die auf

eine vorübergehende oder endgültige Entquellung der Blattaussenschichten schliessen lassen, also insbesondere keine Rückläufigkeit der Transpirationskurven und keine Abhärtung; die kutikulare Transpiration der Hirschzunge verläuft demnach, bei hinreichender Wasserversorgung der Wurzeln, bis zu den extremsten Lufttrockenheiten ungehemmt.

Abbildung 13.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 2). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 20° C (stehende Kreuze) und von 30° C (Kreise).



Über ihr Verhalten bei ungenügender Wasserversorgung der Wurzeln werden wir später berichten.

2. Die Unterkühlung der Wedel ist, bei einem bestimmten physikalischen Sättigungsdefizit, trotz der rund 10mal grössern Transpiration deutlich geringer als bei den Blättern von *Quercus Robur* (vgl. die Abb. 8a und 14). Die Gradientenwirkung, dass mit steigender Lufttemperatur die Unterkühlung (trotz zunehmender Transpiration) abnimmt, ist auch bei *Phyllitis Scolopendrium* vorhanden; doch liegen die

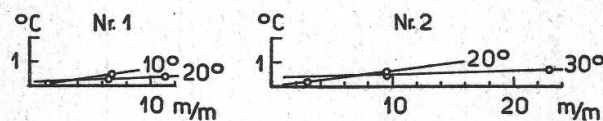


Abbildung 14.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. Unterkühlung der Wedel der Versuchspflanzen Nr. 1 und Nr. 2. Als Abszissen sind die physikalischen Sättigungsdefizite eingetragen.

Messpunkte in den von uns untersuchten Beispielen nicht so eindeutig wie bei *Quercus Robur*.

3. Bei steigender Lufttemperatur nimmt die kutikulare Transpiration, wie bei *Quercus Robur*, rascher zu als dem physiologischen Sätti-

Tabelle 19.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 2). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 20°.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt- oberfläche			
0.4	725	19.0	20.1	97	712
2.8	1548	40.5	20.0	83	712
4.9	2053	53.7	20.0	70	712
6.7	2488	65.1	20.1	60	712
7.5	2393	62.6	20.0	55	712
9.1	2430	63.6	20.0	45	712
9.1	3355	87.8	20.1	45	712
11.2	4036	105.7	20.3	33	712
11.5	3520	92.1	20.2	31	712
12.2	3457	90.5	20.4	27	712
12.8	3604	94.3	20.2	23	712
15.0	4087	107.0	20.2	10	712

Tabelle 20.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 2). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 30°.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Blatt- oberfläche			
1.4	1583	41.4	30.0	95	714
2.9	2169	56.8	29.9	90	714
4.5	2576	67.4	30.0	85	714
5.5	2734	71.6	30.2	81	714
6.8	2341	61.3	29.8	76	714
7.7	3144	82.3	30.4	74	714
8.6	3534	92.5	29.9	70	714
10.0	3144	82.3	30.0	65	714
11.5	3447	90.2	30.1	60	714
12.5	4690	122.8	30.0	57	714
13.3	4487	117.5	30.1	54	714
15.7	5460	142.9	30.5	47	714
16.8	5623	147.2	30.6	44	714
20.8	6216	162.7	30.6	30	714
22.4	6519	170.7	30.6	25	714
23.5	7335	192.0	30.3	20	714
23.9	6913	181.0	31.0	22	713
26.5	8388	219.6	30.3	10	713

Tabelle 21.

Phyllitis Scolopendrium (L.) Newm. Maximale Werte des Permeabilitätsfaktors q bei den verschiedenen Lufttemperaturen.

Versuchspflanze Nr.	Lufttemperatur ° C	Mittlerer Parameter der empirischen Transpirations- gleichung	Austausch- koeffizient A	Maximaler Wert des Permeabilitäts- faktors q
1	10	17.04	0.266 ¹	63.95
	20	26.32	0.276	95.36
2	20	21.26	0.276	77.03
	30	25.94	0.294	88.23

¹ Berechnet für eine Lufttemperatur von 11.2° C und einen Barometerstand von 712 mm, entsprechend den arithmetischen Mitteln aus Tab. 18.

gungsdefizit entsprechen würde; somit muss auch bei *Phyllitis Scolopendrium* mit steigender Lufttemperatur eine Veränderung des Permeabilitätsfaktors q eintreten (Tab. 21); doch ist unser Zahlenmaterial zu gering, um diese Zunahme genauer zu analysieren. (Die Werte der Tab. 21 sind mit denjenigen der Tab. 16 nicht ohne weiteres vergleichbar, da sie sich auf den Exponenten 0.60 als dem mittlern Exponenten von *Phyllitis Scolopendrium* beziehen, in Tab. 16 auf den Exponenten 0.71 als den mittlern Exponenten von *Quercus Robur*; die Umrechnung auf einen willkürlichen Vergleichsexponenten findet sich in Tab. 42.)

4. Kapitel.

Versuche mit *Rhododendron hybridum*.

Phyllitis Scolopendrium diene als Beispiel einer immergrünen Pflanze mit zarten Laubblättern (Wedeln). Als Immergrüne mit harten Blättern sei zunächst die Garten-Rhododendron und sodann, im folgenden Kapitel, der Kirschlorbeer besprochen.

Verwendet wurden kräftige Exemplare aus der Gruppe der *catabiense*-Kreuzungen. Die Versuchspflanze Nr. 1 besass beispielsweise 182 Blätter, die Versuchspflanze Nr. 2 deren 215; die Art der Verteilung ihrer Dimensionen ist aus Tab. 22 ersichtlich. Die gesamte Blattfläche bei Nr. 1 betrug (einfach gerechnet) 27.71 dm², der gesamte Blattumfang 28.4 m. Mittlere Länge der Blattstiele 1.59 cm, gesamte Oberfläche derselben bei Nr. 1 2.58 dm²; die Oberfläche der Blattstiele macht also bei *Rhododendron catabiense* rund 5 % der Blattoberfläche aus; sie wurde bei der Berechnung der Transpiration je dm² mit einbezogen, und zwar zum halben Betrag. Höhe der Epidermiszellen der Blattoberseite 22.0 μ , Dicke der Epidermisaussenwand einschliesslich Verdickungsschicht und Kutikula 10.5 μ , Dicke der Epidermisaussenwand allein 8.1 μ (!), Dicke der Kutikula 0.9 μ . Höhe der Epidermiszellen der

Blattunterseite 22.5μ , Dicke der Epidermisaussenwand einschliesslich Verdickungsschicht und Kutikula im Mittel 8.0μ , Dicke der Epidermisaussenwand 2.9μ , der Verdickungsschicht 4.2μ und der Kutikula 0.9μ . Frischgewicht der Blätter (Mittel aus 20 Stück) 6.89 g je dm^2 , Trockengewicht 1.99 g/dm^2 .

Spaltöffnungen nur auf der Blattunterseite, durchschnittlich zu $29\,100 \text{ je cm}^2$. Der Apparat ist in der Aufsicht kreisrund, mit einem Durchmesser von rund 25μ . Höhe des Vorhofes 6.3μ , Höhe der Schliess-

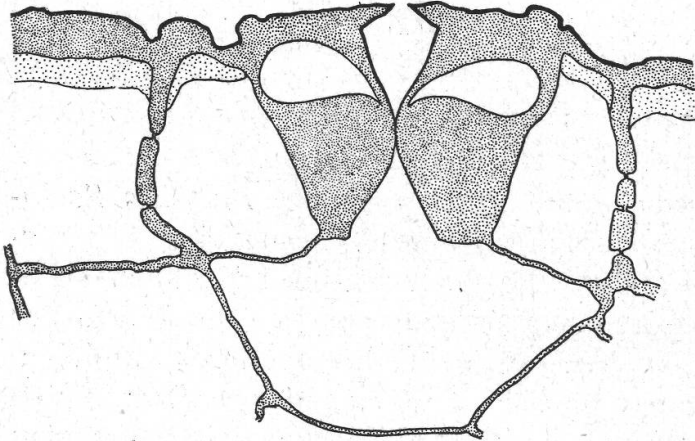


Abbildung 15.

Leicht schematisierter Schnitt durch eine Spaltöffnung von *Rhododendron hybridum* hort. Vergr. 1600.

zellen (Abb. 15) durchschnittlich 15μ , Höhe ihres Lumens 5.0μ , Breite ihres Lumens 8.8μ . Die sichere Feststellung, ob die Spalten bei Dunkelheit wirklich völlig geschlossen sind oder nicht, bereitete Schwierigkeiten. Unter dem Mikroskop schien, dass stets, sowohl bei trockener als bei feuchter Luft, am Anfang und am Schluss der Versuche, eine schmale Spalte von etwa $0.3\text{--}0.4 \mu$ Weite und $7\text{--}9 \mu$ Länge offen sei; bei Infiltrationsversuchen mit Xylol, Alkohol und Petrol drang jedoch keine dieser Flüssigkeiten ins Mesophyll. Der scheinbar nicht vollkommene Spaltenschluss ist also vielleicht eine optische Täuschung; sollte er aber wirklich vorhanden sein, so würde er, weil stets ungefähr gleich, die Vergleichbarkeit der Messungen untereinander nicht wesentlich beeinträchtigen. Die Untertemperatur der Blätter wurde bei einer Lufttemperatur von 19.9°C und einer rel. F. von 75% zu 0.3°C gemessen, bei einer rel. F. von 30% zu 0.6°C .

Die primäre Rinde des Stammes und der Zweige besteht im jugendlichen Zustande aus parenchymatischen Zellen, die eng aneinander schliessen und viel Chlorophyll enthalten. Später entwickeln sich ausserhalb des Phloems dickwandige Bastfasern. Gleichzeitig löst sich das vorher regelmässig gebaute Rindengewebe in ein System von absterbenden, durch zahlreiche Hohlräume voneinander geschiedenen Zellen auf; so zeigt sich die Rinde schliesslich als eine tote Schicht mit vielen Hohlräumen, die von einer Epidermis mit sehr dicker Aussenwand (im

Tabelle 22.

Verteilungstafel der Blätter von *Rhododendron hybridum hort.*,
Versuchspflanze Nr. 2.

cm ²	4—8	8—12	12—16	16—20	20—24	24—28	28—32 cm
35—40						2	1
30—35					1	7	
25—30					9	4	
20—25				7	19		
15—20				40			
10—15			39	23			
5—10		18	27	2			
0—5	6	10					

Mittel 11.3 μ) und ebenfalls stark verdickten radialen Querwänden umgeben ist. Eine Kutikula ist nicht deutlich ausgebildet.

Stamm und Zweige besaßen bei der Versuchspflanze Nr. 1 eine Oberfläche von 8.37 dm². Ihre Eigentranspiration betrug beispielsweise bei einer Lufttemperatur von 19.9° C und einer rel. F. von 57 % 401 mg/h, d. s. rund 47.7 mg je dm². Die Rindentranspiration dieses Exemplares von *Rhododendron hybridum* ist also um die Hälfte grösser als die in Abb. 3a dargestellte Rindentranspiration von *Quercus Robur* Nr. 2 und mehr als dreimal so hoch wie die von *Quercus Robur* Nr. 3. Sie ist aber auch sehr gross, verglichen mit der eigenen Blatttranspiration, beläuft sie sich doch auf rund die Hälfte der gesamten kutikularen Transpiration der 182 Blätter !

Tab. 23 lässt die Transpirationsversuche bei einer Lufttemperatur von rund 20° und bei hohen Luftfeuchtigkeiten beginnen und geht sodann schrittweise zu grösserer Lufttrockenheit über. Die ersten 23 Messpunkte, bis zum erstenmal das S. D. von 10.1 mm erreicht wird, verlaufen überraschend schön (Abb. 16); ihre mittlere Gleichung lautet

$$V_{20 \text{ v}} = 3.60 \cdot s^{0.50} \quad (34.)$$

Bei einer rel. F. von 43—44 % beginnen plötzlich Störungen aufzutreten; die Kurve bricht ab, rutscht um etwa einen Drittel hinunter und bleibt zunächst bei 7 Messpunkten mit einer durchschnittlichen Transpiration von etwa 8 mg/h stehen.

Bei einer rel. F. von rund 32 % sackt die Kurve ein zweites Mal durch und sinkt abrupt auf rund 6 mg. Die 24 nunmehr folgenden Punkte ergeben keine Verschiebung mehr, die Pflanze verhielt sich konstant. Wir hielten sie absichtlich über zwei Wochen lang bei diesen

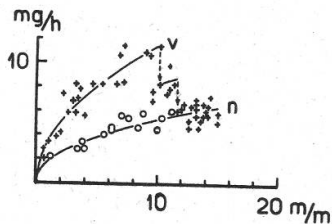


Abbildung 16.

Rhododendron hybridum hort. Kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1 bei einer Lufttemperatur von 20°.

Kreuze : Ansteigende Versuchsreihe (Tab. 23).

Kreise : Absteigende Versuchsreihe (Tab. 24).

extremen Trockenheiten, um eine neue Verschiebung zu erzwingen. Abb. 16 zeigt, dass durch dieses Abquälen der Pflanze wohl ihr Schwankungsbereich erheblich vergrößert, im grundsätzlichen Verhalten dagegen nichts verändert werden kann.

Um zu prüfen, ob die Pflanze am Schluss der Tab. 23 wirklich stabilisiert sei, gingen wir in Tab. 24 den gleichen Weg zurück bis zur rel. F. von 92 % (Abb. 16, Kreise) : die Pflanze transpiriert vollkommen regelmässig. Aus den 24 Messpunkten des dritten Absatzes der Tab. 23 und aus den 14 Messpunkten der Tab. 24 ergibt sich die Gleichung

$$V_{20\ n} = 1.85 \cdot s^{0.45} \quad (35).$$

Zweifelsohne veranschaulicht die Abb. 16 für *Rhododendron hybridum* einen ähnlichen Abhärtungsvorgang wie Abb. 4 für *Quercus Robur*; auch der Schwellenwert, das S. D. von rund 11 mm, ist bei beiden ungefähr der gleiche; dies dürfte wohl ein Zufall sein. Der einzige wesentliche Unterschied liegt darin, dass bei *Quercus Robur* die Zustandsänderung in *einem* Ruck durchlaufen wird, während sie bei *Rhododendron hybridum* in zwei Stufen erfolgt. Diesem stufenweisen Absacken werden wir in dieser Arbeit auch bei andern Pflanzen mit mehrjährigen Blattorganen begegnen, so bei *Pinus silvestris*. Unsere Erfahrung reicht nicht aus, um zu beurteilen, ob diese Erscheinung gesetzmässig sei; man könnte sich ja vorstellen, dass bei der rel. F. von 44 % die (zarteren) diesjährigen Blätter die übliche Zustandsänderung durchmachen und dass bei der rel. F. von 32 % die (härteren) vorjährigen Blätter eine zusätzliche Abhärtung erfahren; die Abstufung der Abhärtungsbahn wäre, unter dieser Voraussetzung, ein Ausdruck für eine *fraktionierte* Abhärtung.

Um das Ausmass der schlussendlich durch die Abhärtung bedingten Herabsetzung der kutikularen Transpiration zu berechnen, führen

Tabelle 23.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 20° und bei abnehmender Luftfeuchtigkeit (erste ansteigende Reihe).

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blattoberfläche			
0.5	195	2.7	20.0	96	718
0.6	150	1.9	19.9	96	716
0.9	241	3.4	20.2	93	716
1.6	302	3.7	20.4	90	716
2.0	352	4.1	20.4	88	716
2.1	537	7.3	19.9	87	717
2.5	482	5.8	19.9	84	718
3.0	567	6.8	19.9	81	718
3.2	514	5.7	20.0	80	716
3.2	659	8.2	20.4	80	717
3.2	586	6.9	20.3	80	717
3.5	645	7.7	20.2	78	717
4.0	559	5.6	19.9	75	716
4.6	712	8.1	19.9	72	716
5.4	774	8.2	19.7	67	716
5.4	776	8.2	20.4	68	718
6.6	842	8.1	20.0	60	717
6.7	985	10.5	20.5	60	717
7.1	1054	11.3	20.4	58	717
7.2	887	8.4	19.7	56	717
8.9	1115	10.8	20.1	47	717
9.3	1119	10.6	20.7	47	717
10.1	1220	11.4	21.0	43	717
9.5	914	6.8	20.1	44	717
9.6	968	7.5	20.2	43	713
10.1	1007	8.1	20.0	40	717
10.8	1024	7.3	20.1	36	717
10.9	1032	7.8	20.3	36	712
11.0	1170	9.7	20.2	35	717
11.4	1101	8.1	20.0	32	717
11.5	974	5.9	20.1	32	713
11.7	1001	6.2	19.9	30	713
12.2	1054	6.5	20.2	28	712
12.5	948	4.5	20.1	26	714
12.6	995	5.2	20.0	25	713
13.0	1075	6.3	19.8	22	713
13.1	1086	6.5	20.1	23	713
13.2	1124	6.9	19.8	21	713
13.2	1098	6.5	20.1	22	713
13.2	1048	5.6	20.1	22	714
13.2	1044	5.5	19.8	21	712
13.1	1082	6.2	20.0	22	712

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
13.5	1043	5.2	20.0	20	714
13.4	1012	4.6	20.4	22	713
13.8	1079	5.5	20.1	19	712
13.8	1139	6.5	20.0	18	714
14.0	1143	6.4	20.1	17	713
13.9	1143	6.4	20.6	20	712
13.9	1106	5.7	20.2	18	712
14.2	1149	6.3	20.1	16	714
14.2	1102	5.5	20.1	16	712
14.4	1204	7.1	20.1	15	713
14.9	1160	5.8	20.1	12	712
15.0	1120	4.9	20.2	12	712

wir die Gleichungen 34 und 35 auf den Exponenten 0.52 über; dieser ist das gewogene Mittel aus den 116 Messpunkten der Gleichungen 34—39.

$$V_{20 \text{ v}} = 3.47 \cdot s^{0.52} \quad (34 \text{ a, und}$$

$$V_{20 \text{ n}} = 1.63 \cdot s^{0.52} \quad (35 \text{ a.})$$

Der Quotient aus den Parametern beträgt rund 0.47; die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1 wird somit durch die Abhärtung auf rund 47 % ihres ursprünglichen Betrages herabgesetzt, also in einer ähnlichen Grössenordnung wie bei *Quercus Robur* (S. 426).

Tabelle 24.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 20° und bei zunehmender Luftfeuchtigkeit (erste absteigende Reihe).

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
11.1	966	6.0	19.9	33	718
10.3	888	5.3	19.8	37	718
9.9	807	4.4	19.8	40	718
8.8	818	5.7	19.9	47	717
8.3	724	4.5	20.0	50	718
7.5	732	5.3	20.2	55	716
7.0	714	5.5	20.2	58	716
6.1	603	4.3	20.2	63	716
6.2	599	4.4	20.0	63	716
5.6	546	3.9	20.0	66	716
3.7	415	3.4	19.8	77	716
3.5	363	2.7	20.0	78	716
4.0	381	2.7	19.8	75	717
1.1	205	2.2	20.3	92	716

Ähnlich wie bei *Quercus Robur* führten wir die Versuchspflanze Nr. 1 nach ihrer Abhärtung zu Lufttemperaturen von 30° C über (Tab. 25; Abb. 17). Die mittlere Unterkühlung der Blätter betrug bei 29.5° C und 87 % rel. F. 0.2° C, bei 29.7° C und 58 % rel. F. 0.4° C. Die Versuche wurden, wie üblich, bei hohen Luftfeuchtigkeiten begonnen und langsam zu grösserer Lufttrockenheit übergeführt. Leider musste die Reihe auf halbem Wege abgebrochen werden: unsere Gartenrhododendren (auch andere Exemplare, die wir zu verwenden suchten) halten die andauernde Belastung bei einer Lufttemperatur von 30° C nicht aus und beginnen Blatt für Blatt abzuwerfen. Der letzte intakte Wert, den wir gewannen, war bei einer rel. F. von 45 %. Aus den 21 Messpunkten der Tab. 25 ergibt sich nach der Methode der kleinsten Quadrate die mittlere Gleichung

$$V_{30} = 1.84 \cdot s^{0.56} \quad (36,$$

oder, auf den gemeinsamen Exponenten 0.52 übergeführt:

$$V_{30'} = 2.0 \cdot s^{0.52} \quad (36 a.$$

Die kutikulare Transpiration unserer Versuchspflanze war somit bei der Lufttemperatur von 30° C rund 23 % höher als, nach der Abhärtung, bei der Lufttemperatur von 20° C.

Wir dürfen aus diesem Befund keine zu weitgehenden Schlüsse ziehen, weil er sich nur auf *ein* Exemplar stützt und weil dieses eine Exemplar überdies auf halbem Wege notleidend wurde; wir wissen also nicht, ob und bis zu welchem Punkte seine Transpiration und sein übriges Verhalten normal waren. Wenn wir nach der Gleichung auf S. 462 den Permeabilitätsfaktor q berechnen und für A die gleichen Werte wie in Tab. 15 einsetzen, so würde q bei einer Lufttemperatur von 20° C (Gleichung 35a) den Wert von 5.91 erhalten, bei einer Lufttemperatur von 30° C (Gleichung 36a) 6.80, also rund 15 % mehr. Die Steigerung der Lufttemperatur von 20 auf 30° C scheint also auch bei *Rhododendron hybridum*, wie bei *Quercus Robur*, eine Zunahme der Permeabilität der Aussenmembranen zu bewirken, jedoch (soweit auf Grund dieses einen Beispiels ein Urteil möglich ist) in geringerem Masse als bei der Stieleiche. Man darf sich vielleicht vorstellen, dass diese geringere Quellbarkeit mit dem Hartlaubcharakter der Rhododendren zusammenhängt (siehe dagegen das 7. Kap., *Pinus silvestris*).

Um einen Einblick in die methodischen Schwierigkeiten zu geben, mit welchen derartige Transpirationsversuche zu kämpfen haben (und welche ihren Niederschlag in den mannigfachen, nicht abgeschlossenen Versuchsreihen finden), sei ausnahmsweise eine verunglückte Versuchsgruppe kurz besprochen. Da es nicht möglich war, die Versuche mit *Rhododendron hybridum* auf Lufttemperaturen von 30° C auszudehnen, gingen wir mit einem Exemplar, das wir als Nr. 2 bezeichnen wollen,

von 20° C zu 10° C über; es besass eine gesamte Blattoberfläche (einfach gerechnet) von 32.33 dm², einen Blattumfang von 35.82 m, eine gesamte Oberfläche der Blattstiele von 3.05 dm² und eine Rindenoberfläche von 8.34 dm². Die Unterkühlung der Blätter wurde bei einer Lufttemperatur von 20° C gleich hoch angenommen wie bei der Versuchspflanze Nr. 1.

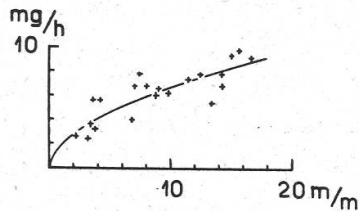


Abbildung 17.

Rhododendron hybridum hort. Kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1 (nach ihrer Abhärtung) bei einer Lufttemperatur von 30° C.

Der bei 20° C aufsteigende Versuchsaast (Tab. 26) verlief in der üblichen Weise; die ersten 6 Messpunkte, bis S. D. 10.3 mm, liefern die Gleichung (Abb. 18, Kurve v)

$$V_{20v} = 4.84 \cdot s^{0.47} \quad (37, \text{ bzw. } (37 \text{ a.}$$

$$V_{20v'} = 4.39 \cdot s^{0.52} \quad (37 \text{ a.}$$

Tabelle 25.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 30°.

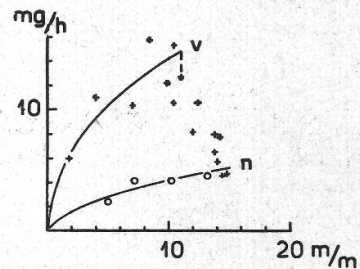
Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blattoberfläche			
2.1	280	2.6	29.7	92	716
3.1	323	2.4	29.4	89	716
3.4	410	3.5	29.5	88	716
3.5	528	5.6	30.2	88	716
3.7	396	3.2	29.5	87	716
4.2	560	5.5	30.4	86	716
6.7	619	4.0	30.8	78	716
6.9	781	6.7	29.7	76	716
7.4	865	7.7	30.0	75	716
7.9	828	6.7	29.6	73	716
8.8	834	5.9	29.5	70	716
9.0	880	6.5	28.8	68	716
9.8	901	6.2	29.2	66	716
11.4	1055	7.3	29.2	61	716
12.4	1138	7.7	29.7	58	716
13.3	1056	5.4	30.8	58	716
14.1	1234	7.8	30.2	54	716
14.2	1180	6.7	29.9	53	717
14.9	1370	9.3	29.8	50	717
15.5	1419	9.7	30.4	50	717
16.5	1444	9.2	29.7	45	717

Dieser Wert stimmt in der Grössenordnung recht gut mit dem entsprechenden Wert der Versuchspflanze Nr. 1 (Gleichung 34a) überein.

Bei einer rel. F. von rund 40 % setzte die Abhärtung ein; der Abfall der Kurve gestaltete sich, im Gegensatz zur Pflanze Nr. 1, sehr ausgeglichen, ohne deutliche Absätze. Bei einer rel. F. von 14 % nahmen wir an, die Abhärtung sei beendet und gingen zur Luftfeuchtigkeit von

Abbildung 18.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 2).
Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur
von 20° C (Tabelle 26).



70 % zurück. Die Messpunkte (Abb. 18, Kreise) liegen untadelig und alles schien in Ordnung. Die zwei Punkte bei rel. F. 14 % und die vier Kreise liefern die mittlere Gleichung (Abb. 18, Kurve n)

$$V_{20\ n} = 1.08 \cdot s^{0.59} \quad (38, \text{ bzw. } (38\ a.$$

$$V_{20\ n'} = 1.24 \cdot s^{0.52} \quad (38\ a.$$

Tabelle 26.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 2). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von rund 20° und bei *ab-* und hernach bei *ansteigender* Luftfeuchtigkeit.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
1.8	477	6.0	19.9	89	717
4.0	898	11.0	19.9	75	717
6.9	950	10.3	20.6	60	717
8.4	1383	15.8	20.3	50	717
9.7	1173	12.1	20.7	45	717
10.3	1425	15.4	20.5	40	717
10.4	1107	10.5	20.5	39	716
11.9	1009	8.2	20.3	30	716
12.4	1175	10.5	20.5	28	716
13.7	964	6.6	20.3	20	716
13.9	918	5.8	20.8	22	716
13.9	1055	7.9	20.5	20	716
14.1	1060	7.8	20.5	18	716
14.6	860	4.5	20.2	14	716
14.7	947	5.8	20.3	14	716
13.1	814	4.6	20.2	23	716
10.1	674	4.2	20.2	40	716
7.1	556	4.1	20.4	58	716
4.9	356	2.4	19.8	70	716

Die kutikulare Transpiration der Abhärtungskurve n beträgt somit nur noch 26 % der ursprünglichen Kurve v; die Abhärtung hat also bei der Versuchspflanze Nr. 2 erheblich weiter ausgegriffen als bei der Versuchspflanze Nr. 1. Um so mehr gingen wir, ohne Bedenken, zur Lufttemperatur von 10° C über. Die Unterkühlung der Blätter konnte nur bei *einem* Punkte einigermaßen zuverlässig gemessen werden; sie betrug bei einer Lufttemperatur von 10.6° C und einer rel. F. von 39 % 0.2° C.

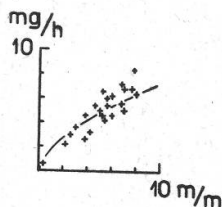


Abbildung 19.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 2). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 10° C (Tab. 27).

Für sich selbst betrachtet, verläuft die Messreihe bei der Lufttemperatur von 10° C völlig normal (Tab. 27; Abb. 19), und zwar bis hinauf zu einer rel. F. von 12 %. Die Enttäuschung kam erst bei der Ausrechnung der mittlern Gleichung aus den 23 Messpunkten; sie lautet

$$V_{10} = 1.74 \cdot s^{0.62} \quad (39)$$

oder, auf den gemeinsamen Exponenten 0.52 gebracht,

$$V_{10} = 2.04 \cdot s^{0.52} \quad (39a.)$$

Die kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 10° C ist also bei der Versuchspflanze Nr. 2 nicht, wie sie sein sollte, niedriger als bei 20° C, sondern um rund 65 % höher als diese. Die Abhärtung der Versuchspflanze Nr. 2 war offenbar am Schlusse der Tab. 26, ob schon alle Anzeichen dafür sprachen, noch nicht abgeschlossen, oder es ist vielleicht bei *Rhododendron hybridum*, wie bei *Pinus silvestris* (Abb. 25), gelegentlich überhaupt keine endgültige Stabilisierung der Entquellungs- und Quellungsvorgänge möglich. Dies hatte zur Folge, dass die Aussenmembranen beim Übergang von 20 zu 10° C (und zu den hohen Luftfeuchtigkeiten bei 10° C) erneut quollen und deshalb die abwegige Transpirationskurve der Abb. 19 lieferten. Diese Verhältnisse erinnern einigermaßen an die Hakenkurven, die P i s e k und C a r t e l l i e r i (1934) bei alpinen Rhododendren beobachtet haben.

Wir möchten mit diesem Beispiel die Besprechung von *Rhododendron hybridum* abschliessen; sie eignet sich, weil sie leicht die Blätter abwirft, als Versuchspflanze nicht gut. Das Folgende sei festgehalten :

1. Die Transpiration der Rinde ist, je Flächeneinheit, mindestens doppelt so gross wie bei jugendlichen Exemplaren von *Quercus Robur*, und sie erreicht zuweilen fast die Hälfte der gesamten kutikularen Transpiration.

Tabelle 27.

Rhododendron hybridum hort. (Versuchspflanze Nr. 2). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 10°.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
0.4	69	0.6	10.1	95	713
2.2	226	2.1	9.9	76	713
2.6	300	2.9	10.0	71	713
3.0	354	3.5	10.3	67	713
3.7	440	4.5	10.5	61	713
3.8	316	2.5	10.3	59	713
4.2	378	3.2	10.5	56	713
4.6	528	5.3	10.4	51	713
4.9	520	4.9	10.8	48	713
5.1	498	4.5	10.2	44	713
5.2	645	6.6	11.1	46	713
5.3	479	4.1	10.5	43	713
5.5	567	5.3	10.6	42	713
5.6	619	6.0	10.5	40	713
5.7	634	6.2	10.6	40	713
6.0	532	4.5	10.4	35	713
6.7	731	7.2	10.8	30	713
6.7	625	5.5	10.9	30	713
6.9	589	4.9	10.3	26	713
7.0	719	6.7	10.5	25	713
7.6	735	6.7	10.5	19	713
7.8	852	8.4	11.3	21	713
8.9	756	6.4	11.6	12	713

- Die Permeabilität der Aussenmembranen wird, bei steigender Temperatur, verändert, doch weniger stark als bei *Quercus Robur*.
- Selbsttätige Regulierungen wurden sowohl in der Gestalt von irreversibeln Entquellungen (Abhärtung) beobachtet (diese scheint grössere Ausmasse als bei *Quercus Robur* zu erreichen) als auch in Gestalt von reversibeln Quellungsvorgängen (Rückläufigkeit der Versuchspflanze Nr. 2 beim Übergang von 20 zu 10° C).

5. Kapitel.

Versuche mit *Prunus Laurocerasus* L.

Die Versuche mit dem Kirschlorbeer verfolgten eine ähnliche Frage wie die im vorangehenden Kapitel besprochenen Messungen mit *Rhododendron hybridum*, und sie litten, wie diese, unter der Schwierigkeit, dass die Versuchspflanzen, trotz ihres Hartlaubcharakters, merkwürdig wenig zähe sind; bei *Rhododendron* begannen sie, bei der geringsten Überbelastung, Blätter abzuwerfen; beim Kirschlorbeer blieben zwar die Blätter am Strauch, zeigten jedoch bald braune Verfärbungen.

Das mittlere Frischgewicht der Blätter je dm^2 betrug 3.14 g, das mittlere Trockengewicht 1.15 g, die mittlere Dicke 0.246 mm. Höhe der Epidermiszellen der Blattoberseite $32\ \mu$, Dicke der Epidermisaussenwand einschliesslich Verdickungsschicht und Kutikula $12.3\ \mu$, der Epidermisaussenwand allein $6.0\ \mu$, der Kutikula $0.7\ \mu$. Höhe der Epidermiszellen der Blattunterseite $27\ \mu$, Dicke der Epidermisaussenwand einschliesslich Verdickungsschicht und Kutikula $7.4\ \mu$, der Epidermisaussenwand allein $3.2\ \mu$, der Kutikula $0.7\ \mu$.

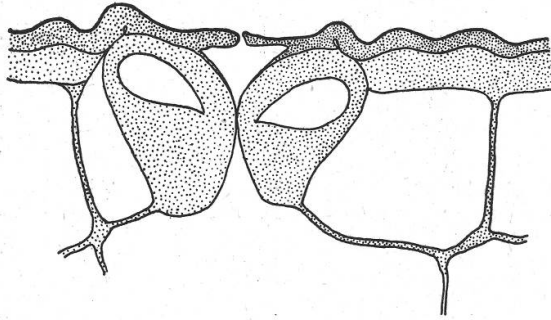


Abbildung 20.

Prunus Laurocerasus L. Leicht schematisierter Schnitt durch eine Spaltöffnung.
Vergr. 765.

Spaltöffnungen nur auf der Blattunterseite (Abb. 20), im Mittel 24 050 je cm^2 , während der Versuche (mit wenigen Ausnahmen) stets geschlossen. Höhe der Schliesszellen $24\ \mu$, Höhe des Lumens der Schliesszellen $4.6\ \mu$, Breite desselben $11.1\ \mu$, Höhe des vordern Vorhofes $9.3\ \mu$, Höhe des hintern Vorhofes $11.1\ \mu$.

Mittlere Länge der Blattstiele 7.85 mm, mittlere Oberfläche eines Blattstieles $0.525\ \text{cm}^2$. Die Gesamtoberfläche der Blattstiele wurde bei der Berechnung der Transpiration je dm^2 Blattoberfläche zum halben Wert eingesetzt.

Im jugendlichen Alter besteht die Rinde aus einem chlorophyllreichen Kollenchym; die Zellen schliessen eng aneinander; nach aussen ist die Rinde durch eine Epidermis mit dicker Aussenwand ($12.5\ \mu$) begrenzt. Später bildet sich unter der Epidermis eine 2—6zellige braune Peridermschicht, worauf die Epidermis abgesprengt wird. Die Rindentranspiration des Kirschlorbeers ist gering; sie wurde beispielsweise bei einer Lufttemperatur von 20.3°C und einer rel. F. von 43 % auf $34.5\ \text{mg je dm}^2/\text{h}$ bestimmt.

Die Versuchspflanze Nr. 1 besass 97 Blätter (Tab. 28) mit einer Fläche (einfach gerechnet von $22.71\ \text{dm}^2$, einem Umfang von 18.33 m, und einer Gesamtoberfläche der Blattstiele von $0.51\ \text{dm}^2$. Rindenoberfläche von Stamm und Zweigen $4.17\ \text{dm}^2$; Unterkühlung der Blätter bei einer Lufttemperatur von 20.5°C und einer rel. F. von 75 % 0.3°C , bei 20.2°C und 32 % 0.45°C .

Bis zu einem S. D. von 5.0 mm (ohne den Wert bei S. D. 3.9 und ohne den zweiten Punkt bei 4.6 mm) verlief, bei einer Lufttemperatur

Tabelle 28.

Verteilungstafel der Blätter von *Prunus Laurocerasus* L. Versuchspflanze Nr. 1.
cm²

40—45					1
35—40					2
30—35				6	5
25—30			1	18	
20—25			15	9	
15 - 20		5	22		
10—15		9	3		
5—10	1				
	8 12	12—16	16—20	20—24	24—28 cm

von 20° C, die erste Versuchsreihe in der üblichen Weise (Tab. 29; Abb. 21); die Gleichung der neun Messpunkte (Abb. 21, Kurve « 20 v » lautet

$$V_{20v} = 3.83 \cdot s^{0.83} \quad (40.)$$

Nachdem schon bei einer Luftfeuchtigkeit von 76 % (S. D. 3.9 mm) ein Punkt aus der Reihe gesprungen war, setzt bei Luftfechtigkeiten unterhalb 70 % endgültig die Abhärtung ein; sie verläuft, wie beim 2. Exemplar von *Rhododendron hybridum*, ziemlich ausgeglichen und ist bei rund 55 % abgeschlossen; denn von hier weg steigen die Messpunkte wieder an (wenngleich mit einer sehr starken Streuung), und zwar bis zu einer rel. F. von 10 %. Die mittlere Gleichung der 37 (nach der Abhärtung) in Betracht fallenden Messpunkte (Abb. 21, Kurve « 20 n ») lautet

$$V_{20n} = 2.27 \cdot s^{0.57} \quad (41.)$$

Wir rechnen die Gleichungen 40 und 41 auf den Exponenten 0.56 als dem gewogenen Mittel der 61 bei *Prunus Laurocerasus* berücksichtigten Messpunkte um und erhalten

$$V_{20v'} = 6.48 \cdot s^{0.56} \quad (40 \text{ a, und}$$

$$V_{20n'} = 2.31 \cdot s^{0.56} \quad (41 \text{ a.}$$

Durch die Abhärtung ist somit die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1 irreversibel auf rund 36% herabgesetzt worden, also etwas stärker (wenngleich sonst in derselben Grössenordnung) als bei *Rhododendron hybridum* Nr. 1 und bei *Quercus Robur* Nr. 2.

Nach Abschluss der Tab. 29 führten wir die Versuchspflanze Nr. 1 in eine Lufttemperatur von 10° C über. Die Unterkühlung betrug bei 10.0° C und einer rel. F. von 86% 0.10° C, bei 10.3° C und 42% 0.18° C.

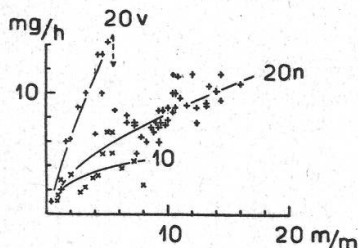


Abbildung 21.

Prunus Laurocerasus L. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei 20 und bei 10° C.
Stehende Kreuze : Lufttemperatur von 20° C (Tab. 29).
Liegende Kreuze : Lufttemperatur von 10° C (Tab. 30).

Leider wissen wir nicht, ob die Werte der Tab. 30 als normal angesprochen werden dürfen; denn die Versuchspflanze zeigte zwei Tage nach Abschluss der Versuche einige braune Verfärbungen; und da fällt auf, dass ihre Transpirationswerte bei einem S. D. von rund 5 mm ausserordentlich hoch hinaufgehen, und dass anderseits der letzte Messpunkt (Abb. 21) sehr tief liegt, deutlich unterhalb der mittlern Kurve von 10° C; sind diese Messpunkte gestört oder gehören sie zum normalen Schwankungsbereich? Man könnte sich vorstellen, dass das pathologische Verhalten der Versuchspflanze schon bei einer Luftfeuchtigkeit von 70% begann und dort, wie häufig, zunächst zu einer Überhöhung und später zu einer Übertiefung der kutikularen Transpiration führte. Die Versuchsreihe der Tab. 30 kann deshalb nicht als abschliessend angesprochen werden; sofern wir alle ihre 15 Punkte als brauchbar betrachten, gehorchen sie näherungsweise der mittlern Gleichung

$$V_{10} = 2.05 \cdot s^{0.38} \quad (42, \text{ oder}$$

$$V_{10'} = 1.60 \cdot s^{0.56} \quad (42 a.)$$

Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1 würde, unter diesen Voraussetzungen, bei einer Lufttemperatur von 10° C rund 69% ihres Ausmasses bei einer Lufttemperatur von 20° betragen, was recht gut mit den Beobachtungen bei *Phyllitis Scolopendrium* (Tab. 18) übereinstimmt.

Angeichts der geringen versuchstechnischen Eignung von *Prunus Laurocerasus* wurden die Messungen nach Abschluss der Tab. 30 eingestellt.

Tabelle 29.

Prunus Laurocerasus L. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 20 °.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
0.3	54	0.9	20.5	97	716
1.1	110	1.9	20.6	93	716
1.6	303	6.0	19.3	89	716
1.9	320	6.2	20.4	87	716
2.5	443	8.7	20.4	84	716
3.2	512	10.0	20.4	80	716
3.9	358	6.5	20.2	76	715
4.2	669	13.2	20.5	75	716
4.6	671	13.2	20.0	72	716
4.6	529	10.0	19.5	71	716
5.0	725	14.2	20.1	70	715
5.5	472	8.5	20.4	67	715
6.5	467	8.1	20.6	62	715
6.6	449	7.6	20.0	60	715
7.1	449	7.5	19.6	56	715
7.1	448	7.4	19.7	56	715
7.4	333	4.9	19.9	55	715
7.7	401	6.3	20.2	54	715
8.2	394	6.0	20.2	51	715
8.7	449	7.0	20.4	49	715
8.6	454	7.1	20.3	49	715
8.9	475	7.5	20.2	47	715
9.3	480	7.6	19.8	44	715
9.2	409	6.0	20.3	46	715
9.2	467	7.3	20.4	46	715
9.4	470	7.3	20.4	45	715
9.6	527	8.5	20.2	43	715
9.7	529	8.5	19.7	41	715
9.8	530	8.5	20.2	42	715
9.9	495	7.7	20.4	42	715
9.9	544	8.8	20.3	42	715
10.3	604	10.0	19.8	38	715
10.3	538	8.5	20.5	40	715
10.3	675	11.5	20.2	39	715
10.5	604	9.9	20.7	40	715
10.6	550	8.7	20.4	38	715
10.6	676	11.4	20.2	37	715
11.0	597	9.6	20.5	36	715
11.5	577	9.0	20.2	32	716
11.9	695	11.5	20.2	30	716
12.3	582	8.8	20.6	29	716
12.3	521	7.5	20.3	28	716
13.2	595	8.9	20.3	23	716

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
13.2	608	9.1	20.5	24	716
13.3	673	10.5	20.2	22	716
13.9	666	10.2	20.8	21	716
14.4	737	11.6	20.2	15	716
14.4	631	9.3	20.5	17	716
16.0	719	10.7	20.8	10	716

Tabelle 30.

Prunus Laurocerasus L. (Versuchspflanze Nr. 1). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 10°.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Blatt- oberfläche			
0.8	75	1.2	10.0	90	716
1.0	96	1.6	10.0	88	716
1.2	129	2.3	10.0	86	716
2.0	182	3.2	11.1	79	716
2.7	129	1.8	10.4	70	716
3.2	144	2.1	10.4	65	716
3.7	195	3.0	10.3	60	716
4.2	208	3.2	10.4	55	716
4.6	295	4.9	10.3	50	716
5.0	377	6.7	10.2	45	716
5.3	385	6.7	10.5	43	716
5.4	307	5.0	10.3	42	713
6.1	260	3.7	10.5	35	713
7.1	297	4.3	10.1	21	713
8.0	219	2.3	10.0	12	713

6. Kapitel.

Versuche mit *Abies sibirica* Led.

Mit *Abies sibirica* gehen wir von den Hartlaubgewächsen zu den Nadelhölzern über. Die untersuchten Exemplare waren etwa achtjährig; sie wurden uns von der Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Zürich zur Verfügung gestellt.

Stamm und Zweige waren nach aussen von einer Epidermis mit inhaltsleeren Zellen umschlossen; die Epidermisaussenwand samt Kutikula mass 7.5 μ , die Kutikula allein 2 μ . Ihre Wasserabgabe war verhältnismässig gering; sie betrug beispielsweise bei der Versuchspflanze Nr. 1 (Rindenoberfläche 2.25 dm²) bei einer Lufttemperatur von 20.5° C und einer rel. F. von 50% 143 mg/h.

Die Nadeln waren im Mittel 16.8 mm lang, 1.3 mm breit und 0.9 mm dick. Die mittlere Oberfläche einer Nadel betrug 58.8 mm², das mittlere Frischgewicht 5.402 mg und das mittlere Trockengewicht 2.945 mg. Höhe der Epidermiszellen 16—19 μ , Dicke der Epidermisaussenwand samt Kutikula im Mittel 5.0 μ , Dicke der Kutikula allein 3.8 μ . Spaltöffnungen in Längsreihen, nur auf der Unterseite, etwas eingesenkt (Abb. 22), während der Versuche (mit wenigen Ausnahmen) vollkommen geschlossen. Die Versuchspflanze Nr. 1 besass 3120 Nadeln mit einer gesamten Oberfläche von 18.35 dm².

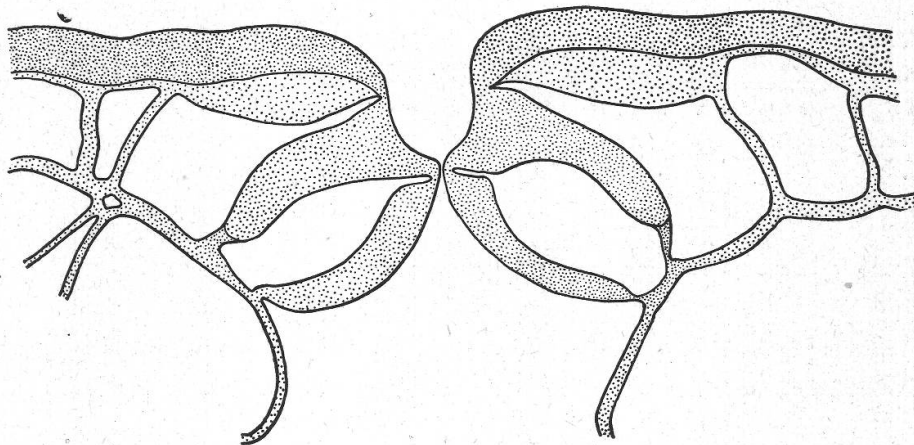


Abbildung 22.

Abies sibirica Led. Schnitt durch eine Spaltöffnung. Vergr. 1140.

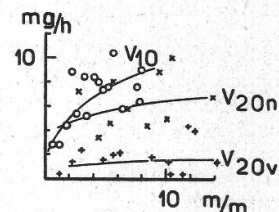
Abbildung 22 a.

Abies sibirica Led. Kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1.

Stehende Kreuze: Erste Versuchsreihe bei einer Lufttemperatur von 20° C (Tab. 31).

Kreise: Lufttemperatur von 10° C (Tab. 32).

Liegende Kreuze: Zweite Reihe bei einer Lufttemperatur von 20° C (Tab. 33).



Die erste Versuchsreihe (Tab. 31) begann bei einer Lufttemperatur von 20° C und bei hohen Luftfeuchtigkeiten und ging allmählich zu einer rel. F. von 10% hinunter. Die Messpunkte (stehende Kreuze der Abb. 22a; Kurve V_{20v}) weisen eine ungewöhnlich starke Streuung auf, liegen aber durchwegs sehr niedrig. Ihre mittlere Gleichung lautet

$$V_{20v} = 0.90 \cdot s^{0.22} \quad (43.)$$

Es mag sein, dass diese niedere kutikulare Transpiration mit der geographischen Verbreitung von *Abies sibirica* (geringe Transpiration bei gefrorenem Boden) in Zusammenhang steht.

Die zweite Versuchsreihe (Tab. 32) wurde bei einer Lufttemperatur von rund 10° C durchgeführt. Die Messpunkte (Kreise der Abb. 22a;

Tabelle 31.

Die kutikulare Transpiration von *Abies sibirica* Led. (Versuchspflanze Nr. 1) bei einer Lufttemperatur von rund 20°.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Nadeloberfläche			
1.1	19	0.4	20.0	92	713
2.1	46	1.4	20.1	85	713
2.9	73	2.3	20.0	80	713
4.7	67	1.5	19.9	69	713
5.5	87	2.0	20.0	63	713
6.2	94	2.1	20.0	58	713
8.7	102	1.7	20.0	42	713
10.2	107	1.3	20.4	34	710
10.4	92	0.4	20.1	32	710
11.3	78	0.3	20.3	27	710
11.8	176	4.4	20.5	25	711
12.4	172	3.9	20.1	19	711
14.2	141	1.4	20.6	10	711

Kurve V_{10} liegen nicht schlecht, nur, wider Erwarten, viel höher als bei der Lufttemperatur von 20° C; ihre mittlere Gleichung lautet

$$V_{10} = 3.90 \cdot s^{0.39} \quad (44.)$$

Ähnlich wie bei *Rhododendron hybridum* (Tab. 27) hat sich somit in den Nadelaussenschichten der Versuchspflanze eine Zustandsänderung abgespielt, deren Ursache und Verlauf wir noch nicht zu durchschauen vermögen.

Was geschieht, wenn wir mit der Versuchspflanze Nr. 1 von der Lufttemperatur von 10° C wieder zu der Lufttemperatur von 20° C zurückkehren? Die Antwort ergibt sich aus Tab. 33: die Messpunkte (liegende Kreuze der Abb. 22a; Kurve V_{20n}) liegen regellos über das ganze Feld zerstreut; die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 1 schwankt somit innerhalb verhältnismässig weiter Grenzen. Die mittlere Gleichung der Messpunkte der dritten Versuchsreihe lautet

$$V_{20n} = 4.25 \cdot s^{0.18} \quad (45.)$$

Ähnliche Schwankungen der kutikularen Transpiration wurden auch bei andern Exemplaren von *Abies sibirica* beobachtet: sie ist, als Ganzes betrachtet, sehr gering, verläuft jedoch innerhalb ihrer Grenzen zuweilen sehr sprunghaft; so kann sie gelegentlich eine verhältnismässig « gute » Versuchsreihe (ähnlich Tab. 31) liefern und sodann, ohne ersichtliche äussere Gründe, wieder in einem breiten Band streuen. Eine rechnerische Voraussage der kutikularen Transpiration von einer Temperatur zur andern, ähnlich wie bei *Quercus Robur* und bei *Phyllitis Scolopendrium*, ist daher bei *Abies sibirica* nur im Rahmen des breiten Streuungsbandes, wie Abb. 22a es darstellt, möglich.

Tabelle 32.

Die kutikulare Transpiration von *Abies sibirica* Led. (Versuchspflanze Nr. 1) bei einer Lufttemperatur von 10°.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Nadeloberfläche			
0.6	59	2.7	10.0	92	710
1.2	65	2.7	10.2	85	710
1.8	104	4.4	10.7	80	710
2.1	185	8.7	10.2	75	710
2.5	125	5.4	10.1	70	711
3.2	181	8.3	10.0	62	710
3.3	125	5.2	10.0	61	711
3.9	189	8.3	10.4	55	711
4.3	185	7.9	10.8	53	711
4.8	180	7.3	10.8	46	710
5.1	185	7.5	10.4	42	710
5.6	241	10.4	10.6	38	710
6.3	162	5.7	10.8	30	710
7.7	179	6.4	10.6	22	710
7.6	204	7.5	10.8	17	710
8.0	234	9.0	10.8	12	710

Tabelle 33.

Die kutikulare Transpiration von *Abies sibirica* Led. (Versuchspflanze Nr. 1) bei einer Lufttemperatur von 20° (zweite ansteigende Reihe).

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Nadeloberfläche			
2.7	161	7.2	20.1	81	710
4.4	100	3.3	20.4	71	710
5.3	131	4.5	20.6	66	710
5.6	203	8.0	20.0	62	710
6.8	175	5.8	20.2	55	711
8.3	151	4.4	20.1	45	711
9.3	233	8.7	20.0	39	711
10.0	170	4.9	20.2	35	711
10.4	266	9.9	20.1	32	711
13.8	234	6.8	20.1	10	711

7. Kapitel.

Versuche mit *Pinus silvestris* L.

Zwei normalblättrige Arten, *Quercus Robur* und *Phyllitis Scolopendrium*, dienten als Beispiel einer Pflanzengruppe, deren kutikulare Transpiration vollkommen regelmässig verläuft und daher rechnerisch

erfasst werden kann. Zwei Hartlaubgewächse, *Rhododendron hybridum* und *Prunus Laurocerasus*, liessen erkennen, dass diesen Berechnungen Grenzen gesetzt sind; denn die grossen Quellungs- und Entquellungs-möglichkeiten dieser beiden Arten können unter Umständen die Rechnung vereiteln. Zu den gleichen Vorbehalten führte ein pflanzengeographisch extremes Nadelholz, *Abies sibirica*. Als letztes Beispiel sei an Hand von *Pinus silvestris* eine Pflanzengruppe besprochen, bei der überhaupt keine Rechnung möglich ist, weil ihre kutikulare Transpiration nicht von den meteorologischen Faktoren (Luftfeuchtigkeit, Lufttemperatur), sondern von spontanen Quellungen und Entquellungen gesteuert wird.

Unsere Waldkiefern waren, wie die Stieleichen, mindestens acht Jahre alt und waren während 3—4 Jahren in den Versuchstöpfen kultiviert worden; sie hatten also ein kräftiges Wurzelwerk gebildet. Ihre Höhe über dem Boden betrug etwa 80 cm. Abb. 23 vermittelt einen Eindruck eines durchschnittlichen Exemplares. Da alle Individuen derselben Population entstammten und einander äusserlich gleich sahen, hielten wir es für gerechtfertigt, die Konstanten der Nadeln an *einem* Exemplar zu ermitteln und sodann die betreffenden Mittelwerte sinngemäss auf die übrigen Versuchspflanzen zu übertragen.

Das Frischgewicht von 100 Nadelpaaren (Kurztriebe über den Hüllblättern abgeschnitten, also nur transpirierender Anteil der Nadeln) betrug 3.405 g, das Trockengewicht 1.324 g. Die mittlere Länge aus 200 beliebig herausgegriffenen, längern und kürzern Nadeln betrug 29.38 mm; die Nadeln sind also verhältnismässig kurz, was mit der besondern Rasse der von uns verwendeten Kiefern zusammenhängen mag. Für die Bestimmung des Inhaltes und des Mantels der Nadeln wurden aus 100 Nadeln je zwei Querschnitte (einer in der Nähe der Basis und einer an der breitesten Stelle) angefertigt und mit dem Zeichenapparat auf Papier gezeichnet. Das arithmetische Mittel aus den beiden (planimetrierten) Flächen ergab den mittlern Querschnitt der betreffenden Nadel; das arithmetische Mittel aus den 100 mittlern Querschnitten ergab den mittlern Nadelquerschnitt des ganzen Bäumchens (0.419 mm^2). Dieser mittlere Querschnitt mal die mittlere Länge ergibt den mittlern Kubikinhalt pro Nadel (0.0123 cm^3); die Nadeln wurden also, unter Vernachlässigung der konisch zulaufenden Spitze, als Walzen berechnet; der durch diese Vereinfachung bedingte Fehler dürfte unerheblich sein; er fällt für uns um so weniger in Betracht, als er sich bei allen Versuchskiefern in gleicher Weise wiederholt, so dass die Vergleichbarkeit der Messungen untereinander nicht wesentlich beeinträchtigt wird.

In gleicher Weise gingen wir für die Bestimmung der Nadeloberfläche vor: das arithmetische Mittel aus dem Umfang der zwei (mit dem Kurvenmesser gemessenen) Nadelquerschnitte ergibt den mittlern

Umfang der betreffenden Nadel; das arithmetische Mittel aus den 100 Nadeln ergibt den mittlern Nadelumfang des betreffenden Bäumchens (2.718 mm); der mittlere Umfang mal die mittlere Länge ergibt die mittlere Oberfläche einer Nadel (0.799 cm²). Der Faktor der Oberflächenentwicklung, bezogen auf das Volumen (cm²/cm³), beträgt 65. Die Nadeln unserer Kiefern sind demnach gedrungener, als sie z. B. G r a h l e (1933) untersucht hat.



Abbildung 23.

Versuchsexemplar von *Pinus silvestris* L.
Ungefähr $\frac{1}{13}$ nat. Gr.

Die Epidermiszellen sind meist fast isodiametrisch, etwa 26 μ hoch und 21 μ breit. Ihre Aussenwand samt Kutikula ist 3.5 μ dick, die Kutikula allein 0.8 μ ; die Kutikula ist stellenweise noch mit einer Wachsschicht bedeckt. Das Lumen der Epidermiszellen ist durch die sekundäre Wandverdickung vollständig oder doch zum grössern Teil ausgefüllt. Die Spaltöffnungen entsprechen in Anordnung und Gestalt den Angaben von G r a h l e (1933). Sie waren bei allen Versuchen geschlossen; einzig bei der Lufttemperatur von 50° C ist die Überprüfung infolge eines Versehens unterblieben.

a) Die Transpiration des Stammes und der Zweige.

Der Anteil der Rinde an der gesamten Transpiration wurde an künstlich entnadelten Exemplaren am dritten Tag nach dem Wegschneiden der Nadeln ermittelt. Die Messungen der Rindentemperatur gaben keine vertrauenswürdigen Ergebnisse; in den Tab. 34—36 sind deshalb die physikalischen S. D. eingesetzt worden. Wir dürfen annehmen, dass die Unterkühlung der Rinde und damit der Unterschied zwischen dem physikalischen und dem physiologischen S. D. gering ist;

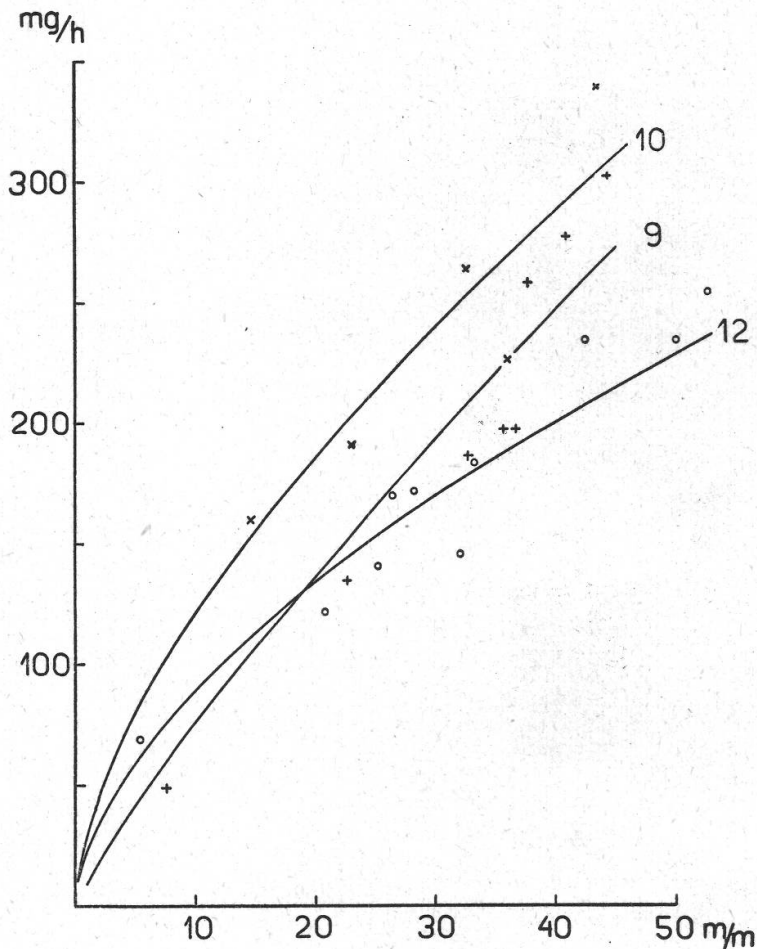


Abbildung 24.
Die Rindentranspiration von *Pinus silvestris* L. bei einer Lufttemperatur von 40° C.
Stehende Kreuze : Versuchspflanze Nr. 9 (Tab. 34).
Liegende Kreuze : Versuchspflanze Nr. 10 (Tab. 35).
Kreise : Versuchspflanze Nr. 12 (Tab. 36).

wäre die Unterkühlung gross, so wäre sie bei den Messungen deutlich erkennbar gewesen; dies war nicht der Fall.

Die Versuchspflanze Nr. 9 (Tab. 34) besass eine Rindenoberfläche von 10.15 dm², die Pflanze Nr. 10 (Tab. 35) von 8.48 dm² und die Pflanze Nr. 12 (Tab. 36) von 9.85 dm². Da die Messpunkte der Rindentranspiration wenig zahlreich sind und überdies fast durchwegs bei hohen S. D. liegen (während sich die durch den Exponenten bedingte Krümmung meist bei den niedern S. D. entscheidet), so weisen die aus den Tab. 34—36 berechneten Kurvengleichungen grosse Zufälligkeiten

Tabelle 34.

Die Transpiration der entnadelten Triebe von *Pinus silvestris* L. (Versuchspflanze Nr. 9), bei einer Lufttemperatur von rund 40° C.

Physikalisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Stammoberfläche			
7.4	676	48.6	40.5	87	722
12.3	1840	132.4	40.2	78	722
22.5	1878	135.1	40.3	60	722
32.6	2605	187.4	40.3	42	722
35.6	2752	198.0	40.4	37	722
36.5	2757	198.3	40.3	35	722
37.5	3603	259.2	40.2	33	722
40.8	3858	277.5	40.2	27	722
44.2	4208	302.7	40.0	20	722

Tabelle 35.

Die Transpiration der entnadelten Triebe von *Pinus silvestris* L. (Versuchspflanze Nr. 10), bei einer Lufttemperatur von rund 40° C.

Physikalisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Rindenoberfläche			
14.6	1363	160.4	40.3	74	722
23.0	1622	190.8	40.3	59	722
32.6	2251	264.8	40.3	42	722
36.0	1928	226.8	40.3	36	722
43.3	2886	339.5	40.3	23	722

Tabelle 36.

Die Wasserabgabe des entnadelten Stammes von *Pinus silvestris* L. (Versuchspflanze Nr. 12) bei verschiedenen Luftfeuchtigkeiten und bei einer Lufttemperatur von rund 40° C.

Physikalisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Rindenoberfläche			
5.4	675	68.5	39.7	90	722
20.8	1204	122.2	40.3	63	720
25.2	1387	140.8	41.5	58	720
26.3	1673	169.8	40.2	53	722
28.2	1692	171.8	40.0	49	722
32.0	1435	145.7	40.3	43	720
33.1	1809	183.7	40.0	33	722
42.3	2311	234.6	40.1	24	722
50.0	2314	234.9	40.3	11	719
52.6	2508	254.6	40.4	7	720

auf. Die Gleichung für die Rindentranspiration der Versuchspflanze Nr. 9 lautet

$$V_{9\ r} = 10.45 \cdot s^{0.86},$$

die Gleichung der Versuchspflanze Nr. 10

$$V_{10\ r} = 28.28 \cdot s^{0.63},$$

und die Gleichung der Versuchspflanze Nr. 12

$$V_{12\ r} = 23.68 \cdot s^{0.58}$$

Ein Blick auf die Abb. 24 zeigt jedoch, dass der geometrische Ort aller dieser Kurven, trotz ihrer formalen Verschiedenheiten, in dem uns interessierenden Bereich fast eine Gerade ist.

Auffallend ist, dass es bei den Rinden von *Quercus Robur* und von *Pinus silvestris* eine « Abhärtung » nicht gibt, sondern dass sie im gesamten Temperatur- und Feuchtigkeitsbereich, bis hinauf in die Hitze und Trockenheit des Steppenklimas, ohne messbare Regulationen, also ohne messbare Abwehrreaktion, mit fast physikalischer Regelmässigkeit transpirieren. Ökologisch mag dies belanglos sein, da ja die primäre Rinde bald durch die Borke ersetzt wird.

Die Unterschiede in der Grössenordnung der Rindentranspiration sind zwischen den verschiedenen Individuen von *Pinus silvestris* ungefähr ebenso gross wie sie früher für *Quercus Robur* besprochen wurden; dagegen ist der absolute Betrag der Rindentranspiration jugendlicher Exemplare von *Pinus silvestris* eher noch grösser als bei *Quercus Robur*. Dies mag vielleicht mit anatomischen Verhältnissen zusammenhängen. Ausserhalb des (mit Harzgängen durchsetzten) Rindenparenchyms findet sich nämlich bei den jungen Kiefern eine Schicht von verholzten, tangential gestreckten Zellen. Diese (nur zwei bis drei Zellen hohe) Schicht wird in Fetzen abgesprengt, sichtbar in den kleinen Schuppen, welche dem Stamm auf seiner ganzen Länge anhaften. Der Stamm wird also vielerorts vorübergehend nur durch parenchymatische Zellen nach aussen begrenzt, während er bei *Quercus Robur* andauernd und allseitig von Peridermschichten umkleidet bleibt.

Die Ergebnisse der kutikularen Transpiration der Waldkiefern sind derart seltsam, dass wir sie weder nach Lufttemperaturen noch nach Problemen besprechen können, sondern ein Individuum nach dem andern betrachten müssen. Wir beginnen mit der Pflanze Nr. 13.

b) Die kutikulare Transpiration von Pinus silvestris Nr. 13.

Die Versuchspflanze Nr. 13 besass 2882 Nadelpaare und dementsprechend eine Nadeloberfläche von 46.05 dm². Die Unterkühlung der Nadeln wurde bei einer Lufttemperatur von 29.9° C und einem physikalischen S. D. von 11.1 mm zu 0.3° C, bei einem S. D. von 20.2 mm

Tabelle 37.

Die kutikulare Transpiration von *Pinus silvestris* L. (Versuchspflanze Nr. 13) bei einer Lufttemperatur von rund 30 ° C.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuchtigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Nadeloberfläche			
3.8	2016	40.5	30.1	87	719
7.1	2730	54.1	30.2	76	720
11.3	2838	54.4	29.6	62	720
13.1	4193	82.8	30.6	58	720
19.7	5212	101.3	31.1	39	720
18.4	2851	50.9	30.2	40	719
21.6	2540	41.3	30.3	30	719
21.9	2819	48.5	29.4	26	719
22.3	2445	40.0	29.5	25	719
24.2	3461	60.9	29.8	19	719
25.3	2232	33.8	30.0	17	716
25.5	2441	38.2	29.9	16	716
25.6	2448	38.2	30.4	18	716
27.4	3162	53.0	30.3	12	716
27.7	3496	60.0	30.1	10	716
27.2	1012	6.3	30.2	12	716
27.1	1231	11.2	30.3	13	712
27.1	1013	6.5	30.1	12	717
26.9	1267	12.1	30.4	14	716
25.3	1000	7.0	30.2	18	717
25.2	1123	9.8	30.6	20	716
23.7	1080	9.7	30.0	22	712
22.9	1276	14.3	30.3	26	712
22.8	1381	16.7	30.5	27	716
22.4	1200	12.9	30.4	28	712
21.8	1380	16.7	30.3	30	715
21.5	835	5.5	30.3	31	717
21.5	940	7.8	29.8	29	717
19.1	905	8.2	30.2	38	716
18.7	658	3.1	29.9	38	717
17.7	752	5.7	30.1	42	720
16.2	703	5.5	28.8	43	721
15.8	527	1.9	30.0	48	721
15.3	644	4.6	28.4	45	721
15.3	637	4.5	30.1	50	719
14.8	568	3.2	30.6	53	719
14.6	453	0.9	29.7	51	721
14.7	491	2.1	30.1	52	720
13.6	427	0.8	28.5	51	721
13.4	602	4.8	30.1	56	718
12.7	384	0.4	30.0	58	713
12.5	493	2.9	30.2	59	730

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm² Nadel- oberfläche			
12.1	875	11.3	30.6	61	721
11.7	776	9.2	31.0	63	716
11.5	887	11.8	30.3	62	721
11.2	892	12.1	30.3	63	722
11.1	613	6.2	29.8	63	716
11.1	996	14.7	30.7	65	722
10.1	823	11.2	30.3	67	722
9.6	602	6.8	30.5	69	727
8.8	591	7.0	30.1	71	721
7.2	750	11.2	30.4	76	722
7.1	547	6.8	30.8	77	733
7.0	560	7.2	29.6	76	722
6.8	282	1.2	30.0	77	721
6.5	649	9.3	30.3	78	722
6.1	443	5.2	29.6	79	731
5.1	532	7.5	30.2	83	733
4.2	528	8.0	30.4	86	727
3.3	326	4.1	30.5	89	727
1.7	212	2.3	29.9	93	727

zu 0.6° C gemessen. Der Eigenwert der Transpiration des Stammes und der Zweige betrug bei 30.2° C und 70 % rel. F. 287 mg/h, bei 13 % rel. F. 712 mg/h.

Die Transpirationsversuche (Tab. 37) setzten bei einer rel. F. von 87 % ein und schritten in grossen Intervallen vorwärts, um möglichst rasch in den Bereich der kritischen Lufttrockenheiten zu gelangen. Die ersten 5 Messpunkte (Abb. 25, liegende Kreuze; Kurve 1) liegen, bis zu einer rel. F. von 39 %, « normal ». Ihre mittlere Gleichung lautet

$$V_1 = 18.65 \cdot s^{0.54} \quad (46.)$$

Als in der folgenden (vierten) Nacht der Versuch bei einer rel. F. von 40 % weitergeführt wurde, verhielt sich die Pflanze unvermittelt anders als zuvor : ihre kutikulare Transpiration war ungefähr auf den halben Betrag gesunken; die Messpunkte dieser und der beiden folgenden Nächte sind in Abb. 25 als Kreise eingetragen. Ihr Schwankungsbereich ist sehr gross, und vor allem der letzte Punkt, bei S. D. 24.2 mm, sieht aus, als wollte er wieder in die Richtung der Kurve 1 zurückpendeln. Fassen wir diese fünf Punkte dennoch als eine Einheit zusammen, so mag ihre mittlere Gleichung (Kurve 2) näherungsweise lauten

$$V_2 = 5.7 \cdot s^{0.7} \quad (47.)$$

Zu Beginn der 7. Nacht sackte die kutikulare Transpiration bei einer rel. F. von 17 % wiederum ab, und zwar bis zu 33.8 mg je dm²/h, und blieb dort zunächst stehen (Abb. 25, Dreiecke). In der 8. Nacht

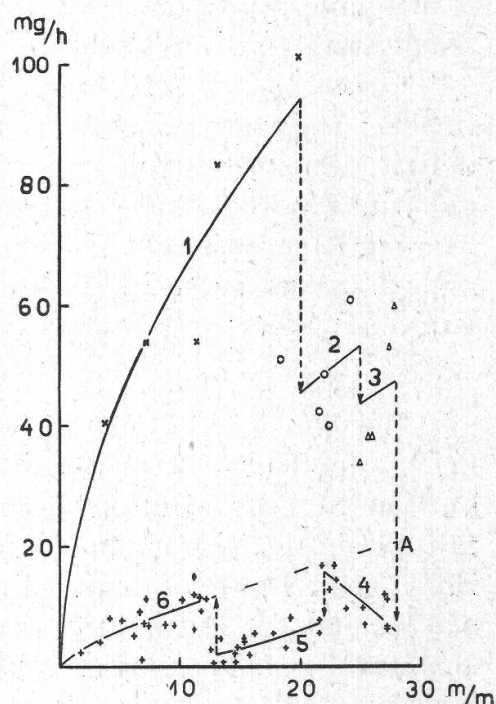
schaukelten dagegen die Werte wieder in die Höhe der Kurve 2 zurück. Fassen wir die Messpunkte der 7. und 8. Nacht wieder als eine Einheit zusammen, so mag ihre mittlere Gleichung (Kurve 3) näherungsweise lauten :

$$V_3 = 4.4 \cdot s^{0.7} \quad (48.)$$

Man hätte nach diesen Schwankungen erwarten können, dass sich die kutikulare Transpiration der Versuchskiefer Nr. 13 nunmehr einer festen Linie nähern würde; denn sie war zwischen der 3. und 4. Nacht

Abbildung 25.

Pinus silvestris L. Kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 13 bei einer Lufttemperatur von 30° C (Tab. 37).



stark abgeglitten, in der 6. Nacht deutlich angestiegen, zwischen der 6. und 7. Nacht wieder abgeglitten und in der 8. Nacht wieder gestiegen. Wider Erwarten glitt sie in der 9. Nacht bei einer rel. F. von 12 % erneut ab und erreichte den erstaunlich niedern Betrag von 6.3 mg/dm²/h. Wäre die kutikulare Transpiration im gleichen Maßstab weitergegangen wie in den ersten 5 Messpunkten (Kurve 1), so hätte sie nach Gleichung 46) bei einem S. D. von 27.2 mm 111 mg/h betragen. Statt dessen beträgt sie nur 6.3 mg, also nur noch rund 6 %.

Die Versuche wurden zunächst zwei Nächte lang im Bereich der rel. F. von 12—14 % festgehalten, um zu sehen, ob diese neue Ebene nunmehr endgültig sei. Dies trifft tatsächlich zu. Doch ist der Schwankungsbereich der einzelnen Messpunkte sehr gross, sie sind offenbar auf der neuen Ebene noch nicht stabilisiert. Zu Beginn der 9. Nacht wurde beispielsweise bei einem S. D. von 27.2 mm eine kutikulare Transpiration von 6.3 mg/h gemessen, am Schluss derselben Nacht bei einem fast identischen S. D. (27.1 mm) rund der doppelte Betrag (11.2 mg). Zu Beginn der 10. Nacht pendelte die kutikulare Transpiration bei S. D.

27.1 mm auf 6.5 mg zurück, stieg aber am Schluss der Nacht bei S. D. 26.9 mm auf 12.1 mg an.

Wir dürfen somit sagen, dass die kutikulare Transpiration von *Pinus silvestris* Nr. 13 zwischen der 3. und der 9. Nacht in drei ruckartigen Zustandsänderungen auf eine neue Ebene übergegangen ist, deren Transpirationsquote durchschnittlich nur noch etwa 8—9% der ursprünglichen Transpiration beträgt. Ist diese « Abhärtung » endgültig oder was geschieht, wenn wir aus dem Steppenklima der 10. Nacht (Lufttemperatur rund 30° C; rel. F. 12—14%) wieder zu grössern Luftfeuchtigkeiten zurückkehren?

Wenn es mit « rechten Dingen » zuginge, so sollte die Transpiration bei steigender Luftfeuchtigkeit, also bei abnehmendem Sättigungsdefizit, abnehmen. Statt dessen steigt sie im vierten Absatz der Tab. 37 dauernd an, und zwar bis zu einer rel. F. von 30% und einem S. D. von 21.8 mm; hier erreicht sie den Wert von rund 16.7 mg. Die 11 Messpunkte dieses Versuchsabschnittes scharen sich um eine Kurve (Abb. 25, Kurve 4), deren Gleichung ungefähr lautet

$$V_4 = 3.8 \cdot (30 - s)^{0.7} \quad (49.)$$

Bei einem S. D. von 21.8 mm, entsprechend einer rel. F. von 30%, bricht die Kurve 4 unvermittelt, ohne äussere Gründe, ab. Hatte die kutikulare Transpiration bei S. D. 21.8 mm noch 16.7 mg betragen, so fällt sie in der folgenden Nacht, bei S. D. 21.5 mm, auf 5.5 mg, also auf rund einen Drittel; damit ist der Anstieg der Kurve 4 rückgängig gemacht, und die kutikulare Transpiration geht ungefähr dort weiter, wo sie, nach dem grossen Abbruch von der Kurve 1 her, zu Beginn der Kurve 4 angelangt war. Überraschend an diesem Vorgang ist vor allem die *ruckweise* Zustandsänderung von Kurve 4 zu Kurve 5. Man konnte ja voraussehen, dass der Anstieg der Kurve 4 nicht ewig dauern würde; aber man hätte doch erwartet, dass die Kurve 4 allmählich umbiegen und sodann in der üblichen Weise, mit abnehmendem S. D., gegen den Nullpunkt hin verlaufen würde; statt dessen sackt sie durch, stabilisiert sich (vorläufig) auf einer neuen Ebene und sinkt (wenngleich in einem verhältnismässig breiten Streuungsband) ziemlich sanft mit dem S. D. ab; sie verläuft also, im Gegensatz zu Kurvenabschnitt 4, normalsinnig, nur (im Vergleich zu Abschnitt 4) um etwa die Hälfte zu tief. Der neue Kurvenabschnitt zwischen S. D. 21.5 mm und S. D. 12.5 mm, also von einer rel. F. von 30% bis zu einer solchen von 60%, lässt sich näherungsweise durch die Gleichung

$$V_5 = 0.0048 \cdot s^{2.4} \quad (50.)$$

umschreiben.

Einzelne Werte dieser 5. Phase liegen ausserordentlich niedrig; so wurde die kutikulare Transpiration bei einem S. D. von 12.7 mm nur zu 0.4 mg je dm²/h gemessen. Im Bereich der Kurve I hätte die kutiku-

lare Transpiration bei diesem S. D. drei Wochen vorher 73.6 mg betragen, also rund 200mal mehr. Die kutikulare Transpiration der Waldkiefer kann somit ohne äusseren Eingriff, durch blosse Entquellungen der Aussenmembranen, vorübergehend auf rund 0.5% der ursprünglichen Quote sinken; ökologisch ausgedrückt: die Waldkiefer hat eine enorme Fähigkeit, ihre kutikulare Transpiration einzuschränken.

Die Reihe der Überraschungen ist jedoch, wir möchten fast sagen, zum Glück, mit der Kurve 5 noch nicht zu Ende. Als wir uns nämlich im Bereich der Kurvenabschnitte 2 und 3 entschlossen, nun einmal möglichst eng Messpunkt an Messpunkt zu legen, da kamen wir uns fast als Arbeitsverschwender vor; denn je 2 Messpunkte sind durchschnittlich die Arbeit einer Nacht, bis morgens um 3 Uhr (nachher wurde die Apparatur sich selbst überlassen). Und als sich nun die Messpunkte im Bereich der Kurve 5 mit grosser Regelmässigkeit dem Nullpunkt näherten und schon, ohne Ausschläge, in den Bereich der Luftfeuchtigkeiten unseres Klimas (50—60 %) vorgedrungen waren, da begannen wir tatsächlich zu zweifeln, ob es sich lohne, aus Sauberkeitsgründen, nur um den ganzen Messraum gleichmässig mit Punkten zu füllen, noch rund zwei Wochen Nacharbeit dran zu geben. Die Pflanze nahm jedoch ihr Schicksal selbst in die Hand: während sie bei einer Luftfeuchtigkeit von 59% (S. D. 12.5 mm) noch normal transpirierte, stieg ihre Wasserabgabe in der folgenden Nacht, bei einer rel. F. von 61% (S. D. 12.1 mm; letzter Absatz der Tab. 37), auf 11.3 mg, also auf rund den vierfachen Betrag, und zwar, im Gegensatz zum langsamen Anstieg im Kurvenabschnitt 4, spontan, sprunghaft, ruckweise.

Dies ist die letzte Störung im Verlauf unserer Messkurve. Die letzten 19 Punkte scharen sich, wenn auch mit verhältnismässig grossen Schwankungen, um die Kurve 6, deren Gleichung auf

$$V_6 = 1.85 \cdot s^{0.72} \quad (51.)$$

berechnet wurde. Einzig der Messpunkt bei S. D. 6.8 mm fällt aus dem Rahmen und wurde nicht berücksichtigt; wir vermögen nicht mehr festzustellen, ob es sich um eine Anomalie der Versuchspflanze oder um einen Messfehler oder um ein Versehen unsererseits handelt. Nach der Rückkehr zum S. D. 1.7 mm wurden noch einige Messpunkte in der Nähe von S. D. 10 mm festgelegt, um uns zu vergewissern, dass sich die Versuchspflanze konstant verhielt (die Messpunkte lagen schön im Bereich der Kurve 6), nachher wurde der Versuch abgebrochen und die Pflanze zur Feststellung ihrer Rindentranspiration entnadelt.

Die Abb. 25 stellt zweifelsohne das experimentum crucis für alle jene Ausführungen dar, die im Verlaufe dieser Arbeit über die Bedeutung des Permeabilitätsfaktors q gemacht worden sind; denn die Versuchspflanze ist überall dieselbe (nämlich die Waldkiefer Nr. 13), die

Lufttemperatur ist überall dieselbe (rund 30° C), verschieden ist nur der *Kolloidzustand der Aussenmembranen* der Versuchspflanze, und dies bewirkt, dass die kutikulare Transpiration unserer Versuchskiefer, entgegen der Erwartung, nicht von den meteorologischen Faktoren (Luftfeuchtigkeit usw.) gesteuert wird, sondern in einem willkürlichen Polygonzug verläuft. Der Beweis dafür, dass die Veränderungen des Permeabilitätsfaktors q wirklich durch Änderungen des Kolloidzustandes der Aussenmembranen, also durch Entquellungen und Quellungen der Kutikula, der Epidermisaussenwand, der sekundären Verdickungen der Epidermis, vielleicht auch der Wände der hypodermalen Schichten und vielleicht auch der Zellplasmen bedingt werden, ist noch nicht durch direkte Beobachtung erbracht; doch dürfte es kein Zufall sein, dass diese Zustandsänderungen gerade bei der Kiefer, die ja von allen unsern Versuchspflanzen die dicksten Membranen besitzt, am stärksten auftreten.

Um welchen Betrag muss die Permeabilität der Aussenmembranen abnehmen, damit die kutikulare Transpiration (wie auf S. 503 besprochen) auf 0,5% ihres ursprünglichen Ausmasses sinkt? In der Gleichung 46 (Kurve 1) besitzt q (unter denselben Rechnungsbedingungen wie auf S. 462) den Wert von 63.4, beim niedersten individuellen Messpunkt (S. D. 12.7 mm) dagegen nur von 0.10. *Die Permeabilität der Aussenwände der Kiefernadeln ist also, unter sonst gleichen äussern Verhältnissen, durch blosse Entquellungen auf rund 1.6‰ ihres ursprünglichen Wertes gesunken.* Damit ist deutlicher, als irgendeine andere Pflanze vermochte, gezeigt, wie sehr der Permeabilitätsfaktor q die kutikulare Transpiration steuert: bei der Versuchskiefer Nr. 13 macht sein Wert volle 998.4‰ des Gewichtes der kutikularen Transpirationsgleichung aus; die Verdampfungsseite der Transpirationsgleichung (von der wir auf S. 460 sprachen) beträgt demgegenüber höchstens 1.6‰ und ist also fast bedeutungslos.

Diese Änderungen des Kolloidzustandes der Aussenmembranen mögen auch hier, wie bei *Quercus Robur* (S. 464), einerseits durch Salzwirkungen, anderseits durch irreversible Austrocknungen bedingt sein. Nur wird man bei den Kiefern den Anteil der Salzwirkung erheblich geringer veranschlagen müssen als bei den frisch ausgetriebenen Blättern der Stieleiche; denn die Kiefernadeln sind, wie die Blätter von *Rhododendron* und von *Prunus Laurocerasus*, z. T. schon mehrere Jahre alt und haben zweifelsohne durch ihre Aussenwände schon weit grössere Wassermengen permeieren lassen als in den paar Wochen unseres Versuches. Was also durch Salzwirkung dehydratisiert oder verseift werden konnte, war zweifelsohne, im grossen und ganzen, schon vor Beginn der Versuche dehydratisiert oder verseift. Der entscheidende Punkt scheint vielmehr in der starken physikalischen Austrocknung mit nachfolgender Hysteresis zu liegen; denn Saugwirkungen

der Luft, wie stundenlang ununterbrochen andauernde relative Feuchtigkeiten bis zu 10 % bei einer Lufttemperatur von 30° C sie darstellen, sind unsern Kiefern in ihrem Leben noch nicht begegnet; wir möchten den Nachdruck auf « ununterbrochen » legen; darüber ein andermal.

Welcher Anteil dieser Entquellungen ist irreversibel (entspricht also der « Abhärtung »), welcher Anteil ist reversibel (entspricht also der « Rückläufigkeit »)? Hierüber ist nur ein gefühlsmässiges Urteil möglich. Wir haben in Abb. 25 den Kurvenabschnitt 6 bis zum Punkte A verlängert und möchten annehmen, ungefähr bis zu diesem Bereiche sei die Entquellung irreversibel. Das gesamte Feld zwischen Kurve 1 und Kurve 6—A würde somit von der individuellen Abhärtung beschlagen; sie bewirkt im Falle unseres Versuches, dass die kutikulare Transpiration der Versuchskiefer Nr. 13 über die Abhärtungen, welche sie in ihrem bisherigen Leben zweifelsohne schon erfahren hat, hinaus noch einmal und irreversibel auf 18 % der zu Versuchsbeginn vorhandenen kutikularen Transpiration sinkt. Diese irreversible Entquellung entspricht offenbar dem, was die Ökologen unter « Anpassung » verstehen.

Unterhalb der Kurve 6—A scheint das Feld der reversibeln Quellungs- und Entquellungsvorgänge zu liegen. Man hat den Eindruck, als seien die Aussenmembranen der Kiefern nadeln im Steppenklima am Schlusse der Kurve 3 und zu Beginn der Kurve 4 (rel. F. von 10—15 % bei einer Lufttemperatur von 30° C) überentquollen worden, so dass der Dampfhunger ihrer Gele grösser wurde als der Dampfhunger der Luft. Bei der Rückkehr in etwas feuchtere Luft nahmen sie daher aus der Luft Wasser auf und quollen etwas an: daher der (verkehrte) Anstieg der Kurve 4; wir halten ihn für hygroskopisch bedingt. Am Schluss des Kurvenabschnittes 4, also bei einer rel. F. von rund 30 %, scheint diese Wasseraufnahme aus der Luft und damit die Quellung der Aussenwände beendet zu sein: der Dampfhunger der Gele ist mit der Dampfspannung der Luft ausgeglichen. Warum dieser Ausgleich von der Luft und nicht von den Protoplasten her erfolgt, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis. Desgleichen wissen wir nicht, warum diese Quellungsvorgänge am Schluss der 4. Phase abrupt unterbrochen und ruckweise in ihr Gegenteil verkehrt werden; offenbar sind irgendwelche Spannungen vorhanden gewesen.

Und ebenso abrupt erfolgt bei einer Luftfeuchtigkeit von rund 60 %, am Schluss der 5. Phase, die neue Quellung zum Kurvenabschnitt 6 hinauf. Warum die Quellung im 4. Abschnitt langsam vor sich ging und warum sie sich zwischen dem 5. und dem 6. Abschnitt sprungweise auslöste, wissen wir wiederum nicht; offenbar müssen wiederum Spannungen vorhanden gewesen sein. Jedenfalls ist wichtig,

dass im Bereich des reversibeln Feldes die kutikulare Transpiration unserer Waldkiefer Nr. 13 spontan, d. h. ohne äusserlich erkennbare Gründe, um den rund vierfachen Betrag auf und nieder schaukeln kann. Gelegenheitsmessungen einzelner Transpirationspunkte haben naturgemäss, unter diesen Voraussetzungen, wissenschaftlich nur einen geringen Wert.

c) *Die kutikulare Transpiration von Pinus silvestris Nr. 10.*

Eine völlig abweichende Art des Verhaltens zeigte die Versuchskiefer Nr. 10. Sie war 81 cm hoch, besass eine Rindenoberfläche von 8.48 dm² (Rindentranspiration siehe Tab. 35) und, an ihren 4190 Nadelpaaren, eine Nadeloberfläche von 66.96 dm². Sie wurde bei einer Lufttemperatur von 40° C verwendet. Nur wenige Kiefern halten diese Lufttemperatur längere Zeit aus; ihre individuelle Widerstandsfähigkeit gegen hohe Lufttemperaturen scheint (jedenfalls bei der von uns verwendeten Rasse und bei Exemplaren, die nicht von Jugend an abgehärtet sind) sehr gering zu sein.

Die Versuchsreihe begann mit einer rel. F. von 87 % und schritt Nacht für Nacht in engen Intervallen vorwärts (Tab. 38). Bei den hohen Luftfechtigkeiten sind die Messpunkte (Abb. 26) schön geordnet; bei einer rel. F. von 55—50 % wird ihr Verhalten schwankend, sie beginnen stärker zu streuen; bei einer rel. F. von 45—35 % erreicht diese Streuung einen Höhepunkt; bei S. D. 31.3 mm beträgt die kutikulare Transpiration beispielsweise 106.4 mg/dm²/h, beim fast identischen S. D. von 33.2 mm 177.0 mg, also rund 70 mg mehr. Die mittlere Gleichung der 17 für diesen aufsteigenden Ast in Betracht fallenden Punkte lautet

$$V_{40} = 7.83 \cdot s^{0.85} \quad (52.)$$

Auf die maximale Lockerung bei S. D. 34 mm folgt, unter andauernd sehr starker Streuung, ein allmählicher Rückgang, dessen mittlerer Verlauf sich ungefähr durch die Gleichung

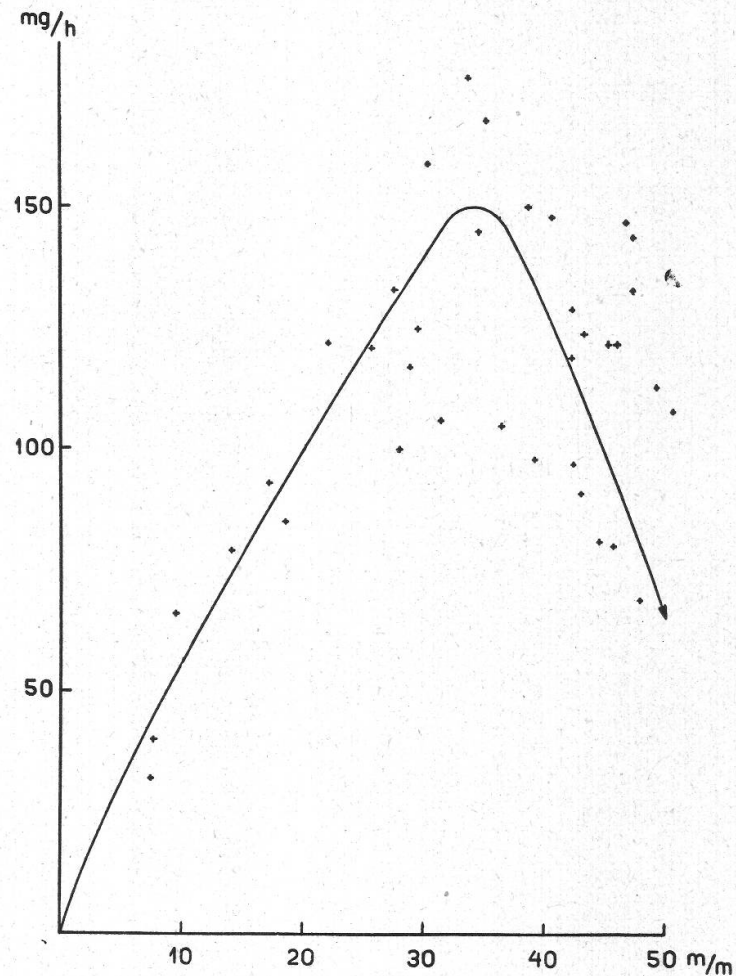
$$V_{40*} = 18.2 \cdot (56 - s)^{0.7} \quad (53.)$$

wiedergeben lässt. Die Versuchspflanze Nr. 10 zeigt also nicht, wie Nr. 13, eine ruckweise Entquellung, sondern ein allmähliches Umbiegen und ein allmähliches Absinken der Transpirationskurve, ähnlich wie wir dies seinerzeit bei *Quercus Robur* (Abb. 6) angetroffen haben.

Leider begannen am Schluss der Tab. 38 einige Nadeln sich zu verfärben, so dass wir die Pflanze nicht mehr zu grössern Luftfechtigkeiten zurückführen konnten. Immerhin lehrt das Beispiel der Versuchskiefer Nr. 10, wie mannigfaltig die Reaktionsmöglichkeiten der Waldkiefern sind: neben den sprunghaft sich äussernden Entquellungen der Abb. 25 gibt es auch völlig ausgeglichene Regulationen wie in Abb. 26.

Anhangsweise seien ein halbes Dutzend Messungen bei einer Lufttemperatur von 50° C erwähnt. Da schon die Lufttemperatur von 40° C nur von wenigen Individuen (und auch von diesen nur kürzere Zeit) ertragen wurde, so verfügen wir nur über ein einziges Exemplar, das bei 50° C einige Nächte (anscheinend) normal arbeitete, ehe es sich zu verfärben begann. Die Messpunkte der Tab. 39 liegen im gleichen Bereich wie, in Abb. 26, die Messpunkte der Versuchspflanze Nr. 10. Da wir aber den diesen Messpunkten vorangehenden Entuellungsverlauf

Abbildung 26.
Pinus silvestris L. (Versuchspflanze Nr. 10). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 40° C (Tab. 38).



nicht kennen, können wir aus Tab. 39 nur schliessen, dass die Waldkiefern bei einer Lufttemperatur von 50° C (sofern sie diese überhaupt ertragen) jedenfalls keine weiteren Anomalien aufweisen.

d) *Die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 15.*

Die beiden vorangehenden Unterkapitel haben die Zustandsänderungen der Aussenmembranen der Kiefernadeln rein statistisch verfolgt. Wir fragen uns nunmehr, *wann* diese Zustandsänderungen vor sich gehen, ob *während* des Versuchs oder nach dem Versuch, d. h. ob während oder nach der angestregten Transpiration.

Tabelle 38.

Die kutikulare Transpiration von *Pinus silvestris* L. (Versuchspflanze Nr. 10)
bei einer Lufttemperatur von rund 40 ° C.

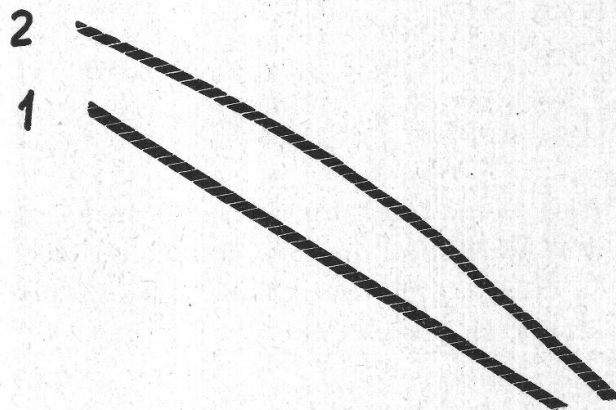
Physikalisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Nadel- oberfläche			
7.3	2581	32.5	40.3	87	721
7.5	3115	40.2	38.3	85	726
9.4	4992	65.4	37.0	80	724
14.0	6520	79.0	40.2	75	720
16.9	7581	92.9	40.3	67	721
18.3	7146	85.3	39.0	65	724
21.8	9803	122.4	39.7	60	726
25.3	9903	121.4	40.3	55	721
27.1	10790	133.3	40.0	51	724
27.7	8550	99.5	42.0	55	726
28.6	9740	116.6	39.9	48	726
29.1	10355	125.4	40.6	49	721
30.0	12670	159.1	40.1	46	719
31.3	9186	106.4	38.6	39	722
33.2	14017	177.0	41.0	43	726
34.1	11926	145.2	40.5	40	721
34.7	13500	168.3	41.5	42	722
36.1	9323	104.9	39.5	33	722
38.3	12437	149.7	39.8	30	722
39.0	9023	98.3	40.4	31	721
40.2	12437	148.4	39.9	27	722
41.9	10525	118.7	40.2	25	720
41.9	11211	128.9	40.2	25	720
42.2	9075	96.8	40.3	25	720
42.7	8699	90.8	40.3	24	721
42.9	10907	123.6	39.9	22	720
44.4	8133	81.2	40.3	21	721
45.0	10908	122.1	40.1	19	720
45.5	8084	79.7	40.3	19	721
45.7	10905	121.6	39.9	17	720
46.3	12607	146.6	40.4	18	721
46.9	12432	143.5	40.4	17	721
47.0	11759	133.3	39.8	14	720
47.8	7451	68.5	40.3	15	721
48.9	10466	112.7	40.3	13	721
50.3	10220	108.1	40.2	10	721

Zustandsänderungen (d. s. Transpirationsänderungen) während eines Versuches sind merkwürdigerweise sehr selten. Ein einschlägiges Beispiel ist in Abb. 27 wiedergegeben. Kurve 1 zeigt einen Ausschnitt aus einem üblichen geradlinigen Photogramm. Kurve 2 hat ebenfalls geradlinig begonnen. Im Bereich unseres Ausschnittes biegt sie jedoch um und verläuft, nach einigen Schwankungen, erheblich steiler als vor-

her; trotz gleichbleibender äusserer Bedingungen ist die Transpiration in der zweiten Hälfte des Versuches erheblich grösser als in der ersten: es hat mutmasslicherweise eine Quellung der Aussenwände stattgefunden. Wie sehr dieser Fall eine Ausnahme darstellt, mag daraus erhellen, dass wir, trotz der Hunderte von Photogrammen, nur zwei Beispiele von sichern Zustandsänderungen dieser Art kennen. (Das andere Beispiel betrifft eine spontane Abnahme der Transpiration.)

Abbildung 27.

Pinus silvestris L. Kurve 1: Ausschnitt aus einem Photogramm der ungestörten kutikularen Transpiration. Kurve 2: Ausschnitt aus einer Zustandsänderung ($\frac{1}{2}$ nat. Gr.).



Normalerweise erfolgt die Zustandsänderung vielmehr erst *nach* dem Versuch, also *nach* der angestregten Transpiration, und die durch sie bedingte Ab- oder Zunahme der Transpirationsrate macht sich deshalb erst in der folgenden Nacht geltend. Warum diese Veränderungen meist im Sinne einer *Nachwirkung* vor sich gehen, wissen wir nicht. Wir besitzen zur Stunde erst einen einzigen umfassenden Versuch, der einen gewissen Einblick in die Voraussetzungen dieser Zustandsänderungen gibt, nämlich mit der Versuchskiefer Nr. 15 (3185 Nadelpaare; 9.12 dm² Rindenoberfläche). Wir begannen mit einer rel. F. von 94 % (Tab. 40) und schritten während drei Nächten in kleinen Intervallen bis zu 68 % vor. Die Messpunkte sind in Abb. 28 als liegende Kreuze eingezeichnet; ihre mittlere Gleichung (Kurve 1) lautet

$$V_1 = 8.74 \cdot s^{0.69} \quad (54.)$$

Daraufhin liessen wir die Pflanze zwei Nächte lang ruhen. Ob schon eine rel. F. von 75—68 %, wie sie am Schluss des ersten Versuchsabschnittes herrschte, für eine Kiefer sicher nichts Aussergewöhnliches darstellt, scheint doch die andauernd gleichmässige Belastung während einiger Stunden unsere Versuchspflanze derart « angestrengt » zu haben, dass während der Ruhepause eine Reaktion, nämlich (offenbar) eine Entquellung der Aussenmembranen der Nadeln, eintrat. Als in der 6. Nacht zunächst eine Feuchtigkeit von 83 % eingeschaltet wurde, liess sich freilich diese Veränderung noch nicht ohne weiteres mit Sicherheit erkennen, die Pflanze transpirierte scheinbar normal.

Tabelle 39.

Die kutikulare Transpiration von *Pinus silvestris* L. (Versuchspflanze Nr. 9)
bei einer Lufttemperatur von 50°.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Nadel- oberfläche			
41.2	18730	140.4	49.3	52	729
41.9	17010	123.7	49.7	52	729
42.3	18740	139.6	49.9	52	729
44.0	18730	138.2	49.8	50	729
47.9	18760	135.4	49.5	45	724
53.7	23680	176.9	49.5	38	724

Erst beim Übergang zu grössern Lufttrockenheiten trat ihr abweichendes Verhalten immer deutlicher zutage. Die Messpunkte der 6. und 7. Nacht sind in Abb. 28 als Kreise eingetragen. Ihre mittlere Gleichung (Kurve 2) lautet

$$V_2 = 4.63 \cdot s^{0.74} \quad (55.)$$

Um die Formeln 54 und 55 miteinander zu vergleichen, rechnen wir beide auf den Exponenten 0.71 um und erhalten

$$V_{1'} = 8.46 \cdot s^{0.71} \quad (54 \text{ a, und}$$

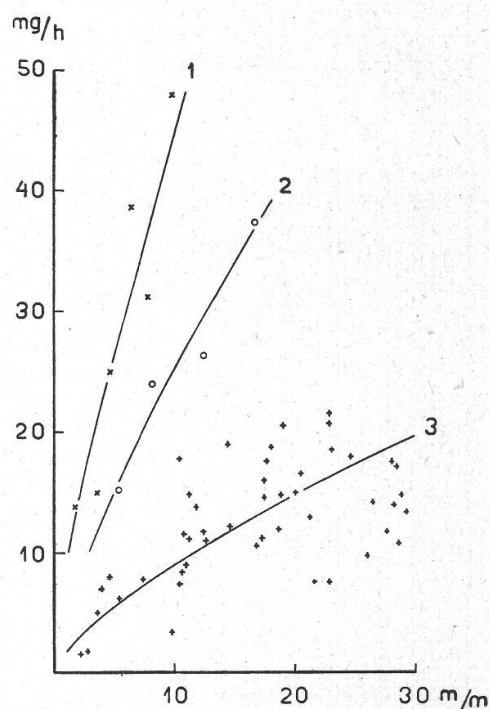
$$V_{2'} = 4.93 \cdot s^{0.71} \quad (55 \text{ a.}$$

Die kutikulare Transpiration unserer Versuchskiefer ist somit während der Ruhepause zwischen der 3. und 6. Nacht auf rund 58 % ihres ursprünglichen Ausmasses gesunken. Dabei ist zu bedenken, dass unsere Kiefer schon vor dem Versuch jahrelang Sonne, Regen, Frost ertragen hatte und dadurch schon auf natürlichem Wege abgehärtet war. Trotzdem ist ihre Labilität derart gross, dass ein S. D. von 10 mm Hg genügt, um aufs neue in den Nadelaussenmembranen irreversible Entquellungen hervorzurufen, welche die Transpirationsraten auf rund die Hälfte herabsetzten.

Wieder wurden zwei Ruhenächte eingeschaltet. In der 10. Nacht, die mit einer rel. F. von 92 % begann, lagen die Messpunkte so tief wie noch nie : der Aufenthalt bei 48 % am Schluss des 2. Versuchsabschnittes hat offenbar die Struktur der Aussenmembranen noch weiter verändert. Die Messungen wurden nun während rund drei Wochen ununterbrochen weitergeführt. Das Band der Messpunkte (stehende Kreuze in Abb. 28) ist aussergewöhnlich breit; der Quellungszustand der Aussenmembranen ist also offenbar auch weiterhin labil. Es ist überdies nicht ausgeschlossen, dass sich am Schluss des dritten Abschnittes ein neues Absinken der Transpirationskurve vorbereitet oder

dass sich dort eine autonome Transpirationsregulation im Sinne einer « Rückläufigkeit » abzuzeichnen beginnt; denn die letzten 9 Punkte liegen alle tiefer als die mittlere Kurve 3. Leider war es nicht möglich, die Versuchsreihe fortzusetzen; einzelne Nadeln begannen an ihren Spitzen zu vergilben. Die Kiefern (und auch die Rhododendren und der Kirschlorbeer) sind merkwürdigerweise in den Versuchen viel weniger ausdauernd als Pflanzen mit « zarten » Blättern wie die Stieleiche oder gar die Hirschzunge.

Abbildung 28.
Pinus silvestris L. Kutikulare Transpiration
der Versuchspflanze Nr. 15 (Tab. 40). Er-
klärung im Text.



Fassen wir die 47 Messpunkte des 3. Versuchsabschnittes zu einer Einheit zusammen, so lautet ihre mittlere Gleichung (Kurve 3)

$$V_3 = 1.77 \cdot s^{0.71} \quad (56.)$$

Gegenüber der Kurve 2 ist die Transpiration auf 36 % gesunken, gegenüber der Kurve 1 auf 21 %. Es fällt auf, dass das S.D. von 9.8 mm am Schluss des ersten Abschnittes die kutikulare Transpiration um 42 % und dass das S.D. von 16.6 mm am Schluss des 2. Abschnittes sie um weitere 64 % senkte. Diese Senkungen sind einigermaßen proportional der angewendeten Saugkraft; doch kann dies auch nur ein Zufall sein. Hierüber, wie über so viele andere, in dieser Arbeit aufgeworfenen Fragen werden erst spätere Versuche eine Antwort geben können.

Tabelle 40.

Pinus silvestris L. (Versuchspflanze Nr. 15). Kutikulare Transpiration bei einer Lufttemperatur von 30 ° C.

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Nadel- oberfläche			
1.7	806	13.8	30.6	94	718
3.5	883	14.9	30.4	88	718
4.5	1383	24.6	30.3	85	732
6.4	2117	38.5	30.5	79	732
7.7	1753	31.1	30.6	75	732
9.8	2633	48.0	30.3	68	732
5.3	908	15.1	30.6	83	722
8.1	1385	23.9	30.9	74	718
11.4	1556	26.4	30.0	62	720
16.6	2158	37.3	30.8	48	720
2.2	186	1.5	30.4	92	717
2.8	208	1.8	30.3	90	718
3.5	369	4.9	30.3	88	718
4.0	476	7.0	30.4	86	720
4.5	533	7.9	30.3	85	720
5.4	449	6.1	29.6	81	723
7.4	540	7.7	30.2	75	724
9.7	363	3.4	30.1	68	720
10.3	572	7.4	30.5	67	720
10.4	1103	17.7	30.0	65	723
10.6	623	8.3	30.4	65	723
10.8	792	11.6	30.1	64	715
10.9	656	8.9	30.3	64	720
11.1	771	11.1	30.5	64	719
11.2	952	14.7	30.2	63	720
11.8	914	13.8	30.6	62	718
12.3	813	11.7	31.0	61	718
12.6	774	10.9	30.8	60	718
14.4	1209	19.0	30.3	53	720
14.6	857	12.1	29.8	51	719
16.8	793	10.5	30.0	45	722
17.1	836	11.2	30.0	44	722
17.4	1080	16.0	30.4	44	722
17.3	1015	14.6	29.5	41	723
17.6	1171	17.6	31.1	45	723
17.9	1228	18.7	30.0	41	723
18.6	885	11.9	29.5	37	723
18.9	1327	20.6	30.4	39	717
20.3	1119	16.5	31.0	39	718
18.8	1038	14.8	31.2	42	718
20.0	1062	15.0	30.7	37	718
21.2	968	12.9	29.9	30	718
21.5	697	7.5	29.8	29	719

Physiologisches Sättigungs- defizit mm	Wasserabgabe in mg/h		Lufttemperatur ° C	Relative Feuch- tigkeit %	Barometerstand mm
	gesamte Pflanze	je dm ² Nadel- oberfläche			
22.7	712	7.5	29.9	25	720
22.8	1382	20.7	31.0	30	720
22.8	1427	21.6	30.5	27	720
22.9	1275	18.6	31.1	29	718
24.5	1263	17.9	31.5	26	718
25.9	853	9.7	30.3	16	718
26.4	1088	14.1	30.4	15	719
27.5	975	11.7	30.3	11	719
27.9	1285	17.6	31.4	15	720
28.2	1096	13.9	30.3	9	720
28.4	1273	17.2	30.4	9	720
28.5	939	10.7	30.3	8	720
28.8	1155	14.8	30.9	10	717
29.2	1078	13.3	30.3	6	717

Kapitel 8.

Rückblick.

Wir fassen im folgenden die wichtigern Gesichtspunkte, die uns in dieser Arbeit beschäftigt haben, kurz zusammen.

1. *Die Transpiration des Stammes und der Rinde* weist von einem Individuum zum andern verhältnismässig grosse Unterschiede (bezogen auf die Flächeneinheit) auf (z. B. Abb. 3 a und Abb. 24). Sie wird von der Lufttemperatur nur wenig beeinflusst (S. 422). Als ungefährer Anhaltspunkt sind in Tab. 41 einige Werte zusammengestellt: die Rindentranspiration bewegt sich bei allen untersuchten Arten in ungefähr derselben Grössenordnung (zwischen 60 und 180 mg/dm²/h); sie ist bei *Abies sibirica* am kleinsten und bei *Pinus silvestris* am grössten. Ferner

Tabelle 41.

Ungefähre Transpiration der Rinde und (kutikular) der Blattoorgane, in mg je dm² und je h, bei einer Lufttemperatur von rund 30° C und einem Sättigungsdefizit von rund 20 mm Hg.

Versuchspflanze	Transpiration der Rinde mg	Kutikulare Transpiration der Blattoorgane mg
<i>Quercus Robur</i>	75	37
<i>Rhododendron hybridum</i> .	114	10
<i>Prunus Laurocerasus</i> .	73	16*
<i>Abies sibirica</i>	62*	10*
<i>Pinus silvestris</i>	175	schwankend

* Schätzung.

ist sie (bezogen auf dieselbe Fläche) durchwegs grösser als die kutikulare Transpiration der entsprechenden Blattoorgane; das jugendliche Periderm bietet offenbar einen geringern Transpirationsschutz als die Kutikula. Möglichkeiten, die Rindentranspiration durch Entquellungen einzuschränken, wurden nicht beobachtet; biologisch dürfte dieser Mangel bedeutungslos sein, da die jugendliche Rinde in den meisten Fällen später durch eine kräftige Borke ersetzt wird.

2. *Die Unterkühlung der Blattoorgane* durch die Verdunstungskälte ist unter unsern Versuchsbedingungen (Dunkelheit, unbewegte Luft) von Art zu Art verschieden und beispielsweise bei *Phyllitis Scolopendrium* (bezogen auf die verdunstete Wassermenge) um ein Vielfaches geringer als bei *Quercus Robur*; den Ursachen dieser spezifischen Verschiedenheiten wurde, weil ausserhalb unserer Fragestellung liegend, nicht nachgegangen. Sie ist ferner von einem Individuum zum andern etwas verschieden (S. 445). Endlich nimmt sie mit steigender Lufttemperatur rasch ab (z. B. Tab. 14); eine einfache rechnerische Behandlung des Unterkühlungsgradienten wurde auf S. 453 versucht. Die durch den Unterkühlungsgradienten bedingte Übersteigerung der kutikularen Transpiration macht z. B. bei *Quercus Robur*, bei einer Lufttemperatur von 30° C, fast die Hälfte der gesamten kutikularen Transpiration aus, die dieselbe Versuchspflanze bei einer Lufttemperatur von 20° C aufwies.

3. *Der Wirkungsgrad des physiologischen Sättigungsdefizites*. Die kutikulare Transpiration nimmt bei den sechs untersuchten Arten nicht linear mit dem physiologischen Sättigungsdefizit zu, sondern im Sinne einer Potentialfunktion, wobei der Exponent den Grad der Krümmung der Kurve angibt. Die mutmasslichen Ursachen dieser Krümmung sind auf S. 456 u. f. besprochen. Bei allen vollständig durchgemessenen Kurven ist der Exponent kleiner als 1, so (im gewogenen Mittel, wobei das Gewicht gleich ist der Zahl der berücksichtigten Messpunkte; S. 459) bei *Quercus Robur* 0.71, bei *Phyllitis Scolopendrium* 0.60, bei *Rhododendron hybridum* 0.52, bei *Prunus Laurocerasus* 0.56 und bei *Abies sibirica* 0.28. Bei *Pinus silvestris* ist sinngemäss kein mittlerer Exponent möglich. — Bei einigen Arten, so bei *Quercus Robur*, sind die Exponenten bei allen untersuchten Individuen und Lufttemperaturen ungefähr gleich; bei andern Arten, so bei *Prunus Laurocerasus*, sind die Schwankungen von Individuum zu Individuum und von Lufttemperatur zu Lufttemperatur sehr gross, ohne dass die Ursachen dieser unterschiedlichen Krümmung der Transpirationskurve heute schon durchsichtig wären.

4. *Der Einfluss der Lufttemperatur auf die kutikulare Transpiration*. Zur bessern Vergleichbarkeit der Messungen haben wir in Tab. 42 allen empirischen Transpirationskurven dieselbe Krümmung gegeben und sie zu diesem Zwecke (einigermassen willkürlich) auf den gemein-

samen Exponenten $0.67 = \sqrt[3]{s^2}$ umgerechnet. In Tab. 42 sind nur die Parameter K aufgeführt ($V = K \cdot s^{0.67}$).

Tabelle 42.

Mittlere Parameter der Kurven der kutikularen Transpiration der Blattorgane, wenn das physiologische Sättigungsdefizit mit dem Exponenten 0,67 versehen wird.

Lufttemperatur ° C	<i>Phyllitis Scolopendrium</i>	<i>Quercus Robur</i>	<i>Prunus Lauro- cerasus</i>	<i>Rhodo- dendron hybridum</i>	<i>Abies sibirica</i>	<i>Pinus silvestris</i>	Diffusions- koeffizient
10	15.60	—	1.37	—	—	—	0.266
20	20.52	1.90	1.87	1.08	0.37	—	0.276
30	26.71	4.90	—	1.42	—	13.23—0.26	0.294
40	—	9.48	—	—	—	—	0.317
50	—	14.94	—	—	—	—	0.336
Mittlere Dichte der Aussen- schichten in μ	4.0/3.2	4.1/2.1	12.3/7.4	10.5/8.0	etwa 5	etwa 40	

Mit Hilfe dieser Parameter lässt sich die jeweilige kutikulare Transpiration der Blattorgane (unter unsern Versuchsbedingungen) in mg je dm² und je h berechnen. Bei *Quercus Robur*, für welche ein grosses Zahlenmaterial vorlag, sind die Werte der Tab. 42 einwandfrei; andere Zahlen (z. B. der Wert von *Prunus Laurocerasus* bei 20° C) sind mit einem gewissen Zufallsmoment behaftet. Bei *Pinus silvestris* wurden mit « von—bis » die Parameter der Kurvenabschnitte 1 und 5 der Versuchspflanze Nr. 13 (Abb. 25) eingesetzt.

Die Tab. 42 lässt zunächst die Grössenunterschiede erkennen, die in der kutikularen Transpiration von einer Art zur andern (unter denselben Versuchsbedingungen und beim selben Sättigungsdefizit und bezogen auf dieselbe Fläche) bestehen; so ist sie bei einer Lufttemperatur von 30° C bei *Phyllitis Scolopendrium* rund 103mal grösser als (nach der Abhärtung) bei *Pinus silvestris* (Versuchspflanze Nr. 13); aus dieser Tatsache wird geschlossen, dass auch die Permeabilität der Blattaussenschichten von *Phyllitis Scolopendrium* wahrscheinlich rund 100mal grösser sein müsse als bei *Pinus silvestris*.

Ferner zeigt die Tab. 42, dass die kutikulare Transpiration bei allen Arten, bei denen sie einer Gesetzmässigkeit gehorcht (*Phyllitis Scolopendrium*, *Quercus Robur*, *Rhododendron hybridum* und *Prunus Laurocerasus*), bei gleichbleibendem Sättigungsdefizit, jedoch bei steigender Lufttemperatur, rasch zunimmt, und zwar rascher als der Zunahme der Diffusionsgeschwindigkeit von Wasserdampf in Luft (letzte Kolonne der Tab. 42) entspricht. Aus dieser Übersteigerung der kutikularen Transpiration bei steigender Lufttemperatur wird geschlossen,

dass mit zunehmender Lufttemperatur die Permeabilität der Blattaussenschichten wächst.

5. *Der Permeabilitätsfaktor q.* Alle jene Faktoren, die irgendwie mit der Permeabilität der Blattaussenschichten, mit dem Quellungs- zustand der Membranen, mit der Diffusionsgeschwindigkeit des Was- sers durch die Membranen und mit der Saugkraft der Zellinhalte zu- sammenhängen, wurden S. 460 im Permeabilitätsfaktor q zusammen- gefasst; er soll ein Ausdruck für alle jene Probleme sein, die wir in der Transpirationsgleichung auf der Diffusionsseite unterbringen müssen. Er kann unter Umständen 998 ‰ des Gewichtes der kutikularen Trans- spirationsgleichung ausmachen (S. 504). Sein zahlenmässiger Wert wird durch die *Krümmung* der Transpirationskurve beeinflusst; deshalb sind die in dieser Arbeit bei den verschiedenen Arten berechneten Permeabi- litäten nicht ohne weiteres miteinander vergleichbar. Um diese Vergleich- barkeit herzustellen, wurde in Tab. 43 der maximale Wert, den der Per- meabilitätsfaktor q bei den verschiedenen Lufttemperaturen erreichen kann, neu berechnet, und zwar für jene Krümmung, die wir erhalten, wenn das S. D. mit dem Exponenten 0.67 versehen wird. Um diese Ver- gleichbarkeit auch fernerhin zu wahren, schlagen wir vor, dass die empirischen Transpirationskurven auch künftighin auf jene Krümmung umgerechnet werden sollten, die man erhält, wenn das physiologische Sättigungsdefizit den Exponenten 0.67 trägt.

Tabelle 43.

Maximale Werte des Permeabilitätsfaktors q bei verschiedenen Lufttemperaturen, wenn das physiologische Sättigungsdefizit mit dem Exponenten 0.67 versehen wird.

Luft- temperatur ° C	<i>Phyllitis Scolo- pendrium</i>	<i>Quercus Robur</i>	<i>Prunus Lauro- cerasus</i>	<i>Rhodo- dendron hybridum</i>	<i>Abies sibirica</i>	<i>Pinus silvestris</i>
10	58.6	—	5.2	—	—	—
20	74.3	6.9	6.8	3.9	1.3	—
30	90.9	16.7	—	4.8	—	45.0—0.9
40	—	29.9	—	—	—	—
50	—	44.5	—	—	—	—

Auf der untersten Zeile der Tab. 42 sind die ungefähren Dicken der Blattaussenschichten angegeben; die Zahl vor dem Bruchstrich ent- spricht der Blattoberseite, die Zahl nach dem Bruchstrich der Blatt- unterseite. Eine Beziehung zwischen der Dicke der gesamten Aussen- schichten oder der Kutikula allein und ihrer mutmasslichen Permea- bilität besteht bei den von uns untersuchten Arten (wie ja in der Lite- ratur schon wiederholt betont wurde) nicht: der Permeabilitätsfaktor von *Phyllitis Scolopendrium* mit einer gesamten Schichtdicke von 3—4 μ (bei freilich sehr dünner Kutikula) ist rund 57mal so gross

wie derjenige von *Abies sibirica* mit einer Schichtdicke von rund 5 μ . Ferner beschlägt der Permeabilitätsfaktor von *Pinus silvestris* mit 0.9—45.0 den gesamten Bereich der übrigen untersuchten Arten, bis hinauf zur Hälfte von *Phyllitis Scolopendrium*. Die *Textur* der Aussen-schichten ist somit ausschlaggebend, nicht ihre Dicke.

Ferner liefern die vier erstgenannten Arten der Tab. 43 den zahlenmässigen Beleg für die unter 4. genannte Schlussfolgerung, wonach die Permeabilität der Blattaussenschichten mit steigender Lufttemperatur wachse. Eine rechnerische Behandlung dieser Permeabilitätsänderungen ist auf S. 463 versucht worden.

6. *Die Entquellungserscheinungen.* Die Gesetzmässigkeiten der kutikularen Transpiration, von denen bis jetzt die Rede war, gelten uneingeschränkt nur bei *Phyllitis Scolopendrium*. Alle übrigen Arten zeigen Transpirationsänderungen, die nur durch Zustandsänderungen der Aussenmembranen (Entquellungen und Quellungen) erklärt werden können. Ein Teil dieser Zustandsänderungen ist irreversibel, ein anderer reversibel.

Die *irreversibeln* Entquellungen werden als « Abhärtung » gedeutet. Sie setzen die kutikulare Transpiration beispielsweise bei *Quercus Robur* (S. 426) und bei *Rhododendron hybridum* (S. 478) auf rund die Hälfte, bei *Pinus silvestris* (Versuchspflanze Nr. 13, S. 505) auf rund einen Fünftel herab. Sie sind z. T. chemisch, z. T. kolloidchemisch (Hysteresis) bedingt. Sie entsprechen der Erscheinung, die in der Ökologie als « Anpassung » bekannt ist.

Die *reversibeln* Entquellungen beruhen offenbar auf einem Entzug von Imbibitionswasser aus den Aussenmembranen. Sie bedingen eine Rückläufigkeit der Transpirationskurven (dass die kutikulare Transpiration bei zunehmendem Dampfdruck der Luft abnimmt) und bewirken somit einen vorübergehenden hydratischen Transpirationswiderstand. Bei *Quercus Robur* (Abb. 6) treten sie bei einem Sättigungsdefizit von rund 25 mm auf, bei *Pinus silvestris* (Versuchspflanze Nr. 10; Abb. 26) bei einem S. D. von rund 34 mm. — Auf diese vorübergehenden Entquellungen erfolgt, im Gegensatz zu den Ahärtungserscheinungen, bei der Rückkehr zu grössern Luftfeuchtigkeiten wieder eine mehr oder weniger vollständige Quellung der Aussenmembranen und damit ein Ansteigen der kutikularen Transpiration; sie wurde besonders eingehend bei *Pinus silvestris* (Versuchspflanze Nr. 13; Abb. 25) ausgemessen, doch auch bei *Quercus Robur* (S. 435), *Rhododendron hybridum* (S. 484) und bei *Abies sibirica* (S. 492) beobachtet.

Zitierte Literatur.

- Arens, K., 1934. Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. *Jahrb. wiss. Bot.*, **80**, 248—300.)
- Bachmann, Fr., 1932. Gedanken zur Transpirationsanalyse. (*Planta*, **16**, 526—533.)
- Brewig, Aug., 1933. Ein Beitrag zur Analyse des Transpirationswiderstandes. (*Planta*, **20**, 734—791.)
- Brown, H. T. and Escombe, F., 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. (*Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B.*, **193**, 223—291.)
- Buscalioni, L. e Pollacci, G., 1901 e 1902. Ulteriori ricerche sull'applicazione delle pellicole di collodio allo studio di alcuni processi fisiologici delle piante ed in particolar modo della traspirazione vegetale. (*Atti dell'Ist. Bot. dell'Univ. di Pavia, Nuova serie*, **7**.)
- Büttner, K., 1935. Bedeutung und Messung der Oberflächenfeuchte für die Transpirationsanalyse. (*Biolog. Zentralblatt*, **55**, 356—360.)
- Dorno, C., 1927. Grundzüge des Klimas von Muottas-Muraigl. (Vieweg, Braunschweig, 177 S.)
- Eglits, M., 1932. Der Einfluss der Infektion auf die Temperatur und die Kohlen-säureabgabe bei Kartoffeln. (*Phytopath. Zeitschr.*, **5**, 343—379.)
- Gäumann, E., 1932. Der Einfluss der Fällungszeit auf die Dauerhaftigkeit des Fichten- und Tannenholzes. (*Angewandte Botanik*, **14**, 387—411.)
- 1935. Der Stoffhaushalt einer Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. (*Berichte der Schweiz. bot. Ges.*, **44**, 157—334.)
- Grahle, A., 1933. Vergleichende Untersuchungen über strukturelle und osmotische Eigenschaften der Nadeln verschiedener Pinusarten. (*Jahrb. wiss. Bot.*, **78**, 203—294.)
- Huber, Br., 1935. Der Wärmehaushalt der Pflanzen. (*Naturwissenschaft und Landwirtschaft*, **17**, 148 S.)
- Kamp, H., 1930. Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. (*Jahrb. wiss. Bot.*, **72**, 403—465.)
- Lansberg, Th., 1935. Quantitative Untersuchungen über die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. (*Jahrb. wiss. Bot.*, **81**, 769—806.)
- Pisek, A. und Cartellieri, E., 1934. Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. (*Jahrb. wiss. Bot.*, **79**, 131—190.)
- Rudolph, K., 1925. Epidermis und epidermale Transpiration. (*Bot. Archiv*, **9**, 49—94.)
- Schmidt, W., 1925. Der Massenaustausch in freier Luft und verwandte Erscheinungen. (*Probleme der kosmischen Physik*, **7**, 118 S. Verlag H. Grand, Hamburg.)
- Schratz, Ed., 1932. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Transpiration und Blattstruktur. (*Planta*, **16**, 17—69.)
- und Fritsche, G., 1932. Über die Bedeutung pflanzlicher Temperaturmessungen bei Transpirationsuntersuchungen am Standort. (*Beih. Bot. Cbl.*, **49**, Ergänzungsband, 438—455.)
- Seybold, A., 1927. Qualitativ-kinematische Betrachtung über die Transpirations- und Diffusionsverhältnisse von Flächen mittlerer Blattgröße. (*Planta*, **4**, 788—811.)
- 1929. Die pflanzliche Transpiration. I. (*Ergebnisse der Biologie*, **5**, 29—165.)
- 1931. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse I. (*Planta*, **13**, 18—28.)
- 1933. Zur Klärung des Begriffes Transpirationswiderstand. (*Planta*, **21**, 353—367.)
- und Füsser, K., 1931. Weitere Beiträge zur Transpirationsanalyse II. (*Planta*, **14**, 77—93.)
-