

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 49 (1939)  
  
**Artikel:** Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration I.  
**Autor:** Gäumann, Ernst / Jaag, Otto  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-33373>

### **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:** 21.02.2026

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

# Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration I.

Von Ernst Gäumann und Otto Jaag.

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

Eingegangen am 5. Dezember 1938.

Inhalt.	Seite
1. Kapitel. Die Methode . . . . .	179
2. Kapitel. Die innere Abhärtung der Pflanzen . . . . .	186
3. Kapitel. Das Verhalten der Pflanzen im Dauerversuch . . . . .	191
§ 1. Ein Dauerversuch mit <i>Phyllitis Scolopendrium</i> (L.) Newm. in un- bewegter und in bewegter Luft . . . . .	191
§ 2. Ein Dauerversuch mit <i>Quercus Robur</i> L. bei Wechsel von Dunkel- heit und Licht . . . . .	195
§ 3. Ein ausfallender Versuch mit <i>Phyllitis Scolopendrium</i> (L.) Newm. .	198
4. Kapitel. Das Verhalten von <i>Amaryllis vittata hybrida</i> . . . . .	200
§ 1. Der Einfluss des Windes auf die gesamtkutikulare Transpiration .	204
I. Die Verhältnisse bei der Lufttemperatur von 20° . . . . .	204
a) Die Analyse des reinkutikularen Anteiles . . . . .	207
1. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit . . . . .	209
2. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit . . . . .	212
b) Die Analyse des substomatären Anteiles . . . . .	215
1. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit . . . . .	218
2. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit . . . . .	221
c) Das Zusammenwirken des reinkutikularen und des substoma- tären Anteiles . . . . .	223
II. Die Verhältnisse bei der Lufttemperatur von 30° . . . . .	226
§ 2. Der Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration . . . . .	228
I. Die reinstomatäre Transpiration bei der Lufttemperatur von 20°	229
1. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit . . . . .	229
2. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit . . . . .	231
II. Die reinstomatäre Transpiration bei der Lufttemperatur von 30°	231
§ 3. Das Verhalten der Pflanze als Ganzes . . . . .	232
Zusammenfassung . . . . .	234
Zitierte Literatur . . . . .	237

In der vorliegenden Mitteilung möchten wir die Versuchseinrichtung und die Methodik beschreiben und über den Einfluss des Windes auf die kutikulare und die stomatäre Transpiration eines einfachen Objektes, *Amaryllis vittata*, berichten.

Aus Gründen der Raumersparnis verzichten wir auf eine Besprechung des Schrifttums und verweisen diesbezüglich auf die Arbeiten von Wrenger (1935), Firbas (1931), Seybold (1929, 1931), Huber (1930), Stålfelt (1932), Gradmann (1923) usw. Dies durfte um so eher geschehen, als unsere Versuche nach einer abweichenden Methode ausgeführt wurden und deshalb mit den Angaben der Literatur nicht ohne weiteres vergleichbar sind. Aus den gleichen Gründen besprechen wir jeweils nur einige wenige, ausgewählte Beispiele; selbstverständlich haben wir zahlreichere Individuen geprüft, als hier behandelt werden.



## 1. Kapitel. Die Methode.

Als Versuchsraum diente ein gegen Feuchtigkeit abgedichteter, fensterloser, vollkommen unterirdischer Keller, dessen Temperatur sich aus eben diesem Grunde mit verhältnismässig geringen Mitteln konstant halten liess; die Temperaturregulierung erfolgte in der üblichen Weise durch Widerstandsdraht, der allseitig an den Wänden angebracht und auf einen Thermoregulator geschaltet war. Die Ventilation des Raumes geschah durch ein besonderes Abzugsrohr.

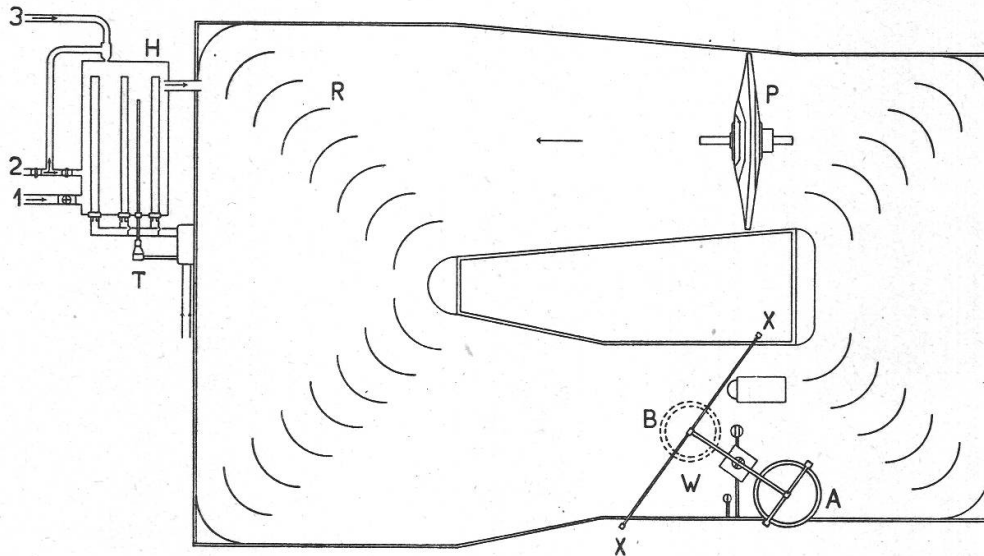


Abbildung 1.  
Grundriss des Windkanales. 1:50. Erklärung im Text.

Inmitten dieses Raumes, allseitig von den Wänden, vom Fussboden und von der Decke entfernt, also vollkommen im freien Luftraum stehend, wurde nach den Plänen der Herren Prof. Dr. J. A c k e r e t und Dr. P. d e H a l l e r vom Aerodynamischen Institut unserer Hochschule ein allseitig geschlossener, in sich zurücklaufender Windkanal gebaut.

Abb. 1 zeigt den Grundriss. Der Propeller *P* treibt die Luft im Kreise herum. Die Querschnittsverengung des Windkanales vor der Meßstrecke, die gebogenen Blechführungen (Umlenkschaufeln) *R* und die Abrundungen an den Ecken dienten der Erzeugung bzw. Erhaltung einer möglichst laminaren (wirbelfreien) Windbewegung. Bei *W* steht die Waage samt der Pflanze; an dieser streicht die Luft vorbei und gelangt nach *P* zurück.

Die jeweils gewünschte Luftfeuchtigkeit wurde\* durch die Einrichtung *H* erzeugt und konstant gehalten. Die Leitung 1 bringt in der jeweils notwendigen Abdrosselung trockene Luft (G ä u m a n n und J a a g, 1936, S. 412) in den Blechkasten *H*. Die Leitung 2 führt Druck-

luft, welche Wasser aus der Leitung 3 in der jeweils notwendigen Menge in den Kasten *H* hineinstäubt; das Ganze wird durch drei Heizrohre, die auf den Thermoregulator *T* geschaltet sind, auf die gewünschte Temperatur gebracht. — Bei Windgeschwindigkeiten über 2 m/sec wurde im Windkanal die durch die Reibung der Luft erzeugte Wärme allmählich grösser als die Wärmeabgabe durch die Wände des Windkanales hindurch. Es war deshalb trotz aller Thermoregulierungen nicht zu vermeiden, dass die Temperatur im Innern des Windkanales im Laufe einer Nacht um einen gewissen Betrag anstieg, bei 2 m/sec um etwa 0.1 °C, bei 6—7 m/sec um einen vollen Grad.

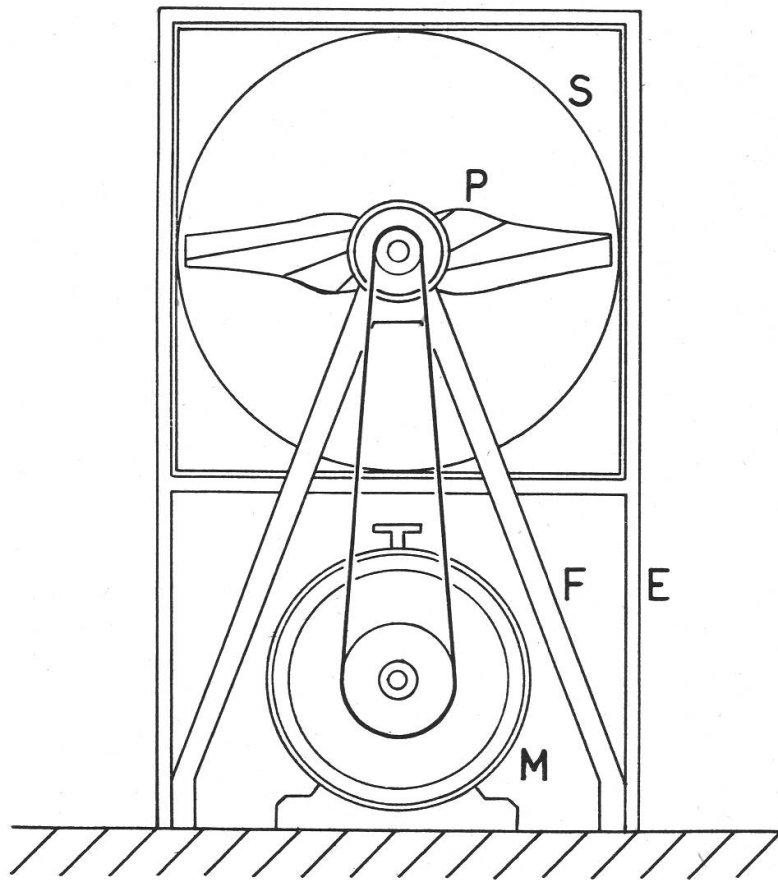


Abbildung 2.  
Querschnitt durch das Gebläse. 1 : 20. Erklärung im Text.

Abb. 2 zeigt in einem etwas grösseren Maßstab einen Querschnitt, Abb. 3 einen Längsschnitt durch den mechanischen Teil der Anlage. Man sieht die freitragende Eisenkonstruktion *E*; sie ist in den Fussboden eingemauert und trägt, aufgeschraubt, die gegen Feuchtigkeit abgedichteten Sperrholzplatten der Wände des Windkanales. Der Elektromotor *M* steht ausserhalb des Windkanales, so dass die Störung der Strömung durch den Antrieb sehr klein ist; er treibt mittels eines Seidenbandes den zweiflügligen Holzpropeller *P*, der seinerseits auf der

Eisenkonstruktion *F* ruht; durch stufenlose Regulierung der Motordrehzahl konnte jede beliebige Windgeschwindigkeit eingestellt und durch Stromregulierung während einer Nacht in der Regel auf  $\pm 2\%$  konstant gehalten werden. Für geringe Windgeschwindigkeiten (unterhalb 2 m/sec) wurde ein anderer, kleinerer Motor eingeschaltet. Die Motorengruppe wurde von Herrn dipl. ing. A. Wälti, damals Assistent für Maschinenbau unserer Hochschule, entworfen und aufgebaut.

Das Gebläse wurde für eine grösste Geschwindigkeit von 16 m/sec bei einer Drehzahl von 1920 t/min entworfen. Die notwendige Leistung ist in diesem Falle rund 3.5 PS. Der Propeller wurde von den Herren

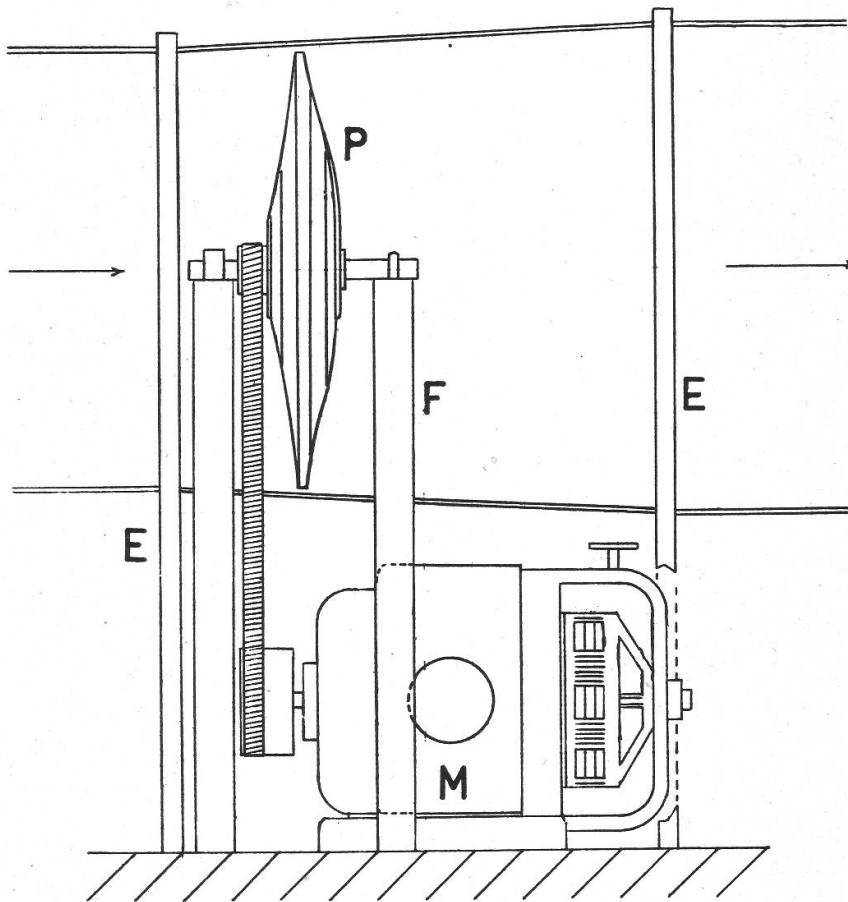


Abbildung 3.  
Längsschnitt durch das Gebläse. 1:20. Erklärung im Text.

Prof. A c k e r e t und Dr. d e H a l l e r ad hoc konstruiert; sein Durchmesser beträgt 900 mm, seine Steigung 0.55 m. Die aus Eisenblech hergestellte runde Führung *S* diente der Ausschälung der Ecken im Bereich des Propellers.

Durch Vergleich der Abbildungen 4 und 1 lässt sich eine Übersicht über die Anordnung der Waage gewinnen; sie war auf der Eisenkonstruktion befestigt und stand, wie aus dem Grundriss ersichtlich, der bessern Zugänglichkeit wegen schräg über dem Windkanal; in Abb. 4

ist sie, zur Vereinfachung der Perspektive, in die Bildebene abgedreht. Die Waagschale *A* ist hochgehängt (über dem Windkanal) und ragt, aus dem soeben genannten Grunde, über den Rand des Windkanales hinaus; sie trägt die Gewichte. Die Waagschale *B* liegt unter dem Windkanal; sie ist an den langen Bügeln *X* befestigt, die an der Aussenwand des Windkanales herunterhängen und diesen umfassen. Die ganze Waage-Einrichtung liegt somit ausserhalb des Windkanales. Auf der

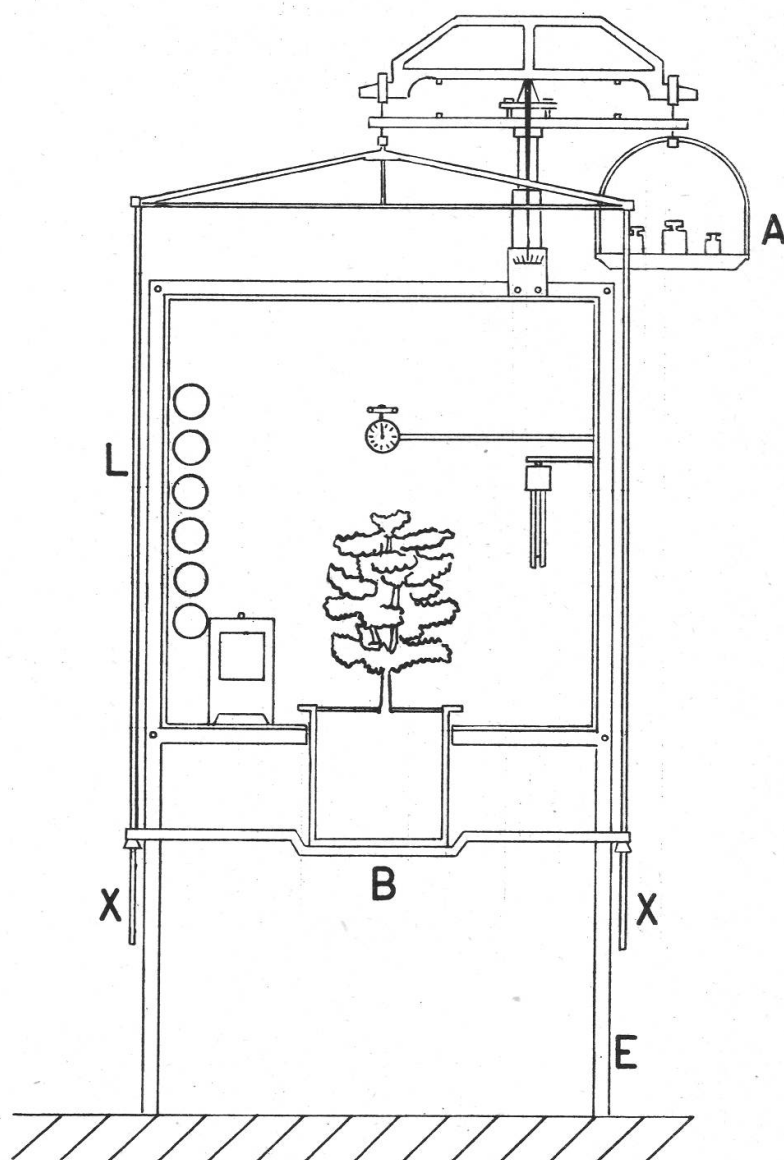


Abbildung 4.

Schnitt durch die Waage. 1 : 20. Erklärung im Text.

Waageschale *B* steht ein Versuchstopf, wie er in unserer frühern Arbeit z. B. in Abb. 2 wiedergegeben wurde (auch seine Abdichtung erfolgte in der gleichen Weise wie dort). Er ragt durch eine runde Öffnung im Boden des Windkanales in diesen hinein. Durch Verstellung der Flügel-



schrauben an den Bügeln X kann die Lage der Waageschale B mitsamt dem Topf derart bemessen werden, dass der Topfrand nach dem Ausschalten der Waage auf dem Boden des Windkanales aufliegt; die Waage war somit während der Versuche nicht belastet, und es ragten (in der Windrichtung) keine festen Teile in den Windkanal hinein als eben die Versuchspflanze. Diese Anordnung wurde getroffen, damit der Topf keine Wirbel erzeugt und damit die Pflanze bei hohen Windgeschwindigkeiten nicht um- bzw. weggeblasen wird.

Hinter der Versuchspflanze war ein Flügelanemometer (für Windgeschwindigkeiten von 0.1—1.0 m/sec) bzw. ein Schalenanemometer (für Windgeschwindigkeiten über 1 m/sec) angebracht; für die Eichung dieser Instrumente sind wir dem aerodynamischen Institut unserer Hochschule zu Dank verpflichtet. Die Messung der Windgeschwindigkeit erfolgte stets während einer Minute; hernach erfolgte die Rückrechnung auf 1 sec. Windgeschwindigkeiten unter 0.1 m/sec wurden nicht verwendet, da wir sie (wegen des grossen Querschnittes des Windkanales) mit einem zweiflügligen Propeller ohne grobe Turbulenz nicht herstellen konnten. Ein elektrisch betriebenes Aspirationspsychrometer diente der Feststellung der Lufttemperatur und der Luftfeuchtigkeit, ein Thermograph und ein Hygrograph der Überwachung dieser beiden Grössen.

Unter « unbewegter » Luft (Windgeschwindigkeit 0) wird vollkommene Windstille im allseitig geschlossenen, gleichmässig temperierten Raum des Windkanales verstanden. Selbstverständlich ist die Luft nur im meteorologischen Sinne unbewegt; im physikalischen Sinne kann ja ein Gas nie « unbewegt » sein. Durch die geringe Eigentemperatur der Blätter und durch das Absinken der (infolge der Transpiration) feuchteren und etwas kühleren Luftschlieren entstehen sogleich Konvektionsströmungen (Autokonvektion); aus Gründen, die wir in einer spätern Arbeit darlegen werden, dürften sich diese höchstens in einem Ausmass von 0.2 mm/sec bewegen.

Für die Versuche mit Licht waren auf der Innenseite des Windkanales (*L* in Abb. 4) meistens sechs Philips-Natriumdampflampen angebracht. Über die physikalische Zusammensetzung und die biologische Wirkung des Na-Lichtes siehe V o s s (1936). Um das Infrarot nach Möglichkeit aufzufangen, lag jede Natriumdampflampe in einem Wassermantel (siehe G ä u m a n n und J a a g , 1938, Abb. 1); bei hohen Luftfeuchtigkeiten wurde das Kühlwasser auf nahezu die Lufttemperatur vorgewärmt, um die Bildung von Kondenswasser zu vermeiden.

Für die eigentliche Durchführung der Transpirationsversuche wurde die Versuchspflanze (über ihre Pflege und Vorbehandlung siehe unsere frühere Mitteilung) nach erfolgter Akklimatisierung im Windkanal austariert; hernach wurde die Waage aus- und der Wind in der gewünsch-

ten Geschwindigkeit eingeschaltet. Nach der entsprechenden Anzahl Stunden (bei der stark transpirierenden *Phyllitis Scolopendrium* nach etwa 4—5 h, bei der schwach transpirierenden *Amaryllis vittata* nach etwa 8—12 h) wurde der Wind ausgeschaltet und die Pflanze wurde zurückgewogen. Die Waage war, bei voller Belastung, auf 20 mg sensibilisiert.

Im Gegensatz zu unsern frühern Versuchen in unbewegter Luft war es also im Windkanal (wegen der durch den Wind bewirkten Schwingungen) nicht möglich, die Waage im labilen Gleichgewicht zu halten und, wie dort, die Wasserabgabe der Pflanze dauernd photographisch zu registrieren; wir konnten nur die Anfangs- und die Endgewichte eines Versuches feststellen und mussten im übrigen annehmen, dass sich die Pflanze in der Zwischenzeit stetig verhielt; es war deshalb in jedem einzelnen Falle notwendig, vor dem Hauptversuch ihr Verhalten zu studieren.

Wir sind uns bewusst, dass unsere Versuchsanordnung nicht den Verhältnissen in der freien Natur draussen, sondern eher einem Modellversuch entspricht. Der Naturwind wirkt stossweise und mit grober Turbulenz; unser Versuchswind ist kontinuierlich und gleitend; da aber eine laminare Luftbewegung später leicht in eine turbulente übergeführt werden kann, möchten wir zunächst den Einfluss der (möglichst) laminaren Luftströmungen untersuchen. Selbstverständlich sind nicht nur die physikalischen Verhältnisse bei turbulenten Windstössen anders als bei kontinuierlich-laminaren Luftströmungen, auch die Ermüdung der Pflanzen gestaltet sich anders. Ferner wurde bei der Bemessung der Windgeschwindigkeit keine Rücksicht auf die tatsächlichen Verhältnisse in der bodennahen Luftschicht genommen; sondern es wurde der ganze Geschwindigkeitsbereich ausgemessen, den die betreffende Pflanzenart überhaupt aushielt. Wie sich diese Belastungsgrenzen zu den ökologischen Bedingungen in der Wirklichkeit verhalten, wird man später beurteilen können, wenn mehr Material vorliegt. Und endlich sind auch unsere Belichtungsverhältnisse (weil unsere Lichtquelle nur Licht strahlt und praktisch gesprochen keine Wärme) in der freien Natur nur mit dem diffusen Tageslicht, z. B. an einem bedeckten Tage, zu vergleichen, dagegen nicht mit der unmittelbaren Sonnenbestrahlung; bei dieser kommt ein neuer Faktor, den wir in der vorliegenden Arbeit noch nicht zu berücksichtigen brauchen, hinzu, der Dampfüberdruck im Blattinnern als Folge der eingestrahlten Wärme. Der Dampfaustausch durch unsere Spaltöffnungen hindurch entspricht also im wesentlichen den Modellversuchen mit multiperforaten Septen, nur dass er, statt an Kupfer- und Goldfolien, an wirklichen Spaltöffnungen durchgeführt wurde.

Die vorliegende Arbeit zeigt erneut, dass man mit Pflanzen (von gelegentlichen Störungen abgesehen) sehr regelmässige Transpirations-

versuche durchführen kann, sofern man die richtigen Objekte auswählt und die folgenden Voraussetzungen beachtet :

1. Die physikalischen Bedingungen (Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Luftbewegung) müssen konstant sein. Bekanntlich bewirken die kleinsten Windströmungen verhältnismässig die grössten Ausschläge.
2. Die Versuchspflanzen müssen unverseht und, wenn möglich mehrere Jahre, im natürlichen Boden richtig eingewurzelt sein. Kontrollversuche mit abgeschnittenen Zweigen und mit amputierten einzelnen Blättern lieferten mitunter abweichende Zahlen, und zwar auch dann, wenn sie unter Wasser abgeschnitten und in Wasser gestellt, also scheinbar optimal mit Wasser versorgt wurden. Die nach den beiden Methoden gewonnenen Werte lassen sich daher nicht ohne weiteres miteinander vergleichen.
3. Die Versuchspflanzen müssen zur Zeit des Versuches ausgewachsen sein; solange sie wachsen, *können* sie sich nicht konstant verhalten, sondern dann lässt sich eben nur der Einfluss des Wachstums auf ihr Verhalten verfolgen. Diese dritte Bedingung bewirkt leider eine starke Verengerung des Kreises der für unsere Methode brauchbaren Pflanzenarten.
4. Die Versuchspflanzen müssen genügend gross sein, damit ihre Transpiration auch bei hoher Luftfeuchtigkeit über den Messfehler der Waage und über den Schwankungsbereich der einzelnen Blätter hinausragt. Eine Eiche, mit der wir uns längere Zeit beschäftigten, besass z. B. rund 250 Blätter mit einer Blattfläche (einfach gerechnet) von 40 dm<sup>2</sup>. Bei einer Versuchsdauer von 8 h betrug somit der Divisor für die Umrechnung der kutikularen Transpiration auf mg/dm<sup>2</sup>/h 640; wenn die Pflanze während der Versuche ein volles Gramm Wasser abgab (also 1 cm<sup>3</sup>), so erscheint dieser Betrag in unsern Tabellen als (rund) 1.6 mg; und wenn zwei Wägungen gar um 10 g auseinanderlagen (und 10 cm<sup>3</sup> Wasser sind eine reichliche Menge Wasser), so bedingte dies eine Schwankung je dm<sup>2</sup>/h um 16 mg !
5. Der Wasservorrat der Versuchspflanzen muss genügend gross sein; sobald der Faktor Wasser ins Minimum tritt, beginnt für die Pflanze und für den Botaniker ein neues Problem.
6. Der Versuch darf nur eine bestimmte (für jede Pflanzenart zu ermittelnde) Zeit dauern, da sich sonst, wegen der Ermüdung und aus andern, später zu besprechenden Gründen, die Transpiration zu ändern beginnt.
7. Die Versuchspflanzen sind auch in der Zwischenzeit in bezug auf Licht, Luft und Wasser gleichmässig zu behandeln, da beispielsweise ein unterschiedlicher Vorrat an Assimilaten mitunter starke Abweichungen der Transpiration bedingen kann.



## 2. Kapitel.

### Die innere Abhärtung der Pflanzen.

In unserer Mitteilung von 1936 haben wir über die Abhärtung der äussern Oberfläche der Pflanzen berichtet; es zeigte sich dort, dass die kutikulare Transpiration der meisten, untersuchten Arten, sobald die Luftfeuchtigkeit ein gewisses Mass unterschreitet, irreversibel auf ein tieferes Niveau sinkt; wir nahmen an, dieser Vorgang beruhe auf einer irreversibeln Entquellung der kutikularen Schichten, und bezeichneten ihn als « Abhärtung ».

Die Versuche über die stomatäre Transpiration im Winde lehren, dass es eine derartige Abhärtung auch bei der stomatären Transpiration gibt. Zwei Beispiele mögen dies belegen.

*Amaryllis vittata* hybrida Nr. 49 hatte einige Wochen lang im Windkanal für orientierende Versuche über den Einfluss des Windes auf die kutikulare Transpiration gedient; sie hatte sich während dieser Zeit, bei Windgeschwindigkeiten bis über 4 m/sec und bei relativen Feuchtigkeiten bis hinunter zu 12 %, vollkommen stetig verhalten, und wir durften vermuten, sie sei von Natur aus abgehärtet. Die orientierenden Versuche wurden sodann mit der oben geschilderten Lichtquelle fortgesetzt, und zwar bei einer Lufttemperatur von 20.2° C und einer relativen Feuchtigkeit von rund 90 %. Die Ergebnisse sind in Abb. 5 graphisch wiedergegeben.

In unbewegter Luft und Dunkelheit betrug die (kutikulare) Transpiration der Pflanze 103 mg/h, in unbewegter Luft und Licht betrug die (Gesamt-)Transpiration 305 mg/h; der stomatäre Anteil der Transpiration beläuft sich also auf 202 mg/h. In den folgenden Nächten wurde der Wind eingeschaltet, und die Gesamttranspiration stieg zunächst, mit zunehmender Windgeschwindigkeit (Abb. 5), in der üblichen Weise an und erreichte bei 1.82 m/sec den Betrag von 375 mg/h. Bei weiterer Steigerung der Windgeschwindigkeit stieg die Transpiration nicht mehr weiter an, sondern begann zu sinken und erreichte bei 4.41 m/sec den Betrag von 298 mg/h. Nun wurde die Transpiration der Pflanze wieder in unbewegter Luft gemessen. Der kutikulare Anteil betrug 99 mg/h; er hatte sich also nicht verändert. Die Gesamttranspiration betrug dagegen nur noch 195 mg/h; der stomatäre Anteil war somit, gegenüber früher, von 202 auf 96 mg/h, also auf weniger als die Hälfte, gesunken, und dies, wir wiederholen es, bei gleichbleibender *kutikularer* Transpiration. Von da weg verhielt sich die Pflanze wochenlang bei Windgeschwindigkeiten bis über 4 m/sec vollkommen gleichmässig: sie hatte offenbar nunmehr ihren Gleichgewichtszustand erreicht.

Dieser Gleichgewichtszustand liegt erheblich tiefer als am Schluss des ersten Versuchsabschnittes; denn dort betrug die Gesamttranspira-



tion der Pflanze bei einer Windgeschwindigkeit von 4.4 m/sec 298 mg/h, während der konstante Wert bei rund 4.4 m/sec am Schluss des zweiten Versuchsabschnittes sich im Bereich von 240 und 250 mg/h bewegt. Zwischen dem Schluss des ersten Versuchsabschnittes und dem Beginn des zweiten (punktierte Linie der Abb. 5) hat somit der Transpirationsrückgang noch weitere Fortschritte gemacht, und zwar im Sinne einer *Nachwirkung*; derartige Nachwirkungen wurden von uns auch früher (1936), z. B. bei *Pinus silvestris*, bei den Veränderungen der *kutikularen* Transpiration beobachtet.

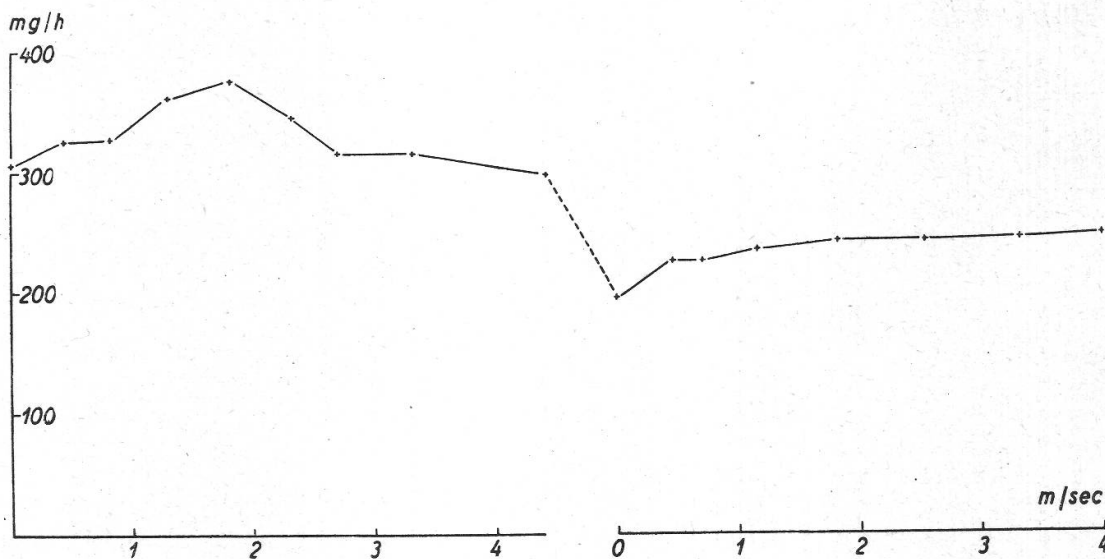


Abbildung 5.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 49). Beispiel einer inneren Abhärtung. Erklärung im Text.

Als zweites Beispiel mag eine Versuchsreihe mit *Haemanthus albiflos* L., einer Amaryllidacee, dienen, die rund 180 Stunden lang, also eine volle Woche dauerte; sie soll dartun, dass nicht nur durch den Wind, sondern (in unbewegter Luft) auch durch erhebliche Lufttrockenheit irreversible Veränderungen der stomatären Transpiration ausgelöst werden können.

Die Versuchspflanze Nr. 28 mit einer Blattfläche (einfach gerechnet) von 26.2 dm<sup>2</sup> hatte zunächst bei einer relativen Feuchtigkeit von rund 90 % und einer Lufttemperatur von rund 20° C während rund 130 Stunden in einem Dauerversuch bei Wechsel von Dunkelheit und Licht, ähnlich dem gleich zu besprechenden, gestanden, ohne irgendwelche Störungen, insbesondere ohne irgendwelche Abnahme der Transpirationsleistung zu zeigen; die Versuchsbedingungen stellten also für sie keine übermässige Belastung dar.

Nach drei Tagen Erholungsurlaub im Gewächshaus wurde die Pflanze in den Dauerversuch gestellt, der uns hier interessiert: genau

gleich wie vorher, nur jetzt in verhältnismässig trockener Luft (relative Feuchtigkeit rund 40 %). Ihre Wasserabgabe wurde, wie immer in unbewegter Luft, andauernd photographisch festgehalten. Während der ersten 5.0 Stunden (Tab. 1) herrschte Dunkelheit; die (kutikulare) Wasserabgabe betrug 9.4 mg/dm<sup>2</sup>/h (liegendes Kreuz der Abb. 5 a). Hernach wurde das Licht eingeschaltet, die Stomata öffneten sich und das Photogramm der Transpirationskurve bog nach unten um. Nach 4.9 h wurde das Licht wieder ausgedreht; bei der spätern Entwicklung des Photogrammes ergab es sich, dass die Öffnungsbewegung der Spalt-

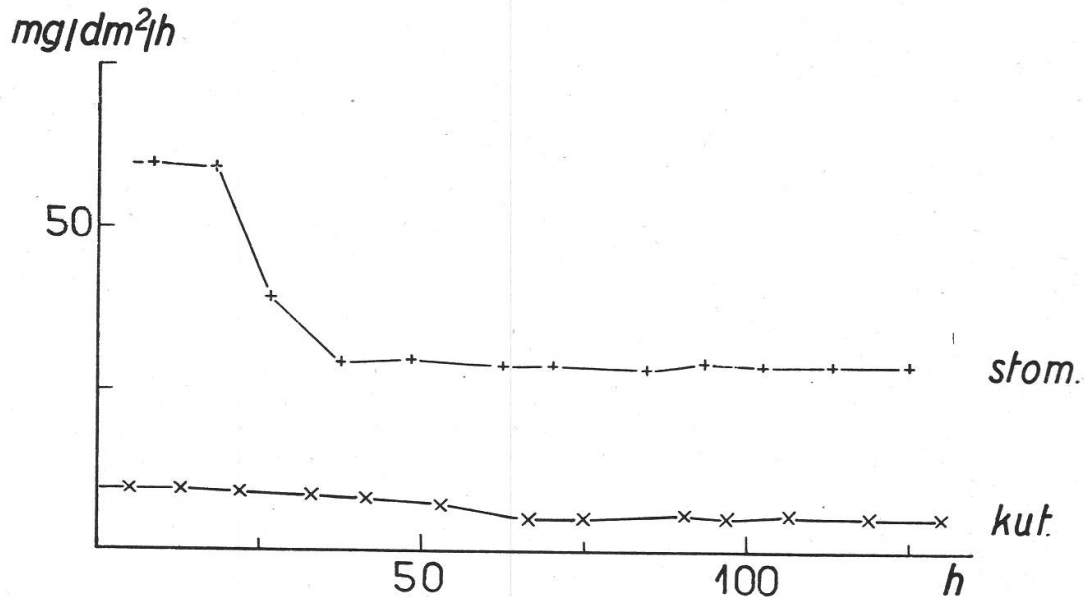


Abbildung 5 a.

*Haemanthus albiflos* L. (Versuchspflanze Nr. 28). Kutikulare und innere Abhärtung im Dauerversuch (Tab. 1). *Kut.* = kutikulare Transpiration, *stom.* = stomatäre Transpiration. Erklärung im Text.

öffnungen 1.5 h gedauert hatte; das geradlinige Kurvenstück, das zur Ermittlung der stomatären Transpiration dienen konnte, war somit 3.4 h lang (2. Versuchsabschnitt der Tab. 1); die Gesamttranspiration der Pflanze hatte während dieser Zeit 68.0 mg/dm<sup>2</sup>/h betragen, die rein stomatäre Transpiration (*Haemanthus albiflos* ist amphistomatisch) somit 58.6 mg/dm<sup>2</sup>/h; dieser Wert ist in Tab. 1 in Klammern beigelegt und in Abb. 5 a als stehendes Kreuz eingetragen.

Der 3. Versuchsabschnitt, d. i. das geradlinige Stück des Photogrammes der kutikularen Transpiration nach dem Schliessen der Spaltöffnungen, dauerte 4.6 h, und die durchschnittliche kutikulare Transpiration bezifferte sich auf 9.5 mg/dm<sup>2</sup>/h.

Beim 4. Versuchsabschnitt war die stomatäre Transpiration gleich gross wie im 2., nämlich 57.9 mg/dm<sup>2</sup>/h. Auch die kutikulare Transpiration des 5. Abschnittes war mit 9.2 mg/dm<sup>2</sup>/h gegenüber früher unverändert.

Tabelle 1.

Dauerversuch mit *Haemanthus albiflos* L. (Versuchspflanze Nr. 28) bei Wechsel von Dunkelheit und Licht. Lufttemperatur 20.0° C. Rel. F. 39—41 %. Physikalisches S. D. 10.5 mm. Lichtquelle 2 Neonlampen; Gesamtstrahlung an der Blattoberfläche 20.7 cal/cm<sup>2</sup>/h.

Versuchsabschnitt		Wasserabgabe in mg/h je dm <sup>2</sup> Blattoberfläche	
Nummer	Dauer in Stunden		
	D      L	D	L
1	5.0	9.4	
2			68.0 (58.6)
3	4.6	9.5	
4			67.3 (57.9)
5	4.0	9.2	
6			47.1 (38.3)
7	6.3	8.3	
8			36.0 (27.9)
9	4.0	7.9	
10			36.0 (28.5)
11	4.4	7.1	
12			33.4 (27.2)
13	4.0	5.2	
14			32.2 (27.0)
15	5.1	5.2	
16			31.8 (26.4)
17	6.2	5.6	
18			33.3 (27.9)
19	3.6	5.2	
20			32.4 (27.1)
21	4.2	5.3	
22			31.9 (26.8)
23	5.8	4.9	
24			32.2 (27.1)
25	4.8	5.2	

Erst der 6. Versuchsabschnitt brachte eine Überraschung: die stomatäre Transpiration war erheblich kleiner geworden; sie betrug nur noch 38.3 mg/dm<sup>2</sup>/h, also nur noch rund zwei Drittel des ursprünglichen Wertes. Dieser Rückgang der stomatären Leistungsfähigkeit von 57.9 auf 38.3 mg/dm<sup>2</sup>/h hat sich *zwischen* dem 4. und 6. Versuchsabschnitt vollzogen, also im Sinne einer Nachwirkung; denn im 4. Versuchsabschnitt war das Photogramm noch vollkommen geradlinig gewesen, und im 6. Abschnitt verlief es auch wieder vollkommen geradlinig, nur weniger steil als im 4. Abschnitt.

Der Rückgang der stomatären Leistungsfähigkeit war jedoch mit dem 6. Versuchsabschnitt noch nicht zu Ende, sondern er rollte zwi-

schen dem 6. und dem 8. Abschnitt noch weiter; denn der 8. Versuchsabschnitt zeitigte nur noch eine stomatäre Leistung von  $27.9 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ , und zwar wiederum in einem *geradlinigen* Photogramm; der Abstieg war also, wiederum als innere Nachwirkung, *zwischen* dem 6. und dem 8. Versuchsabschnitt erfolgt.

Vom 8. Versuchsabschnitt weg verlief die stomatäre Transpiration bis zur 150. Versuchsstunde vollkommen gleichmässig und waagrecht, also ohne autonome periodische Schwankungen, wie sie z. B. von Hermann (1931) bei *Triticum*, *Amelanchier* usw. beobachtet worden sind.

Dieser Rückgang der stomatären Leistungsfähigkeit zwischen dem 4. und dem 8. Versuchsabschnitt scheint sich im wesentlichen unabhängig von der kutikularen Leistungsfähigkeit zu vollziehen; denn die kutikulare Transpiration betrug im 5. Versuchsabschnitt noch unverändert  $9.2 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ . Immerhin begann nun auch bei der Versuchspflanze Nr. 28 die kutikulare Abhärtung einzusetzen; denn vom 7. Versuchsabschnitt weg sinkt die kutikulare Leistung allmählich bis auf rund  $5.2 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ , also bis auf fast die Hälfte der ursprünglichen Leistung; erst vom 13. Versuchsabschnitt an war die kutikulare Abhärtung beendet und verlief die Kurve der kutikularen Transpiration in Abb. 5 a wieder waagrecht. Die kutikulare Abhärtung ging somit bei *Haemanthus albiflos* erheblich langsamer vor sich als bei den in unserer frühern Mitteilung (1936) beschriebenen Pflanzenarten; vielleicht steht dieser Unterschied mit der Mächtigkeit ihrer Kutikula in Beziehung.

Nach Abschluss der Versuchsreihe, d. h. nach Beendigung des 25. Versuchsabschnittes der Tab. 1, wurde die Versuchspflanze während rund 40 Stunden in den ersten Versuch, bei einer rel. Feuchtigkeit von rund 90 %, zurückgestellt. Der Leistungsabfall der kutikularen und der stomatären Transpiration, der durch die Abb. 5 a ausgewiesen wird, blieb bestehen; sowohl der kutikulare (was durch unsere frühere Mitteilung bekannt war) als auch der stomatäre Leistungsabfall sind also irreversibel.

Wir möchten den irreversibeln Leistungsabfall der stomatären Transpiration, der durch die Abb. 5 und 5 a dargestellt wird und der neben der kutikularen Abhärtung und, soweit unsere Kenntnisse reichen, unabhängig von dieser einhergeht, auf eine « *innere Abhärtung* » der Pflanze zurückzuführen. Es handelt sich bei dieser inneren Abhärtung, wie bei der kutikularen Abhärtung, um eine *einmalige* Umstellung der Pflanze, welche Umstellung z. T. durch eine irreversible Entquellung der inneren Oberfläche der Pflanzen bedingt sein mag, z. T. durch Veränderungen im Plasmakörper. Die Erforschung ihrer Ursachen liegt ausserhalb des Rahmens der vorliegenden Mitteilung; sie interessiert uns hier nur in methodologischer Hinsicht.



Diese innere Abhärtung tritt, soweit unsere Erfahrungen reichen, weniger allgemein auf als die früher beschriebene kutikulare Abhärtung. Immerhin bewirkt sie dort, wo sie sich einstellt, eine empfindliche Nullpunktsverlagerung. Dies hat, im Rahmen der uns hier interessierenden Fragen, versuchstechnisch zur Folge, dass man bei Arten, die zu derartigen Entquellungen neigen, dahin arbeiten muss, vor Beginn der Hauptversuche sowohl die kutikulare als die innere Abhärtung herbeizuführen, damit sich das betreffende Exemplar nachher konstant verhält.

In ökologischer Hinsicht lehrt das Vorhandensein dieser innern Abhärtung, dass die innere Oberfläche der Pflanzen stärker, als wir es uns gemeinhin vorstellen, durch die Aussenbedingungen in Mitleidenschaft gezogen werden kann; dadurch werden Schutzeinrichtungen der innern Oberfläche (z. B. die Kutinisierung der Atemhöhle) ohne weiteres verständlich.

### 3. Kapitel.

#### Das Verhalten der Pflanzen im Dauerversuch.

Die kutikulare Transpiration in unbewegter Luft, über die wir in unserer frühern Mitteilung (1936) berichtet haben, verläuft, mit wenigen Ausnahmen, sehr regelmässig, sofern man die Voraussetzungen beachtet, die soeben am Schluss des ersten Kapitels kurz aufgezählt wurden.

Die kutikulare und erst noch die stomatäre Transpiration im Winde weisen dagegen einen erheblich grösseren Schwankungsbereich auf und bieten dementsprechend auch grössere methodologische Schwierigkeiten. Wir möchten zunächst an Hand einiger Dauerversuche mit zwei Versuchsarten, *Phyllitis scolopendrium* und *Quercus robur*, die Frage besprechen, unter welchen Voraussetzungen unsere Methode verwendbar ist und wann nicht.

#### § 1. Ein Dauerversuch mit *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. in unbewegter und in bewegter Luft.

Versuchsfrage: Wie gestaltet sich die kutikulare Transpiration einer bestimmten Versuchspflanze in unbewegter und in bewegter Luft, wenn man sie in völliger Dunkelheit während mindestens 120 Stunden ununterbrochen transpirieren lässt; dies setzt voraus, dass sie während dieser Zeit ausschliesslich von den vorhandenen Assimilaten leben und mit ihnen ihre Arbeit bestreiten muss.

Das untersuchte Exemplar (Nr. 48) besass 9 Wedel mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 6.94 dm<sup>2</sup>. Es war, weil klein, versuchstechnisch ungünstig; wir wollten jedoch nicht unsere grössern, jahrelang sorgfältig gezogenen Pflanzen in Gefahr bringen. Im Ernstfall (1936, S. 469) pflegten wir beispielsweise ein Exemplar mit 26 Wedeln und einer Fläche (einfach gerechnet) von 23.51 dm<sup>2</sup> zu verwenden; dementspre-

chend glichen sich im Ernstfall auch die Schwankungen der einzelnen Wedel noch stärker aus als bei dem gleich zu besprechenden Beispiel.

Die Pflanze wurde zunächst in unbewegter Luft, wie wir sie in unserer Mitteilung vom Jahr 1936 verwendet haben, geprüft; über die Grössenordnung der Konvektionsströmungen in dieser « unbewegten » Luft werden wir später berichten. Die Pflanze wurde in der früher beschriebenen Weise abgedichtet und in den früher beschriebenen Versuchsraum gebracht; nach 4 Stunden (Akklimatisation und Spaltenschluss !) begannen wir ihre Transpiration photographisch festzuhalten, und zwar ununterbrochen während 138 Stunden.

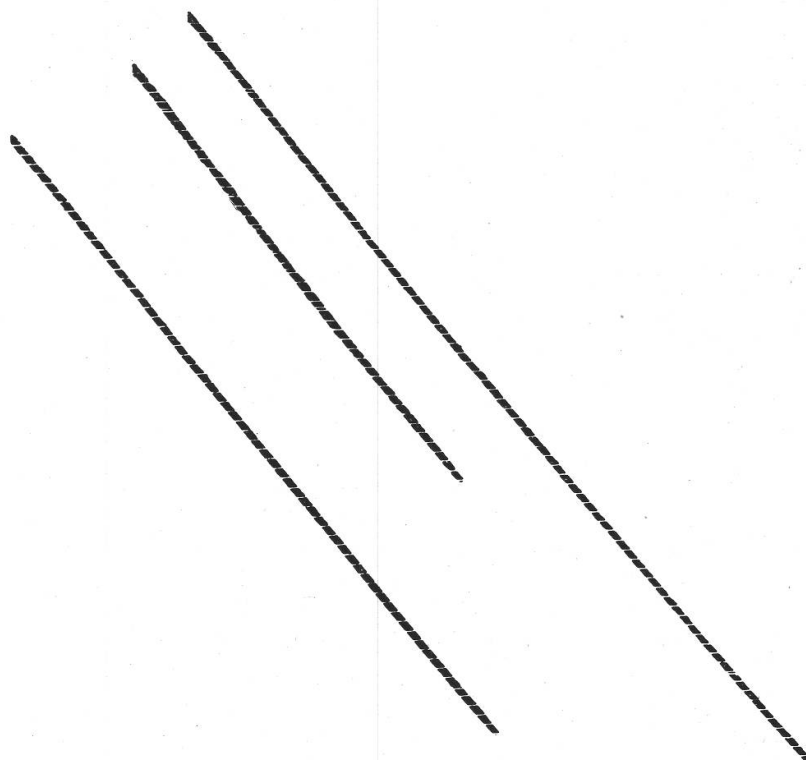


Abbildung 6.  
*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze  
Nr. 48). Photogramme der kutikularen Transpiration in  
unbewegter Luft nach 80—90stündiger Versuchsdauer.  
 $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Abbildung 6 gibt einige willkürlich herausgegriffene Photogramme nach 80—100stündiger Versuchsdauer verkleinert wieder; sie wurden unmittelbar auf Grund unserer Originale klischiert; die dünnen Skalenstriche sind deshalb auf dem Klischee nicht überall deutlich sichtbar. Man erkennt aber, und darauf kommt es hier an, den fast mathematisch geradlinigen Verlauf der kutikularen Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* in unbewegter Luft, auch nach 4 Tagen und Nächten in ununterbrochener Dunkelheit, sofern nur der Wasservorrat der Pflanze genügend gross ist. Das oberste Kurvenstück entspricht einer Transpira-

tionsleistung von  $109.5 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ , das mittlere einer solchen von  $111.3 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  und das unterste einer Leistung von  $105.7 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ . Die Länge (d. i. die Abszisse) des mittlern Kurvenstückes beträgt z. B.  $5.08 \text{ h}$  und die Gesamtleistung der Pflanze  $1580 \text{ mg/h}$ , die Länge des untersten Kurvenstückes beträgt  $7.58 \text{ h}$  und die Gesamtleistung der Pflanze  $1555 \text{ mg/h}$ . Die Abb. 6 vermag besser als Worte die Leistungsfähigkeit der angewandten Methode zu veranschaulichen.

Um die Darstellung nicht zu überlasten, geben wir die einzelnen Zahlen dieses Dauerversuches nicht in einer Tabelle wieder, sondern

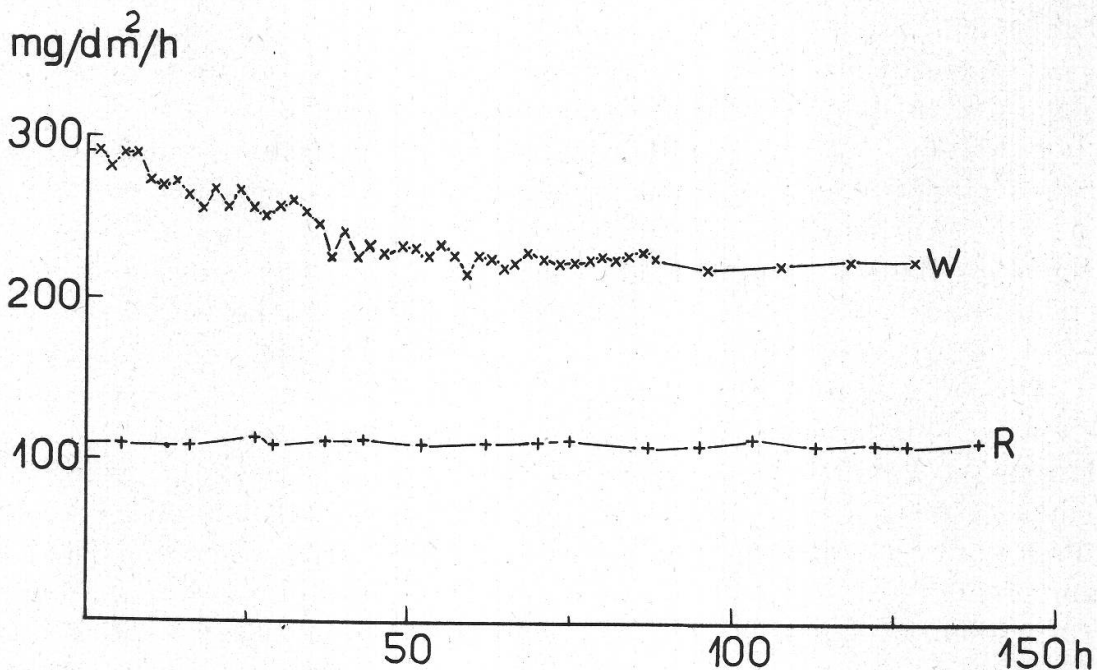


Abbildung 7.

***Phyllitis Scolopendrium*** (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 48). Kutikuläre Transpiration im Dauerversuch. Rel. Feuchtigkeit 48—52 %. Lufttemperatur  $21.4\text{—}21.6^\circ \text{ C}$ . Barometerstand rund 714 mm.

*Stehende Kreuze*: Unbewegte Luft (Kurve R = Ruhe).

*Liegende Kreuze*: Windgeschwindigkeit von meist  $2.5\text{—}2.8 \text{ m/sec}$  (Kurve W = Wind).

stellen sie in Abb. 7 graphisch dar. Wir sehen (stehende Kreuze): in den ersten  $5.8 \text{ h}$  betrug die kutikuläre Transpiration unserer Versuchspflanze je  $\text{dm}^2/\text{h}$   $110.0 \text{ mg}$ , im Mittel der folgenden  $9.8 \text{ h}$   $109.3 \text{ mg}$ , im Mittel der folgenden  $10.9 \text{ h}$   $114.0 \text{ mg}$  usw. Der tiefste Wert (er lag zwischen  $75.3$  und  $87.0 \text{ h}$ ) beträgt  $108.8 \text{ mg}$ , der höchste Wert (er lag zwischen  $26.5$  und  $29.2 \text{ h}$ )  $114.0 \text{ mg}$ . Das ganze Streuungsband, verursacht durch Schwankungen im Verhalten der Pflanze und durch Methoden- und Ablesefehler, beträgt somit während voller  $138 \text{ h}$  bei unserem Versuchsexemplar in unbewegter Luft  $5.2 \text{ mg}$ : nicht nur tritt



während dieser Zeit keinerlei Ermüdung ein, sondern die Pflanze verhält sich in überraschender Weise konstant. Es ist also klar, dass man mit einer derartigen Pflanze lange Zeit und unbedenklich Versuche durchführen darf.

Weniger günstig liegen die Verhältnisse bei der kutikularen Transpiration im Winde. Nach Abbruch des soeben beschriebenen Versuches in unbewegter Luft wurde die Versuchspflanze Nr. 48 für 3 Tage, zur Erholung, ins Gewächshaus gestellt und hernach in den Windkanal gebracht und, nach einer Akklimatisierung von 4 h, einem konstanten Winde von 2.5—2.8 m/sec (mit gelegentlichen kurzen Ausschlägen bis auf 3.1 m/sec) ausgesetzt. Während der ersten 86 h wurde die Wasserabgabe jede zweite Stunde gewogen, nachher etwa jede 8. Stunde (liegende Kreuze der Abb. 7). Die kutikulare Transpiration verlief, im Gegensatz zu dem soeben geschilderten Verhalten in unbewegter Luft, schon in den ersten 8 Stunden ziemlich unregelmässig, sank sodann, nach der 8. Stunde, von 290.3 mg/dm<sup>2</sup>/h auf 273.8 mg/dm<sup>2</sup>/h (also fast um 10 %), verlief dann, bis zur 34. Stunde, innerhalb eines langsam sich neigenden Bandes zwischen 275 und 250 mg/dm<sup>2</sup>/h, sank dann nochmals ab und bewegte sich bis zum Schluss des Versuches in einem Band zwischen 220 und 240 mg, also mit einer Streuung von rund  $\pm 5\%$ .

Dieses Absinken der kutikularen Transpiration ist für das Verhalten im Winde kennzeichnend; es tritt bei allen untersuchten Exemplaren von *Phyllitis Scolopendrium* in ähnlicher Weise auf. Seine Ursachen (warum die Pflanzen im Winde ermüden und ohne Wind nicht) sollen später einmal untersucht werden. Im vorliegenden Zusammenhang genügt es festzustellen, dass dieses Absinken nicht auf einer irreversibeln Abhärtung und auch nicht auf einem Mangel an Assimilaten beruht; wir liessen beispielsweise die Versuchspflanze Nr. 48 unmittelbar nach den 128 h Wind noch während 8 h in unbewegter Luft transpirieren und erhielten eine mittlere kutikulare Transpiration von 108.1 mg/dm<sup>2</sup>/h : trotz 5 Tagen und 5 Nächten ununterbrochener Belastung durch den Wind ist also die Versuchspflanze sich gleich geblieben.

Wie müssen wir angesichts der Kurve *W* der Abb. 7 (und der übrigen, ähnlichen Kurven) vorgehen, um bei der Untersuchung der Transpiration, im Winde einigermaßen reproduzierbare Werte zu erhalten? Die beste Lösung wäre, *Phyllitis Scolopendrium* zunächst 50 h leer laufen zu lassen und erst dann ihre Transpirationswerte aufzunehmen; diese Werte wären vielleicht nicht vollkommen natürlich, doch für die betreffende Pflanze irgendwie endgültig. Aus praktischen Gründen (Zeit- und Stromverbrauch) ist dieser Weg nicht gangbar. Wir behielten uns, indem wir jeweils den Versuch nur zu Beginn der Nacht und nur 4—5 Stunden laufen liessen; da die Wasserabgabe nicht jede zweite Stunde, sondern erst am Schluss der 4—5 Stunden gewogen



wurde, erhielten wir auf diese Weise einen Mittelwert aus den kurzfristigen Schwankungen des Anfangsstückes der Abb. 7; er dürfte mit einer Streuung von etwa  $\pm 3\%$  behaftet sein.

Wird jedoch die Windgeschwindigkeit höher angesetzt als in Abb. 7, z. B. auf 4 m/sec, so liefert *Phyllitis Scolopendrium* überhaupt keine konstanten Transpirationswerte mehr, sondern die Beträge der kutikularen Transpiration sinken, sofern man sie stündlich misst, von Anfang an ab, und zwar innerhalb der ersten 5 Stunden um etwa 15%; nachher streben sie ähnlich stufenweise einer Gleichgewichtslage zu wie in der Kurve W der Abb. 7. Hier ergeben sich also nur dann brauchbare Werte, wenn man mit der Wägung immer gleich lang zuwartet, also beispielsweise immer vier Stunden.

Diese leichte Ermüdbarkeit im Winde ist nicht bei allen Pflanzenarten vorhanden; sie fehlt z. B. bei *Amaryllis vittata*. Man muss deshalb vor Einleitung der Hauptversuche die Tragfähigkeit jeder einzelnen Pflanzenart feststellen.

## § 2. Ein Dauerversuch mit *Quercus Robur* L. bei Wechsel von Dunkelheit und Licht.

In dem soeben besprochenen Beispiel von *Phyllitis Scolopendrium* wurden nur die Schwankungen der kutikularen Transpiration im dauernden Winde untersucht. Die Versuche mit der Stieleiche sollen zeigen, inwiefern der Wechsel von kutikularer und stomatärer Transpiration im Windkanal reproduzierbare Werte ergibt.

Wir fragen uns zunächst: wie gestalten sich die kutikulare und die stomatäre Transpiration der Stieleiche im Dauerversuch in unbewegter Luft? Hierüber gibt die Abb. 8 eine Antwort; ihre Werte wurden mit der Versuchspflanze Nr. 35 (nach erfolgter Abhärtung) gewonnen. Das Exemplar besass eine Blattfläche (einfach gerechnet) von 29.53 dm<sup>2</sup>. Der Abzug für die Rindentranspiration betrug 96 mg.

Die kutikulare Transpiration dieser Versuchspflanze wurde zunächst (nach erfolgter Akklimatisierung) während 87 h in ununterbrochener Dunkelheit photographiert. Die Werte schwanken zwischen 8.5 und 6.9 mg/dm<sup>2</sup>/h (stehende Kreuze der Abb. 8); sie sind also ausserordentlich gleichmässig. Doch liefern nicht alle Exemplare von *Quercus Robur* derart schöne Ergebnisse; es kann bei andern Individuen vorkommen, dass schon nach 24 h eine durchgehende Abnahme der kutikularen Transpiration um beispielsweise 10—20% eintritt (« Ermüdungsphase ») und hernach eine deutliche Übersteigerung (bis um einen Viertel; « Übermüdungsphase »). Worauf diese unterschiedliche Ausdauer der einzelnen Pflanzen beruht, vermögen wir nicht zu entscheiden.

Nach 87 h wurden zwei Neonlampen eingeschaltet, die in einem Abstand von 70 cm von der Pflanze befestigt waren und im Bereich

der Krone eine Energie von  $78 \cdot 10^{-5}$  cal/cm<sup>2</sup>/sec lieferten (Sperrschicht-photozelle). Nunmehr setzte die stomatäre Transpiration ein, welche die Gesamttranspiration auf 41.3—51.7 mg/dm<sup>2</sup>/h steigen liess; über die Dauer der Öffnungsbewegung der Stomata haben wir 1937 anderweitig berichtet. Die Streuung der Werte der stomatären Transpiration ist, wie stets, grösser als bei der kutikularen Transpiration; da jedoch ihr Band nur ungefähr  $\pm 5\%$  breit ist, so bleiben die Werte in ihrer Gesamtheit, trotz der 45stündigen Dauer dieses Versuchsabschnittes, für die Auswertung brauchbar.

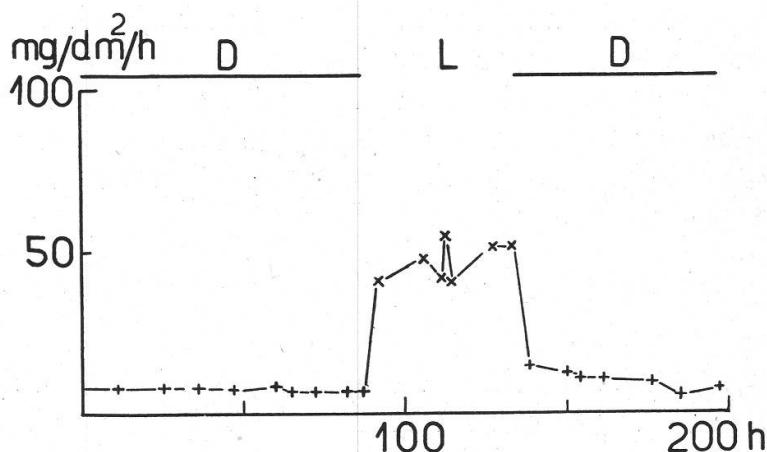


Abbildung 8.

**Quercus Robur** L. (Versuchspflanze Nr. 35). Kutikulare und stomatäre Transpiration im Dauerversuch bei unbewegter Luft. Rel. F. 49—52 %. Lufttemperatur 19.4—19.8° C. Barometerstand rund 712 mm. D = Dunkelheit (kutikulare Transpiration). L = Licht (kutikulare + stomatäre Transpiration).

Nach der 132. Stunde wurde das Licht ausgedreht und die Transpiration sank, im Rahmen der für die Schliessbewegung der Stomata notwendigen Zeit, auf die kutikuläre Quote zurück. Die Pflanze ist offenbar etwas übermüdet; ihre Transpirationswerte liegen deutlich höher als im ersten kutikularen Abschnitt und streuen verhältnismässig stark 5.7—15.3 mg/dm<sup>2</sup>/h); sie sind jedoch immer noch brauchbar, da sie sich nur um wenige mg über oder unter dem ursprünglichen (« richtigen ») Wert der kutikularen Transpiration bewegen. Nach 197 h wurde der Versuch abgebrochen, und die Pflanze wurde zur Erholung 3 Tage ins Gewächshaus zurückgestellt.

Wie verhält sich nun dieselbe Versuchspflanze Nr. 35 beim selben Wechsel von Dunkelheit und Licht, jedoch bei dauerndem Winde? Die Antwort finden wir in Abb. 9; diese geht zwar über den Rahmen der

vorliegenden Mitteilung hinaus, beleuchtet jedoch die Verwendbarkeit unserer Untersuchungsmethode.

Die Pflanze wurde nach der dreitägigen Erholung in den Windkanal gestellt und, nach der Akklimatisierung, zunächst während 87 h in Dunkelheit einem dauernden Winde von 2.9—3.4 m/sec (mit kurzen, stossartigen Schwankungen bis 3.7 m) ausgesetzt. Die kutikulare Transpiration war in den ersten 10 h ziemlich gleichmässig und betrug im Mittel 27.8 mg/dm<sup>2</sup>/h; während der folgenden 29 h sank sie allmählich auf 11.6 mg und verharrete sodann während 48 h in einem Streuungs-

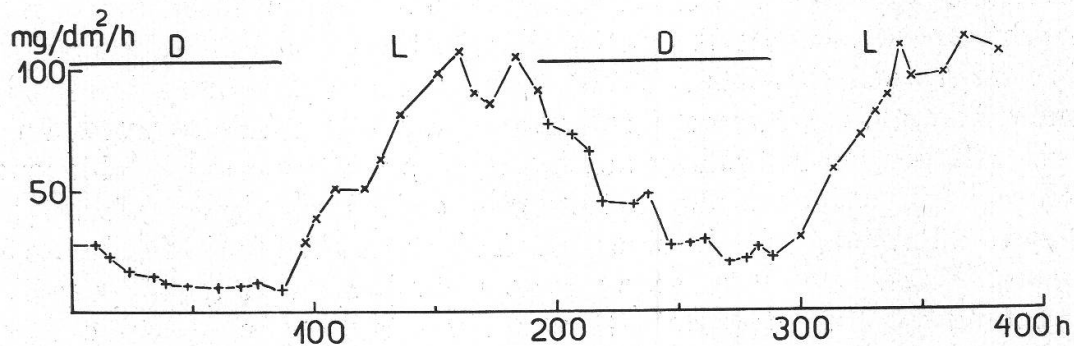


Abbildung 9.

**Quercus Robur** L. (Versuchspflanze Nr. 35). Kutikulare und stomatäre Transpiration im Dauerversuch *im Wind* (rund 3.2 m/sec). Rel. F. rund 50 %. Lufttemperatur rund 20° C. Barometerstand rund 714 mm. D = Dunkelheit (kutikulare Transpiration). L = Licht (kutikulare + stomatäre Transpiration).

band zwischen 9.4 und 12.2 mg. Über die Ursachen, warum die kutikulare Transpiration in unbewegter Luft während 87 h genau auf demselben Werte verharret (Abb. 8), im Winde dagegen, unter den sonst gleichen Bedingungen, auf weniger als die Hälfte zurückgeht (Abb. 9), werden wir später zu sprechen haben. Uns beschäftigt vorläufig nur die Frage, in welcher Weise wir im Windkanal reproduzierbare Werte erhalten können. Dies geschieht bei **Quercus Robur** am besten durch Verwendung des arithmetischen Mittels aus den ersten 6—8 Versuchsstunden; denn es ist versuchstechnisch nicht möglich, bei Serienversuchen für jeden einzelnen Wert die Apparatur erst 40 h leer laufen zu lassen, ehe die endgültigen Messungen beginnen.

Wir bedauern es, dass wir nicht bei allen Versuchspflanzen die Transpiration im Winde nach genau dem gleichen Verfahren messen können, sondern das eine Mal (bei **Phyllitis Scolopendrium**) auf die Wasserabgabe während der 1.—4. Stunde und das andere Mal (bei **Quercus Robur**) auf die Wasserabgabe während der ersten 6—8 Stunden abstellen müssen. Da unser Ziel die *Reproduzierbarkeit* der Werte war, nahmen wir diese Nachteile in Kauf. Sie treten ja erst dann in Er-



scheinung, wenn wir die Transpiration (im Winde) von *Phyllitis* z. B. mit derjenigen von *Quercus* vergleichen wollen, und sie lassen sich auch in diesem Falle hinlänglich ausschalten, wenn wir uns jeweils erinnern, welche Abweichungen durch die Verschiedenheiten des Verfahrens bedingt werden.

Nach 87 h wurde das Licht eingeschaltet. Die Strahlungsenergie war gleich gross wie im vorangehenden Versuch. Während die stomatäre Transpiration in unbewegter Luft innert weniger als 5 Stunden ihren vollen Wert erreichte (Abb. 8), steigt sie im Winde bis zur 151. Stunde an, also während 64 h; erst dann hat sie ihren vollen Wert erreicht, auf dem sie, mit den üblichen Schwankungen, während 41 h (bis zum Ausschalten des Lichtes) verharrte. Die Ursachen dieses langsamen Anstieges der stomatären Transpiration im Winde werden uns in einer folgenden Mitteilung beschäftigen; sie können in verschiedenen Richtungen gesucht werden, entweder in einer langsamern Öffnung der Stomata im Winde, oder in einer Insuffizienz des Wassernachschubes im Winde; diese mag insbesondere mit dem durch die vorangegangene Verdunkelung verursachten Defizit an Assimilaten zusammenhängen, entsprechend den Untersuchungen von Pisek und Cartellieri; man darf sich vielleicht vorstellen, dass die Pflanze nach 87 Stunden Dauer-versuch im Dunkeln zunächst gar nicht mehr in der Lage ist, den für die stomatäre Transpiration notwendigen Wassernachschub zu leisten, sondern erst die hierfür notwendigen Assimilate herstellen muss. Oder man kann sich endlich, was uns am wahrscheinlichsten dünkt, vorstellen, dass die Verzögerung in der Reaktion der Pflanze auf eine ähnliche Ermüdung der Pflanze im Wind zurückzuführen ist, wie wir sie soeben für *Phyllitis Scolopendrium* beschrieben haben.

Nach der 192. Stunde wurde das Licht ausgedreht, und die Transpiration sank allmählich auf ihren kutikularen Anteil zurück; dieser lag etwa 10 mg über dem ursprünglichen Wert. Nach der 289. Stunde wurde das Licht wieder eingeschaltet; die stomatäre Transpiration stieg allmählich auf ihren vollen Betrag, auf dem sie bis zum Abbruch des Versuches, nach der 382. Stunde, verharrte.

Diese Versuchsreihe mag zeigen, dass man bei ein und derselben Pflanze während 16 Tagen und Nächten ununterbrochen und störungsfrei die Transpiration im Windkanal messen kann.

### § 3. Ein ausfallender Versuch mit *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm.

Selbstverständlich kann trotz aller Vorsicht eine Versuchspflanze gelegentlich versagen, worauf die betreffende Reihe abgebrochen werden muss und wertlos wird. Die Transpirationswerte einer derartigen verunglückten Versuchsreihe sind in Abb. 10 dargestellt. Es handelt

sich um *Phyllitis Scolopendrium* Nr. 43, mit 13 Wedeln und einer Blattfläche (einfach gerechnet) von 8.48 dm<sup>2</sup>.

Die Pflanze zeigte keine Besonderheiten und lieferte bis zu Windgeschwindigkeiten von 1.84 m/sec normale Werte (Abb. 10). Dann begann ihre kutikulare Transpiration etwas zu steigen; auch das war nicht überraschend; denn derartige Anstiege kommen auch bei andern Individuen vor. Während aber diese Anstiege bei diesen andern Individuen nur auf eine kurze Strecke hin erfolgten, wuchs die Transpiration der Versuchspflanze Nr. 43 mit zunehmender Windgeschwindigkeit

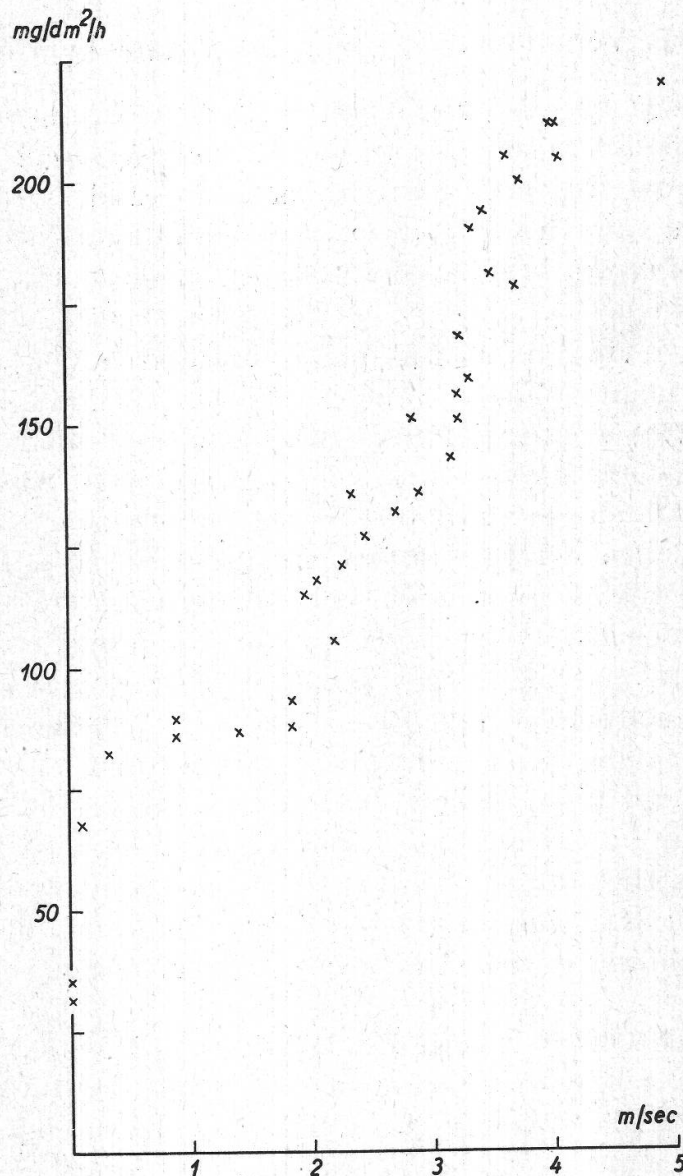


Abbildung 10.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 43). Der Einfluss des Windes auf die kutikulare Transpiration. Rel. F. 93 %. Lufttemperatur 20.6—20.9° C. Barometerstand etwa 716 mm.

immer stärker und stieg bei 4.97 m/sec auf volle 219.3 mg/dm<sup>2</sup>/h, das bei einer Luftfeuchtigkeit von 93 % ! Dann begannen die Wedel an den Rändern zu vergilben und die Pflanze sagte damit ihren Dienst auf.

Die Versuchspflanze Nr. 43 erträgt also aus irgendwelchen Gründen Windgeschwindigkeiten über 2 m/sec nicht mehr und wird durch sie innerlich geschädigt. Viel Zeit und Arbeit ging uns durch derartige refraktäre Individuen verloren.

#### 4. Kapitel.

##### Das Verhalten von *Amaryllis vittata hybrida*.

Wir möchten unsern Bericht mit *Amaryllis vittata hybrida*, der gewöhnlichen Gärtner-Amaryllis, beginnen, weil sie einen besonders einfachen Fall darstellt: ihre Blätter sind starr und flattern bei hohen Windgeschwindigkeiten nicht « wie Laub im Winde ». Dieses besondere mechanische Moment braucht deshalb bei ihnen noch nicht berücksichtigt zu werden.

Ihre Spalten sind durch Einsenkung und durch Vor- und Hinterhofleisten extrem gegen Windwirkung geschützt (Abb. 11). Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind rund 60—70  $\mu$  hoch und oft nahezu isodiametrisch; sie enthalten etwas Chlorophyll; ihre Aussenwand, einschliesslich Kutikula, ist etwa 10.4  $\mu$  dick, letztere für sich etwa 1.5  $\mu$ . Die Epidermiszellen der Blattunterseite sind etwa 52  $\mu$  hoch und etwa 60  $\mu$  lang; ihre Aussenwand, einschliesslich Kutikula, ist etwa 6.3  $\mu$  dick, letztere für sich etwa 0.8—1.2  $\mu$ . Das Mesophyll ist stark lakunös (Abb. 11, « I »).

Das hier zu besprechende Exemplar (Nr. 47) besass 5 Blätter mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 14.07 dm<sup>2</sup> und, auf der Blattoberseite, im Mittel mit 983, auf der Blattunterseite mit 2048 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup>. Die Spalte zwischen den Vorhofleisten war meist 30—40  $\mu$  lang und durchschnittlich 3—4  $\mu$  breit. Der eigentliche Spaltenmund war durchschnittlich 31  $\mu$  lang und 2.6  $\mu$  tief; er stand bei der von uns verwendeten Belichtung durchschnittlich 3.3  $\mu$  weit offen.

Die Versuche wurden zunächst bei einer Lufttemperatur von rund 20° C und einer rel. Feuchtigkeit von rund 93 % im Dunkeln begonnen und durch sämtliche Windgeschwindigkeiten hindurchgeführt (1. und 2. Kolonne der Tab. 2), sodann, bei ungefähr derselben Feuchtigkeit, durch alle Windgeschwindigkeiten im Licht (1. und 2. Kolonne der Tab. 3), hernach bei rund 75 % im Dunkeln, sodann bei rund 50 % im Dunkeln und im Licht, danach bei rund 25 % im Dunkeln und endlich bei rund 15 % im Dunkeln und darauf im Licht. Nach Beendigung dieser Versuchsreihe wurde das Verhalten der Pflanze in einem extrem



trockenen Klima, bei einer Lufttemperatur von 30° C und einer relativen Feuchtigkeit von 15 % geprüft (Tab. 4).

Die im Bereich der Krone auffallende Lichtenergie betrug rund 15.0 cal/cm<sup>2</sup>/h; diese Lichtmenge genügt zur Erzielung einer nahezu maximalen stomatären Transpiration. In einem Vorversuch bei einer rel. Feuchtigkeit von 70 % und einer Lufttemperatur von 20.1° C wurde nämlich bei einem andern Exemplar von *Amaryllis vittata* bei Dunkelheit und Windstille eine Gesamttranspiration von 133 mg/h gemessen, bei einer Lichtmenge von 2.8 cal/cm<sup>2</sup>/h eine solche von 214 mg/h, bei

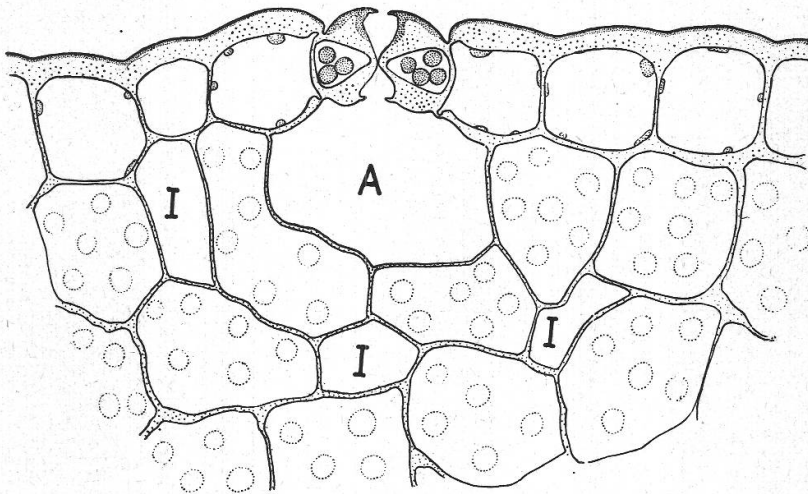


Abbildung 11.

*Amaryllis vittata hybrida*. Schnitt durch eine Spaltöffnung.  
Leicht schematisiert. Vergr. 270.

5.9 cal/cm<sup>2</sup>/h 231 mg/h, bei 10.3 cal/cm<sup>2</sup>/h 262 mg/h, bei 15.0 cal/cm<sup>2</sup>/h 311 mg/h und bei 21.1 cal/cm<sup>2</sup>/h 320 mg/h. Die Kurve des Einflusses der Lichtstärke auf die stomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* verläuft also von 15 cal/cm<sup>2</sup>/h weg nahezu waagrecht.

Als Sättigungsdefizit setzen wir in den Tabellen der Versuche im Windkanal stets das *physikalische Sättigungsdefizit* ein. Wir wissen, dass dieses nur in einem beschränkten Rahmen ein richtiges Bild gibt, sehen jedoch keine Möglichkeit, das Dampfdruckdefizit anders zu veranschaulichen. Mit zunehmender Windgeschwindigkeit und mit dementsprechend zunehmender Verdunstung muss ja die Unterkühlung der Blätter, ähnlich der Psychrometerformel, wachsen; wir müssten deshalb unsere Darstellung dreidimensional gestalten: 1. die Windgeschwindigkeit, 2. das bei den verschiedenen Windgeschwindigkeiten tatsächlich herrschende physiologische Dampfdruckgefälle, und 3. die Verdunstung. Eine derartige dreidimensionale Darstellung ist jedoch technisch nicht möglich, und auch sachlich nicht. Die Grössen 1 und 3 können wir nämlich unmittelbar messen, die Grösse 2 dagegen nicht; die Bestimmung

Tabelle 2.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes auf die gesamtkutikulare Transpiration, bei einer Lufttemperatur von rund 20° C. Barometer meist 710—720 mm.

Physikalisches Sättigungsdefizit 1.3 mm		Physikalisches Sättigungsdefizit 4.6 mm		Physikalisches Sättigungsdefizit 9.6 mm		Physikalisches Sättigungsdefizit 15.2 mm		Physikalisches Sättigungsdefizit 17.1 mm	
Wind- geschwindigkeit m/sec	(Rel. F. 92—94 %; 20.6° C) Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h	Wind- geschwindigkeit m/sec	(Rel. F. 73—77 %; 20.6—20.9° C) Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h	Wind- geschwindigkeit m/sec	(Rel. F. 49—51 %; 21.5° C) Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h	Wind- geschwindigkeit m/sec	(Rel. F. 24—26 %; 22.2—22.4° C) Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h	Wind- geschwindigkeit m/sec	(Rel. F. 13—17 %; 22.2° C) Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h
0	3.5	0	6.8	0	8.7	0	11.5	0	13.0
0.46	4.1	0.75	7.9	0.40	11.6	0.98	15.9	0.41	15.9
0.63	4.1	1.25	9.6	0.90	13.0	1.41	17.1	0.50	14.8
0.95	4.1	1.31	9.6	1.10	14.4	2.14	18.9	1.10	18.7
1.52	4.5	1.71	11.6	1.74	15.1	3.07	22.8	1.61	21.0
1.94	4.1	1.80	10.1	2.21	15.3	3.41	23.3	1.90	21.8
2.31	4.4	2.26	11.5	2.48	15.8	3.84	24.6	2.38	23.9
2.58	4.4	2.31	10.7	2.50	16.7	4.06	25.7	2.84	25.5
3.02	4.6	2.54	11.1	2.50	16.3	4.54	27.1	3.27	25.1
3.42	4.8	2.91	11.1	3.04	20.5			3.82	28.0
3.91	4.8	3.65	10.9	3.31	15.0			3.95	30.8
4.21	4.9	3.96	11.3	4.10	20.3			4.53	29.1
		4.56	12.3	4.47	21.0				



Tabelle 3.  
*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration. Lichtmenge 15.0 cal/cm<sup>2</sup>/h. Lufttemperatur rund 20° C. Barometer meist 714—720 mm.

Physikalisches Sättigungsdefizit 1.8 mm; Rel. F. 88—93 %; 20.2° C				Physikalisches Sättigungsdefizit 9.0 mm; Rel. F. 48—51 %; 20.5° C				Physikalisches Sättigungsdefizit 15.9 mm; Rel. F. 13—17 %; 20.9—21.2° C			
Wind- geschwindigkeit m/sec	Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h		Wasser- abgabe je Spalt- öffnung in my/h	Wind- geschwindigkeit m/sec	Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h		Wasser- abgabe je Spalt- öffnung in my/h	Wind- geschwindigkeit m/sec	Wasserabgabe in mg/dm <sup>2</sup> /h		Wasser- abgabe je Spalt- öffnung in my/h
	gesamte Pflanze	rein- stomatär			gesamte Pflanze	rein- stomatär			gesamte Pflanze	rein- stomatär	
0	6.9	3.4	22.4	0	11.7	3.0	19.8	0	17.1	4.1	27.0
0.41	7.7	4.0	26.4	0.58	15.6	4.9	32.3	0.66	23.0	6.0	39.6
0.60	7.7	4.0	26.4	0.83	16.5	4.0	26.4	0.82	23.6	7.6	50.1
1.27	8.3	4.1	27.0	1.02	16.7	3.2	21.1	1.43	26.6	8.2	54.1
1.60	8.2	4.0	26.4	1.23	16.7	3.2	21.1	1.95	27.2	8.8	58.0
2.21	8.1	3.9	25.7	2.0	17.9	4.4	29.0	2.60	35.4	17.0	112.1
2.91	8.4	4.2	27.7	2.02	17.0	3.5	23.1	3.26	36.1	17.7	116.8
3.51	9.4	5.2	34.3	2.64	21.4	7.9	52.1	3.63	32.3	13.9	91.7
4.32	9.9	5.7	37.6	3.20	22.5	9.0	59.4	4.12	34.3	15.9	104.9
				3.21	26.4	12.9	85.1	4.38	36.4	18.0	118.7
				3.34	25.7	12.2	80.5				
				3.79	26.3	12.8	84.4				
				4.02	26.8	13.3	87.7				
				4.38	28.5	15.0	98.9				

Tabelle 4.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration im Dunkeln und im Licht. Lufttemperatur 30° C. Rel. Feuchtigkeit 15 % (Physikalisches Sättigungsdefizit 27.8 mm) Barometer meist 717—720 mm.

Gesamtkutikuläre Transpiration		Gesamtstomatäre Transpiration			
Wind- geschwindig- keit m/sec	Wasserabgabe in mg/dm²/h	Wind- geschwindig- keit m/sec	Wasserabgabe in mg/dm²/h		Wasserabgabe je Spaltöffnung mγ/h
			gesamte Pflanze	reinstomatär	
0	20.6	0	22.1	1.5	9.9
0.40	25.1	0.54	26.2	0.2	1.3
0.61	25.7	1.32	29.7	3.7	24.4
0.98	30.2	1.94	30.6	4.6	30.3
1.25	30.9	1.98	39.1	13.1	86.4
1.75	33.7	2.34	59.5	33.5	221.0
2.33	40.4	2.71	65.4	39.4	259.9
2.50	41.5	3.33	72.8	46.8	308.7
3.12	45.3	3.61	71.3	45.3	298.8
3.38	54.6	4.12	81.0	55.0	362.8
3.50	62.6	4.54	89.0	63.6	415.6
3.84	49.6				
3.96	67.2				
4.21	63.7				
4.31	65.6				
4.54	74.3				

der Blatt-Temperaturen im Windkanal gab uns nämlich derart unsichere Zahlen, dass wir nicht die zuverlässigen Urwerte der Gruppen 1 und 3 mit ihnen verunreinigen möchten. Wir halten uns deshalb zunächst an die messbaren Faktoren 1 und 3 und kommen auf den Einfluss der wachsenden Unterkühlung erst später zurück.

Zur Vereinfachung der Darstellung verteilen wir die Besprechung der kutikularen und der stomatären Transpiration je auf einen besondern Abschnitt (§ 1 und 2).

### § 1. Der Einfluss des Windes auf die gesamtkutikuläre Transpiration.

Die Werte der Tab. 2 sind in Abb. 12, Kurve A—E, veranschaulicht; ferner ist als Kurve 30° C die gesamtkutikuläre Transpiration aus Tab. 4 beigelegt. Wir beginnen mit der Lufttemperatur von 20°.

#### I. Die gesamtkutikuläre Transpiration bei der Lufttemperatur von 20°.

Die Kurven B—E der Abb. 12 lassen erkennen, dass, bei der Lufttemperatur von 20° C, die gesamtkutikuläre Transpiration von *Amaryllis vittata* mit steigender Windgeschwindigkeit nicht linear zunimmt,

sondern in Gestalt einer schwach gebogenen Exponentialkurve: sie wächst anfänglich, von Windstille bis zu einer Windgeschwindigkeit von etwa 1.0 m/sec, etwas steiler und verläuft hernach im ganzen untersuchten Bereich, also bis zu einer Windgeschwindigkeit von rund 4.6 m/sec, stetig, und zwar nahezu geradlinig. Nur bei der Kurve A (rel. Feuchtigkeit 93 %) ist dieser Exponentialcharakter nicht zu erkennen: man könnte durch die betreffenden Messpunkte ebensogut eine von Anfang an sanft ansteigende Gerade legen.

Um in den Verlauf der Messpunktscharen einen bessern Einblick zu gewinnen, berechnen wir, nach der Methode der kleinsten Quadrate,

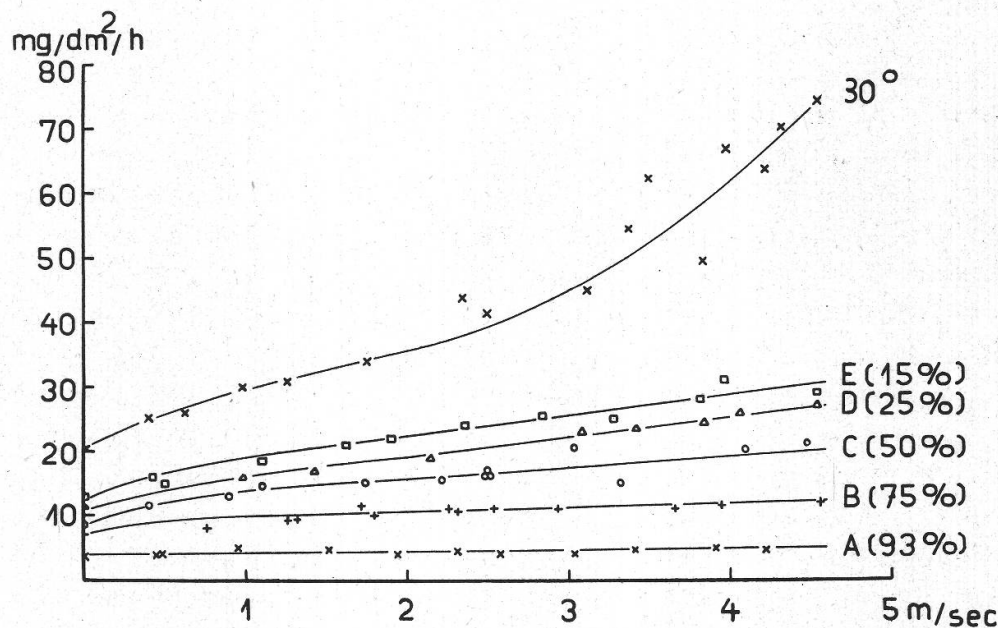


Abbildung 12.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes auf die gesamtkutikuläre Transpiration (Tab. 2 und 4).

Lufttemperatur 20° C

- Kurve A: Physikalisches Sättigungsdefizit 1.3 mm
- Kurve B: Physikalisches Sättigungsdefizit 4.6 mm
- Kurve C: Physikalisches Sättigungsdefizit 9.6 mm
- Kurve D: Physikalisches Sättigungsdefizit 15.2 mm
- Kurve E: Physikalisches Sättigungsdefizit 17.1 mm.

Lufttemperatur 30° C

- Kurve 30°: Physikalisches Sättigungsdefizit 27.8 mm.

für jede der in Abb. 12 dargestellten Luftfeuchtigkeiten aus allen Messpunkten die mittlere Exponentialkurve, und zwar mit der gesamtkutikulären Transpiration bei Windstille als Nullpunkt. Wir gehen somit aus von jenem Betrag der gesamtkutikulären Transpiration, den wir in Windstille gemessen haben, und fragen uns nunmehr, nach welcher Gesetzmässigkeit bei einsetzendem Wind und bei steigender Windgeschwindigkeit die gesamtkutikuläre Transpiration zunehme. Wir be-



trachten also nicht den *absoluten* Betrag der gesamtkutikularen Transpiration im Winde, sondern nur ihre *Zunahme* gegenüber dem für Windstille festgestellten Wert. Wir erhalten auf diese Weise die empirischen Gleichungen für die windbedingte zusätzliche gesamtkutikulare Transpiration, die in der zweiten Kolonne der Tab. 5 zusammengestellt sind. Sie entsprechen der Form

$$V = k \cdot w^n,$$

wobei  $V$  die durch den Wind bedingte, zusätzliche gesamtkutikulare Transpiration in  $\text{mg/dm}^2/\text{h}$  angibt und  $w$  die Windgeschwindigkeit in  $\text{m/sec}$ .  $k$  ist eine Konstante. Die Gleichung für die Kurve  $B$  der Abb. 12 lautet beispielsweise

$$V_B = 2.86 \cdot w^{0.39}.$$

Wir sind uns bewusst, dass auf der linken Seite unserer Gleichung die Zeit in  $\text{h}$ , auf der rechten Seite in  $\text{sec}$  auftritt. Der Grund ist praktischer Natur: wir führen jene Grösse ein, die wir messen und uns vorstellen können. Nötigenfalls lässt sich ja die Umrechnung auf identische Dimensionen leicht bewerkstelligen.

Die Gleichungen der 2. Kolonne der Tab. 5 geben uns somit an, um welchen Betrag die gesamtkutikulare Transpiration bei dem jeweiligen Sättigungsdefizit, bei einer bestimmten Windgeschwindigkeit  $w$ , grösser ist als in unbewegter Luft. Um sie unter sich vergleichbar zu machen, geben wir ihnen dieselbe Krümmung, indem wir sie auf den Exponenten 0.67 (G ä u m a n n und J a a g, 1936, S. 516) umrechnen. Die entsprechenden Parameterwerte sind in der letzten Kolonne der Tab. 5 zusammengestellt; sie geben, unter nunmehr vergleichbaren Voraussetzungen, für die verschiedenen Luftfeuchtigkeiten die Steilheit, den Neigungswinkel, der Kurven der durch den Wind bedingten zusätzlichen gesamtkutikularen Transpiration an.

Wir sehen: wenn wir die gesamtkutikulare Transpiration in Windstille (unbewegter Luft) gleich Null setzen und den Einfluss der Wind-

geschwindigkeit stets in der Potenz  $\sqrt[3]{\frac{2}{w}}$  einführen ( $= w^{0.67}$ ), so beträgt, bei der Luftfeuchtigkeit von rund 93 %, die Konstante 0.56. Bei der Windgeschwindigkeit von 1  $\text{m/sec}$  stellt sich somit, da der Windfaktor  $w^{0.67} = 1$  ist, die zusätzliche, durch den Wind bedingte gesamtkutikulare Transpiration  $V_1$  auf 0.56  $\text{mg/dm}^2/\text{h}$ ; bei der Windgeschwindigkeit von 2  $\text{m/sec}$  beträgt sie

$$V_2 = 0.56 \cdot 2^{0.67} \text{ mg/dm}^2/\text{h},$$

bei der Windgeschwindigkeit von 3  $\text{m/sec}$  stellt sie sich auf

$$V_3 = 0.56 \cdot 3^{0.67} \text{ mg/dm}^2/\text{h} \text{ usw.}$$

Unter denselben Voraussetzungen beträgt jedoch, bei der Luftfeuchtigkeit von 75 %, die Konstante (der Parameter) 2.3; d. h. die

durch den Wind bedingte, zusätzliche gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* steigt bei der Luftfeuchtigkeit von 75 % um den 2.3fachen Betrag des Windfaktors  $w^n$  an, also rund viermal rascher als bei der Luftfeuchtigkeit von 93 % : bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec beträgt der zusätzliche Wert der gesamtkutikularen Transpiration

$$V_1 = 2.3 \text{ mg/dm}^2/\text{h},$$

bei der Windgeschwindigkeit von 2 m/sec beträgt er

$$V_2 = 2.3 \cdot 2^{0.67} \text{ mg/dm}^2/\text{h usw.},$$

bis zum Höchstwert von 5.85, den die Konstante bei der rel. Feuchtigkeit von 15 % erreicht. *Das Ausmass der Wirkung des Windes auf die gesamtkutikulare Transpiration von Amaryllis vittata ist somit, absolut betrachtet, von der Luftfeuchtigkeit abhängig; bei der Luftfeuchtigkeit von 15 % ist die durch den Wind bedingte Steigerung der gesamtkutikularen Transpiration gewichtsmässig rund zehnmal grösser als bei der Luftfeuchtigkeit von 93 %.*

Wie ist dieser Sachverhalt zu deuten ? Die gesamtkutikulare Transpiration im Winde setzt sich aus der reinkutikularen und aus der substomatären Transpiration zusammen; als *reinkutikulare* Transpiration wird jener Teil der gesamtkutikularen Transpiration bezeichnet, der wirklich von der Kutikula selbst bestritten wird, als *substomatäre* Transpiration (im Anschluss an Stålfelt) jener Teil, der auf die Undichtheiten des geschlossenen Spaltenmundes zurückgeht.

Wir wollen zur grössern Klarheit den Einfluss des Windes und der Luftfeuchtigkeit auf die reinkutikulare Transpiration und den Einfluss des Windes und der Luftfeuchtigkeit auf die substomatäre Transpiration in zwei Unterkapiteln *a* und *b* getrennt analysieren.

#### *a) Die Analyse des reinkutikularen Anteiles.*

Das Blatt ist in unbewegter Luft von einer schmalen, wahrscheinlich nur wenigen  $\mu$  dicken Dampfschicht umgeben. Diese Dampfhülle wird durch den Wind allmählich weggeblasen. Wie gross ist die Kraft, mit der der Wind bei den verschiedenen Windgeschwindigkeiten auf die Blattoberfläche einwirkt ? Eine Berechnung des absoluten Betrages der Oberflächenreibung (Scherwirkung) des Windes erscheint aussichtslos zu sein.

Die Gestalt unserer Versuchspflanzen ist nämlich von derjenigen der aerodynamischen Versuchsmodelle weit entfernt; insbesondere liegen die Blätter von *Amaryllis vittata* und von ähnlichen Pflanzen nicht, wie im Modellversuch, geordnet zwischen Luv und Lee, sondern sie stellen ein ungeordnetes System dar, bei dem der Wind mit zunehmender Geschwindigkeit stets neue Flächenelemente abzureiben beginnt; im Rahmen der Windgeschwindigkeiten, die mit Rücksicht auf die mechanische



Tabelle 5.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes und des Sättigungsdefizites auf die gesamtkutikulare Transpiration, bei einer Lufttemperatur von rund 20° C.

Physikalisches Sättigungsdefizit mm	Empirische Transpirationsgleichung $V = \text{mg/dm}^2/\text{h}$	Werte des Parameters, wenn die Potenzen auf 0.67 umgerechnet sind
1.3	$0.285 \cdot (10 w)^{0.39}$	0.56
4.6	$2.86 \cdot w^{0.39}$	2.30
9.6	$4.83 \cdot w^{0.54}$	4.36
15.2	$3.86 \cdot w^{0.90}$	4.63
17.1	$5.41 \cdot w^{0.77}$	5.85

Festigkeit der Blätter möglich sind, werden deshalb stets neue aerodynamische Situationen geschaffen. Zwischen den Blättern entstehen überdies Wirbel: die ursprünglich laminare Luftströmung geht mit steigender Windgeschwindigkeit teilweise in eine grobturbulente Strömung über.

Nun enthält aber die aerodynamische Formel für die durch den Wind geschaffene Schubspannung im Nenner einen gleich zu besprechenden Faktor  $x$ , den wir gerade aus diesen Gründen für die Pflanzen nur schwer bewerten können. Die Schubspannung ist nämlich direkt proportional der Wurzel aus der Zähigkeit der Luft mal der Wurzel aus der Luftdichte mal der Quadratwurzel aus der Windgeschwindigkeit in der dritten Potenz, und umgekehrt proportional der Wurzel aus 12 mal der Wurzel aus  $x$ , dem Abstand des zu betrachtenden Punktes vom Angriffspunkt des Windes.

Bei unsern Versuchen bleiben sich die Dichte und die Zähigkeit der Luft praktisch gesprochen stets ungefähr gleich. Sie fallen somit aus der Vergleichsrechnung.

Anders verhält es sich mit der Luftfeuchtigkeit. Der Wassergehalt der Luft könnte zwar, sofern wir nur die äussere Komponente, die Wirkung des Windes selbst, zu betrachten brauchten, vernachlässigt werden; denn die bei Lufttemperaturen von 10—30° C möglichen Wasserdampfmengen vermögen noch keinen erheblichen Einfluss auf die mechanische Wirkung des Windes auszuüben. Dagegen werden wir die Luftfeuchtigkeit mit Rücksicht auf die zweite Komponente, das Verhalten der Pflanze, berücksichtigen müssen: Die mechanische Wirkung des Windes muss zwar, aerodynamisch betrachtet, bei den in unsern Versuchen technisch möglichen Wasserdampfmengen stets ungefähr gleich gross sein, aber die Reaktion der Pflanze kann sich ändern.

Und endlich stellt der Faktor  $x$  eine in unbekannter Weise veränderliche Grösse dar, deren Wirkung wir nicht zu überblicken vermögen. Bei einem in Windstille auf einer geraden Strecke dahinfahren-

den Zug, also praktisch bei einem linear hingleitenden Stab, ist  $x$  der Abstand eines bestimmten Punktes von der Zugspitze; solange der Zug nicht in eine Kurve einbiegt, wird daher der Wert von  $x$ , bezogen auf die Stirnfläche der Lokomotive, stets in gleicher Weise beansprucht; er kann deshalb formelmässig ausgewertet werden. Bei den Blättern der Pflanzen ist dagegen aus den eben genannten Gründen der Angriffspunkt des Windes, auch wenn man die Pflanzen stets in gleicher Weise dem Winde zukehrt, mit wechselnder Windgeschwindigkeit stets ein anderer; der Wert von  $x$  ist also für uns wirklich ein  $x$ : wir müssen ihn als nicht näher bestimmbar ausser Betracht lassen. Die einzige bestimmbare Variable im Rahmen unserer Versuche ist daher die Windgeschwindigkeit.

Wir müssen deshalb auf eine physikalische Berechnung der Kräfte, mit welchen der Wind auf die Pflanzen einwirkt, verzichten und uns auf die Betrachtung einiger Verhältniszahlen beschränken, die unsere beiden Variablen, die Windgeschwindigkeit und die Luftfeuchtigkeit, betreffen.

1. Frage: Wie wirkt sich, bei gleichbleibender Luftfeuchtigkeit, die steigende Windgeschwindigkeit in unsern Versuchen auf die reine kutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* aus?

Nach der soeben besprochenen aerodynamischen Formel wächst die durch den Wind geschaffene Schubspannung ceteris paribus in der 1.5ten Potenz. Die Scherwirkung des Windes nimmt also mit steigender Windgeschwindigkeit stark zu, und zwar in Gestalt einer von der  $x$ -Achse sich wegbiegenden, steil ansteigenden Kurve.

Dieser konvexe Kurvenanstieg kommt in unserer Abb. 12 nicht zum Ausdruck. Der Anstieg der reinen kutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* bei einer Lufttemperatur von 20° C verläuft somit anders als nach der aerodynamischen Formel über die Scherwirkung des Windes hätte erwartet werden müssen: die Scherwirkung des Windes ist als solche für den Verlauf der reinkutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* nicht unmittelbar ausschlaggebend.

Man kann sich den Sachverhalt vielleicht folgendermassen vorstellen. Der Wind reibt die an der Blattoberfläche haftende Dampfschicht mehr und mehr weg. Die weniger feuchte atmosphärische Luft tritt infolgedessen immer dichter an die Kutikula heran, das physiologisch wirksame Dampfdruckgefälle nimmt deshalb andauernd zu und die kutikulare Transpiration steigt dementsprechend anfänglich in überhöhter Masse an. Theoretisch ist dieses Wegscheren der feuchtern, blattnahen Luftschicht nie zu Ende; denn die Windgeschwindigkeit ist an der Blattoberfläche, wie an jeder Oberfläche, stets gleich null. Es bleibt also über der Kutikula stets eine immer dünner werdende, adsorptiv festgehaltene feuchte Lufthülle oder Wasserdampfkuppe übrig. Das physio-



logisch wirksame Dampfdruckgefälle von der Kutikula hinaus in die freie Atmosphäre kann also unter diesen Umständen nie den physikalisch möglichen maximalen Wert erreichen, sondern es wird mit steigender Windgeschwindigkeit immer um einen stets kleiner werdenden, asymptotisch ausklingenden Betrag zunehmen.

Unter diesen Umständen ist es klar, dass die reine kutikulare Transpiration bei steigender Windgeschwindigkeit nicht in einer konvex sich von der x-Achse wegbiegenden Kurve ansteigen *kann*; denn sie steht nicht mit der Scherwirkung als solcher in unmittelbarer Beziehung, sondern sie wird gesteuert durch das physiologisch wirksame Dampfdruckgefälle, das von der Kutikula hinaus in die freie Atmosphäre besteht, und dieses physiologisch wirksame Dampfdruckgefälle nimmt seinerseits anfänglich steil zu, biegt dann um und klingt allmählich asymptotisch aus. Die Kurve des physiologisch wirksamen Dampfdruckgefälles verläuft also mit steigender Windgeschwindigkeit im umgekehrten, inversen Sinne wie die Kurve der durch den Wind erzeugten Schubspannung.

Dazu kommt noch ein Zweites, nämlich die Versuchspflanze selbst. Bei unsern frühern Versuchen über die kutikulare Transpiration in unbewegter Luft (1936) ergab es sich stets, dass bei Pflanzen mit dicker Kutikula die Transpirationsleistung mit steigender Beanspruchung abfällt, und zwar deshalb, weil der Wassernachschub aus dem Innern der Pflanze nicht mehr nachkommt; so steigt bei (abgehärteten Exemplaren von) *Rhododendron hybridum* und *Prunus Laurocerasus* die kutikulare Transpiration in Windstille bei den ersten 6 mm des einsetzenden physiologischen Sättigungsdefizites verhältnismässig steil an, biegt dann um und verläuft von da weg langsamer. Die äussern Verhältnisse bleiben sich gleich bzw. verändern sich geradlinig; einzig der Nachschub durch die dicke Kutikula hindurch hält mit dem Wegdiffundieren der Wasserdampfhülle nicht mehr Schritt; die Verdampfung strebt deshalb einem Endwert zu, nämlich der maximalen Leitungs- und Leistungsfähigkeit der Kutikula. Dasselbe wird bei der reinkutikularen Transpiration im Winde der Fall sein. Das Wegscheren der blattnahen feuchtern Luftschicht und das Herantreten der trockeneren atmosphärischen Luft an die Kutikula wirkt sich in einer ähnlichen Steigerung des physiologischen Sättigungsdefizites aus, wie wenn (wie in unsern Versuchen von 1936) *ceteris paribus* die atmosphärische Luft trockener geworden wäre; deshalb wird wohl auch bei dieser windbedingten Steigerung des physiologischen Sättigungsdefizites der Wassernachschub anfänglich steil, später langsamer ansteigen und schlussendlich einem Endwert, der maximalen Leitungsfähigkeit der Kutikula, zustreben.

Die beiden Kurven, die sich unmittelbar auf das Ausmass der reinen kutikularen Transpiration im Winde auswirken, nämlich die Kurve des



zunehmenden physiologischen Sättigungsdefizites (infolge des Wegreibens der Wasserdampfhülle durch den Wind) und die Kurve des immer mehr beanspruchten Wassernachschubes durch die Kutikula, arbeiten somit im gleichen Sinne: beide steigen anfänglich, bei geringer Belastung, steil an, und beide biegen bei zunehmender Belastung um und haben eine Tendenz, asymptotisch auszuklingen. Es ist somit gegeben, dass auch ihre Resultante, die wir unmittelbar messen, nämlich die reine kutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde, zunächst steil ansteigt und dann asymptotisch umbiegt, wie dies bei den Kurven *A—E* der Abb. 12 tatsächlich der Fall ist.

Der Umstand, dass das Wegscheren der blattnahen feuchtern Luftschicht bei der Luftfeuchtigkeit von 93 % (Kurve *A* der Abb. 12) keine Steigerung der kutikularen Transpiration bewirkt, lässt vermuten, dass die durchschnittliche relative Feuchtigkeit der blattnahen Luftschicht von *Amaryllis vittata* rund 93 % beträgt, was angesichts der geringen kutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* durchaus verständlich wäre.

Aus verschiedenen Gründen möchten wir annehmen, dass, bei der Lufttemperatur von 20°, die durch den Wind bedingte Zunahme der reinen kutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* bei einer Windgeschwindigkeit von 1 m/sec nahezu ihren Höchstwert erreicht hat und nunmehr auszuklingen beginnt. Diese Vorstellung ist in Abb. 13, Kurve *rk* (= reine kutikulare Transpiration) schematisch festgehalten.

Wir fragen uns, wie gross ist (wenn bei 1 m/sec der ungefähre Höchstwert erreicht wird) der Betrag, um den der Wind die reine kutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata*, bezogen auf den Wert in Windstille, ansteigen lässt? Wir berechnen zu diesem Zwecke für die Kurven *A—E* der Abb. 12 den Betrag, den sie bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec erreichen, und setzen diesen mit dem Ausgangswert (der jeweiligen kutikularen Transpiration bei Windstille) in Beziehung; es kommen die Prozentzahlen 120, 132, 155, 120 und 141 heraus; das arithmetische Mittel beträgt 134. Die Abweichung der einzelnen Messserien vom Mittel beläuft sich somit auf ungefähr  $\pm 10$  % und dürfte im Rahmen der Methodenfehler und der Schwankungen im Verhalten der Versuchspflanze liegen. Hieraus ergibt sich die Schlussfolgerung: Da die bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec erreichten Beträge der reinkutikularen Transpiration nahezu dem Höchstwert der reinkutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde entsprechen, so dürfen wir näherungsweise sagen, dass der Wind die reine kutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Lufttemperatur von 20° C nur um etwa 30—40 % steigen lässt bzw. steigen lassen kann, also nur um etwa einen Drittel. Dies ist erheblich weniger, als man es sich ohne Messungen vorstellen würde.

2. Frage : Wie wirkt sich, bei ein und derselben Windgeschwindigkeit, die Abnahme der Luftfeuchtigkeit auf die reinkutikuläre Transpiration von *Amaryllis vittata* aus ?

Nach der aerodynamischen Formel spielt die Luftfeuchtigkeit im Bereich der Dampfspannungen und der Windgeschwindigkeiten, die für unsere Pflanzen versuchstechnisch in Betracht kommen, keine messbare Rolle. Die mechanische Wirkung des Windes muss also bei allen Luftfeuchtigkeiten, unabhängig von diesen, dieselbe sein und nur von der Windgeschwindigkeit abhängen. Wir fragen uns, ob dies für die reine kutikuläre Transpiration von *Amaryllis vittata* zutrifft.

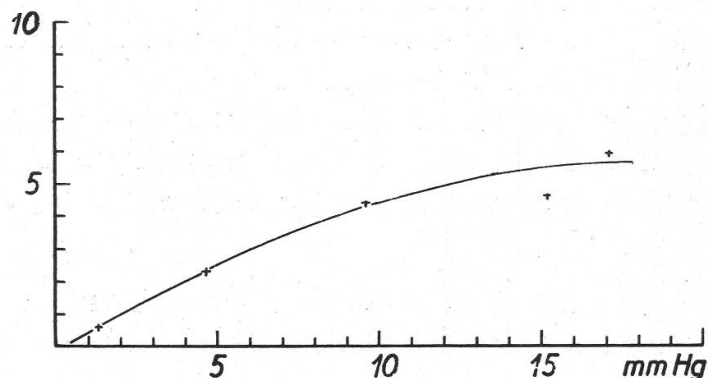


Abbildung 12 a.

Die Beziehung zwischen dem physikalischen Sättigungsdefizit (Abszisse) und der Steilheit des Anstieges der Transpirationskurven in Abb. 12 (Ordinaten). Erklärung im Text.

Falls die durch den Wind bedingte zusätzliche reinkutikuläre Transpiration von *Amaryllis vittata* von der Luftfeuchtigkeit unabhängig ist, dann muss sich dies darin ausdrücken, dass die Steilheit des Anstieges der Kurven A—E der Abb. 12 von der Luftfeuchtigkeit (bzw. dem Sättigungsdefizit) unabhängig ist, d. h. die Parameter der 3. Kolonne der Tab. 5 müssen mit steigendem Sättigungsdefizit auf einer Geraden liegen.

Wir haben diese Parameterwerte in Abb. 12 a als Ordinaten abgetragen. Die Gleichungen der Tab. 5 gelten zwar für die *gesamtkutikuläre* Transpiration; doch ist bei *Amaryllis vittata* im Temperaturbereich von 20° C die gesamtkutikuläre Transpiration bis zur Windgeschwindigkeit von 1 m/sec mit der reinkutikulären Transpiration ungefähr identisch. Die in Abb. 12 a eingezogene Verbindungslinie wurde nicht berechnet, sondern nur auf das Auge hin eingezeichnet.

Abb. 12 a lässt erkennen, dass die Luftfeuchtigkeit im Falle der durch den Wind bedingten zusätzlichen reinkutikulären Transpiration von *Amaryllis vittata* nicht vollkommen bedeutungslos ist. Bis zu einem



physikalischen Sättigungsdefizit von rund 10 mm Hg, also von einer Luftfeuchtigkeit von 93 % bis zu einer solchen von rund 45 %, liegen zwar die Punkte für die Steilheit des Kurvenanstieges ungefähr auf einer Geraden; bis hierher wird also die physikalische Erwartung erfüllt. Sinkt jedoch die Luftfeuchtigkeit noch weiter, bis zu einer rel. Feuchtigkeit von 15 %, dann nimmt die Steilheit des Kurvenanstieges ab: die Werte für den Parameter  $k$  werden verhältnismässig kleiner; die durch den Wind bedingte zusätzliche reinkutikulare Transpiration fällt also *verhältnismässig* geringer aus als bei den höhern Luftfeuchtigkeiten. Bei den Sättigungsdefiziten von 10—17 mm Hg trifft somit die aerodynamische Erwartung von der Belanglosigkeit der Luftfeuchtigkeit nicht mehr zu, sondern die tatsächliche reinkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* ist, bei der Luftfeuchtigkeit von 15 %, um rund einen Viertel geringer als sie nach den aerodynamischen Vorstellungen sein sollte.

Zweifelsohne sind die aerodynamischen Vorstellungen schon richtig: die Abweichung wird offenbar durch unsere Versuchspflanze und durch unsere Berechnungsmethode verursacht.

Die Leistungsfähigkeit der Kutikula unserer Versuchspflanzen ist ja, wie soeben dargelegt wurde, beschränkt. Bei zunehmender Beanspruchung muss also, verhältnismässig, ein Leistungsabfall eintreten, genau das, was Abb. 12 a erkennen lässt.

Und sodann dürfen wir nicht übersehen, dass unsere Berechnungsmethode nur näherungsweise richtig ist. Aus Gründen, die wir auf Seite 201 kurz darlegten, haben wir nämlich auf eine Messung der Eigen-temperatur der Blätter im Winde verzichtet und die Unterkühlung der Blätter vorläufig vernachlässigt (wir haben das physikalische statt des physiologischen Sättigungsdefizites verwendet). Solange wir, wie dies im Anschluss an Abb. 12 geschah, den windbedingten Anstieg der reinkutikularen Transpiration nur relativ, bezogen auf die Transpirationsleistung in Windstille, betrachten, bleibt der durch dieses Verfahren bedingte Rechnungsfehler in erträglichen Grenzen; denn der Wind lässt, wie soeben festgestellt, die reinkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* nur um etwa einen Drittel ansteigen; die hierdurch bedingte zusätzliche Unterkühlung der *Amaryllis*-Blätter ist gering, vielleicht 0.2° C, und kann deshalb im Rahmen der vorliegenden Betrachtung vernachlässigt werden. Sobald wir jedoch, wie in Abb. 12 a, von der Luftfeuchtigkeit von 93 % (S. D. 1.3 mm) zu einer solchen von 15 % (S. D. 17.1 mm Hg) vorwärtsschreiten, erreicht die Unterkühlung der Blätter beträchtliche Werte und täuscht, weil das physiologische Sättigungsdefizit unter diesen Umständen geringer ist als das physikalische, eine Abnahme der Transpirationsleistung vor. Die Blätter müssten bei einer Luftfeuchtigkeit von 15 % schätzungsweise um 2 Grad kühler sein als bei der Luftfeuchtigkeit von 93 %, um das Absinken der

Transpirationsleistung um rund einen Viertel zu erklären. Derartige Temperaturdifferenzen im Winde sind möglich und z. B. von Seybold (1929) auch gemessen worden.

Nun ist offensichtlich die Transpiration von *Amaryllis vittata* zu gering, um derartige Unterkühlungen hervorzurufen; aber wir zweifeln nicht daran, dass durch das Zusammenwirken des Leistungsabfalles der Kutikula einerseits und durch die wachsende (von uns nicht berücksichtigte) Unterkühlung der Blätter anderseits ein hinreichend grosses Störungsmass erreicht wird, um das Abbiegen der Parameterkurve in Abb. 12 a zu erklären. Würde der Leistungsabfall der Kutikula nicht bestehen und würden wir statt des physikalischen das physiologische Sättigungsdefizit als Abszisse verwenden, so würden die Punkte der Konstanten  $k$  zweifelsohne auf einer Geraden liegen.

Wir stellen somit fest : *Relativ, d. h. bezogen auf die reinkutikulare Transpiration in Windstille, ist die durch den Wind bedingte Steigerung der reinkutikularen Transpiration von Amaryllis vittata bei allen Luftfeuchtigkeiten nahezu gleich gross; die Luftfeuchtigkeit spielt also bei einer Lufttemperatur von 20° C keine wesentliche Rolle für das Ausmass der Wirkung des Windes auf die reinkutikulare Transpiration von Amaryllis vittata.*

Wir möchten diese Feststellung immerhin mit zwei Einschränkungen versehen. 1. gilt sie nur für *Amaryllis vittata* und nur für eine Lufttemperatur von rund 20°; wir werden in einer spätern Arbeit sehen, dass sich andere Pflanzen in dieser Hinsicht anders verhalten. Und 2. dürfen wir nicht übersehen, dass biologisch, für den Wasserhaushalt der Pflanze, nicht die relativen, sondern die absoluten Transpirationsleistungen ausschlaggebend sind.

Wenn wir soeben feststellten, dass das Ausmass der durch den Wind bedingten zusätzlichen reinkutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* im wesentlichen durch den Betrag bedingt wird, den die reinkutikulare Transpiration schon in Windstille besass, so heisst dies praktisch, dass bei hoher reinkutikularer Transpiration, d. h. bei hoher Lufttrockenheit, die durch den Wind bedingte zusätzliche reinkutikulare Transpiration entsprechend steiler ansteigt als bei geringer Ausgangstranspiration, d. h. als bei hoher Luftfeuchtigkeit. *Je mehr die Pflanze schon in Windstille leistet, um so mehr wird im Wind noch von ihr gefordert.*

Die Kurven der reinkutikularen Transpiration müssen also von der Ordinatenachse aus fächerförmig auseinanderstrahlen: die bei hohen Luftfeuchtigkeiten gewonnenen Kurven müssen langsam, die bei niedern Luftfeuchtigkeiten gemessenen Kurven müssen steiler ansteigen, wie dies in unserer Abb. 12 tatsächlich auch der Fall ist.



Dies ist ja der wesentliche Grund für die bekannte austrocknende Wirkung des Windes. Die *Schubwirkung* des Windes ist bei allen Luftfeuchtigkeiten gleich gross, und so steigt die reinkutikulare Transpiration im Winde, sofern die Verhältnisse gleich liegen wie bei den Blättern von *Amaryllis vittata*, bei allen Luftfeuchtigkeiten relativ in der gleichen Progression an; absolut wird sie dagegen, wenn sie schon in unbewegter Luft hoch war (bei trockener Luft) und man sie noch mit der Windgeschwindigkeit in der 1.5ten Potenz multipliziert, eben viel steiler ansteigen als wenn ihr Ausgangswert (weil die Luft feucht war) sich niedrig stellte. Um ein beliebiges Zahlenbeispiel herauszugreifen:  $2 \times 6 = 12$ ;  $20 \times 6 = 120$ ; im letzteren Falle müssen also, absolut betrachtet, trotz gleicher Windgeschwindigkeit 108 mg Wasser mehr geliefert werden. Dieser Gesichtspunkt gilt insbesondere, wie wir in einer spätern Arbeit sehen werden, für den Transpirationsschutz. Wo der Ausgangswert schon von Natur aus niedrig ist, da macht die durch den Wind bedingte Vermehrung absolut nur einen geringen Betrag aus; wo sie jedoch schon von Natur aus hoch war, da erreicht die Progression (obschon der Anstieg *relativ* gleich gross bleibt) erstaunliche Werte.

b) Die Analyse des substomatären Anteiles.

Nachdem die reine kutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec nahezu ihren Höchstwert erreicht hat, sollte, falls nur sie ausschlaggebend wäre, die gesamtkutikulare Transpiration von da weg ungefähr konstant bleiben und sollten die Kurven der gesamtkutikularen Transpiration nunmehr ungefähr waagrecht verlaufen. Ein Blick auf Abb. 12 lehrt, dass dem nicht so ist: sie steigen mit zunehmender Windgeschwindigkeit auch weiterhin mehr oder weniger steil an, indem nunmehr die zusätzliche submikroskopisch-stomatäre, eben die substomatäre Transpiration beginnt, messbare Werte zu erreichen.

Das mutmassliche Verhältnis der beiden ist in Abb. 13 schematisch dargestellt. Wir begehen sicherlich keinen allzu grossen Fehler, wenn wir, wie schon früher besprochen und wie dies in Abb. 13 geschah, annehmen, dass die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bis zu einer Windgeschwindigkeit von 1 m/sec im wesentlichen vom reinkutikularen Anteil bestritten wird und dass erst dann der substomatäre Anteil spürbar wird und, als *zusätzliche* Transpirationsleistung, die reine kutikulare Transpiration zu überlagern beginnt. Die « gesamtkutikulare » Transpiration von *Amaryllis vittata* besteht somit bei Windgeschwindigkeit von 0—1 m/sec ausschliesslich aus der reinkutikularen Transpiration, während bei Windgeschwindigkeiten über 1 m/sec noch die substomatäre Transpiration hinzukommt.

Naturgemäss ist die bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec gezogene Grenze nicht so gemeint, dass bis zu dieser Windgeschwindigkeit nur die reine kutikuläre Transpiration vorhanden, und dass der gesamte weitere Anstieg von diesem Punkte weg ausschliesslich auf die zusätzliche substomatäre Transpiration zurückzuführen sei. Die substomatäre Transpiration setzt zweifelsohne schon bei geringeren Windgeschwindigkeiten als 1 m/sec ein, und die reine kutikuläre Transpiration erreicht zweifelsohne erst bei höhern Windgeschwindigkeiten als 1 m/sec ihren asymptotisch ausklingenden Grenzwert. Praktisch dürfte sich jedoch die Sache so verhalten, dass die Windgeschwindigkeit von

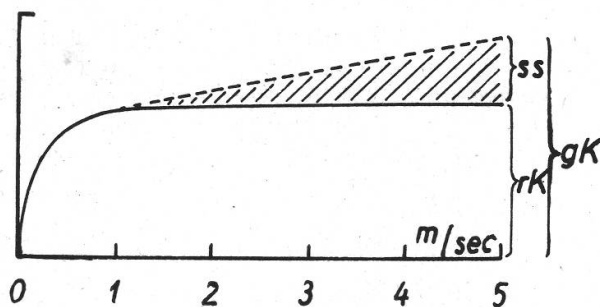


Abbildung 13.  
*Amaryllis vittata hybrida*. Das mutmassliche Verhältnis zwischen der reinkutikulären und der substomatären Transpiration im Winde bei der Lufttemperatur von 20°. *gk* = Gesamtkutikuläre Transpiration (d. i. jener Wert, den wir tatsächlich messen). *rk* = Mutmasslicher reinkutikulärer Anteil. *ss* = Mutmasslicher substomatärer Anteil.

1 m/sec ungefähr in der Mitte zwischen dem Einsetzen der substomatären und dem Ausklingen der reinen kutikulären Transpiration liegt und deshalb einen brauchbaren Mittelwert liefert.

Wir fragen uns, welches ist das *Ausmass* dieser substomatären Transpiration, die bei der Lufttemperatur von 20° bei Windgeschwindigkeiten von über 1 m/sec die reine kutikuläre Transpiration von *Amaryllis vittata* zu überlagern beginnt? Wir haben in der obern Hälfte der Tab. 6 für einige charakteristische Luftfeuchtigkeiten (93, 50 und 15 %) und für einige charakteristische Windgeschwindigkeiten (1.5, 3.0 und 4.5 m/sec) den mutmasslichen Wert der substomatären Transpiration eingetragen. Die Berechnung erfolgte in der Weise, dass von der gesamtkutikulären Transpiration der maximale reinkutikuläre Anteil (2. bzw. 5. bzw. 8. Kolonne der Tab. 6) abgezogen wurde; der verbleibende Rest entspricht der überlagernden substomatären Transpiration.

Wir sehen: Das *Ausmass* der substomatären Transpiration ist einerseits abhängig von der Windgeschwindigkeit, andererseits abhängig von der Luftfeuchtigkeit.



Tabelle 6.

*Amaryllis vittata hybrida*. Einige charakteristische Transpirationswerte bei der Lufttemperatur von 20° C. Erklärung im Text.

Wind- geschwindig- keit m/sec	Physikalisches Sättigungsdefizit rund 1.3 mm Hg.			Physikalisches Sättigungsdefizit rund 9.6 mm Hg.			Physikalisches Sättigungsdefizit rund 15—17 mm Hg.		
	Rein- kutikulare Transpiration mg/dm <sup>2</sup> /h	Substomatäre bzw. reinstomatäre Transpiration mg/dm <sup>2</sup> /h	Wasserdampf- abgabe je Spaltöffnung my/h	Rein- kutikulare Transpiration mg/dm <sup>2</sup> /h	Substomatäre bzw. reinstomatäre Transpiration mg/dm <sup>2</sup> /h	Wasserdampf- abgabe je Spaltöffnung my/h	Rein- kutikulare Transpiration mg/dm <sup>2</sup> /h	Substomatäre bzw. reinstomatäre Transpiration mg/dm <sup>2</sup> /h	Wasserdampf- abgabe je Spaltöffnung my/h
<i>Im Dunkeln</i>									
0	3.5	(substomatär) 0	0	8.7	(substomatär) 0	0	13.0	(substomatär) 0	0
1.0	4.2	0	0	13.5	0	0	18.4	0	0
1.5	4.2	0.1	0.7	13.5	1.2	8	18.4	2.0	13
3.0	4.2	0.4	2.7	13.5	3.9	26	18.4	7.2	48
4.5	4.2	0.6	4.0	13.5	6.1	47	18.4	11.8	79
<i>Bei optimaler Spaltenöffnung</i>									
0	3.5	(reinstomatär) 3.4	22.4	8.7	(reinstomatär) 3.4 (3.0)	22.4 (19.8)	13.0	(reinstomatär) 4.1	27.0
1.0	4.2	4.0	26.4	13.5	4.0	26.4	18.4	7.0	46.2
1.5	4.2	4.1	27.0	13.5	4.1	27.0	18.4	8.0	52.8
3.0	4.2	4.2	27.7	13.5	10.0	66.0	18.4	16.5	108.8
4.5	4.2	5.7	37.6	13.5	14.5	95.6	18.4	20.0	181.9



# 1. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit auf die substomatäre Transpiration.

Bei allen in Tab. 6 durchgerechneten Sättigungsdefiziten steigt die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* auf rund den sechsfachen Betrag, wenn die Windgeschwindigkeit ceteris paribus von 1.5 auf 4.5 m/sec wächst (von 0.1 auf 0.6 mg/dm<sup>2</sup>/h beim S. D. von 1.3 mm Hg, von 2.0 auf 11.8 mg/dm<sup>2</sup>/h beim S. D. von 17.1 mm Hg usw.); dies ist ein Fingerzeig dafür, dass der Wind auch bei der substomatären, nicht nur bei der reinkutikularen Transpiration von *Amaryllis vittata* bei allen Luftfeuchtigkeiten in gleicher Weise wirkt und dass bei der substomatären Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Lufttemperatur von 20° C keine besondere physiologische Komponente berücksichtigt zu werden braucht; als derartige physiologische Komponente wäre z. B. eine Regulation, also eine allmähliche oder plötzliche Herabsetzung der Transpirationsleistung, in Betracht gekommen; andererseits wäre auch eine Erhöhung der Transpirationsleistung denkbar gewesen, indem der Wind beispielsweise eine Reizwirkung auf die Pflanze ausüben könnte. Diese Möglichkeiten fallen also beim vorliegenden Beispiel dahin: es genügt bei *Amaryllis vittata* (im Gegensatz zu der in einer spätern Arbeit zu besprechenden *Phyllitis Scolopendrium*), bei der substomatären Transpiration die physikalische Komponente der Windwirkung zu berücksichtigen.

Wir fragen uns, wie ist, angesichts des besondern Baues der Spaltöffnungen von *Amaryllis vittata* (Abb. 11), die physikalische Komponente der Wirkung des Windes auf die substomatäre Transpiration dieser Pflanze zu verstehen? Sicherlich ist die Wirkung des Windes auf die substomatäre Transpiration der « geschützten » Spaltöffnungen sehr komplexer Natur.

Den Vor- und Hinterhofleisten der Spaltöffnungen wird ja in der ökologischen Literatur allgemein eine transpirationshemmende Wirkung zugeschrieben; zweifelsohne mit Recht; denn bei Windstille wird durch den Vorhof die Weglänge  $l$  des Diffusionsgefälles erhöht, wodurch in der Poiseuille-Formel das Volumen des substomatär effundierenden Gases entsprechend abnimmt (G ä u m a n n und J a a g, 1938). Desgleichen übt der Vorhof zweifelsohne auch eine Schutzwirkung bei der substomatären Transpiration im Winde aus. Würden die Spalten offen daliegen wie bei der später zu besprechenden *Phyllitis Scolopendrium*, so würde die atmosphärische Luft unmittelbar über dem mehr oder weniger dicht schliessenden Spaltenmund wegstreichen und nach Art der Wasserstrahlpumpe eine Saugwirkung ausüben. « Geschlossene » Spalten schliessen wohl nur selten vollkommen dicht; dies mag z. T. unfreiwillig sein und auf ein technisches Ungenügen der einfachen Ventilkonstruktion, wie die Spaltöffnung sie darstellt,

zurückgehen; anderseits kann jedoch diese Undichtheit auch gewollt sein, da ja der Atmungs-gaswechsel bei « geschlossenen » Spalten nicht vollkommen unterbunden werden darf.

Durch die Bildung eines starr begrenzten Vorhofes wird der Spaltenmund von *Amaryllis vittata* dieser Zugwirkung des Windes weitgehend entzogen; denn eine unmittelbare mechanische Wirkung des Windes auf die Vorhöfe und auf den Spaltenmund von *Amaryllis vittata* dürfte unter den gegebenen Umständen ausgeschlossen sein. Wenn der Wind durch eine 3—4  $\mu$  breite Spalte in einen 10  $\mu$  breiten Vorhof herein« wehen » muss, so wächst seine kinematische Zähigkeit um mindestens das Hundertfache; er verhält sich dann etwa so, wie wenn eine 1 mm breite Spalte durch vorbeifliessendes dickflüssiges Glyzerin oder durch vorbeifliessenden Honig « ausgewischt » werden sollte; diese Stoffe werden überhaupt Mühe haben, in die Spalten einzudringen; und wenn sie eindringen, so mag vielleicht in den Vorhöfen eine *langsame*, leicht kreisende Bewegung entstehen, doch bei weitem nicht eine Wirbelbildung oder eine Turbulenz, wie wir sie uns von den Rauchfahnen eines Kamines her vorstellen.

Angesichts dieser Unsicherheiten dürfte es, wie dies schon bei der reinkutikularen Transpiration der Fall war, auch bei der substomatären Transpiration aussichtslos sein, die einzelnen aerodynamischen Komponenten der Windwirkung quantitativ analysieren zu wollen; wir können sie nur qualitativ einigermassen umschreiben.

Der Einfluss der Windgeschwindigkeit auf die Grösse der substomatären Transpiration dürfte sich vorwiegend nach drei Richtungen hin geltend machen. 1. im Wegscheren der über den Blättern lagernden feuchtern Luftkuppe, 2. in der unmittelbaren Saugwirkung der längs der Vorhöfe vorbeistreichenden atmosphärischen Luft, und 3. im Ausweichen der Vorhöfe selbst.

Das Wegscheren der über den Blättern lagernden feuchtern Luftschicht wirkt auf die substomatäre Transpiration ähnlich ein wie auf die soeben besprochene reinkutikulare Transpiration: es lässt die Grenzschicht vor der Vorhofspalte stets dünner werden, erhöht dadurch das Diffusionsgefälle aus den Vorhöfen hinaus in die (trockerne) freie Atmosphäre und schafft auf diese Weise die Voraussetzungen für eine Steigerung der Wasserdampfeffusion aus den Vorhöfen hinaus ins Freie. Wie schon bei der Besprechung der reinkutikularen Transpiration hervorgehoben wurde, ist dieser Vorgang aus aerodynamischen Gründen nie zu Ende, sondern klingt mehr oder weniger rasch asymptotisch aus.

In derselben Richtung wie dieses Wegscheren der feuchtern Luftschicht arbeitet die gelinde Zug- oder Saugwirkung, die vom vorbeistreichenden Wind auf die Vorhöfe (also nicht unmittelbar auf den Spaltenmund selbst!) nach dem Prinzip der Wasserstrahlpumpe aus-



geübt wird : die betreffenden Vorhöfe werden bei hohen Windgeschwindigkeiten durch den leichten Unterdruck etwas ausgesogen, und zum reinen Wasserdampfgefälle, das von der nahezu wasserdampfgesättigten Atemhöhle durch den trockeneren Vorhof hindurch in die freie Atmosphäre hinaus besteht, tritt nunmehr noch ein kleines Luftdruckgefälle hinzu. Wie viele Vorhöfe bei steigender Windgeschwindigkeit von diesen tangential wirkenden Kräften erfasst werden und in welchem Ausmasse sich der Unterdruck auswirkt, entzieht sich jeder Berechnung; denn wir dürfen nicht übersehen, dass sich der Wind bei steifen Blättern wie denjenigen von *Amaryllis vittata* von einer gewissen Geschwindigkeit weg von den Blättern abzulösen beginnt.

Und ebenfalls in derselben Richtung arbeitet das Auswischen der Vorhöfe derjenigen Spaltöffnungen, deren Vorhofspalte senkrecht oder in einem steilen Winkel von der zähflüssigen Luft getroffen wird; hier mag langsam die soeben angedeutete Kreiselbewegung der Luft im Vorhof und dementsprechend ein langsames Auswischen des Vorhofes einsetzen. Auf diese Weise wird die trockenere atmosphärische Luft unmittelbar an den Spaltenmund herangetragen, das Diffusionsgefälle vom Spaltenmund zur freien Atmosphäre wird entsprechend kürzer und die Wasserdampfeffusion durch die Undichtheiten des Spaltenmundes hindurch wird dementsprechend grösser.

Die drei hauptsächlichsten Möglichkeiten, in welchen die steigende Windgeschwindigkeit auf die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* einwirken kann, arbeiten somit alle in derselben Richtung und summieren sich dadurch in irgendeiner Weise. Bezüglich ihres Zusammenwirkens ist zu berücksichtigen, dass mit steigender Windgeschwindigkeit immer neue Spalten von allen diesen Kräften erfasst und dass die vorher schon erfassten Spalten in stets neuer Weise aerodynamisch beansprucht werden; *die Wirkung des Windes auf die substomatäre Transpiration erreicht aus diesem Grunde nie einen Höchstwert*. Die substomatäre Transpiration strebt also, im Gegensatz zur reinkutikularen Transpiration, nicht einem Endwert zu, sie verläuft nicht, wie diese, allmählich waagrecht, sondern sie steigt mit zunehmender Windgeschwindigkeit immer weiter, bis eben schliesslich die Blätter der mechanischen Beanspruchung nicht mehr gewachsen sind und zu reissen beginnen; dies geschieht bei *Amaryllis vittata* bei einer Windgeschwindigkeit von rund 5 m/sec.

Wie wirkungsvoll die Spaltöffnungen von *Amaryllis vittata* durch den starren Vorhof gegen die mechanische Windwirkung geschützt sind, geht immerhin aus einem Vergleich der absoluten Zahlenwerte der windbedingten substomatären und der windbedingten reinkutikularen Transpiration hervor. Der Kutikula von *Amaryllis vittata*, die in ihrer ganzen Fläche, ohne einen mechanischen Schutz, der Scherwirkung des Windes



offensteht, werden bei einer Luftfeuchtigkeit von 93 % durch die Wirkung des Windes maximal  $4.2 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  zusätzliche Feuchtigkeit entzogen (Tab. 6); dies ist immerhin noch wenig, verglichen mit der reinkutikularen Transpiration von Pflanzen mit dünner Kutikula. Die maximale substomatäre Wasserdampfeffusion bei dieser selben Luftfeuchtigkeit von 93 % und bei der Windgeschwindigkeit von  $4.5 \text{ m/sec}$ , also bei der höchsten Geschwindigkeit, die von den Blättern, ohne zu reißen, ertragen wird, beträgt jedoch nur  $0.6 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ , also nur einen Bruchteil. Bei der Luftfeuchtigkeit von 15 % werden der Kutikula durch den Wind  $18.4 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  zusätzliche Feuchtigkeit entzogen, den geschlossenen Spaltöffnungen jedoch (auf substomatärem Wege) maximal nur  $11.8 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ . *Auch bei maximaler Windgeschwindigkeit und bei maximaler Lufttrockenheit ist also bei den Spaltöffnungen von Amaryllis vittata infolge ihres Schutzbaues die durch den Wind bedingte maximale substomatäre Wasserdampfeffusion immer noch kleiner als die durch den Wind bedingte maximale zusätzliche reinkutikulare Transpiration.*

Die Wirkung des mechanischen Schutzes der Spaltöffnungen lässt sich noch deutlicher erkennen, wenn wir die jeweilige Wasserdampf-abgabe der einzelnen Spaltöffnung betrachten (4., 7. und letzte Kolonne der Tab. 6). Diese Werte werden uns erst etwas sagen, wenn wir, in einer spätern Arbeit, die entsprechenden Werte für die Wasserdampf-abgabe ungeschützter Spaltöffnungen vergleichen können.

## 2. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die substomatäre Transpiration.

Bei der Windgeschwindigkeit von  $1.5 \text{ m/sec}$  beträgt die durchschnittliche substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* in Tab. 6 beim S. D. von  $1.3 \text{ mm}$   $0.1 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ , beim S. D. von  $17.1 \text{ mm}$   $2.0 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ . Wenn also bei gleicher Windgeschwindigkeit ( $1.5 \text{ m/sec}$ ) die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt, d. h. wenn das Sättigungsdefizit von  $1.3$  auf  $17.1 \text{ mm Hg}$  steigt, so steigt die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Lufttemperatur von  $20^\circ \text{C}$  auf den rund 20fachen Betrag an. Bei der Windgeschwindigkeit von  $3 \text{ m/sec}$  beträgt der entsprechende Anstieg das 18fache, bei der Windgeschwindigkeit von  $4.5 \text{ m/sec}$  das rund 20 Fache. Diese Werte decken sich derart gut, dass sie nicht zufällig sein können. *Wir müssen vielmehr annehmen, dass bei Amaryllis vittata bei der Lufttemperatur von  $20^\circ \text{C}$  bei allen Windgeschwindigkeiten die substomatäre Transpiration auf rund den 20fachen Betrag anwächst, wenn, bei gleichbleibender Windgeschwindigkeit, die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt, d. h. wenn das Sättigungsdefizit von  $1.3$  auf  $17.1 \text{ mm Hg}$  steigt.*

Da die Wirkung des Sättigungsdefizites auf die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde bei allen untersuchten

Windgeschwindigkeiten verhältnismässig gleich gross ist, braucht auch hier keine besondere physiologische Reaktion der Pflanze in Erwägung gezogen zu werden.

Verglichen mit der Wirkung des steigenden Sättigungsdefizites auf die reinkutikulare Transpiration ist die Wirkung des steigenden Sättigungsdefizites auf die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* rund fünfmal grösser: bei der Zunahme des S. D. von 1.3 auf 17.1 mm Hg steigt die reinkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Lufttemperatur von 20° C, gleichgültig ob mit oder ohne Wind, auf den rund vierfachen Betrag an, die substomatäre Transpiration dagegen auf den rund 20fachen Betrag. *Die substomatäre Transpiration von Amaryllis vittata im Winde wird also, unter sonst gleichen äussern Bedingungen, insbesondere bei den gleichen Windgeschwindigkeiten, durch eine Veränderung der Luftfeuchtigkeit rund fünfmal stärker beeinflusst als die reinkutikulare Transpiration.*

Man darf sich die Ursache dieser fünfmal stärkern Abhängigkeit der substomatären Transpiration von der Luftfeuchtigkeit, verglichen mit der Abhängigkeit der entsprechenden reinkutikularen Transpiration, wohl folgendermassen zurechtlegen. Es handelt sich bei der substomatären Transpiration, im Gegensatz zur reinkutikularen Transpiration, nicht um ein Diffusionsproblem durch eine diffusionshemmende Schicht hindurch, sondern um eine blosse Effusionsfrage, um das Dichthalten eines Ventiles, und da kann man sich mühelos vorstellen, dass sich dieselbe Lufttrockenheit bei dieser (substomatären) Effusion rund fünfmal stärker geltend macht als bei der (reinkutikularen) Diffusion. Einerseits wächst ja mit zunehmender Lufttrockenheit das Dampfdruckgefälle an, das unmittelbar vom Spaltenmund her durch den Vorhof hindurch in die freie Atmosphäre besteht, und dieses zunehmende Dampfdruckgefälle lässt die substomatär herausströmende Wasserdampfmenge linear anwachsen. Andererseits gelangt die trockenere Luft in steigendem Masse in die Vorhöfe hinein; dadurch wird die Strecke, über die das Diffusionsgefälle wirkt, immer kürzer. In der Poiseuilleformel werden demnach sowohl der Zähler als der Nenner in der Richtung einer Steigerung der Effusion verändert: die beiden Gruppen von Einwirkungsfaktoren *multiplizieren* sich, und so lässt es sich verstehen, dass sich unter diesen Umständen die Undichtheiten des Spaltenmundes in der überraschenden Stärke auswirken, die unsere Versuche haben hervortreten lassen.

Aus den Abschnitten 1 und 2 (1. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit, 2. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die substomatäre Transpiration) ergibt sich die folgende Sachlage.

Unter 1. ergab es sich, dass die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec rund



5—6mal so gross ist als bei der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec. Unter 2. stellten wir fest, dass die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* auf den rund 20fachen Betrag anwächst, wenn, bei gleichbleibender Windgeschwindigkeit, die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt. *Da sich diese beiden Komponenten multiplizieren, so muss die substomatäre Transpiration von Amaryllis vittata mit steigender Windgeschwindigkeit und abnehmender Luftfeuchtigkeit in geometrischer Progression wachsen.* Dies ist tatsächlich auch der Fall: bei der Luftfeuchtigkeit von 15 % und der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec ist in Tab. 6 die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* 118mal so gross wie bei der Luftfeuchtigkeit von 93 % und der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec.

*Trotz des weitgehenden Schutzes der Spaltöffnungen steigt somit die substomatäre Transpiration von Amaryllis vittata bei der Lufttemperatur von 20° C auf den rund 120fachen Betrag an, wenn die Windgeschwindigkeit von 1.5 auf 4.5 m/sec wächst und wenn zu gleicher Zeit die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt.*

Oekologisch hat dieser enorme Anstieg wahrscheinlich nicht viel zu bedeuten; denn die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* beträgt auch mit 11.8 mg/dm<sup>2</sup>/h nur rund zwei Drittel der entsprechenden, äusserst geringen reinkutikularen Transpiration. Dieser enorme Anstieg der substomatären Transpiration macht also praktisch nicht viel aus; aber es ist doch, für das Verständnis der nichtgeschützten Spaltöffnungstypen, wesentlich, sich die Tatsache dieser verhältnismässig starken Empfindlichkeit der substomatären Transpiration von *Amaryllis vittata* zu vergegenwärtigen.

c) *Das Zusammenwirken der reinkutikularen und der substomatären Transpiration.*

Die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde, bei der Lufttemperatur von 20° C, setzt sich, auf Grund der vorangehenden Darstellung, aus den folgenden Komponenten zusammen:

1. *aus der reinkutikularen Transpiration.* Diese erreicht bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec ungefähr ihren Höchstwert und nimmt bei noch grössern Windgeschwindigkeiten nur noch unerheblich zu. Dieser Höchstwert liegt bei allen Luftfeuchtigkeiten, also unabhängig von diesen, ungefähr um einen Drittel höher als in Windstille. Der Wind lässt also, bei der Lufttemperatur von 20° C, die reinkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* nur um rund einen Drittel ansteigen.

2. *aus der substomatären Transpiration.* Diese hebt bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec, nachdem die reinkutikulare Transpiration nahezu ihren Höchstwert erreicht hat, in messbarer Weise an, über-



lagert die reinkutikulare Transpiration (Abb. 13) und nimmt bei der Lufttemperatur von 20° mit steigender Windgeschwindigkeit stetig zu. Sie hängt von der Windgeschwindigkeit und von der Luftfeuchtigkeit ab.

- a) *Der Wirkungsgrad der Windgeschwindigkeit.* Bei gleichbleibender Luftfeuchtigkeit ist die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec (und bei der Lufttemperatur von 20°) rund 5—6mal so gross als bei der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec, und zwar bei allen untersuchten Luftfeuchtigkeiten zwischen 93 und 15 %.
- b) *Der Wirkungsgrad der Luftfeuchtigkeit.* Bei gleichbleibender Windgeschwindigkeit wächst die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* (bei der Lufttemperatur von 20°) auf den rund 20fachen Betrag, wenn die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt, d. h. wenn das Sättigungsdefizit von 1.3 auf 17.1 mm Hg steigt, und zwar bei allen untersuchten Windgeschwindigkeiten zwischen 1.5 und 4.5 m/sec (bei 5 m/sec beginnen die Blätter zu reissen).

Da die Faktoren a) und b) sich multiplizieren, so wächst die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* auf den rund 120fachen Betrag, wenn die Windgeschwindigkeit von 1.5 auf 4.5 m/sec wächst und wenn zu gleicher Zeit die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt.

Verglichen mit der reinkutikularen Transpiration bei derselben Windgeschwindigkeit macht jedoch die substomatäre Transpiration trotz dieses starken Anstieges höchstens  $\frac{1}{3}$  der auch ihrerseits sehr geringen reinkutikularen Transpiration aus; die Ursache dieses geringen Umfanges der substomatären Transpiration bei starkem Winde ist offenbar in den Einrichtungen zum Transpirationsschutz der Spaltöffnungen (Abb. 11) zu suchen.

Da sich die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* aus zwei voneinander unabhängigen Komponenten, der reinkutikularen und der substomatären Transpiration, zusammensetzt, so ist klar, dass sie (die gesamtkutikulare Transpiration) bei steigender Windgeschwindigkeit und bei steigendem Sättigungsdefizit weder mit der Windgeschwindigkeit noch mit dem Sättigungsdefizit unmittelbar korreliert werden kann. Wenn sich also in Abb. 12 die bei der Lufttemperatur von 20° C gewonnenen Messpunkte (Kurven A—E) derart gleichmässig anordnen, dass durch sie gemeinsame, stetig verlaufende Kurven gelegt werden können (Gleichungen der Tab. 5), so ist dies ein Zufall, bedingt durch das verhältnismässig geringe Ausmass der substomatären Transpiration. Wir werden in unserer nächsten Arbeit ein anderes Beispiel, *Phyllitis Scolopendrium*, kennenlernen, bei welchem die Verhältnisse anders liegen.

Tabelle 7.

Die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bei Windstille und bei maximaler Windgeschwindigkeit (4.5 m/sec).

Relative Feuchtigkeit  rund  %	Lufttemperatur rund 20° C			
	Physikalisches Sättigungsdefizit  mm Hg	Gesamtkutikulare Transpiration		
		Windstille  mg/dm²/h	Wind- geschwindigkeit 4.5 m/sec mg/dm²/h	Quotient
93	1.3	3.5	4.8	1.4
50	9.6	8.7	19.6	2.3
15	17.1	13.0	30.2	2.3
Relative Feuchtigkeit  rund  %	Lufttemperatur rund 30° C			
	Physikalisches Sättigungsdefizit  mm Hg	Gesamtkutikulare Transpiration		
		Windstille  mg/dm²/h	Wind- geschwindigkeit 4.5 m/sec mg/dm²/h	Quotient
93	—	—	—	—
50	—	—	—	—
15	27.8	20.6	74.3	3.6

Wie gross ist nun das absolute Ausmass, das die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde erreichen kann? Wir haben schon früher auf Grund von Tab. 5 festgestellt, dass, sofern die kutikulare Transpiration in Windstille als Ausgangspunkt genommen wird, die durch den Wind bedingte zusätzliche gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata*, bei der Lufttemperatur von 20° C, in der Luftfeuchtigkeit von 15 % mit zunehmender Windgeschwindigkeit rund zehnmal rascher wächst als in der Luftfeuchtigkeit von 93 %. Gewichtsmässig sind jedoch diese zusätzlichen Transpirationsleistungen geringfügig. Wir haben einige kennzeichnende Werte aus den Tab. 2 und 6 in der Tab. 7 zusammengezogen. Die 5. Kolonne der Tab. 7 enthält die Quotienten aus der 4. dividiert durch die dritte Kolonne.

Wir sehen: Die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bei einer Lufttemperatur von rund 20° C wird, verglichen mit der entsprechenden Transpiration in Windstille, bei allen Luftfeuchtigkeiten durch die höchste, tragbare Windgeschwindigkeit nur auf den andert-halb- bis zweieinhalbfachen Betrag gesteigert, also nur reichlich auf das doppelte. Der Wind kann somit bei der Lufttemperatur von 20° die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata*, gegenüber Windstille, nur auf rund den doppelten Betrag steigen lassen.

Die Spannweite der absoluten Belastung, der die Pflanze bei der Lufttemperatur von 20° bei geschlossenen Spalten ausgesetzt werden kann, liegt zwischen 3.5 mg/dm<sup>2</sup>/h (gesamtkutikulare Transpiration in 93 % rel. F. bei Windstille) und 30.2 mg/dm<sup>2</sup>/h (gesamtkutikulare Transpiration bei extremer Trockenheit und maximaler Windgeschwindigkeit). Die maximale Belastung von *Amaryllis vittata* durch die gesamtkutikulare Transpiration (d. h. durch die Transpiration bei geschlossenen Spalten) beträgt also, bei einer Lufttemperatur von 20° C, nur rund den zehnfachen Betrag der Transpiration, welche die Pflanze in Windstille und in nahezu mit Feuchtigkeit gesättigter Luft leistet und minimal leisten muss, damit das Zirkulationssystem nicht stillesteht.

## II. Die gesamtkutikulare Transpiration bei der Lufttemperatur von 30°.

Aus der Lufttemperatur von 30° C besitzen wir leider nur eine einzige vollständige Mess-Serie (Tab. 4); sie ist uns wertvoll, weil sie unter extremen Bedingungen (rel. Feuchtigkeit 15 %; physikalisches Sättigungsdefizit 27.8 mm Hg) durchgeführt wurde.

Die Lage der Messpunkte ist in Abb. 12 veranschaulicht; die wahrscheinliche mittlere Kurve (bezeichnet mit « 30° ») wurde auf das Auge hin eingezogen. Wir sehen: vom Nullwert bei Windstille (20.6 mg/dm<sup>2</sup>/h) steigt die gesamtkutikulare Transpiration zunächst in der üblichen Weise an; statt jedoch, wie die Kurven A—E, stetsfort gleichmässig weiterzusteigen, biegt sie bei der Windgeschwindigkeit von rund 2 m/sec allmählich nach oben um und erreicht bei der Windgeschwindigkeit von 4.54 m/sec den Betrag von 74.3 mg/dm<sup>2</sup>/h.

Wie ist dieser Kurvenverlauf zu deuten? Auf Grund der Beobachtungen an einigen andern Pflanzen glauben wir annehmen zu dürfen, dass die reinkutikulare Transpiration im Winde, bei der Lufttemperatur von 30° C und der Luftfeuchtigkeit von 15 %, schon bei der Windgeschwindigkeit von 0.5 m/sec nahezu ihren Höchstwert erreicht; er liegt in Abb. 12 bei der Ordinate von 25.7 mg/dm<sup>2</sup>/h. Auf S. 211 haben wir festgestellt, dass der Wind die reinkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata* bei der Lufttemperatur von 20° C um rund 30 % wachsen lässt; dieser Ansatz trifft auch für die Lufttemperatur von 30° C ungefähr zu; mit 25.7 mg/dm<sup>2</sup>/h beträgt die (nahezu) maximale reinkutikulare Transpiration rund 125 % des Wertes bei Windstille. In Tab. 8 haben wir die maximale reinkutikulare Transpiration abgerundet mit 26.0 mg/dm<sup>2</sup>/h eingesetzt.

Die substomatäre Transpiration beginnt somit, bei der Lufttemperatur von 30° C, schon bei der Windgeschwindigkeit von 0.5 m/sec messbar einzusetzen und den reinkutikularen Grundwert spürbar zu überlagern. Zunächst steigt sie, mit wachsender Windgeschwindigkeit, stetig an und erreicht beispielsweise bei der Windgeschwindigkeit von



1.5 m/sec (Tab. 8) den Betrag von 6.5 mg/dm<sup>2</sup>/h. Dieser Anstieg erfolgt ungefähr in denselben Proportionen wie bei der Lufttemperatur von 20° C; verlängert man nämlich das in Frage stehende Kurvenstück, so erreicht es bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec den Wert von rund 55 mg, was einer substomatären Transpiration von rund 29 mg/dm<sup>2</sup>/h entspricht; dies ist rund 4—5mal der für die substomatäre Transpiration bei der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec ausgewiesene Wert, während das entsprechende Verhältnis bei 20° C 5—6 betrug. Wir möchten diesen kleinen Abweichungen keine Bedeutung beimessen.

Bei der Windgeschwindigkeit von rund 2 m/sec beginnt offenbar das Zusammenspiel der Kräfte sich zu verändern. Die substomatäre Transpiration wächst nicht mehr im gleichen Verhältnis, wie bisher, weiter, sondern nimmt mit steigender Windgeschwindigkeit steiler und immer steiler zu; bei der Windgeschwindigkeit von 3 m/sec beträgt sie rund 19 mg/dm<sup>2</sup>/h, bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec schon 47 mg/dm<sup>2</sup>/h; sie ist also nunmehr fast doppelt so gross wie die entsprechende reinkutikulare Transpiration (Tab. 8).

Bei derselben Luftfeuchtigkeit von 15 % und bei derselben Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec beträgt somit die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata*, bei der Lufttemperatur von 20° C, rund 64 % des entsprechenden reinkutikularen Wertes, bei der Lufttemperatur von rund 30° C dagegen volle 181 % des entsprechenden Wertes, also verhältnismässig dreimal mehr. Im erstern Falle beläuft sich die substomatäre Transpiration, absolut gemessen, auf 11.8 mg/dm<sup>2</sup>/h, im letztern Falle auf 47.0 mg/dm<sup>2</sup>/h.

Es ist nicht möglich, diesen übersteilen Anstieg der substomatären Transpiration in unmittelbare Beziehung zum Anstieg des physikalischen Sättigungsdefizites zu setzen. Bei der Lufttemperatur von 20° C beträgt nämlich das physikalische Sättigungsdefizit 17.1 mm Hg, bei 30° C 27.8 mm; die substomatäre Wasserdampfeffusion dürfte also nach dem Hagen-Poiseuille'schen Gesetz höchstens auf den 1.6fachen Betrag ansteigen, also nur auf rund 19 mg/dm<sup>2</sup>/h, wegen der wachsenden Unterkühlung der Blätter eher noch weniger; statt dessen steigt sie auf 47 mg, also auf mehr als das Doppelte.

Wir möchten die Ursache dieser Übersteigerung in der Wirkung des Windes auf die Vorhöfe der Spaltöffnungen suchen. Wir möchten nämlich glauben, dass sich der Wind unter den in Frage stehenden extremen Bedingungen, Lufttemperatur 30° gepaart mit einer rel. Feuchtigkeit von 15 % (also bei einem Dampfdruckgefälle von nahezu 3 cm Quecksilber!) und bei einer extrem starken Windgeschwindigkeit (bis zu 4.5 m/sec; bei 5 m/sec halten die Blätter, wie schon gesagt, der mechanischen Beanspruchung nicht mehr stand) trotz der mechanischen Abwehr durch die Vorhofleisten unmittelbar auf den Feuchtigkeitsgehalt der Vorhöfe und damit auf die Grösse des durch die

Undichtheiten des « geschlossenen » Spaltenmundes effundierenden Wasserdampfstromes auszuwirken beginnt. Die äussern Widerstände, die der Dampfstrom zu überwinden hat, Wandreibung usw., bleiben sich ja ungefähr gleich; das Dampfdruckgefälle steigt dagegen um mehr als die Hälfte; der Wind wirkt aber seinerseits in der 1.5ten Potenz, und so mag es verständlich werden, dass die physikalische Komponente der Windwirkung trotz des Spaltenschutzes ins Gewicht zu fallen beginnt und den Betrag der substomatären Wasserdampfeffusion in der genannten Weise übersteigert.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit möchten wir somit festhalten: Bei einer Lufttemperatur von rund 20° C lässt sich bei *Amaryllis vittata* auch in extrem trockener Luft (rel. F. 15%) und bei der höchsten tragbaren Windgeschwindigkeit (4.5 m/sec) keine unverhältnismässige Einwirkung des Windes auf die Grösse der substomatären Transpiration erkennen; bei der Lufttemperatur von 30° C tritt dagegen unter den genannten extremen Bedingungen die Windwirkung als solche in Erscheinung und lässt die substomatäre Transpiration trotz des mechanischen Spaltenschutzes rund doppelt so rasch ansteigen als ceteris paribus dem Anstieg des Dampfdruckgefälles entspräche. Doch ist auch jetzt, absolut gemessen, die Steigerung noch gering: die gesamtkutikulare Transpiration beträgt bei der maximalen Windgeschwindigkeit (4.5 m/sec) nur das 3.6fache des für Windstille ausgewiesenen Betrages.

## § 2. Der Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration.

Die Spaltöffnungen der Versuchspflanze Nr. 47 standen, wie auf S. 200 angegeben, bei der von uns angewandten Belichtung durchschnittlich 3.3  $\mu$  weit offen. Die gemessenen Transpirationsmengen sind in den Tab. 3 und 4 zusammengestellt und in Abb. 14 veranschaulicht.

Die in Abb. 14 dargestellten Werte setzen sich aus dem reinkutikularen und aus dem reinstomatären Transpirationsanteil zusammen. Da der reinkutikulare Anteil schon in § 1 unter I a besprochen wurde, beschränken wir uns hier auf die Betrachtung des reinstomatären Anteiles; freilich konnten aus betriebstechnischen Gründen, die ausserhalb unserer Macht standen, die Temperatur und die Feuchtigkeit nicht bei allen Versuchsreihen der Tab. 2 und 3 genau auf den gleichen Wert gebracht und gehalten werden (sie blieben nur innerhalb ein und derselben Versuchsreihe praktisch gesprochen konstant); deshalb bestehen zwischen den Sättigungsdefiziten der einzelnen Reihen kleine Abweichungen, die wir jedoch vorläufig vernachlässigen möchten.

Wir betrachten den Einfluss der Windgeschwindigkeit und den Einfluss der Luftfeuchtigkeit wiederum in gesonderten Kapiteln.

# I. Die reinstomatäre Transpiration bei der Lufttemperatur von 20°.

## 1. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit.

Die Zahlenreihen der 3., 7. und vorletzten Kolonne der Tab. 3 und der vorletzten Kolonne der Tab. 4 sind in Abb. 15 veranschaulicht; zu ihrer Berechnung wurde von der Gesamttranspiration der Pflanze im Licht (gesamtstomatäre Transpiration) jeweils der reinkutikulare Anteil abgezogen.

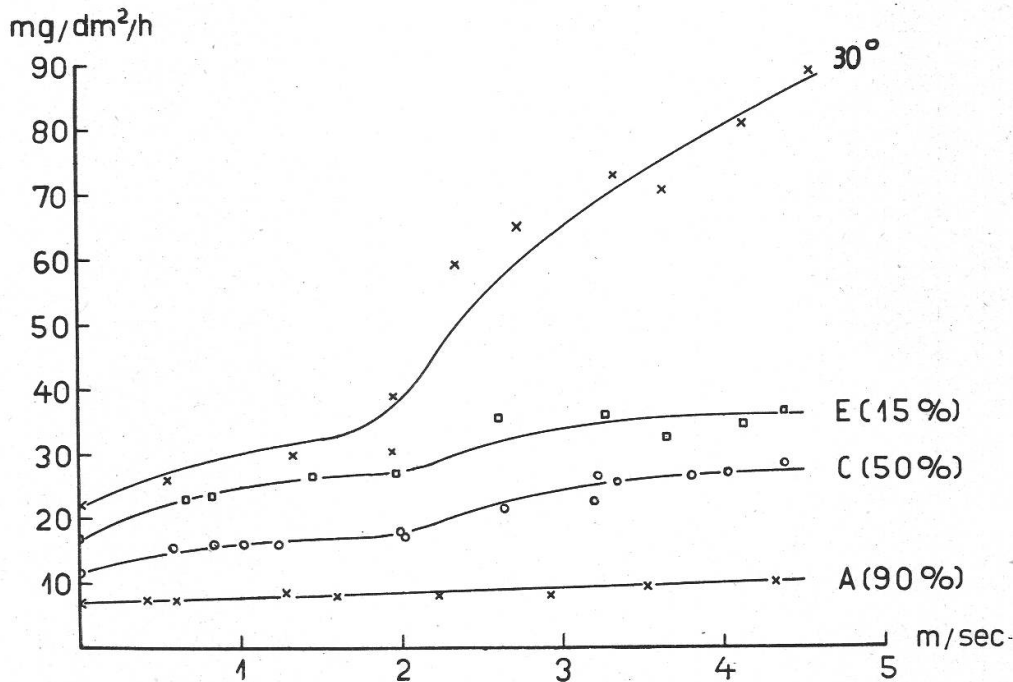


Abbildung 14.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes auf die Gesamttranspiration der Pflanze im Lichte (Tab. 3 und 4).

Lufttemperatur 20°C

Kurve A: Physikalisches Sättigungsdefizit 1.8 mm Hg  
 Kurve C: Physikalisches Sättigungsdefizit 9.0 mm Hg  
 Kurve E: Physikalisches Sättigungsdefizit 15.9 mm Hg.

Lufttemperatur 30° C

Kurve « 30° »: Physikalisches Sättigungsdefizit 27.8 mm Hg.

Wir sehen: bei hoher Luftfeuchtigkeit ist der Einfluss des Windes auf die reinstomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* äusserst gering (Abb. 15, Kurve A): bis zu einer Windgeschwindigkeit von nahezu 3 m/sec beträgt die windbedingte, zusätzliche reinstomatäre Transpiration nur rund 0.8 mg/dm²/h (Tab. 6) und steigt dann allmählich bis auf 2.3 mg/dm²/h bei der nahezu maximalen Windgeschwindigkeit (4.3 m/sec). Sie bewegt sich also, bei Windgeschwindigkeiten bis zu 3 m/sec, in der gleichen Grössenordnung wie, bei geschlossenen



Spalten, die substomatäre Transpiration ( $0.1\text{--}0.4\text{ mg/dm}^2/\text{h}$ ); erst bei hohen Windgeschwindigkeiten wächst sie ein wenig über diesen Rahmen hinaus.

Bei mittlern Luftfeuchtigkeiten (50 %; Abb. 15, Kurve C) ist der Einfluss des Windes auf die reinstomatäre Transpiration bis zu einer Windgeschwindigkeit von rund  $2\text{ m/sec}$  ebenfalls verschwindend klein; die zusätzliche, windbedingte reinstomatäre Transpiration beträgt nur etwa  $1\text{ mg/dm}^2/\text{h}$ ; erst bei höhern Windgeschwindigkeiten beginnt sie

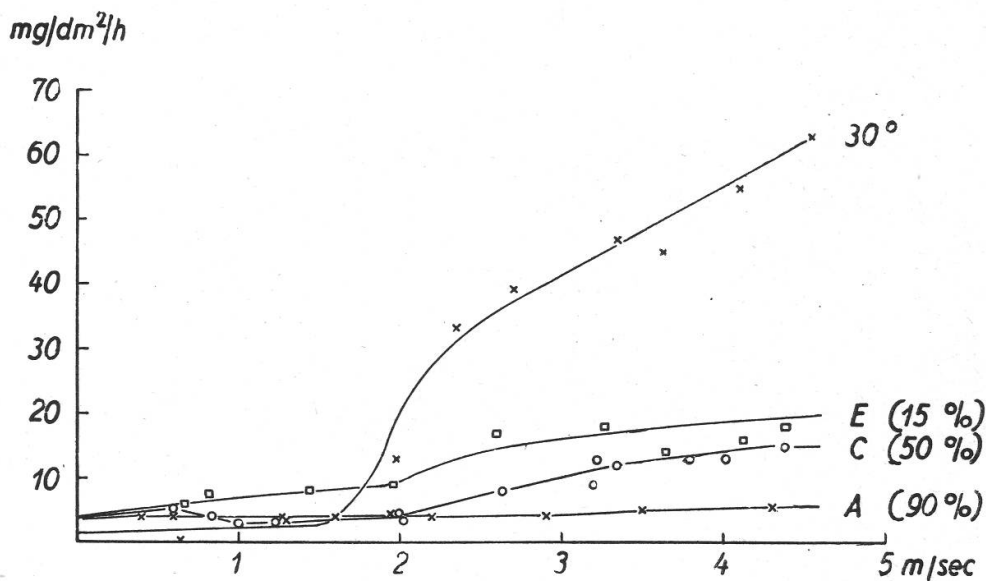


Abbildung 15.

*Amaryllis vittata hybrida* (Versuchspflanze Nr. 47). Der Einfluss des Windes und der Luftfeuchtigkeit auf die reinstomatäre Transpiration (Tab. 3 und 4).

Lufttemperatur  $20^\circ\text{C}$

Kurve A: Physikalisches Sättigungsdefizit  $1.8\text{ mm Hg}$

Kurve C: Physikalisches Sättigungsdefizit  $9.0\text{ mm Hg}$

Kurve E: Physikalisches Sättigungsdefizit  $15.9\text{ mm Hg}$

Lufttemperatur  $30^\circ\text{C}$

Kurve «  $30^\circ$  »: Physikalisches Sättigungsdefizit  $27.8\text{ mm Hg}$ .

etwas zu steigen; bei der Windgeschwindigkeit von  $4.5\text{ m/sec}$  erreicht sie den Wert von rund  $11\text{ mg/dm}^2/\text{h}$ , also ungefähr doppelt so viel als, unter denselben äussern Bedingungen, die substomatäre Transpiration betrug.

In extrem trockener Luft (15 % rel. F.; Abb. 15, Kurve E) scheint dagegen von Beginn an ein schwacher Einfluss des Windes auf die Grösse der reinstomatären Transpiration vorhanden zu sein. Die Kurve der reinstomatären Transpiration steigt von  $4.1\text{ mg/dm}^2/\text{h}$  in Windstille gleichmässig auf etwa  $10\text{ mg/dm}^2/\text{h}$  bei einer Windgeschwindigkeit von rund  $2\text{ m/sec}$  und sodann noch etwas steiler an, um schliesslich bei einer Windgeschwindigkeit von  $4.5\text{ m/sec}$  mit rund  $20\text{ mg/dm}^2/\text{h}$

auszuklingen. Trotz dieses stärkern Anstieges erreicht die durch den Wind bedingte zusätzliche reinstomatäre Transpiration bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec mit rund 16 mg kaum das Anderthalbfache des Betrages, den, unter denselben äussern Bedingungen, die substomatäre Transpiration aufwies. Der Grund dieser geringen Leistung liegt offensichtlich im Bestehen des starren Vorhofes. Wir werden dieser Frage erst später, wenn noch andere, ähnliche Typen durchgearbeitet sind, nähertreten können.

## 2. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die reinstomatäre Transpiration bei 20°.

In Windstille beträgt bei der Versuchspflanze Nr. 47 die reinstomatäre Transpiration bei einer Luftfeuchtigkeit von 90 % rund 3.4 mg/dm<sup>2</sup>/h, bei 50 % ungefähr gleichviel und bei 15 % rund 4.1 mg/dm<sup>2</sup>/h. Die Grösse der reinstomatären Transpiration wird also bei *Amaryllis vittata* in Windstille durch das Absinken der Luftfeuchtigkeit nicht wesentlich beeinflusst; sie nimmt zwischen 90 und 15 % nur um etwa einen Viertel zu.

Bei der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec steigt die reinstomatäre Transpiration in Tab. 6 von 4.1 auf 8.0 mg/dm<sup>2</sup>/h, also auf rund das Doppelte, wenn die Luftfeuchtigkeit von 90 auf 15 % sinkt. Bei der Windgeschwindigkeit von 3 m/sec erfolgt der entsprechende Anstieg von 4.2 auf 16.5 mg/dm<sup>2</sup>/h, also auf rund das Vierfache; bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec beträgt der entsprechende Anstieg (5.7 auf 20.0 mg/dm<sup>2</sup>/h) ebenfalls rund das Vierfache.

Die reinstomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* wird also in Windstille durch ein Absinken der rel. Feuchtigkeit der atmosphärischen Luft von rund 90 auf rund 15 % nur um etwa einen Viertel gesteigert; bei der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec wird sie auf rund das Doppelte und bei Windgeschwindigkeiten über 3 m/sec auf rund den vierfachen Betrag erhöht. *Der Einfluss der sinkenden Luftfeuchtigkeit auf die reinstomatäre Transpiration von Amaryllis vittata nimmt demnach mit steigender Windgeschwindigkeit zu*, dies im Gegensatz zur substomatären Transpiration, die bei allen Windgeschwindigkeiten durch die absinkende Luftfeuchtigkeit verhältnismässig in gleicher Weise gesteigert wird. Wir möchten erst andere Pflanzenarten durcharbeiten, ehe wir auf diese Verschiedenheiten eintreten.

## II. Die reinstomatäre Transpiration bei der Lufttemperatur von 30°.

Da wir bei dieser Lufttemperatur nur eine einzige vollständige Mess-Serie (bei der rel. Feuchtigkeit von 15 %) besitzen, so können wir nur den Einfluss der *steigenden Windgeschwindigkeit* auf die Grösse der reinstomatären Transpiration betrachten (Abb. 15; Tab. 8).

Tabelle 8.

*Amaryllis vittata hybrida*. Einige charakteristische Transpirationswerte bei der Lufttemperatur von 30° C. Relative Feuchtigkeit 15 %. Physikalisches Sättigungsdefizit 27.8 mm Hg.

Wind- geschwindig- keit  m/sec	Im Dunkeln			Bei optimaler Spaltenöffnung	
	Reinkutikulare Transpiration  mg/dm <sup>2</sup> /h	Substomatäre Transpiration  mg/dm <sup>2</sup> /h	Wasserdampf- abgabe je Spaltöffnung  mγ/h	Reinstomatäre Transpiration  mg/dm <sup>2</sup> /h	Wasserdampf- abgabe je Spaltöffnung  mγ/h
0	20.6	0	0	1.5	9.9
1.0	26.0	3.5	23.1	(2.0)	(13.2)
1.5	26.0	6.5	42.9	(3.0)	(19.8)
3.0	26.0	19.0	125.3	41.5	273.7
4.5	26.0	47.0	310.0	62.5	412.3

Bis zu der Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec ist die zusätzliche reinstomatäre Transpiration gering; sie bewegt sich in der gleichen Größenordnung wie bei der Luftfeuchtigkeit von 20° C. Hernach biegt sie steil um, erreicht bei der Windgeschwindigkeit von 3 m/sec den Betrag von 41.5 mg/dm<sup>2</sup>/h und bei 4.5 m/sec den Betrag von 62.5 mg/dm<sup>2</sup>/h. *Der Wind wirkt also, bei extrem trockener Luft, auf die reinstomatäre Transpiration von Amaryllis vittata nicht stetig ein*; die leichte Ausbiegung der reinstomatären Transpirationskurve, die in Abb. 15 schon bei den Kurven C und E im Bereich der Windgeschwindigkeit von 2 m/sec zu erkennen war, wiederholt sich, in weit stärkerem Masse, bei der Lufttemperatur von 30°. Ob diesem Verhalten ein besonderer Sinn zukommt, werden wir erst zu beurteilen vermögen, wenn wir andere, ähnliche Beispiele kennen.

### § 3. Das Verhalten der Pflanze als Ganzes.

Wir haben bis jetzt vorwiegend die einzelnen Faktoren betrachtet, welche die zusätzliche Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde bedingen. Zum Schlusse seien zwei Tabellen mitgeteilt, die das Verhalten der Pflanze als Ganzes, d. h. ihre Transpiration als Ganzes, beleuchten; sie gehen von der jeweils höchsten Belastung aus, der die Versuchspflanze ausgesetzt wurde, nämlich einer Luftfeuchtigkeit von 15 % bei der Windgeschwindigkeitstabelle (Tab. 9) und einer Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec bei der Luftfeuchtigkeitstabelle (Tab. 10).

*1. Frage:* Um wieviel ist die Gesamttranspiration von *Amaryllis vittata*, bei steigender Windgeschwindigkeit, im Lichte höher als im Dunkeln?



Tabelle 9.

*Amaryllis vittata hybrida*. Der Einfluss der Windgeschwindigkeit auf die Transpiration im Dunkeln und im Licht, bei der Luftfeuchtigkeit von 15 %.

Wind- geschwindigkeit  m/sec	Gesamttranspiration im Dunkeln (Reinkutikular + sub- stomatär)  mg/dm <sup>2</sup> /h	Gesamttranspiration im Licht (Reinkutikular + rein- stomatär)  mg/dm <sup>2</sup> /h	Gesamttranspiration im Licht, bezogen auf die Gesamttranspiration im Dunkeln  %
Lufttemperatur 20°			
0	13.0	17.1	132
1.0	18.4	25.4	138
1.5	20.4	26.4	129
3.0	25.6	34.9	136
4.5	30.2	38.4	127
Lufttemperatur 30°			
0	20.6	22.1	107
1.0	29.5	(28.0)	—
1.5	32.5	(29.0)	—
3.0	45.0	67.5	150
4.5	73.0	88.7	122

Bei der Lufttemperatur von 20° C sind die Werte der Tab. 9 erstaunlich regelmässig; die zusätzliche Leistung beträgt nur rund einen Drittel. Bei der Lufttemperatur von 30° C streuen die Werte infolge Versuchszufälligkeiten ziemlich stark; immerhin wird man auch hier kaum fehlgehen, wenn man eine durchschnittliche Mehrleistung von rund einem Drittel annimmt. *Amaryllis vittata* transpiriert demnach als Ganzes, kutikularer und stomatärer Anteil zusammengerechnet, im Lichte, d. h. bei offenen Spalten, auch bei extremer Windgeschwindigkeit nur rund um einen Drittel stärker als im Dunkeln, d. h. als bei geschlossenen Spalten.

2. Frage: Um wieviel ist die Gesamttranspiration von *Amaryllis vittata*, bei fallender Luftfeuchtigkeit, im Lichte höher als im Dunkeln?

Sehen wir von der nahezu mit Feuchtigkeit gesättigten Reihe ab, wo die Werte sehr nahe beieinander liegen und wo deshalb schon kleine Ausschläge einen verhältnismässig grossen prozentualen Anstieg bedingen (210 %), so dürfen wir in Tab. 10 die durchschnittliche Mehrleistung der Pflanze im Licht wiederum auf rund einen Drittel veranschlagen.

Wenn also die Spalten von *Amaryllis vittata* optimal offen stehen, so vermag auch ein extrem trockener (15 %) Wind die Transpirationsleistung im Lichte, gegenüber Dunkelheit, nur um rund einen Drittel zu

Tabelle 10.

*Amaryllis vittata hybrida*. Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die Transpiration im Dunkeln und bei optimaler Belichtung, bei maximaler Windgeschwindigkeit (4.5 m/sec).

Physikalisches Sättigungs- defizit rund	Luft- temperatur rund	Luft- feuchtigkeit rund	Gesamt- transpiration im Dunkeln (Reinkutikular + substomatär)	Gesamt- transpiration im Licht (Reinkutikular + reinstomatär)	Gesamt- transpiration im Lichte, bezogen auf die Gesamt- transpiration im Dunkeln %
mm Hg	°C	%	mg/dm <sup>2</sup> /h	mg/dm <sup>2</sup> /h	%
1.3 — 1.8	20	90	5.0	10.5	210
9.0 — 9.6	20	50	20.0	27.5	138
15.2 — 15.9	20	15	30.2	38.4	127
27.8	30	15	73.0	88.7	122

steigern (Tab. 9); desgleichen vermag, wenn ein extrem starker Wind herrscht (4.5 m/sec), ein Absinken der Luftfeuchtigkeit von rund 90 auf rund 15 % die gesamte Transpirationsleistung im Lichte, gegenüber Dunkelheit, wiederum nur um rund einen Drittel zu erhöhen.

Der Einfluss der Spaltenöffnung auf den Wasserhaushalt von *Amaryllis vittata* ist demnach in allen Lebenslagen gering. Dies ist wohl der Schutzwirkung des Vorhofes zuzuschreiben. Doch gilt diese Aussage naturgemäss nur für unsere Versuchsverhältnisse, wo keine Wärme in die Blätter eingestrahlt wurde; wie sich die Sachlage gestaltet, wenn man, wie dies durch die Sonne geschieht, in direkter Bestrahlung den Blättern Wärme zuführt, soll später untersucht werden.

### Zusammenfassung.

1. Die Einrichtung und der Betrieb eines Windkanales für die Untersuchung der Wirkung des Windes auf die pflanzliche Transpiration werden beschrieben.

2. Das Bestehen einer *innern Abhärtung*, d. i. einer Abhärtung der innern Oberfläche der Pflanzen, wird festgestellt. Sie entspricht der früher beobachteten äussern (kutikularen) Abhärtung, ist jedoch unabhängig von dieser und tritt seltener auf. Sie hat zur Folge, dass die stomatäre Transpiration bei starker Beanspruchung der Pflanze unvermittelt und irreversibel auf einen geringern Betrag, z. B. auf die Hälfte, zurückgeht.

3. Eine *Ermüdung* gewisser Pflanzen im Winde wird festgestellt. *Phyllitis Scolopendrium* transpiriert z. B. in Dunkelheit in unbewegter

Luft 138 Stunden lang unverändert, zeigt dagegen im Winde auch bei geringen Geschwindigkeiten (2.5—2.8 m/sec) schon nach wenigen Stunden Ermüdungserscheinungen, die sich in einem Leistungsabfall äussern; bei höheren Windgeschwindigkeiten tritt die Ermüdung noch rascher ein. Andere Pflanzenarten, z. B. *Amaryllis vittata*, zeigen diese Ermüdbarkeit nicht.

4. Die Umstellung von der kutikularen zur stomatären Transpiration und umgekehrt erfolgt bei gewissen Pflanzenarten im Winde viel langsamer als in Windstille. *Quercus Robur* spricht z. B. in Windstille auch nach einer mehrtägigen Versuchsdauer unmittelbar auf den Wechsel von Dunkelheit und Licht an; im Winde (rund 3.2 m/sec) wird dagegen, beim Übergang von Dunkelheit zu Licht, die volle stomatäre Transpirationsleistung erst nach rund 60 Stunden erreicht; desgleichen ist im selben Winde, beim Übergang von Licht zu Dunkelheit, die Umstellung auf die kutikulare Transpiration erst nach rund 40 Stunden beendet. Es tritt somit im Winde eine gewisse Verzögerung der Reaktion ein, die möglicherweise in einer ähnlichen Weise zu verstehen ist wie die unter 3. beschriebene Ermüdung gewisser Pflanzen.

5. Die durch den Wind bedingte zusätzliche *gesamtkutikulare Transpiration* von *Amaryllis vittata*, d. i. ihre zusätzliche *gesamte* Transpiration im Dunkeln (reinkutikularer + substomatärer Anteil), steigt bei der Lufttemperatur von 20° C, bezogen auf die entsprechende Transpiration in Windstille, bei der rel. Feuchtigkeit von 15 % rund zehnmal rascher an als bei der Luftfeuchtigkeit von 93 %. Gewichtsmässig ist jedoch diese Transpirationssteigerung geringfügig: Der Wind kann bei der Lufttemperatur von 20° C die gesamtkutikulare Transpiration von *Amaryllis vittata*, gegenüber Windstille, höchstens auf rund den doppelten Betrag ansteigen lassen. Bei der Lufttemperatur von 30° C und bei sehr grosser Lufttrockenheit (rel. F. 15 %) beträgt der durch die maximale Windgeschwindigkeit erzeugbare Anstieg das 3.6fache; dieser stärkere Anstieg geht zu Lasten der *substomatären* Dampfeffusion, die bei dieser extremen Belastung unverhältnismässig stark zunimmt.

6. Die *reinkutikulare Transpiration* von *Amaryllis vittata*, d. i. jener Anteil der Transpiration, der ausschliesslich von der Kutikula bestritten wird, wächst mit steigender Windgeschwindigkeit in Gestalt einer schwach gebogenen Exponentialkurve. Bezogen auf die kutikulare Transpiration in Windstille ist die Wirkung des Windes bei der Lufttemperatur von 20° C bei allen Luftfeuchtigkeiten zwischen 93 und 45 % gleich gross; die Wirkung des Windes ist somit, innerhalb dieser Feuchtigkeitsgrenzen, von der Luftfeuchtigkeit unabhängig: Der Betrag, den die kutikulare Transpiration schon in Windstille besass, wird



um rund einen Drittel erhöht. Bei geringern Luftfeuchtigkeiten (40 bis 15 %) fällt dagegen der windbedingte Anstieg der reinkutikularen Transpiration etwas kleiner aus, nicht weil die Windwirkung geringer ist, sondern deshalb, weil offenbar der Wassernachschub durch die Kutikula hindurch nicht mehr mitkommt, sodann auch wegen der wachsenden Unterkühlung der Blätter.

7. Die *substomatäre Transpiration* von *Amaryllis vittata*, d. i. jener Anteil der Transpiration im Dunkeln, der durch den geschlossenen Spaltenmund effundiert, wird, bei der Lufttemperatur von 20° C, bei allen geprüften Luftfeuchtigkeiten auf ungefähr den 5—6fachen Betrag erhöht, wenn die Windgeschwindigkeit von 1.5 m/sec auf 4.5 m/sec steigt (bei 5 m/sec beginnen die Blätter zu reißen). Der Wind wirkt demnach, wie auf die reinkutikulare Transpiration, so auch auf die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* unabhängig von der Luftfeuchtigkeit ein. Im Gegensatz zur reinkutikularen Transpiration strebt jedoch die substomatäre Wasserdampfeffusion mit steigender Windgeschwindigkeit nicht einem Endwert zu, sondern steigt immer weiter, bis die Blätter der mechanischen Beanspruchung durch den Wind nicht mehr gewachsen sind und zu reißen beginnen. Infolge des wirkungsvollen Schutzes der Spaltöffnungen von *Amaryllis vittata* durch einen starren Vorhof ist jedoch die durch den Wind bedingte maximale substomatäre Wasserdampfeffusion erheblich geringer als die durch den Wind bedingte zusätzliche reinkutikulare Transpiration.

Bei gleichbleibender Windgeschwindigkeit wächst die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* auf den rund 20fachen Betrag, wenn, bei der Lufttemperatur von 20° C, die Luftfeuchtigkeit von 93 % auf 15 % sinkt; die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* im Winde wird also, ceteris paribus, durch eine Veränderung der Luftfeuchtigkeit rund fünfmal stärker beeinflusst als die reinkutikulare Transpiration.

Bei steigender Windgeschwindigkeit und abnehmender Luftfeuchtigkeit wächst die substomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata*, da diese beiden Komponenten sich multiplizieren, in geometrischer Progression: sie steigt auf rund den 120fachen Betrag an, wenn die Windgeschwindigkeit von 1.5 auf 4.5 m/sec wächst und wenn zu gleicher Zeit die Luftfeuchtigkeit von 93 auf 15 % sinkt.

8. Die *gesamtstomatäre Transpiration* von *Amaryllis vittata* (d. i. ihre Transpiration im Lichte, reinkutikularer + reinstomatärer Anteil zusammengerechnet) wird auch durch einen extrem trockenen Wind (rel. F. 15 %) gegenüber der gesamtkutikularen Transpiration (d. i. die gesamte Transpiration in Dunkelheit) höchstens um einen Drittel gesteigert; desgleichen vermag, wenn ein extrem starker Wind herrscht (4.5 m/sec), ein Absinken der Luftfeuchtigkeit von rund 90 auf rund

15 %, die gesamte Transpirationsleistung von *Amaryllis vittata* im Lichte, gegenüber Dunkelheit, wiederum nur um rund einen Drittel zu erhöhen; hierin kommt offensichtlich der mechanische Spaltenschutz zum Ausdruck.

9. Die *reinstomatäre Transpiration* von *Amaryllis vittata* im Winde, d. i. jener Anteil der gesamtstomatären Transpiration, der ausschliesslich zu Lasten der Spaltöffnungen fällt, wird, gegenüber dem Wert in Windstille, durch Windgeschwindigkeiten bis zu 2 m/sec im allgemeinen nicht wesentlich erhöht. Erst bei höhern Windgeschwindigkeiten macht sich eine gewisse Windwirkung geltend; doch erreicht die reinstomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata*, bei optimaler Spaltenweite, auch bei der Windgeschwindigkeit von 4.5 m/sec, gepaart mit einer Luftfeuchtigkeit von 15 %, kaum das Anderthalbfache des Betrages, den, unter denselben äussern Bedingungen, bei geschlossenen Spalten die substomatäre Transpiration aufwies. Der Grund dieses geringen Anstieges wird im besondern Bau der Spaltöffnungen vermutet. Bei extremer Belastung, z. B. einer Lufttemperatur von 30° C, gepaart mit einer rel. Feuchtigkeit von 15 %, wirkt der Wind auf die reinstomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* nicht mehr stetig ein, sondern lässt sie, von einer Geschwindigkeit von etwa 2—3 m/sec weg, unverhältnismässig steil ansteigen. Die Deutung dieses Verhaltens steht noch offen.

Der Einfluss der sinkenden Luftfeuchtigkeit auf die reinstomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* nimmt mit steigender Windgeschwindigkeit zu (vom 0.25- bis zum rund Vierfachen), dies im Gegensatz zur substomatären Transpiration, die bei allen Windgeschwindigkeiten durch die absinkende Luftfeuchtigkeit verhältnismässig in gleicher Weise gesteigert wird. Die physikalische Erklärung dieser Erscheinung soll in einer spätern Arbeit versucht werden.

---

#### Zitierte Literatur.

- Firbas Fr. 1931. Die Wirkung des Windes auf die Transpiration (Ber. Deutsch. bot. Ges., **49**, 443—452.)
- Gäumann E. und Jaag O. 1936. Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. (Ber. schweiz. bot. Ges., **45**, 411—518.)
- 1937. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Reaktionsgeschwindigkeit der Spaltöffnungen. (Ber. Deutsch. bot. Ges., **55**, 236—252.)
- 1938. Untersuchungen über die stomatäre Transpiration. I. (Ber. schweiz. bot. Ges., **48**, 45—78.)
- Gradmann H. 1923. Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. (Jahrb. wiss. Bot., **62**, 449—527.)
- Herrmann H. 1931. Über Transpirationsschwankungen bei Pflanzen unter konstanten Aussenbedingungen. (Biologia generalis, **7**, 469—496.)

- Huber Br. 1930. Untersuchungen über die Gesetze der Porenverdunstung. (Zschr. f. Bot., **23**, 839—890.)
- Seybold A. 1929. Die pflanzliche Transpiration. I. (Ergebnisse der Biologie, **5**, 29—165.)
- 1931. Weitere Beiträge zur Transpirationsanalyse. III. Eine Methode der differenzierten Transpirationsbestimmung in bewegter Luft. (Planta, **14**, 386—410.)
- 1931. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Transpirationsanalyse. I. (Planta, **13**, 18—28.)
- Stålfelt M. G. 1932. Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. (Planta, **17**, 22—85.)
- 1932. Der Einfluss des Windes auf die kutikulare und stomatäre Transpiration. (Svensk Bot. Tidskr., **26**, 45—69.)
- Voss J. 1936. Über den Einfluss verschiedener Licht- und Strahlenarten auf die Entwicklung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. (Angewandte Bot., **18**, 43—75.)
- Wrenger M. 1935. Über den Einfluss des Windes auf die Transpiration der Pflanzen. (Zschr. f. Bot., **29**, 257—320.)
-