

**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 II  
**Autor:** Gäumann, Ernst / Jaag, Otto  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-33384>

### **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:** 16.04.2026

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

## Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration II.

Von Ernst Gäumann und Otto Jaag.

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

Eingegangen am 7. Juli 1939.

### Inhalt.

	Seite
1. Kapitel. Der Einfluss des Windes auf die Transpiration von <i>Phyllitis Scolopendrium</i> (L.) Newm. . . . .	556
§ 1. Der Einfluss des Windes auf die kutikulare Transpiration . . . . .	556
a) Versuchspflanzen mit begrenzter Transpirationsleistung . . . . .	558
b) Versuchspflanzen mit stetem Anstieg der gesamtkutikularen Transpiration . . . . .	571
§ 2. Der Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration . . . . .	572
a) Versuchspflanzen mit nicht steter Reaktion . . . . .	572
b) Versuchspflanzen mit stetem Anstieg der Transpirationsleistung . . . . .	577
2. Kapitel. Der Einfluss des Windes auf die Transpiration von <i>Ficus elastica</i> Roxb. . . . .	577
§ 1. Der Einfluss der Lichtmenge auf die stomatäre Transpiration in Windstille . . . . .	579
§ 2. Der Einfluss der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf die Transpiration in Windstille . . . . .	581
§ 3. Der Einfluss des Windes auf die Transpiration von <i>Ficus elastica</i> . . . . .	586
3. Kapitel. Das Verhalten von <i>Haemanthus coccineus</i> L. . . . .	591
4. Kapitel. Versuche mit <i>Quercus Ilex</i> L. . . . .	597
5. Kapitel. Versuche mit <i>Olea europaea</i> L. . . . .	607
6. Kapitel. Zusammenfassung . . . . .	612
§ 1. Der Anstieg der stomatären Transpiration bei steigender Lichtmenge in unbewegter Luft . . . . .	613
§ 2. Der Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf die stomatäre Wasserdampffusion in unbewegter Luft . . . . .	618
§ 3. Der Anstieg der gesamtkutikularen Transpiration bei zunehmender Windgeschwindigkeit . . . . .	618
§ 4. Der Anstieg der reinstomatären Transpiration bei zunehmender Windgeschwindigkeit . . . . .	622
Zitierte Literatur . . . . .	626

In unserer ersten Mitteilung über den Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration (1939) haben wir *Amaryllis vittata* als Beispiel einer Pflanze besprochen, bei welcher die Einwirkung des Windes auf die Transpiration im grossen und ganzen den physikalischen Erwartungen entspricht: es tritt von seiten der Pflanze, bei zunehmender Windgeschwindigkeit, weder eine physio-

logisch bedingte Übersteigerung der Transpiration ein, noch eine physiologisch bedingte Herabsetzung derselben durch Regulationsvorgänge.

In dem vorliegenden zweiten Bericht möchten wir vor allem *Tatsachen* mitteilen; wir möchten zeigen, dass es Typen gibt, bei welchen im Wind, nach Überschreitung einer bestimmten Schwelle, eine *Übersteigerung* der Transpiration erfolgt (Beispiel: *Phyllitis Scolopendrium*), daneben auch andere, bei welchen, umgekehrt, von einer bestimmten Windgeschwindigkeit weg, eine physiologisch bedingte *Regulation* der Transpiration einsetzt (Beispiel: *Ficus elastica*), und endlich solche, die ganz oder teilweise einem dieser drei Typen folgen (Beispiele: *Haemanthus coccineus*, *Quercus Ilex* und *Olea europaea*). Über die Deutung dieses mannigfachen Verhaltens möchten wir erst in einer spätern Arbeit eingehender sprechen, wenn wir mehr Erfahrungen besitzen.

## 1. Kapitel.

### Der Einfluss des Windes auf die Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm.

Den Einfluss der zunehmenden Lichtmenge und der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf die stomatäre Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* haben wir im laufenden Jahre in einer besondern Mitteilung (1939) beschrieben; ferner haben wir, im Jahre 1936, den Einfluss der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf die *kutikulare* Transpiration dargestellt.

Wir gliedern die folgende Darstellung in zwei Abschnitte, § 1: Der Einfluss des Windes auf die kutikulare Transpiration, und § 2: Der Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration.

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

*Versuchsfrage*: Wie gestaltet sich die kutikulare Transpiration (d. i. die Transpiration bei Nacht) von *Phyllitis Scolopendrium* bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten und bei verschiedenen Sättigungsdefiziten?

Die kutikulare Transpiration wurde jeweils zunächst in unbewegter Luft gemessen. Hierauf wurde Nacht für Nacht die Windbewegung gesteigert. Bei einer Windgeschwindigkeit von rund 1.3 m/sec begannen die Wedel, sich leicht zu bewegen, zu « fächeln »; bei rund 3.3 m/sec flatterten sie « wie Laub im Winde »; von 4.5 m/sec weg lagen sie nahezu waagrecht in der Windbahn (Abb. 3) und vibrierten nur noch; bei 7 m/sec begannen sie zu reißen.

Da sich nicht alle Versuchspflanzen gleichsinnig verhielten, gliedern wir sie in zwei Gruppen, *a*) Versuchspflanzen mit begrenzter Transpirationsleistung, und *b*) Versuchspflanzen mit stetem Anstieg der gesamtcutikularen Transpiration. Die erstgenannte Gruppe ist die häufigere, die zweitgenannte ist selten.

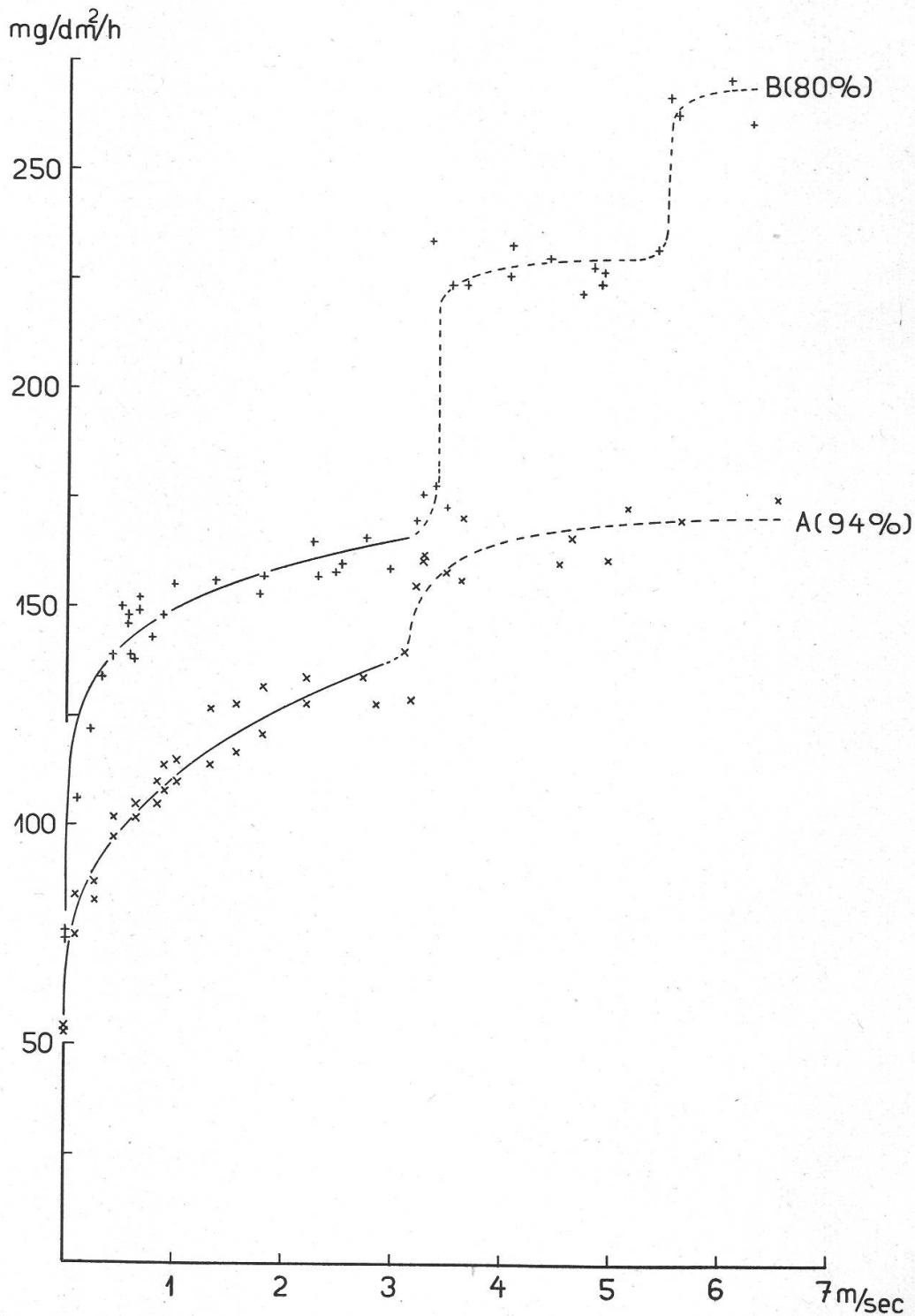


Abbildung 1.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 40). Der Einfluss des Windes auf die gesamtcutikulare Transpiration.

Lufttemperatur rund 21° C.

Kurve A: Relative Luftfeuchtigkeit rund 94 % (S. D. 1.1 mm).

Kurve B: Relative Luftfeuchtigkeit rund 80 % (S. D. 3.8 mm).

a) Versuchspflanzen mit begrenzter Transpirationsleistung.

Die Versuchspflanze Nr. 40 besass 10 Wedel mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 8.48 dm<sup>2</sup> und mit 1450 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup>. Die erste Versuchsreihe wurde in mit Feuchtigkeit nahezu gesättigter Luft (93—95 %) und bei einer Lufttemperatur von 21.1—21.3° C durchgeführt; das physikalische Sättigungsdefizit war somit äusserst gering; es betrug nur 1.1 mm Hg. Die Messpunkte (d. s. die Urwerte, bezogen auf den dm<sup>2</sup> Blattoberfläche) sind in Abb. 1 als liegende Kreuze eingetragen.

In unbewegter Luft betrug die gesamtkutikuläre Transpiration 53.4 mg/dm<sup>2</sup>/h. Mit steigender Windgeschwindigkeit stieg sie zuerst rasch, sodann langsamer an und verlief bis zu einer Windgeschwindigkeit von rund 3 m/sec gleichmässig, stetig. Bei rund 3 m/sec stieg sie unvermittelt von rund 130 mg/dm<sup>2</sup>/h auf rund 160 mg und verlief von da weg ziemlich gleichmässig bis zum Höchstwert von 174.5 mg/dm<sup>2</sup>/h bei der Windgeschwindigkeit von 6.5 m/sec.

Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse bei der rel. Feuchtigkeit von 80 % (Lufttemperatur 21.3—21.5° C; physikalisches Sättigungsdefizit 3.8 mm Hg; stehende Kreuze der Abb. 1). Die Kurve der zusätzlichen gesamtkutikulären Transpiration steigt, mit einer etwas stärkern Ausbiegung als die Kurve A, bis zu einer Windgeschwindigkeit von rund 3 m/sec stetig an. Bei 3.4 m/sec beginnt die gesamtkutikuläre Transpiration von rund 175 mg/dm<sup>2</sup>/h auf rund 225 mg/dm<sup>2</sup>/h hinaufzupendeln, und sie bleibt dort schliesslich bis zur Windgeschwindigkeit von 5.4 m/sec stehen; hernach schnellt sie unvermittelt auf rund 275 mg/dm<sup>2</sup>/h hinauf. Die Frage, ob dieses letzte Dutzend Werte einem ungestörten Verhalten entspricht, mag offen bleiben; wir hatten damals die Versuchspflanze (um die untern Werte durch möglichst viele Messungen zu sichern) schon vier Monate im Dienst, und sie begann allmählich leidend zu werden; am Schluss der Abb. 1 begann ein Blatt leicht zu vergilben, und wir brachen deshalb die Versuchsgruppe ab.

Da diese beiden Versuchsreihen bei hohen Luftfeuchtigkeiten ausgeführt wurden, möchten wir noch eine dritte Versuchsreihe (mit der Versuchspflanze Nr. 74) kurz besprechen, um zu zeigen, dass das eben geschilderte Verhalten *nicht* von der Luftfeuchtigkeit abhängt.

Die Versuchspflanze Nr. 74 besass 15 Wedel mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 11.25 dm<sup>2</sup> und mit 1230 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup>. Die Versuchstemperatur betrug 20.6—21.3° C, die rel. Luftfeuchtigkeit meist 48—50 %. Die Lage der Messpunkte ist aus Abb. 2 ersichtlich. Die gesamtkutikuläre Transpiration steigt von durchschnittlich 68 mg/dm<sup>2</sup>/h in Windstille zunächst steil auf 170—180 mg/dm<sup>2</sup>/h bei Windgeschwindigkeiten von 0.4—1.9 m/sec an, geht sodann, bei der Windgeschwin-

digkeit von rund 2 m/sec, auf rund 260 mg/dm<sup>2</sup>/h hinauf, um endlich, bei der Windgeschwindigkeit von rund 3.4 m/sec, nochmals bis auf rund 440 mg/dm<sup>2</sup>/h anzuwachsen; hier bleibt sie stehen bis zur (nahezu maximalen) Windgeschwindigkeit von 6.9 m/sec.

Wie bei der Kurve B in Abb. 1, so erfolgt auch in Abb. 2 der Uebergang zur höhern Transpirationsstufe nicht auf einmal und endgültig, sondern, in einem bestimmten Windgeschwindigkeitsbereich, pendelnd: Die Windgeschwindigkeit von 1.96 m/sec lieferte die eine Nacht einen niedern, die folgende Nacht einen hohen Wert; in der 3. Nacht erhielten wir bei der Windgeschwindigkeit von 2.02 m/sec

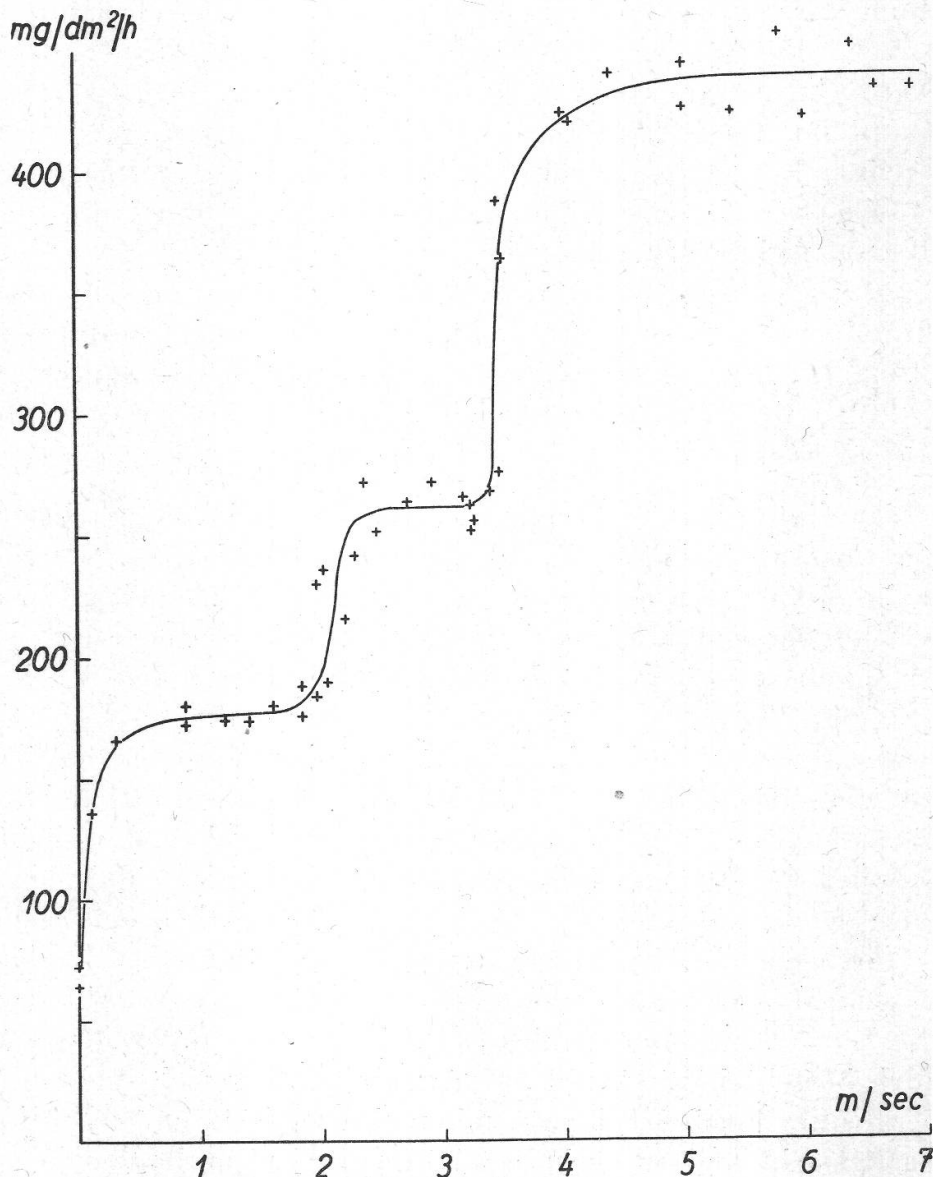


Abbildung 2.

*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 74). Der Einfluss des Windes auf die gesamtcutikulare Transpiration. Lufttemperatur rund 21° C, Luftfeuchtigkeit meist 48—50 %.

einen hohen Wert, in der 4. Nacht bei 2.06 m/sec einen tiefen Wert, in der 5. Nacht bei 2.20 m/sec einen mittlern Wert, in der 6. Nacht bei 2.28 m/sec einen hohen Wert; von da weg blieben die Werte gleichmässig hoch, die Schwelle des schwankenden Verhaltens war überschritten.

Ausnahmsweise kann es geschehen, dass der Höchstwert der gesamt-kutikularen Transpiration im Winde nicht stufenweise, sondern gleichmässig erreicht wird. Wir haben diesen Typus in unserer ersten Mitteilung über den Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration (1939) für *Amaryllis vittata* beschrieben; wir möchten ihn deshalb als den « *Amaryllis* »-Typus bezeichnen. Er kennzeichnet sich dadurch, dass die gesamt-kutikulare Transpiration bei den geringen Windgeschwindigkeiten verhältnismässig steil bis zu einem gewissen Höchstwert ansteigt und sodann im Bereich dieses Höchstwertes verharret, auch wenn die Windgeschwindigkeit noch weiter wächst. Der Wind vermag also über diesen Höchstwert hinaus keine weitere Zunahme der substomatären Transpiration mehr auszulösen.

Dieser Typus scheint bei *Phyllitis Scolopendrium* sehr selten zu sein; wir haben ihn nur ein einziges Mal (bei der Versuchspflanze Nr. 71) angetroffen. Die Einzelheiten sind aus den stehenden Kreuzen und der Kurve « kut. » der Abb. 6 ersichtlich; beachtenswert ist vor allem das grosse Ausmass der substomatären Transpiration.

Es wäre interessant, alle diese Versuche auch bei extremer Luft-trockenheit zu wiederholen, da *Phyllitis Scolopendrium* (G ä u m a n n und J a a g, 1936) in unbewegter Luft auch bei Luftfeuchtigkeiten von 5 % noch ungehemmt kutikular transpiriert. Dies wird erst in spätern Jahren möglich sein; denn wir haben keine einwandfreien Stöcke mehr zur Verfügung.

Bei der Deutung der Abb. 1 und 2 möchten wir von der Tatsache ausgehen, dass der Wind die *reine* kutikulare Transpiration höchstens um rund einen Drittel zu steigern vermag. Wir haben dies in unserer frühern Arbeit (1939) für *Amaryllis vittata* eingehend dargelegt und haben die gleiche Feststellung auch bei *Haemanthus coccineus* und *Quercus Ilex* gemacht. Naturgemäss lassen sich derartige Beobachtungen nur bei Pflanzen mit *geschützten* Spaltöffnungen durchführen, bei denen die Einwirkung des Windes auf die Spaltöffnungen erst spät einsetzt; doch besteht kein Grund zur Annahme, dass sich die reine kutikulare Transpiration bei Pflanzen mit nicht geschützten Spaltöffnungen in dieser Hinsicht anders verhalten sollte. Diese maximalen Werte der reinkutikularen Transpiration werden, je nach dem Sättigungsdefizit, bei Windgeschwindigkeiten von rund 0.5—1 m/sec erreicht.

Wenn somit bei der Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* im Dunkeln, und zwar schon bei geringen Windgeschwindigkeiten, nur die

reine kutikulare Transpiration vorhanden wäre, so dürfte die durch den Wind bedingte zusätzliche Transpiration höchstens einen Drittel des ursprünglich in Windstille gemessenen Wertes betragen; die drei Kurven der Abb. 1 und 2 dürften also bis zur Windgeschwindigkeit von rund 1 m/sec nur um rund einen Drittel ihres Anfangswertes ansteigen. Bei der Kurve A der Abb. 1 beträgt z. B. die mittlere kutikulare Transpiration in Windstille  $53.2 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ ; die zusätzliche, durch den Wind bedingte, reinkutikulare Transpiration kann somit höchstens (rund)  $18 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  betragen, und die gesamte reinkutikulare Transpiration im Winde sollte sich deshalb bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec nur auf etwa  $70\text{—}75 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  stellen; statt dessen nimmt die Kurve A derart steil zu, dass dieser Wert schon bei der Windgeschwindigkeit von  $0.1\text{—}0.2 \text{ m/sec}$ , also bei den niedersten, sicher mess- und erzeugbaren Windgeschwindigkeiten durchlaufen wird. Dasselbe ist bei der Kurve B der Abb. 1 und bei der Abb. 2 der Fall.

Diese überstarke Steigerung der gesamtkutikularen Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* bei geringen Windgeschwindigkeiten kann somit nicht durch den wirklichen, reinen, kutikularen Anteil bedingt sein, sondern sie muss auf den Undichtheiten der bei *Phyllitis Scolopendrium* schlecht schliessenden und überdies nicht geschützten, sondern geradezu über die Blattfläche vorragenden Spaltöffnungen beruhen: die substomatäre Wasserdampfeffusion macht sich bei *Phyllitis Scolopendrium* offensichtlich schon bei einer sehr geringen Bewegtheit der umgebenden Luft geltend und überhöht dadurch schon bei den geringsten Windgeschwindigkeiten den reinkutikularen Anteil der Transpiration im Dunkeln.

Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht auch der Umstand, dass, wie in einer spätern Arbeit gezeigt werden soll, derartige Uebersteigerungen der gesamtkutikularen Transpiration bei geringen Windgeschwindigkeiten nur bei Pflanzen mit nicht geschützten Spaltöffnungen vorkommen.

In welcher Grössenordnung bewegt sich die vorzeitige substomatäre Wasserdampfeffusion? Die Rechnung stellt sich folgendermassen: Bei der Versuchspflanze Nr. 40 mag die maximale reinkutikulare Transpiration in Kurve A, bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec, etwa  $71 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  betragen haben; tatsächlich wurde aber bei dieser Windgeschwindigkeit eine gesamtkutikulare Transpiration von  $112 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  gemessen; die Differenz von  $41 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  ist somit substomatär den Spaltöffnungen entwichen. Diese  $41 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  stellen jedoch nicht die gesamte substomatäre Transpiration je  $\text{dm}^2$  dar; denn die Urwerte unserer Messungen wurden für die Abb. 1 und 2 summarisch auf den  $\text{dm}^2$  reduziert; *Phyllitis Scolopendrium* ist jedoch hypostomatisch; also muss der Verlust, um die wirkliche substomatäre Transpiration je  $\text{dm}^2$

zu erhalten, doppelt gerechnet werden : die substomatäre Wasserdampffusion von *Phyllitis Scolopendrium* bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec beträgt rund 82 mg/dm<sup>2</sup>/h (Tab. 1); sie ist somit schon bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec, wo sie bei den Pflanzen mit geschützten Spaltöffnungen überhaupt erst anhebt, ungefähr gleich gross wie die maximale reinkutikulare Transpiration selbst. Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse bei der Kurve B der Abb. 1 und bei der Abb. 2.

Diese Feststellung scheint uns für das biologische bzw. ökologische Verständnis der extrem ungeschützten, vorstehenden, schlecht schliessenden Spaltöffnungen vom Typus der *Phyllitis Scolopendrium* wichtig zu sein. Schon bei Windgeschwindigkeiten von 0.1—0.2 m/sec, also bei weit kleineren Windgeschwindigkeiten, als die längs eines Zentralheizungsradiators aufsteigende Luft sie aufweist, macht sich bei *Phyllitis Scolopendrium* der substomatäre Effekt bereits deutlich geltend. Bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec, bei welcher die Wedel für das Auge erst anfangen sich zu bewegen, erreicht die substomatäre Wasserdampffusion schon einen Wert, der ebenso gross ist wie die maximal mögliche reinkutikulare Transpiration selbst.

Steigt nun die Windgeschwindigkeit über das Mass von 1 m/sec hinaus (wir wiederholen, 1. dass die reine kutikulare Transpiration schon ihren Höchstwert erreicht hat und dass somit der weitere Anstieg der Transpiration im Dunkeln ausschliesslich auf dem substomatären Anteil beruhen muss, und 2. dass die Wedel bei einer Windgeschwindigkeit von rund 1.3 m/sec zu fächeln beginnen), so steigt die substomatäre Transpiration zunächst bei allen drei Luftfeuchtigkeiten stetig weiter an. Im Bereich der Windgeschwindigkeit von 2—3 m/sec bricht jedoch dieses stete Verhalten unvermittelt ab, und die Transpiration wird nun plötzlich ruckweise erheblich grösser. Unterhalb der Windgeschwindigkeit von 2 m/sec konnten wir diesen ersten ruckweisen Anstieg der substomatären Transpiration nie beobachten, oberhalb 3.8 m/sec ebenfalls nicht; entweder erfolgte der steile Anstieg der substomatären Transpiration gleich zu Anfang, bei geringen Windgeschwindigkeiten, nach dem gleich zu besprechenden « steten » Typus, oder er erfolgte spätestens bei der Windgeschwindigkeit von 3.8 m/sec in Gestalt der eben betrachteten, unvermittelten Knickung der Transpirationskurve. Wir haben kein Exemplar von *Phyllitis Scolopendrium* getroffen, dessen Spaltöffnungen bei Windgeschwindigkeiten über 4 m/sec noch dichtgehalten hätten.

Die Einzelheiten des stufenweisen Anstieges der substomatären Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium*, ob eine einzige Etappe zurückgelegt wird wie in Kurve A der Abb. 1 oder ob zwei Etappen abgewandelt werden wie in Abb. 2, sind von Pflanze zu Pflanze ver-

schieden. Doch kann sich auch ein und dasselbe Individuum verschieden betragen; so haben wir in den Vorversuchen mit der Versuchspflanze Nr. 40 Punktscharen erhalten, die unzweifelhaft für einen zweistufigen Anstieg der substomatären Transpiration (ähnlich Abb. 2) sprachen, während beim Hauptversuch (Abb. 1, Kurve A) nur ein einziger Anstieg vorhanden ist. Worauf dieses schwankende Verhalten beruht, vermögen wir nicht zu beurteilen.

Wie gross ist in den verschiedenen Stufen der substomatären Transpiration das Ausmass der substomatären Wasserdampf-abgabe je Spaltöffnung? Die Werte sind in Tab. 1 zusammengestellt; sie steigen, bei der nahezu maximalen, ertragbaren Windgeschwindigkeit (6 m/sec), bei der Luftfeuchtigkeit von 94 %, bis auf 1379, bei der Luftfeuchtigkeit von 80 % bis auf 2330 und bei der Luftfeuchtigkeit von 49 %, also bei einer noch mittlern Luftfeuchtigkeit, bis auf 5658 Milligramm je Stunde und je Spaltöffnung an, also auf rund 0.005 Milligramm je Stunde und je Spaltöffnung.

Tabelle 1.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. Die mutmassliche substomatäre Wasserdampf-abgabe bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten und verschiedenen Sättigungsdefiziten. Lufttemperatur rund 21° C. Luftfeuchtigkeiten von 94 und 80 % : Versuchspflanze Nr. 40 (Abb. 1). Luftfeuchtigkeit von 49 % : Versuchspflanze Nr. 74 (Abb. 2).

Wind- geschwindigkeit	Luftfeuchtigkeit 94 % S. D. 1.1 mm Wasserabgabe		Luftfeuchtigkeit 80 % S. D. 3.8 mm Wasserabgabe		Luftfeuchtigkeit 49 % S. D. 9.5 mm Wasserabgabe	
	je dm <sup>2</sup> mg/dm <sup>2</sup> /h	je Spalt- öffnung mγ/h	je dm <sup>2</sup> mg/dm <sup>2</sup> /h	je Spalt- öffnung mγ/h	je dm <sup>2</sup> mg/dm <sup>2</sup> /h	je Spalt- öffnung mγ/h
1	82	565.5	100	689.6	172	1398.4
2	112	772.3	118	813.7	206	1674.8
3	134	924.4	130	896.5	342	2780.5
4	188	1296.4	256	1765.3	658	5349.6
5	196	1351.6	260	1792.9	692	5626.0
6	200	1379.2	(338)	(2330.8)	696	5658.5
maximaler reinkutikularer Wert	71	—	100	—	91	—

Wir fragen uns, welches sind die Ursachen dieser hohen substoma-  
tären Transpirationsleistung?

Wie weit standen die Spaltöffnungen von *Phyllitis Scolopendrium* bei den verschiedenen Windgeschwindigkeiten offen? Wir haben uns sehr bemüht, hierüber Klarheit zu gewinnen, indem wir Kontrollpflanzen

zu verschiedenen Windgeschwindigkeiten stellten und dann, unmittelbar nach dem Abstellen des Windstromes, Blattstücke fixierten und nachher unter dem Opakilluminator untersuchten. Stets war an den Spaltöffnungen nichts anderes zu erkennen als in unbewegter Luft und Dunkelheit, dass sie eben 0—1  $\mu$  weit offen standen, wie wir dies schon in unserer frühern Arbeit über *Phyllitis Scolopendrium* (1939) mitgeteilt haben. Die Spalten mögen vielleicht bei den hohen Windgeschwindigkeiten etwas breiter gewesen sein als in Windstille, mehr als durchschnittlich 1  $\mu$  weit standen sie aber sicherlich nicht offen. Ein eigentliches dauerndes Klaffen der Spaltöffnungen von *Phyllitis Scolopendrium* findet somit, falls die Pflanzen hinlänglich mit Wasser versorgt sind, auch bei den grössten Windgeschwindigkeiten nicht statt: es gibt bei *Phyllitis Scolopendrium* (und auch bei andern, später zu besprechenden Objekten), entgegen manchen Angaben der Literatur, kein aerodynamisch erzwungenes, dauerndes Klaffen der Spaltöffnungen, sofern, wir wiederholen es, die Wasserversorgung der Pflanze in Ordnung ist.

Um die Rechnung zu vereinfachen, wollen wir annehmen, die Spaltöffnungen hätten bei den hohen Windgeschwindigkeiten durchschnittlich 1  $\mu$  weit offen gestanden; und wir wollen uns nun fragen, wieviel Wasserdampf strömt bei *Phyllitis Scolopendrium* in nicht bewegter Luft, also in Windstille, durch eine derartige Spalte ins Freie. Da die Spaltöffnungen der Versuchspflanzen Nr. 40 und 74 ungefähr dieselben Dimensionen besaßen wie die früher besprochene Versuchspflanze Nr. 64, so dürfen wir die mit dieser letztern Pflanze gewonnenen Zahlenreihen ungefähr auf die Individuen Nr. 40 und 74 übertragen. Es handelt sich also zunächst nicht um die Frage, wieviel Wasserdampf maximal durch eine derartige Spalte fließen kann, sondern nur darum, wieviel Wasserdampf tatsächlich bei *Phyllitis Scolopendrium* im diffusen Licht und in Windstille durch eine 1  $\mu$  weit geöffnete Spalte ins Freie tritt. Bei der Luftfeuchtigkeit von 94 % sind es etwa 13 Milligramm je Stunde, bei der Luftfeuchtigkeit von 80 % etwa 43 Milligramm und bei der Luftfeuchtigkeit von 49 % etwa 108 Milligramm. Die Ursache dieser geringen Leistung liegt, wie wir in unserer frühern Arbeit gesehen haben, vorwiegend in der Feuchtigkeitsanreicherung der blattnahen Luftschicht infolge der starken kutikularen Transpiration.

Bei den höhern Windgeschwindigkeiten wird diese feuchte, blattnahe Luftschicht zweifelsohne zum grössten Teil weggerieben; die trockenere atmosphärische Luft tritt infolgedessen unmittelbar an die Kutikula und an die Spaltöffnungen heran, und das Dampfdruckgefälle von der Atemhöhle hinaus ins Freie erreicht dadurch seinen maximalen Wert. Wir fragen uns, wieviel Wasserdampf kann unter dieser Voraussetzung (dass die Dampfkuppe stets weggeblasen bzw. weggerieben

wird) durch eine 1  $\mu$  weit geöffnete Spalte von *Phyllitis Scolopendrium* ins Freie gelangen? Bei der Luftfeuchtigkeit von 94 % sind es etwa 35 Milligamma je Stunde, bei 80 % etwa 120 Milligamma und bei 49 % etwa 300 Milligamma. In Wirklichkeit strömen jedoch nach Tab. 1 weit grössere Wasserdampfmengen durch die einzelne Spaltöffnung ins Freie, nämlich, bei der Luftfeuchtigkeit von 94 %, mit steigender Windgeschwindigkeit 565—1379 Milligamma je Stunde, bei der Luftfeuchtigkeit von 80 % 689—2330 Milligamma und bei der Luftfeuchtigkeit von 49 % 1398—5658 Milligamma. Bei der Luftfeuchtigkeit von 94 % ist somit, bei steigender Windgeschwindigkeit, die tatsächliche Wasserdampfeffusion 16—39mal so gross, als sie physikalisch sein dürfte, bei der Luftfeuchtigkeit von 80 % 5—15mal und bei der Luftfeuchtigkeit von 49 % 4—19mal so gross. *Im Durchschnitt dieser Werte dürfen wir sagen, dass, in Dunkelheit, die tatsächliche Wasserdampfeffusion durch 1 « geschlossene » Spalte von Phyllitis Scolopendrium bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec etwa achtmal, bei der Windgeschwindigkeit von 6 m/sec etwa 25mal so gross ist, als sie auf Grund der Spaltöffnungsdimensionen sein dürfte.*

Folglich haben entweder die Spaltöffnungen weiter offengestanden als wir beobachteten, oder die Dampfdruckverhältnisse im Blattinnern stimmen nicht mit unsern Voraussetzungen überein.

Wir fragen uns, wie weit müssten die Spalten unserer Exemplare von *Phyllitis Scolopendrium* durchschnittlich offenstehen, damit bei der Luftfeuchtigkeit von 49 % rund 5600 Milligamma Wasserdampf in der Stunde unter normalen Dampfdruckverhältnissen durch eine einzelne Spaltöffnung fliessen können? Antwort: Sie müssten durchschnittlich 2  $\mu$  weit offenstehen, also gut doppelt so weit als wir beobachtet haben.

Wir müssen somit annehmen, dass die Spalten von *Phyllitis Scolopendrium*, solange die geschmeidigen, flexibeln Blätter durch einen Wind von nahezu maximaler, ertragbarer Stärke (6 m/sec) massiert werden, vorübergehend um 1  $\mu$  weiter offenstehen als in Ruhe, und hernach, sobald der Wind aufhört, unmittelbar wieder in ihre Ruhelage zurückkehren. Dieses vorübergehende Klaffen wäre also nicht als ein physiologischer Oeffnungs- und Schliessvorgang zu verstehen, sondern nur als ein vorübergehendes, erzwungenes, mechanisches Aufzerren des Spaltenmundes durch den Wind. Die Blätter von *Phyllitis Scolopendrium* sind ja weich, elastisch; sie liegen bei dieser Windgeschwindigkeit waagrecht in der Windbahn (Abb. 3) und vibrieren nur noch. Beweisen, dass dieses mechanische Aufzerren eintritt, können wir nicht; wir möchten jedoch diesen Vorgang, nach unsern übrigen Erfahrungen, für sehr wahrscheinlich halten.

Diese Annahme des mechanischen Aufzerrens der Spaltöffnungen von *Phyllitis Scolopendrium* durch hohe Windgeschwindigkeiten er-

klärt, auf welche Weise die tatsächlich gemessenen Wasserdampfmengen ins Freie gelangen *können*. Dabei wird jedoch vorausgesetzt, dass sich durch die vorübergehend  $2 \mu$  weit aufgezerzten Spalten *andauernd* ein Wasserdampfstrom von der vollen, *maximalen Intensität* der Poiseuille-Strömung ins Freie ergiesse. Diese zwei Stichworte stellen aber zwei neue Probleme.

1. « *andauernd* ». Es handelt sich also nicht um eine einmalige, stossweise Entleerung des in den Interzellularen vorhandenen Wasserdampfes, sondern um einen Exkretionsvorgang, der stundenlang in der gleichen Intensität abrollt.

2. « *maximale Intensität* ». Damit diese maximale Intensität der Wasserdampfeffusion erreicht wird, muss die Atemhöhle *andauernd* mit Wasserdampf gesättigt sein. Es ist ja sonst ein Kennzeichen der stomatären Transpiration, dass, sofern keine Wärmeeinstrahlung vorhanden ist, der Wasserdampfnachschub beim Anstieg der Effusionsleistung nicht mehr mitkommt. Wenn beispielsweise die Spalten von *Phyllitis Scolopendrium* im diffusen Licht  $6 \mu$  weit offenstehen und wenn ihre stündliche Effusionsleistung rund 37,600 Milligamma betragen sollte, so effundieren in Wirklichkeit nur rund 4 % dieses Betrages, nämlich nur etwa 1410 Milligamma (also nur rund ein Viertel dessen, was bei hohen Windgeschwindigkeiten durch eine  $2 \mu$  weit geöffnete Spalte ins Freie tritt); der Grund liegt offensichtlich im Ungenügen des Wasserdampfnachschubes aus den Interzellularen in die Atemhöhle und, dadurch bedingt, in einer Abnahme des Feuchtigkeitsgehaltes in den Atemhöhlen.

Das eigentliche physiologische Problem der hohen substomatären Wasserdampfeffusion bei hohen Windgeschwindigkeiten liegt also nicht in der Effusion (denn die lässt sich durch die Annahme einer mechanischen Erweiterung des Spaltenmundes um  $1 \mu$  ungezwungen erklären), sondern im Wasserdampfnachschub: wie ist es zu erklären, dass die vom Wind gezerrten Blätter von *Phyllitis Scolopendrium* stundenlang aussergewöhnlich grosse Wassermengen in die Interzellularen hinaustreten lassen?

Die nächstliegende Erklärung besteht in der Annahme einer Press- und Pumpwirkung der mechanisch beanspruchten Blattzellen; diese Annahme ist in der Literatur schon wiederholt besprochen worden. Bei der Zitterbewegung der Blätter werden die wassergefüllten Zellen rings um die Interzellularräume mechanisch deformiert; das Wasser wird dadurch in die Interzellularen hinausgepresst, kehrt aber bei der rückläufigen Pumpbewegung nicht mehr aus den Interzellularen in die praller gefüllten Zellen zurück.

Wir glauben nicht, dass diesem Deformationseffekt eine grosse Bedeutung zukommt; denn bei den fächernden Blättern der Wind-

geschwindigkeit von 3 m/sec kann von einer mechanischen Deformation der Blattzellen kaum die Rede sein; ferner tritt, wie wir im Laufe der vorliegenden Arbeit sehen werden, bei ungefähr derselben Windgeschwindigkeit dieselbe Uebersteigerung der Transpiration auch bei den Hartlaubgewächsen auf, bei denen eine unmittelbare mechanische Deformation der Blattzellen noch mehr ausgeschlossen sein dürfte.

Die Ursache der Uebersteigerung des Wasseraustrittes aus den Zellen in die Interzellularen hinaus muss vielmehr in einer *Herabsetzung des Filterwiderstandes* der Zellwände und des Plasmagerüsts, insbesondere der Plasmahaut, durch den *Schütteleffekt* liegen.

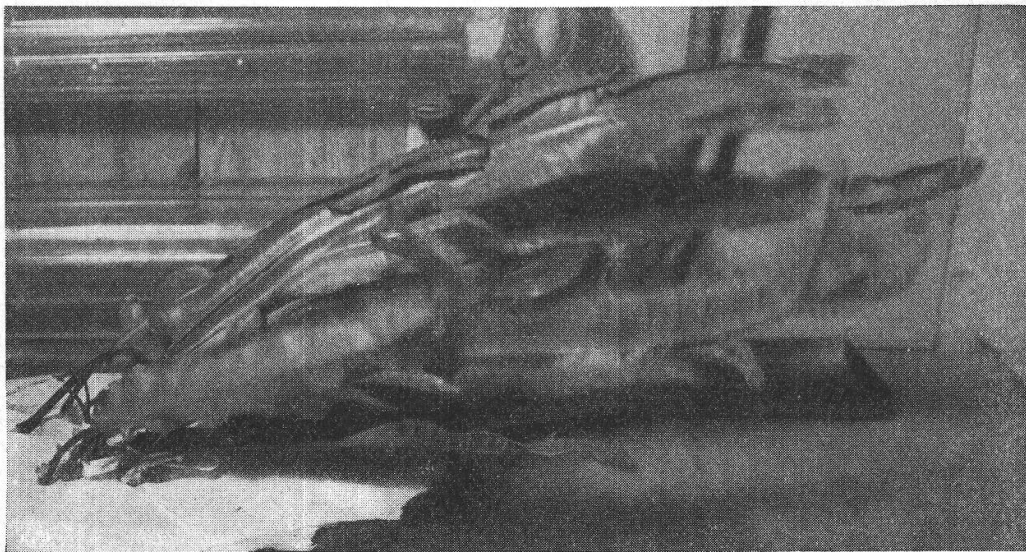


Abbildung 3.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. Ansicht einer Versuchspflanze bei der Windgeschwindigkeit von 5 m/sec. Auf etwa  $\frac{1}{4}$  verkleinert.  
Photo N. Gretener.

Da die kolloidchemische Literatur an thixotropen Effekten nur den intermizellaren Wasseraustritt des Vanadiumpentoxyds zu kennen scheint, legten wir Herrn Kollegen H. P a l l m a n n unser Problem dar und baten ihn um seine Meinung.

Die Verhältnisse scheinen ungefähr folgendermassen zu liegen: Dem Wasseraustritt in die Interzellularen stellt sich ein doppelter Widerstand entgegen, die Zellwand (äusseres Filter) und das Plasmagerüst (inneres Filter). Der Zellinhalt besteht ja aus mehr oder weniger stark verfilzten Ketten hochmolekularer Naturstoffe. Zwischen diesen Ketten befindet sich ein Teil des Wassers mechanisch blockiert. Die Sachlage bei geringer Verdunstung im ruhenden, nicht vom Winde bewegten Blatt mag durch Abb. 3 a, A, grobschematisch dargestellt sein.

Bei hoher Verdunstung im ruhenden Blatt schlägt sich dagegen ein Teil der Mizellarketten auf die filtrierenden Zellwände ab. Sie verstopfen teilweise das Zellwandfilter und erhöhen dadurch dessen Filtrationswiderstand (Abb. 3 a, B). Dies mag erklären, warum in Windstille die Transpirationsleistung einem Grenzwert zustrebt.

Wird nun, im Winde, das fädig-filzige Mizellargerüst mechanisch beansprucht, so lösen sich die Ketten aus dem Filzwerk und werden beweglicher. Das im ruhenden Mizellargerüst blockierte Wasser wird dadurch ebenfalls beweglicher und vermag mit geringerem Widerstand an — und durch — die Zellwand in den Interzellularraum zu diffundie-

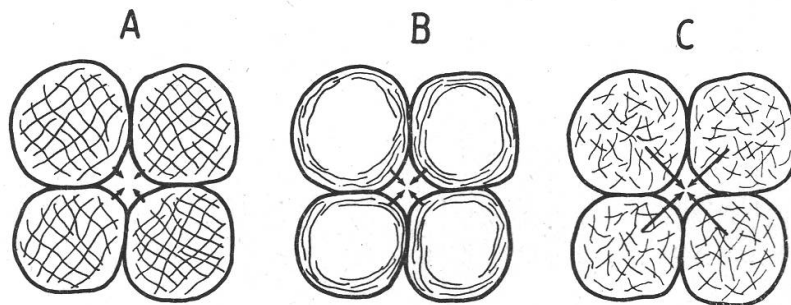


Abbildung 3 a.

Schematische Darstellung der kolloidchemischen Voraussetzungen des Wasseraustrittes in die Interzellularen (nach H. P a l l m a n n). Erklärung im Text.

ren. Der innere Filtrationswiderstand wird also herabgesetzt, der Wasserübertritt in die Interzellularen steigt an und zwar, wegen des Verstopfungseffektes, zur Abszisse sich hinbiegend.

Durch noch stärkere, ständige Schüttelwirkung werden die teilweise aus der Filzstruktur gelösten Ketten in kürzere Einheiten zerteilt und mechanisch im Dispersionsmittel (wässriger Zellsaft) zerteilt. Bei der starken Diffusion des Wassers durch die Zellwand schlagen sich diese partiell mobilisierten Ketten dank der starken Schüttelwirkung *nicht* an der filtrierenden Wand nieder, diese wird weniger verstopft als, bei gleicher Transpiration, im ruhenden Blatt der Fall wäre, und sie lässt deshalb das Wasser rascher durchtreten (Abb. 3 a, C). Der zusätzliche Verstopfungseffekt wird also vermieden und der Filtrationseffekt muss steil auf seinen Höchstwert ansteigen.

Um zu prüfen, wieweit diese Ueberlegungen in Wirklichkeit zutreffen, hat Herr P a l l m a n n einen Modellversuch eingeleitet, über den er uns das folgende Protokoll zur Verfügung stellte.

Ein Zellulosefilter in einem Glastrichter dient als Zellwand (äußeres Filter), ein Pektinsol als Mizellargerüst (inneres Filter). Der Schütteleffekt wird durch ein Rührwerk nachgeahmt.

*Filtration von Pektinsolen* verschiedenen Dispersitätszustandes.

10 g Opekta (Pektinpräparat mit Rohrzuckerzusatz) werden in 1000 ccm warmem Wasser zerteilt. Pektinkonzentration = 0,1—0,2 Promille. Abkühlen auf Zimmertemperatur.

1. *Filtrationszeit* von 50 ccm Pektinsol durch quantitatives Schleicher-Schüllfilter Nr. 589<sup>2</sup>, 12½ cm Ø auf Standardtrichter. 2100 Sekunden. (Wasserwert des Filters = 26 Sekunden.)
2. *Filtrationszeit* von 50 ccm Pektinsol (wie oben) auf dem Filter mit Rührer ständig mechanisch beansprucht : 240 Sekunden. (Wasserwert des Filters = 27 Sekunden.)
3. *Filtrationszeit* von 50 ccm Pektinsol (wie oben), aber 4½ Stunden in Schüttelmaschine geschüttelt. Filtration ohne Rührer. 82 Sekunden. (Wasserwert 25 Sekunden.)
4. *Filtrationszeit* von 50 ccm Pektinsol (wie oben), aber 4½ Stunden in Schüttelmaschine geschüttelt. Filtration mit Rührer. 41 Sekunden. (Wasserwert 26 Sekunden.)

Nach mehrstündigem Stehenlassen bilden sich die Pektinstrukturen im Sol wieder zurück, so dass selbst mit dem geschüttelten Sol wieder sehr lange Filtrationszeiten resultieren.

Wir sehen somit : Bei langen Mizellarketten in mechanischer Ruhe, also bei Mitwirkung des Verstopfungseffektes, beträgt die Filtrationszeit 2100 Sekunden. Werden die Mizellarketten andauernd mechanisch beansprucht, wird also das Blatt leicht geschüttelt und wird somit der Verstopfungseffekt vermindert, so sinkt die Filtrationszeit auf 240 Sekunden. Werden die Mizellarketten in kürzere Einheiten zerteilt, aber mechanisch nicht unmittelbar beansprucht, so dass der Verstopfungseffekt mitwirken kann, so sinkt die Filtrationszeit auf 82 Sekunden, und werden diese kürzern Ketten überdies geschüttelt, so dass der Verstopfungseffekt vermindert wird, so beträgt die Filtrationszeit nur noch 41 Sekunden.

Der innere Widerstand des Mizellargerüstes ist somit bei gleicher Kettenlänge, aber durch Verminderung des Verstopfungseffektes, auf rund 11 % des Ausgangswertes gesunken (Versuch ½), durch Verkürzung der Ketten, aber mit Verstopfungseffekt, auf rund 4 % (Versuch ⅓), und durch die gleiche Verkürzung der Ketten, aber mit Verminderung des Verstopfungseffektes, auf rund 2 % (Versuch ¼).

Auf Grund dieses Modellversuches und anderer Erwägungen entwarf Herr Kollege P a l l m a n n, ohne unsere Kurven gesehen zu haben, eine Skizze, wie mutmasslicherweise die Transpirationskurven im Winde aussehen könnten. Wir haben sie durchgepaust und geben sie in Abb. 3 b auf ½ verkleinert wieder; die Buchstaben entsprechen denjenigen der Abb. 3 a.

Man wird uns verstehen, dass wir von dieser Skizze erschüttert waren; denn sie sagt genau das aus, was die meisten unserer Transpirationskurven im Winde enthalten. Mehr als sechs Jahre haben wir mit unendlicher Mühe gemessen, und da kommt der Kolloidchemiker und zeichnet uns auf ein Stückchen Papier, nach Abschluss des Manuskriptes, was lege artis bei den Messungen herauskommen sollte. Die weitgehende Uebereinstimmung unserer Messkurven mit der theoretischen Erwartung, wie sie auf Grund eines Modellversuches formuliert wurde, ist umgekehrt ein Beweis für die Richtigkeit der Interpretation unserer Messreihen.

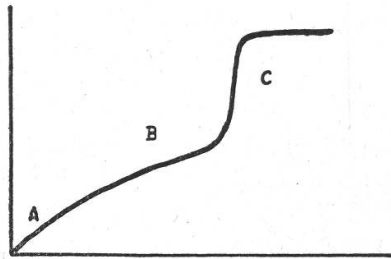


Abbildung 3 b.  
Kolloidchemisch zu vermutender Verlauf einer Transpirationskurve im Winde. (Nach H. P a l l m a n n.)

*Die Ursache des vermehrten Wasseraustrittes aus den Zellen in die Interzellularen liegt also offenbar in der Herabsetzung des innern Filterwiderstandes des Plasmas durch den Schütteleffekt. Bei geringen Windgeschwindigkeiten wird mutmasslicherweise das mechanisch blockierte Wasser gelockert, bei höhern Windgeschwindigkeiten wird mutmasslicherweise der Verstopfungseffekt vermindert, und bei noch höhern Windgeschwindigkeiten wird mutmasslicherweise durch Zerteilung eines Teiles der Mizellarketten ein steiler Anstieg auf den Höchstwert der Transpiration eingeleitet.*

Der waagrechte Kurvenast in Abb. 1 und 2 (und später, in Abb. 5, der Kurve der gesamtkutikularen Transpiration) in den letzten 3 bis 4 Metern der ertragbaren Windgeschwindigkeit entspricht nun aber *noch nicht* dieser untern Grenze des Filterwiderstandes; er entspricht also noch nicht dem Abschnitt C der Abb. 3 b; denn wir werden gleich sehen, dass die reinstomatäre Wasserabgabe derselben Pflanzen noch beträchtlich höhere Werte erreichen kann. Der Grenzfaktor liegt bei diesen Kurven vielmehr in der Durchlasskapazität des *Spaltenmundes*; der eben, wenn er  $2 \mu$  weit offensteht bzw. aufgezerrt wird, unter den gegebenen Dampfdruckverhältnissen nicht mehr Wasserdampfmolekel effundieren lassen kann als dem Poiseuille-Gesetz entsprechen: seine Durchlassfähigkeit ist, wie wir soeben rechnerisch dargetan haben, voll ausgenützt.

b) Versuchspflanzen mit stetem Anstieg der gesamtkutikularen Transpiration.

*Phyllitis*-Exemplare, deren gesamtkutikulare bzw. substomatäre Transpiration in Dunkelheit mit steigender Windgeschwindigkeit stetig ansteigt, sind, wie eingangs gesagt, verhältnismässig selten; von 16 Individuen, die wir im Laufe der Zeit prüften, gehörten nur 2 diesem Typus an; das eine von ihnen (Versuchspflanze Nr. 70) sei im folgenden kurz besprochen.

Sie besass 15 Wedel mit einer Blattfläche, einfach gerechnet, von 11.25 dm<sup>2</sup> und mit 1290 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup>. Mit dem Einsetzen des

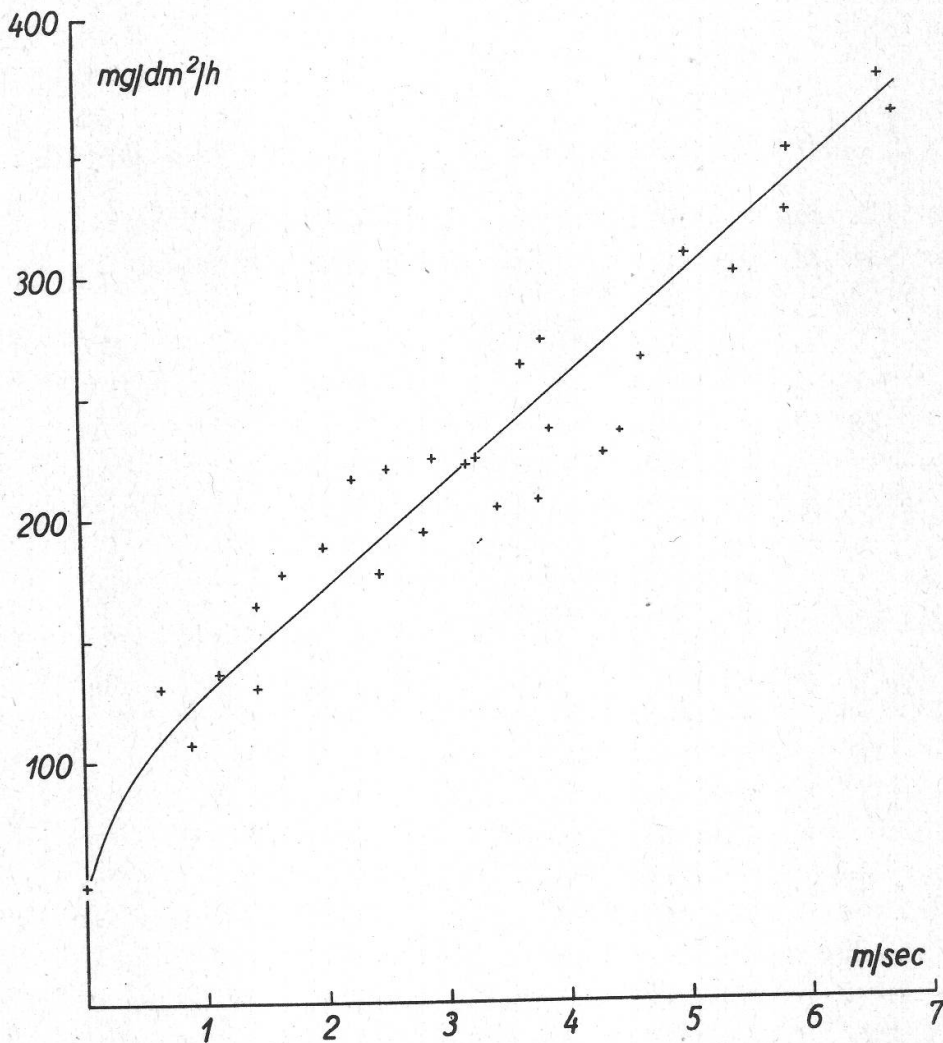


Abbildung 4.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 70). Der Einfluss des Windes auf die gesamtkutikulare Transpiration. Lufttemperatur 20.6—21.3° C. Luftfeuchtigkeit 48—50 %.

Windes steigt in Abb. 4 die Kurve der gesamtkutikularen Transpiration langsamer an als in den Abb. 1 und 2; dies ist eine individuelle Zufälligkeit ohne tiefere Bedeutung. Von der Windgeschwindigkeit von

rund 0.8 m/sec weg verläuft die Kurve der gesamtkutikularen Transpiration ungefähr geradlinig und erreicht bei der Windgeschwindigkeit von 6.8 m/sec rund denselben Betrag wie die Versuchspflanze Nr. 73 in Abb. 2. Die Grössenordnung der durch den Wind ausgelösten zusätzlichen substomatären Transpiration ist somit bei den Versuchspflanzen mit stetem Transpirationsanstieg ungefähr dieselbe wie bei den Pflanzen mit stufenweisem Transpirationsanstieg; verschieden ist nur die *Art* des Anstieges: beim stufenweisen Anstieg scheinen die Pflanzen zunächst die starke Transpirationsbelastung irgendwie hintanzuhalten (Verstopfungseffekt?) und sodann der übermässigen Beanspruchung wieder zu erliegen (Kettenteilung?), während beim gleichmässigen Anstieg der Abb. 4 die verschiedenen Reaktionsstufen ebenmässig ineinandergreifen.

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

*Versuchsfrage*: Wie gestaltet sich die stomatäre Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium*, bei einer Spaltenweite von etwa  $4 \mu$ , bei steigender Windgeschwindigkeit?

Wir haben bei der stomatären Transpiration bis jetzt nur zwei Typen festzustellen vermocht, den « *Phyllitis* »-Typus mit nicht steter und den « *Amaryllis* »-Typus mit steter Reaktion. Die zwei soeben unter b) beschriebenen Individuen zeigten bei geöffneten Spalten einen unregelmässigen Kurvenverlauf, entsprechend dem echten *Phyllitis*-Typus.

### a) Versuchspflanzen mit nicht steter Reaktion.

Die Versuchspflanze Nr. 66, die hier als Beispiel dienen mag, besass 19 Wedel mit einer Blattfläche, einfach gerechnet, von  $18.37 \text{ dm}^2$  und mit durchschnittlich 1627 Spaltöffnungen je  $\text{cm}^2$ . Die Pflanze wurde bei einer Lufttemperatur von  $29.1\text{—}29.6^\circ \text{C}$ . und einer rel. Feuchtigkeit von  $47\text{—}54 \%$  zunächst bei einer Lichtmenge von  $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$  bei den Windgeschwindigkeiten von  $0.5\text{—}6.94 \text{ m/sec}$  geprüft, hernach unter denselben äusseren Bedingungen in Dunkelheit (Abb. 5).

Wir sehen: In Dunkelheit steigt die gesamtkutikuläre Transpiration zunächst von  $317 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  in Windstille steil auf rund 450 bis  $460 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  an und verharrt dort bis zu der Windgeschwindigkeit von  $2.1\text{—}2.2 \text{ m/sec}$ . Hernach pendelt sie auf rund  $620 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  hinauf und bleibt dort bis zur maximalen, ertragbaren Windgeschwindigkeit (nahezu  $7 \text{ m/sec}$ ) stehen. Dieser Kurvenverlauf entspricht im wesentlichen dem Verhalten, das wir in Abb. 1 und 2 für die gesamtkutikuläre Transpiration zweier anderer Exemplare geschildert haben.

Bei einer Lichtmenge von  $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$  und einer Spaltenweite von durchschnittlich  $4 \mu$  steigt die gesamtstomatäre Transpiration von  $514 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  in Windstille zunächst steil auf rund  $770\text{—}780 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$

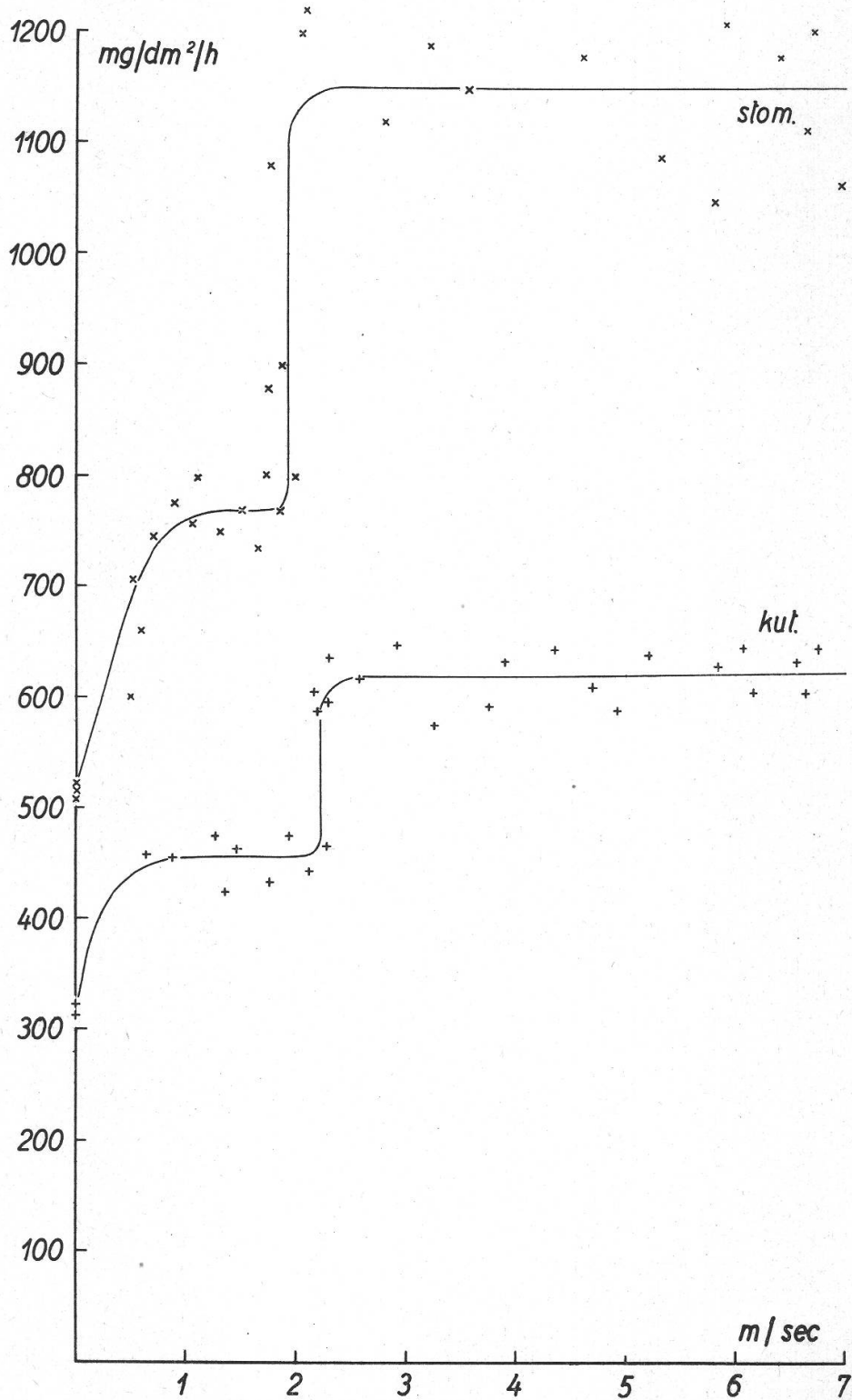


Abbildung 5.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 66). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration in Dunkelheit (stehende Kreuze, Kurve « kut. ») und im Licht (liegende Kreuze, Kurve « stom. »).

hinauf, verharrt dort bis zu einer Windgeschwindigkeit von rund 1.8 m/sec, pendelt sodann auf rund 1100—1200 mg/dm<sup>2</sup>/h (also mehr als 1 cm<sup>3</sup> Wasser je Stunde und je dm<sup>2</sup> Blattfläche) hinauf und bleibt dort bis zu den maximalen Windgeschwindigkeiten stehen. Wie bei der Transpiration im Dunkeln, so wird demnach auch im Lichte ein Grenzwert der Transpirationsleistung erreicht, über den hinaus die Pflanze kein Wasser mehr abgibt bzw. sich keines mehr entreissen lässt. Die Abb. 5 erinnert somit stark an *Amaryllis vittata*, nur dass die Proportionen viel grösser sind und dass der Grenzwert in einem andersgestalteten Anstieg erreicht wird.

Der stufenweise Anstieg der gesamtstomatären Transpiration ist in Abb. 5 nicht so deutlich ausgeprägt wie bei der substomatären Transpiration der Abb. 1 und 2. Er war auch bei den andern untersuchten Individuen nicht «schöner». Ohne Kenntnis der Abb. 1 und 2 wäre man wahrscheinlich versucht gewesen, die Punktschar der Abb. 5 kurzerhand nach dem *Amaryllis*-Typus zu interpretieren und die eigenartige Stufe zwischen den Windgeschwindigkeiten von 0.8—1.8 m/sec zu vernachlässigen.

Tabelle 2.

*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 66). Die Transpirationsleistungen bei steigender Windgeschwindigkeit. Lufttemperatur 29.1—29.6° C; rel. Feuchtigkeit 47—54 %.

Wind- geschwindig- keit.	In Dunkelheit				Bei einer Spaltenweite von 4 $\mu$		
	insgesamt je dm <sup>2</sup>	rein kutikular je dm <sup>2</sup>	substomatär		insgesamt je dm <sup>2</sup>	reinstomatär	
			je dm <sup>2</sup>	je Spalt- öffnung		je dm <sup>2</sup>	je Spalt- öffnung
m/sec	mg/dm <sup>2</sup> /h	mg/dm <sup>2</sup> /h	mg/dm <sup>2</sup> /h	my/h	mg/dm <sup>2</sup> /h	mg/dm <sup>2</sup> /h	my/h
0	317	317	—	—	514	394	2422
1	458	425	66	406	760	670	4118
2	458	425	66	406	1128	1406	8642
3	620	425	390	2397	1150	1450	8912
4	622	425	394	2422	1150	1450	8912
5	622	425	394	2422	1150	1450	8912
6	622	425	394	2422	1150	1450	8912

In Tab. 2 sind, auf Grund der Abb. 5, die reinkutikulare, die substomatäre und die reinstomatäre Transpirationsleistung der Versuchspflanze Nr. 66 errechnet. Die *reinkutikulare* Transpiration je dm<sup>2</sup> bewegt sich in derselben Grössenordnung wie in Tab. 1, ist jedoch deutlich höher; dies hängt wohl zur Hauptsache mit dem höhern Sättigungsdefizit zusammen (in Tab. 2 rund 16 mm Hg, in Tab. 1 höchstens rund 9—10 mm).

Auch die *substomatäre* Transpiration bewegt sich, mit rund 2400 Milligramm je Stunde und je Spaltöffnung, in derselben Grössenordnung wie bei den Versuchspflanzen der Tab. 1; sie ist jedoch deutlich niedriger. Wir haben diese Beobachtung wiederholt gemacht: wenn die reinkutikulare Transpiration einer Versuchspflanze sehr hoch ist, so fällt die zusätzliche substomatäre Transpiration unter sonst gleichen Bedingungen kleiner aus. Es scheint, dass die Pflanze einfach nicht mehr als eine bestimmte Wassermenge heranschafft, sondern, wenn sie schon durch die Kutikula hindurch viel Wasser abgibt, entsprechend weniger in die Interzellularen und damit in die Atemhöhlen hinaustreten lässt, ohne durch diesen Leistungsabfall irgendwie Schaden zu nehmen. Man wird bei dieser Regulation nicht nur, wie es in der Literatur wiederholt geschah, an die maximale Leitungs- und Leistungsfähigkeit der Wasserleitungsbahnen denken müssen, sondern besonders auch an den Filterwiderstand des Plasmagerüsts.

Die *reinstomatäre* Transpiration erreicht in Tab. 2 in Windstille mit 394 mg/dm<sup>2</sup>/h dieselbe Grössenordnung wie die reinkutikulare Transpiration; die Spaltöffnungen sind also in ein Substrat eingebettet, das in Windstille, je Flächeneinheit, gleich stark transpiriert wie sie selbst. Wenn nun der Wind anhebt und die Dampfkuppe über den Blättern wegreibt, so steigt die reinstomatäre Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* dennoch recht wenig an, nur auf den 3—4fachen Betrag. Sie steigt auch sehr wenig, verglichen mit der substomatären, gewissermassen « unfreiwilligen » Transpirationsleistung, nämlich ebenfalls nur auf den 3—4fachen Betrag.

Auf die einzelne Spalte berechnet steigt die reinstomatäre Transpirationsleistung bei der Spaltenweite von 4  $\mu$ , mit steigender Windgeschwindigkeit, von rund 2400 auf rund 8900 Milligramm je Stunde; das ist, absolut betrachtet, sehr viel, nämlich etwa 30mal den Betrag, den *Amaryllis vittata* unter denselben äusseren Bedingungen durch eine 3—4  $\mu$  breite Spalte abgibt. Verglichen mit der Wasserdampfmenge, die nach dem P o i s e u i l l e - Gesetz durch eine 4  $\mu$  breite Spalte strömen könnte, ist sie jedoch gering; maximal könnten nämlich nach den physikalischen Voraussetzungen der Tab. 2 353 800 Milligramm Wasserdampf je Stunde durch eine einzelne Spalte ins Freie fliessen, vorausgesetzt, dass der Wind die Wasserdampfkuppe vor dem Spaltenmund stetsfort wegwischt, was bei einer Windgeschwindigkeit von 3 m/sec zweifelsohne auch geschieht. Die tatsächliche stomatäre Transpirationsleistung beträgt somit, trotz ihrer absoluten Grösse, nur rund 2—3 % der Menge, die physikalisch möglich wäre.

Die Durchlassfähigkeit des Spaltenmundes wird also bei *Phyllitis Scolopendrium* bei der stomatären Transpiration im Winde, wegen der Insuffizienz des Wasserdampfnachschubes aus den Interzellularen in die Atemhöhlen hinaus, bei weitem nicht voll ausgenützt. Während bei der

substomatären Transpiration im Winde die Durchlassfähigkeit des Spaltenmundes den Grenzfaktor darstellte, wird bei der *reinstomatären* Transpiration im Winde der Grenzfaktor durch den Filterwiderstand des Plasmagerüsts und der Zellwände gebildet: Hat dieser Filterwiderstand einmal sein Minimum erreicht, so geht eben nicht mehr Wasser durch, gleichgültig, ob nun der Wind mit 3 oder mit 6 m Geschwindigkeit die Wedel schüttelt, und gleichgültig, ob nun der Spaltenmund in seiner Durchlassfähigkeit voll oder nur zu 2—3 % ausgenützt sei.

Das Hauptgewicht dieses dauerhaften, stabilen Filterwiderstandes liegt offenbar bei den Zellwänden; diese scheinen, im Gegensatz zum

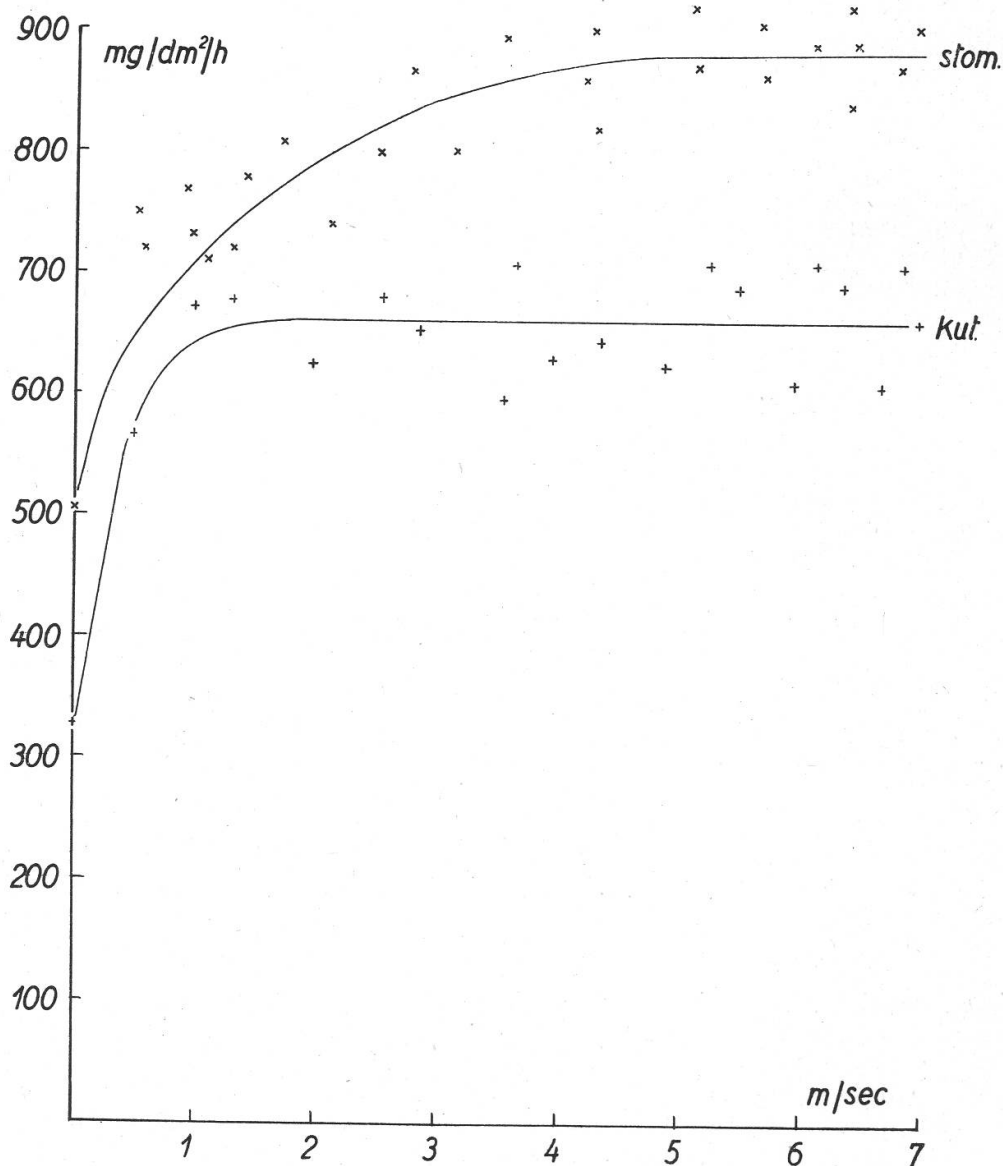


Abbildung 6.

*Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Versuchspflanze Nr. 71). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration im Dunkeln (« kut. ») und im Licht ( $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ ; « stom. »). Lufttemperatur  $29.3\text{--}29.8^\circ \text{C}$ . Rel. Feuchtigkeit 51—54 %.

Plasmagerüst, keine nennenswerten thixotropen Effekte aufzuweisen. Wir möchten diesen dauerhaften, stabilen Filterwiderstand als den *strukturellen Filterwiderstand* bezeichnen und ihn dadurch dem labilen *plasmatischen Filterwiderstand* (Filterwiderstand des Plasmagerüsts) gegenüberstellen.

b) *Versuchspflanzen mit stetem Anstieg der stomatären Transpirationsleistung.*

Die Versuchspflanze Nr. 71 mag als Beispiel dienen. Sie besass 14 Wedel mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 15.84 dm<sup>2</sup> und mit 1416 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup>. Nicht nur ihre gesamtstomatäre Transpiration steigt in Abb. 6, wie bei *Amaryllis vittata*, mit zunehmender Windgeschwindigkeit anfänglich steil an (erstere erheblich steiler als letztere) und verläuft von einem bestimmten Grenzwert an waagrecht. Da wir diesen Typus nur bei einem einzigen Beispiele einwandfrei festgestellt haben, so erübrigt sich eine Aussprache, ob die unterschiedliche Steilheit des Kurvenanstieges in Abb. 6 auf einer individuellen Zufälligkeit beruhe oder für den betreffenden Typus allgemeingültig sei.

Bemerkenswert ist ferner in Abb. 6 das Verhältnis zwischen der substomatären und der reinstomatären Transpiration. Da die erstere schon an sich sehr gross ist, reicht die letztere nur verhältnismässig wenig über sie hinaus. Dies entspricht den soeben dargelegten Auffassungen über den Filterwiderstand der Zellwände und des Plasmagerüsts als Grenzfaktor der stomatären Transpirationsleistung.

## 2. Kapitel.

### **Der Einfluss des Windes auf die Transpiration von *Ficus elastica* Roxb.**

*Ficus elastica* ist hypostomatisch. Die Spaltöffnungen sind regelmässig und recht dicht über die Blattfläche verteilt; nur in der unmittelbaren Nähe der Blattnerven sind sie weniger zahlreich. Im Bau und in der Einordnung im Blattgewebe stellen sie unter unsern Versuchspflanzen einen bisher noch nicht behandelten Typus dar. Sie liegen tief in die zweischichtige Hypodermis eingesenkt und stossen deshalb mit der Rückenwand ihrer Schliesszellen an hypodermales statt an epidermales Gewebe. Eine 30—35  $\mu$  tiefe und nach innen zu sich verbreiternde Krypta (Abb. 7, K) verbindet den Vorhof V der Spaltöffnung mit der freien Atmosphäre; die Oeffnungsweite der Krypta beträgt an der Blattoberfläche 10—43  $\mu$ , auf der Innenseite 35—45  $\mu$ .

Der Vorhof ist meist 18—20  $\mu$  hoch. Die Schliesszellen sind meist 50—60  $\mu$  lang, 28—30  $\mu$  breit und 27—29  $\mu$  hoch; der Abstand zwischen den Rücken der beiden Schliesszellen, quer zur Längsspalte, be-

trägt durchschnittlich 58—60  $\mu$ . Im Lumen sind die Schliesszellen etwa 18  $\mu$  breit und etwa 6  $\mu$  hoch. Die Höhe des Hinterhofes *H* beträgt meist 10—14  $\mu$ .

Die Atemhöhle *A* ist sehr verschieden gross und wegen ihres Zusammenhanges mit dem System der Interzellularen *I* oft schwer abzugrenzen; im Mittel mag sie etwa 50  $\mu$  hoch und etwa 30  $\mu$  breit sein.

Die 7—9  $\mu$  dicke Kutikula erstreckt sich von der Blattaussenseite bis über die innere Begrenzung des Hinterhofes hinaus. An der Bauchseite der Schliesszellen ist sie noch etwa 3—5  $\mu$  dick. Sie überzieht also die gesamte freie Oberfläche der Schliesszellen gleich einem Panzer.

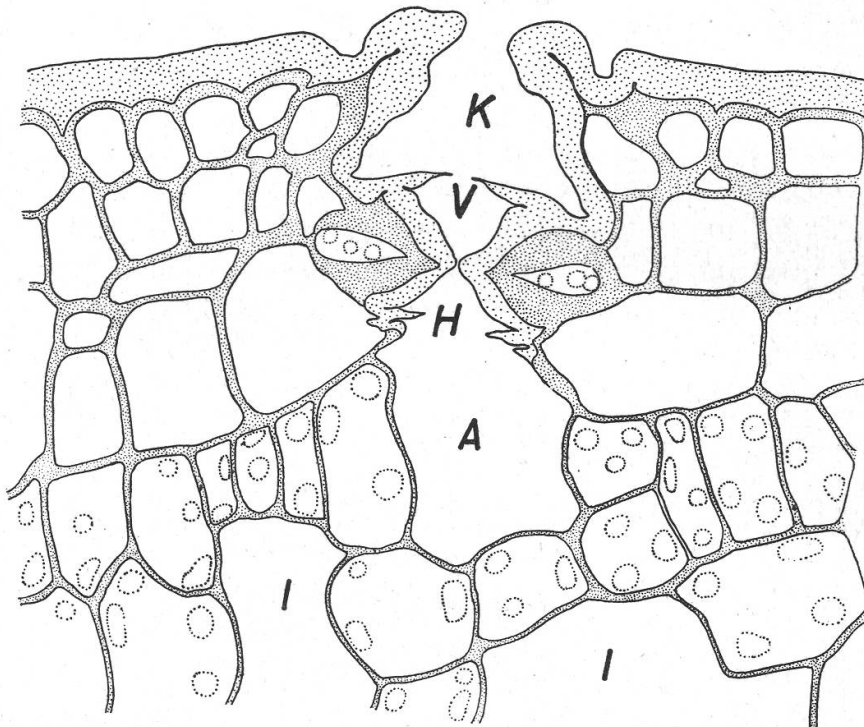


Abbildung 7.

*Ficus elastica* Roxb. Einordnung und Bau der Spaltöffnungen.  
Leicht schematisiert. Vergr. 530.  
Erklärung der Buchstaben im Text.

Entsprechend dieser Schilderung des Baues der Spaltöffnungen hat der Wasserdampf einen recht komplizierten Weg ins Freie zurückzulegen und nicht weniger als vier irisblendenartige Dämme zu passieren, 1. den Schlitz zwischen den Hinterhofleisten, 2. den Schlitz zwischen dem Bauch der Schliesszellen (d. i. der eigentliche Spaltenmund), 3. den Schlitz zwischen den Vorhofleisten, und 4. die freie Oeffnung der Krypta. Wesentlich für die Mechanik der stomatären Transpiration sind zunächst nur die unter 2. und 3. genannten Durchgänge; denn die Oeffnungsweiten der Krypta und der Hinterhofleisten zeigten in Dunkelheit und bei den untersuchten Lichtintensitäten keine messbare Ver-

schiedenheit; dagegen konnten für die Oeffnungen zwischen den Vorhofleisten und zwischen dem Bauch der Schliesszellen messbare Unterschiede ermittelt werden.

Der Schlitz zwischen den *Vorhofleisten* ist in Dunkelheit, im grossen Mittel, etwa  $13 \mu$  lang und etwa  $3 \mu$  breit, bei der Lichtmenge von  $2.7 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$  etwa  $20 \mu$  lang und  $5 \mu$  breit; bei der Lichtmenge von  $8.2 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$  sind die Oeffnungsweiten sehr verschieden; sie liegen etwa in der Mitte zwischen der soeben genannten und der nachfolgenden Stufe. Am diffusen Tageslicht ist der Schlitz zwischen den Vorhofleisten etwa  $25 \mu$  lang und  $6 \mu$  breit, und am unmittelbaren Sonnenlicht etwa  $27 \mu$  lang und  $6.8 \mu$  breit.

Der Schlitz zwischen dem Bauch der *Schliesszellen* (d. i. der eigentliche Spaltenmund) ist in Dunkelheit etwa  $9 \mu$  lang und etwa  $0.5 \mu$  breit, bei der Lichtmenge von  $2.7$  und von  $8.2 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$  etwa  $8 \mu$  lang und nahezu  $1 \mu$  breit, am diffusen Tageslicht etwa  $8 \mu$  lang und  $1 \mu$  breit, und am vollen Sonnenlicht etwa  $8 \mu$  lang und  $1.3 \mu$  breit.

Diese Ergebnisse wurden an zahlreichen Flächen- und Querschnitten durch fixiertes Material und durch Beobachtungen mit dem Opakilluminator gewonnen und überprüft und dürften unzweifelhaft stimmen. Bemerkenswert ist, dass *die Vorhofleisten durch die Bewegungen der Schliesszellen stärker hin- und hergeschoben werden als der Bauch der Schliesszellen selbst*, und zwar sowohl nach der Länge als nach der Breite hin; man kann sich jedoch einen derartigen Mechanismus an Hand der Abb. 7 ungezwungen vorstellen.

Da die Kenntnis der stomatären Transpiration in Windstille für das Verständnis der stomatären Transpiration im Winde unerlässlich ist, so schicken wir die entsprechenden Ergebnisse kurz voraus, besprechen sie jedoch erst später in einer Arbeit über die stomatäre Transpiration eingehender nach der physikalischen Seite hin.

### § 1. Der Einfluss der Lichtmenge auf die stomatäre Transpiration in Windstille.

*Ficus elastica* ist insofern eine günstige Versuchspflanze, als sie zwischen Dunkelheit und Licht grosse Transpirationsunterschiede zeigt; über die Abhängigkeit der Spaltöffnungsbewegungen von Lichtstärke und Lichtfarbe hat neuerdings H a r m s (1936) berichtet. Leider ist sie sehr empfindlich gegen mechanische Störungen und gegen Ortsveränderung; wir liessen deshalb die jeweilige Versuchspflanze während der ganzen Versuchsdauer, in Dunkelheit und Licht, unverrückt auf der (arretierten) Waage stehen: die Nacht wurde ihr zum Tage, der Tag zur Nacht. Ferner ermüdet *Ficus* rasch (Absinken der Transpirationsleistung) und darf nicht länger als sechs Stunden im Versuch stehen.

Wegen der verhältnismässig starken Streuung der Einzelwerte wurden möglichst zahlreiche (im Fall der Abb. 8 84) Messungen ausgeführt. Um dies zu ermöglichen, wurde die Gipfelknospe der Versuchspflanze, samt dem jüngsten Blatt, abgeschnitten; auf diese Weise konnten wir ein bestimmtes Exemplar, mit ausgewachsenen Blättern, verwenden, bis ein neuer Knospenschub sich zu bilden begann.

Die Versuchspflanze Nr. 82, die hier als Beispiel dienen mag, besass 13 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 16.36 dm<sup>2</sup> und einer Oberfläche des Stammes und der Blattstiele von rund 1.8 dm<sup>2</sup>. Die

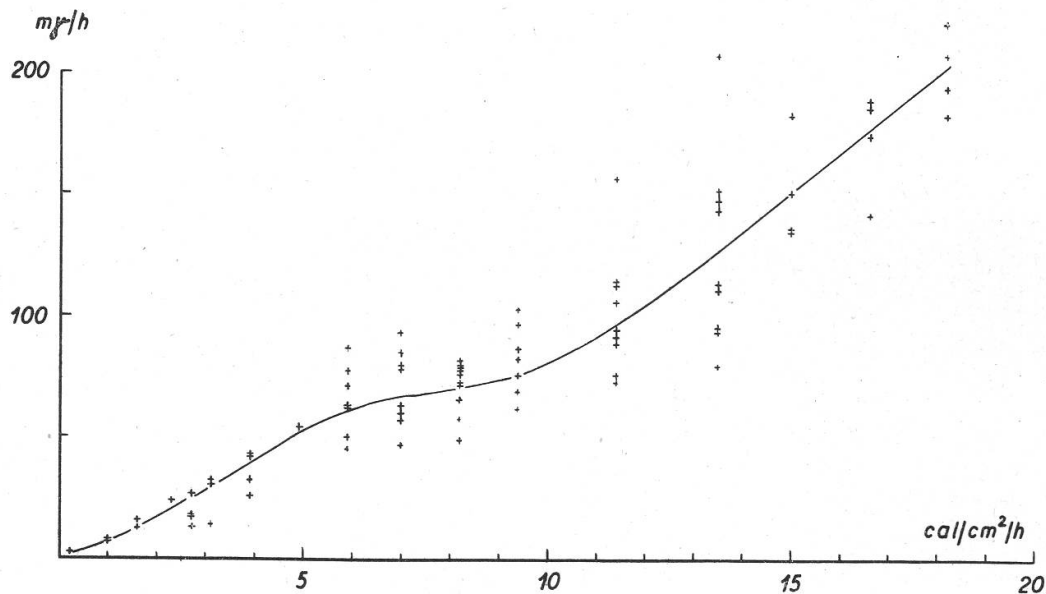


Abbildung 8.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 82). Der Einfluss der Lichtmenge auf die stomatäre Transpiration. Lufttemperatur 30.0—30.4° C. Rel. Feuchtigkeit 48—53 %. Barometerstand meist 720 mm Hg.

Wasserabgabe des Stammes und der Blattstiele wurde auf 40 mg/h geschätzt; sie lässt sich nicht genau bestimmen; doch ist der Fehler, den wir durch denselben Abzug überall begehen, unerheblich. Die durchschnittliche Zahl der Spaltöffnungen betrug 11 476 je cm<sup>2</sup>.

Die mittlere Kurve der Abb. 8 zeigt einen andern Verlauf, als wir es sonst bei der stomatären Transpiration in Windstille gewohnt sind. Im grossen und ganzen ist zwar der Kurvenanstieg « richtig » : er entspricht sinngemäss dem Kurvenverlauf der Poiseuille-Formel. Aber es fehlt ihm zunächst die erste, leichte Ueberhöhung im Bereich der Lichtmenge zwischen 0 und 1 cal/cm<sup>2</sup>/h; es fehlt demnach bei *Ficus elastica* der ausgesprochene Dampfüberdruck im Blattinnern, sofern (wie in unsern Versuchsbedingungen) keine Wärmeeinstrahlung erfolgt.

Ferner fällt die Unregelmässigkeit des Kurvenverlaufes zwischen den Lichtmengen von 6 und 10 cal/cm<sup>2</sup>/h aus dem Rahmen. Sie kann

nicht auf einem Zufall beruhen; denn sie ist durch zahlreiche Messpunkte gestützt, und wir haben sie auch bei einem zweiten, kursorisch geprüften Individuum gefunden. Sie muss aerodynamisch durch die komplizierten Wegverhältnisse des effundierenden Wasserdampfes bedingt sein.

Wie verhält sich die Menge des nach Abb. 8 durch eine Spaltöffnung herausströmenden Wasserdampfes zu dem Betrag, der auf Grund der Ausmasse des Spaltenmundes maximal effundieren könnte? Diese Berechnung ist bei *Ficus elastica* mit aussergewöhnlich grossen Fehlern behaftet, weil der Spaltenmund sehr klein und, da im Innern der Hypodermis gelegen, der Untersuchung schwer zugänglich ist; wir können denn auch, wie soeben angeführt, seine durchschnittliche Weite von der Lichtmenge von 2.7 cal weg nur mit « nahezu 1  $\mu$  » und im diffusen Tageslicht mit « etwa 1  $\mu$  » angeben.

Wir wollen einmal annehmen, der Spaltenmund habe bei der Lichtmenge von 8 cal/cm<sup>2</sup>/h 0.8  $\mu$  weit offengestanden. Er ist 8  $\mu$  lang und etwa 2.5  $\mu$  tief. Nach der Poiseuille-Formel könnten, falls die Atemhöhle mit Wasserdampf gesättigt ist und falls schon im Vorhof *V*, unmittelbar am Rande des Spaltenmundes, die Luftfeuchtigkeit der freien Atmosphäre herrschte, stündlich rund 466 Milligamma Wasserdampf durch eine derartige Spalte ins Freie strömen; tatsächlich sind es nur 70 Milligamma, also rund 15 % des maximal möglichen Betrages. Nehmen wir dagegen an, dass nur in der Krypta, nicht aber im Vorhof, die Feuchtigkeit der freien Atmosphäre herrsche (was der Wirklichkeit sicherlich näher kommt), so können nach der Poiseuille-Formel zwischen 50 und 150 Milligamma Wasserdampf effundieren, also Beträge von der Grössenordnung, die wir gemessen haben. Wir dürfen somit sagen, dass bei der nahezu vollen Spaltenöffnung von *Ficus elastica* die bei Anwesenheit von Vorhof und Krypta (wahrscheinlich) maximal mögliche Wasserdampfmenge durch den kleinen Spaltenmund ins Freie strömt. Es scheint somit, dass die Kapazität der stark geschützten kleinen Spalten von *Ficus elastica*, im Gegensatz zu den ungeschützten grossen Spalten von *Phyllitis Scolopendrium*, schon im diffusen Tageslicht, ohne Wärmeeinstrahlung, nahezu voll ausgenützt wird.

## § 2. Der Einfluss der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf die Transpiration von *Ficus elastica* in Windstille.

Die Versuche wurden bei einer Lufttemperatur von 29.5—30.3° C und bei einem Barometerstand von meist 725 mm mit Luftfeuchtigkeiten von 93 bis 6 % durchgeführt. Die Unterkühlung der Blätter ist gering; sie betrug bei der Lufttemperatur von 30.5° C und der rel. Feuchtigkeit von 70 % rund 0.3 Grad, bei 30.2° C und 19 % rund 0.5 Grad.

Da die Ergebnisse dieser Versuchsreihe überraschend sind, stellen wir sie doppelt dar. Um zunächst eine Vorstellung über die realen Zahlenwerte, die zur Beobachtung gelangten, zu vermitteln, haben wir in Abb. 9 die Urwerte der Messungen, rückgerechnet auf den  $\text{dm}^2$ , eingezeichnet; den im jeweiligen Versuch beobachteten Wert der Transpiration im Dunkeln erhält man durch Multiplikation der in Abb. 9 eingetragenen Zahlen mit 32.72 (doppelte Blattfläche) und durch Addition von 40 mg (= Nullwert des Stammes und der Blattstiele). Der im jeweiligen Versuch beobachtete Wert der Transpiration im Licht lässt sich auffinden, indem man den in Frage kommenden Wert der

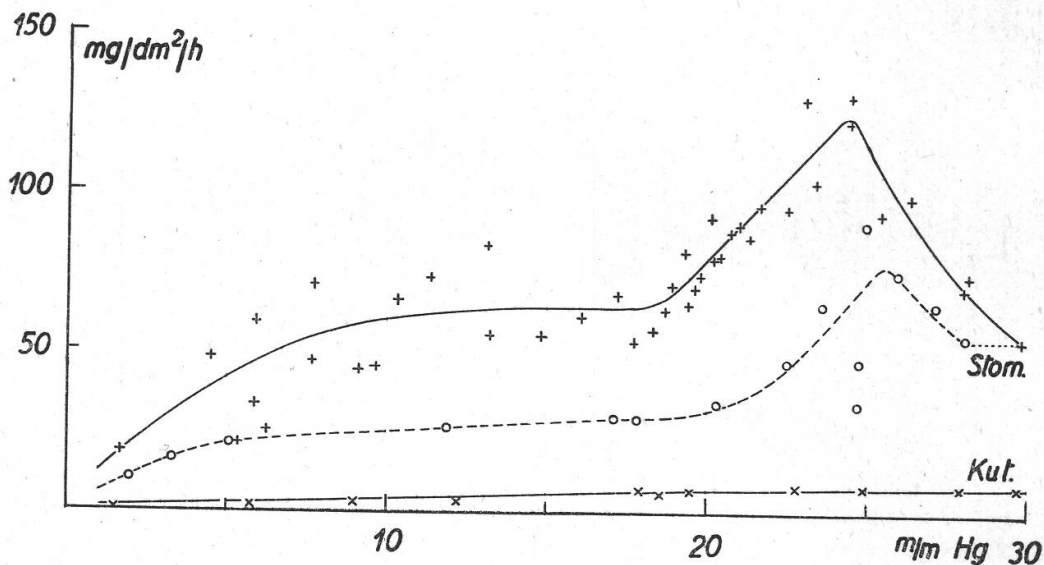


Abbildung 9.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 82). Der Einfluss der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf die Transpiration in Windstille.

Abszisse: Physiologisches Sättigungsdefizit.

Liegende Kreuze: Transpiration im Dunkeln (gesamtkutikuläre Transpiration).

Stehende Kreuze und Kreise: Reinstomatäre Transpiration bei einer Lichtmenge von  $8.2 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ . Erklärung im Text.

rein stomatären Transpiration der Abb. 9 mit 16.36 (= einfache Blattfläche) multipliziert und zu dem Produkt die Gesamttranspiration der Pflanze im Dunkeln hinzuzählt. In Abb. 10 haben wir sodann die Werte der reinstomatären Transpiration auf die einzelne Spaltöffnung umgerechnet.

Wir sehen: Die rein kutikuläre Transpiration von *Ficus elastica* ist äusserst gering. Sie beträgt bei der Luftfeuchtigkeit von 93 % nur  $0.64 \text{ mg je dm}^2$  und steigt sodann sehr langsam und regelmässig bis auf  $7.8 \text{ mg/dm}^2$  bei der Luftfeuchtigkeit von 6 % (Abb. 9).

Die reinstomatäre Transpiration bei der Lichtmenge von  $8.2 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ , also bei nahezu maximaler Spaltenweite, steigt zunächst, mit dem Ab-

sinken der Luftfeuchtigkeit, langsam an (stehende Kreuze der Abb. 9) und verläuft sodann von der Luftfeuchtigkeit von rund 65 % bis zu einer solchen von rund 40 % nahezu waagrecht; die stomatäre Transpiration spricht somit in diesem Bereich auf das weitere Sinken der Luftfeuchtigkeit zunächst nicht mehr an. Bei der Luftfeuchtigkeit von 40—35 % beginnt sie jedoch erneut zu steigen, und zwar bis zur Luftfeuchtigkeit von 22 %; bis zu diesem Punkte erinnert der Kurvenverlauf entfernt an die Kurve der Abb. 8. Bei noch grösserer Lufttrockenheit nimmt jedoch die Transpirationsleistung nicht mehr zu, sondern fällt unvermittelt steil ab und sinkt bei der Luftfeuchtigkeit von 6 % ungefähr

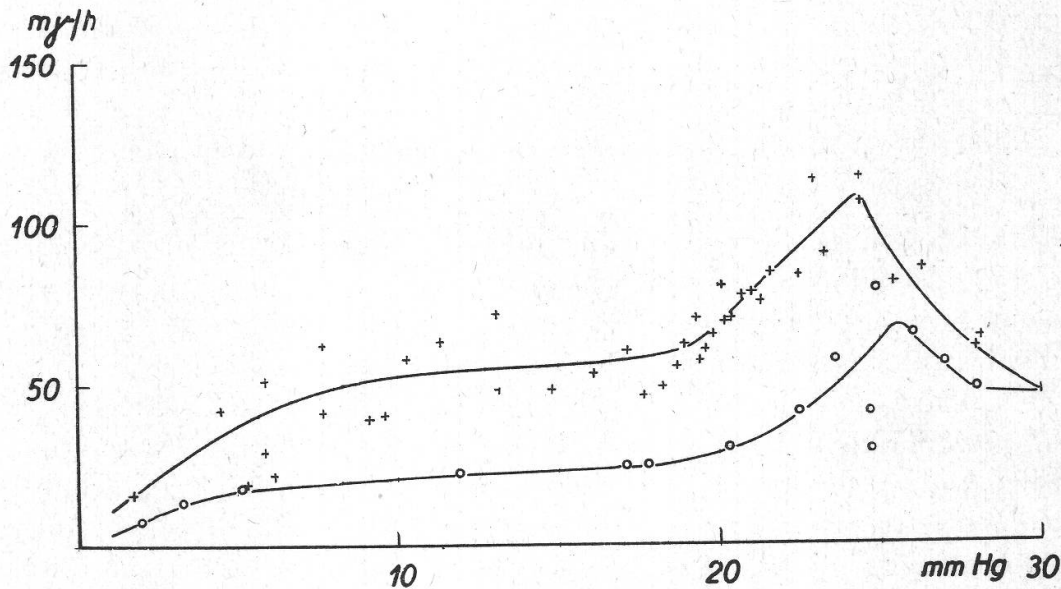


Abbildung 10.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 82). Der Einfluss der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung.  
Abszisse: Physiologisches Sättigungsdefizit. Erklärung im Text.

auf den Wert zurück, den sie ursprünglich bei der Luftfeuchtigkeit von 65—40 % besessen hatte.

Nun führten wir die Versuchspflanze den umgekehrten Weg zurück, von grosser Lufttrockenheit schrittweise zu hoher Luftfeuchtigkeit. Wir liessen sie also Nacht für Nacht bei etwas grösserer Luftfeuchtigkeit transpirieren (Kreise der Abb. 9). Zunächst stieg die stomatäre Transpirationsleistung noch um etwa ein Viertel an, obschon ja die Luft nun zusehends feuchter wurde, verlief dann drei Nächte lang im Bereich des physiologischen Sättigungsdefizites von 25 mm Hg unregelmässig und sank hernach in einem ähnlichen Kurvenverlauf wie im ansteigenden Versuch allmählich auf den Wert von 8.4 mg/dm<sup>2</sup>/h bei der Luftfeuchtigkeit von 90 % zurück.

Der eigenartige Kurvenverlauf der Abb. 9 und 10 steht bei *Ficus elastica* nicht vereinzelt da; wir haben ihn, wenn auch nicht so drastisch und nicht durch so viele Messpunkte gestützt, auch bei drei andern Exemplaren beobachtet. Er weist drei Merkmale auf:

1. Den nicht steten Anstieg mit zunehmendem Sättigungsdefizit. In dieser Hinsicht stimmt der linke Kurvenschenkel der Abb. 9 und 10 mit der Abb. 8 überein, und er mag vielleicht durch ähnliche aerodynamische Wegverhältnisse bedingt sein wie dort.
2. Die vorübergehende, reversible Abdrosselung der stomatären Transpirationsleistung bei Luftfeuchtigkeiten unter rund 20 %.
3. Den ausgeprägten endgültigen, irreversibeln Leistungsabfall der Pflanze auf ungefähr die Hälfte, bedingt durch eine innere Abhärtung derselben, durch einen Verbleib beim extremen Sättigungsdefizit von rund 30 mm Hg. Diese innere Abhärtung war auch bei den drei andern Individuen zu beobachten, doch nicht so ausgesprochen wie in Abb. 9.

Punkt 1 und 3 sind für uns nichts Neues; dagegen scheint der Punkt 2 im Rahmen der vorliegenden Darstellung neu und wesentlich zu sein: die vorübergehende, reversible Abdrosselung der stomatären Transpiration bei Ueberbeanspruchung. Wir hatten schon früher (1936, S. 501, Kurvenabschnitt 4) bei *Pinus silvestris* beobachtet, dass die *kutikulare* Transpiration durch hohe Sättigungsdefizite übersteigert werden kann und hernach unvermittelt absinkt, und sodann, wenn die Luftfeuchtigkeit wieder grösser wird, zunächst vorübergehend wieder zunimmt; wir haben diese Erscheinung auf rein kolloidchemischem Wege durch Entquellungen und Quellungen der Kutikula zu verstehen versucht.

Es ist somit interessant, dass nicht nur die kutikulare, sondern auch die stomatäre Transpiration derartige Rückläufigkeiten aufweisen kann; nur kommt man bei der Rückläufigkeit der *stomatären* Transpiration von *Ficus elastica* wahrscheinlich mit einer blossen kolloidchemischen Betrachtung nicht aus, sondern man muss wohl an eine *physiologische* Reaktion denken, in dem Sinne, dass der Spaltenmund oder die Vorhofleiste oder beide sich zu verengen beginnen, sobald von der Krypta her gar zu trockene Luft an sie herantritt. Dieser Vorgang würde somit einer « Abwehrreaktion » gleichkommen.

Für diesen rein physiologischen Charakter der Regulation der stomatären Transpiration spricht vor allem ihre erstaunliche Plastizität und Reversibilität; geht man nämlich, und wir haben dies wiederholt getan, im fraglichen Feuchtigkeitsbereich ein Stück weit zurück, so tritt, wie in Abb. 9, je nach dem Feuchtigkeitsbereich ein Anstieg oder eine Abnahme der stomatären Transpirationsleistung ein. Es handelt sich also wirklich um einen lebendigen Regulationsvorgang; und

zwar glauben wir nicht, dass die Pflanze als solche reagiert, etwa deshalb, weil eine zu grosse Transpirationsleistung von ihr verlangt wird; denn in Abb. 8 effundiert, bei stärkerer Belichtung, doch bei mittlerer Luftfeuchtigkeit, erheblich mehr Wasserdampf durch eine einzelne Spalte als, in Abb. 9, in jenem Augenblick, wo die Knickung der Transpirationskurve eintritt. Nicht nur die Transpirationsleistung ist also für das Eintreten der Leistungsumkehr ausschlaggebend, sondern überdies, in ganz wesentlicher Weise, die Luftfeuchtigkeit. Der Regulationsvorgang wird wahrscheinlich gesteuert durch den unmittelbaren Einfluss der *Luftfeuchtigkeit* auf den Schliessmechanismus der Spalten.

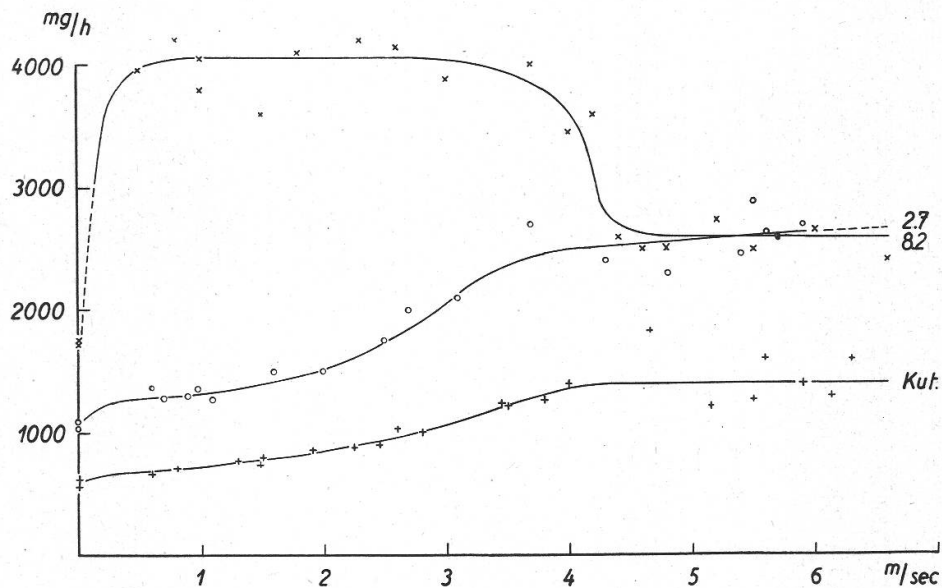


Abbildung 11.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 81). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration. Lufttemperatur 29.9—30.3°. Luftfeuchtigkeit 48—51 %.

*Stehende Kreuze* : Wasserabgabe der gesamten Pflanze im Dunkeln.  
*Kreise* : Wasserabgabe der gesamten Pflanze bei der Lichtmenge von 2.7 cal/cm<sup>2</sup>/h.

*Liegende Kreuze* : Wasserabgabe der gesamten Pflanze bei der Lichtmenge von 8.2 cal/cm<sup>2</sup>/h.

Nachdem wir in einer frühern Arbeit (1937) gezeigt haben, dass, bei ein- und derselben Lichtmenge, die Reaktionsgeschwindigkeit der Spaltöffnungen stark von der Luftfeuchtigkeit abhängt, möchten wir es auch für möglich halten, dass bei empfindlichen Pflanzen die Spaltenweite als solche nicht nur durch die Lichtmenge, sondern auch durch die Luftfeuchtigkeit unmittelbar beeinflusst wird und dass die Spaltöffnungen von *Ficus elastica* weitgehend befähigt sind, auf extreme Veränderungen der Aussenbedingungen unmittelbar anzusprechen.

Diese Fähigkeit wird uns nunmehr bei der Betrachtung der stomatären Transpiration im Winde erneut beschäftigen.

§ 3. Der Einfluss des Windes auf die Transpiration von *Ficus elastica*.

Die Versuchspflanze Nr. 81, die hier als ausführliches Beispiel dienen mag, besass 12 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 17.02 dm<sup>2</sup> und einer Oberfläche des Stammes und der Blattstiele von rund 1.9 dm<sup>2</sup>. Die Zahl der Spaltöffnungen betrug durchschnittlich 13 070 je cm<sup>2</sup>.

Die Versuche wurden ausgeführt bei einer Lufttemperatur von 29.9—30.3° C und einer rel. Feuchtigkeit von meist 48—51 %; das physiologische Sättigungsdefizit betrug somit meist 16 mm Hg. Baro-

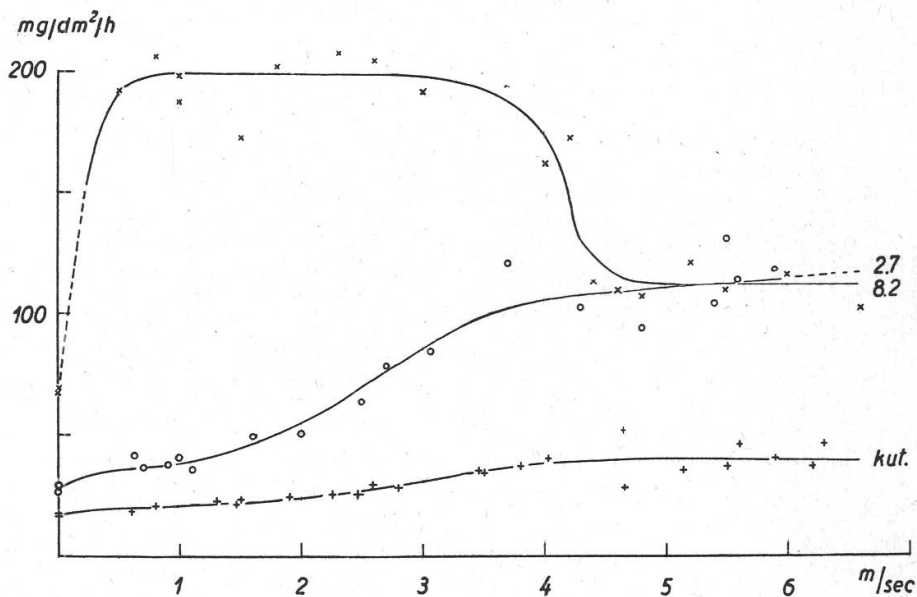


Abbildung 12.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 81). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration. Lufttemperatur 29.9—30.3°. Rel. Feuchtigkeit 48—51 %.

*Stehende Kreuze*: Gesamtkutikulare Transpiration je dm<sup>2</sup> Blattoberfläche.

*Kreise*: Reinstomatäre Transpiration je dm<sup>2</sup> Blattfläche bei der Lichtmenge von 2.7 cal/cm<sup>2</sup>/h.

*Liegende Kreuze*: Reinstomatäre Transpiration je dm<sup>2</sup> Blattfläche bei der Lichtmenge von 8.2 cal/cm<sup>2</sup>/h.

meterstand um 720 mm herum. Wegen der Besonderheit der Ergebnisse stellen wir sowohl die Urwerte der Messungen (Abb. 11) als die entsprechenden Umrechnungen auf den dm<sup>2</sup> (Abb. 12) graphisch dar. Ferner fügen wir in Abb. 13 eine analoge Versuchsgruppe mit der Versuchspflanze 83 cursorisch bei, welche 12 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 14.56 dm<sup>2</sup> und mit 13 450 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup> besass.

In einer ersten Versuchsreihe wurde bei der Versuchspflanze Nr. 81, und später bei Nr. 83, der Einfluss der steigenden Windgeschwindig-

keit auf die Transpiration im Dunkeln verfolgt. Die Blätter von *Ficus elastica* sind steif und fächeln nicht im Winde, sondern biegen sich nur, von einer Windgeschwindigkeit von etwa 3—4 m/sec weg, in der Windrichtung schwach um. Die gesamtcutikuläre Transpiration steigt in den Abb. 12 und 13 mit anhebendem Wind zunächst langsam, sodann bei der Windgeschwindigkeit von etwa 3—4 m/sec etwas steiler an und verläuft von da weg ungefähr waagrecht; es ist dies, mutatis mutandis, der gleiche Kurvenverlauf, den wir (1939, S. 229) für die stomatäre Transpiration von *Amaryllis vittata* festgestellt haben. Die mehr oder weniger starke Knickung der Transpirationskurve im Bereich der Wind-

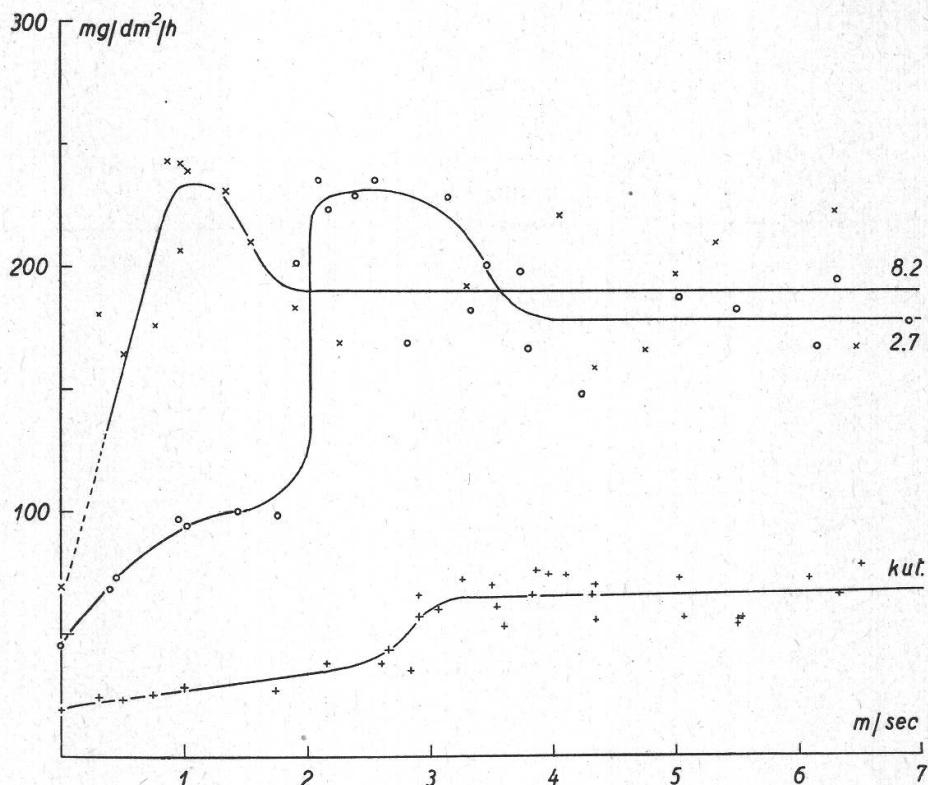


Abbildung 13.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 83). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration. Lufttemperatur 29.7—30.2°.

Rel. Feuchtigkeit 48—53 %.

Stehende Kreuze: Gesamtcutikuläre Transpiration je dm<sup>2</sup> Blattoberfläche.

Kreise: Reinstomatäre Transpiration je dm<sup>2</sup> Blattfläche bei der Lichtmenge von 2.7 cal/cm<sup>2</sup>/h.

Liegende Kreuze: Reinstomatäre Transpiration je dm<sup>2</sup> Blattfläche bei der Lichtmenge von 8.2 cal/cm<sup>2</sup>/h.

geschwindigkeiten von 3—4 m/sec hängt wahrscheinlich, ausser mit dem Schütteleffekt, mit dem Umstand zusammen, dass sich die Blätter in jenem Windbereich anders in die Windbahn einstellen als früher und dadurch offenbar die Krypten und die Vorhöfe in einer andern Weise der aerodynamischen Erfassung zugänglich machen als in der Ruhelage

der Blätter, so dass die substomatäre Transpiration nunmehr unvermittelt ansteigt.

Da die gesamtkutikulare Transpiration von *Ficus elastica* bei anhebendem Winde äusserst langsam wächst, wollen wir der Einfachheit halber annehmen, dass der reinkutikulare Anteil erst bei der Windgeschwindigkeit von rund 1 m/sec seinen Höchstwert erreicht und dass erst von da weg der weitere Anstieg der Transpiration im Dunkeln zu Lasten der substomatären Transpiration geht. Wie gross ist die substomatäre Wasserdampfeffusion je Spaltöffnung? Wir haben in Tab. 3 die entsprechenden Werte für die Versuchspflanze Nr. 81 zusammengestellt; die Versuchspflanze Nr. 83 verhält sich in der Grössenordnung ähnlich.

Tabelle 3.

*Ficus elastica* Roxb. (Versuchspflanze Nr. 81). Die Transpirationsleistungen bei steigender Windgeschwindigkeit. Lufttemperatur 29.9—30.3° C. Rel. Feuchtigkeit 48—51 %.

Wind- geschwindig- keit  m/sec	In Dunkelheit			Lichtmenge 2.7 cal/cm <sup>2</sup> /h Spaltenweite gegen 0.8 μ reinstomatär		Lichtmenge 8.2 cal/cm <sup>2</sup> /h Spaltenweite etwa 0.8 μ reinstomatär	
	rein kutikular je dm <sup>2</sup>  mg/dm <sup>2</sup> /h	substomatär		je dm <sup>2</sup>  mg/dm <sup>2</sup> /h	je Spalt- öffnung  mγ/h	je dm <sup>2</sup>  mg/dm <sup>2</sup> /h	je Spalt- öffnung  mγ/h
		je dm <sup>2</sup>  mg/dm <sup>2</sup> /h	je Spalt- öffnung  mγ/h				
0	16.2	—	—	27.4	21.1	67.3	51.8
1	20	—	—	37	28.5	199	153.1
2	20	3	2.3	54	41.5	199	153.1
3	20	10	7.7	85	65.4	198	152.3
4	20	18	13.8	105	80.8	174	133.8
5	20	20	15.4	110	84.6	112	86.2
6	20	20	15.4	112	86.2	112	86.2

Die substomatäre Wasserdampfeffusion beträgt bei *Ficus elastica* Nr. 81 je dm<sup>2</sup> höchstens 20 mg/h, je Spaltöffnung höchstens 15 Milligramm je Stunde. Auf die *Blattfläche* berechnet bewegt sie sich in der gleichen Grössenordnung wie diejenige von *Amaryllis vittata* (1939, S. 232); dagegen beträgt sie, immer je Blattfläche, nur rund 5 % des entsprechenden Wertes von *Phyllitis Scolopendrium*. Auf die *einzelne Spalte* berechnet beträgt sie rund 7—8 % des für *Amaryllis vittata* ausgewiesenen Wertes und rund 6 ‰ der für *Phyllitis Scolopendrium* festgestellten Wasserdampfmenge.

Der geschlossene Spaltenmund ist bei *Amaryllis vittata* durchschnittlich 31 μ lang und 2.6 μ tief, bei *Ficus elastica* durchschnittlich 9 μ lang und 2.5 μ tief. Die Blätter besitzen bei beiden Pflanzen eine ähnlich steife Textur. Wenn also die maximale substomatäre Wasser-

dampfeffusion, die der Wind zu erzeugen vermag, bei *Ficus elastica* nur rund 7—8 % des Betrages von *Amaryllis vittata* erreicht, so kommt darin zweifelsohne der verstärkte Spaltenschutz von *Ficus elastica* zum Ausdruck.

Etwas anders gestaltet sich der Vergleich mit *Phyllitis Scolopendrium*. Der Spaltenmund von *Phyllitis* ist etwa 30  $\mu$  lang und volle 16  $\mu$  tief; er sollte sich also, in geschlossenem Zustand, wenig Wasserdampf entreissen lassen. Wenn dennoch die maximale substomatäre Wasserdampfeffusion, bei der Windgeschwindigkeit von 5—6 m/sec, bei *Ficus elastica* nur rund 6 ‰ des für *Phyllitis Scolopendrium* ausgewiesenen Wertes beträgt, so tritt darin zweifelsohne auch die Tatsache in Erscheinung, dass die Spalten von *Phyllitis* ungeschützt daliegen; anderseits bleibt jedoch die andere Textur der Blätter von *Phyllitis* zu berücksichtigen; sie sind biege- und schmiegsam, wedeln im Winde und setzen dadurch ihre Spaltöffnungen zweifelsohne stärker der Windwirkung aus als diejenigen von *Amaryllis* und *Ficus*, von deren steifen Flächen sich der Wind bald ablöst.

In einer zweiten Versuchsreihe wurde bei der Versuchspflanze Nr. 81 (und später in analoger Weise bei der Versuchspflanze Nr. 83) die Lichtmenge von 2.7 cal/cm<sup>2</sup>/h eingeschaltet. Die durchschnittliche Oeffnungsweite des Spaltenmundes betrug gegen 0.8  $\mu$ . Die Wasserabgabe steigt in Abb. 12 von 27.4 mg/dm<sup>2</sup>/h in Windstille, mit zunehmender Windgeschwindigkeit zunächst langsam, sodann steiler an, und erreicht bei der Windgeschwindigkeit von 4—5 m/sec den Betrag von rund 110 mg/dm<sup>2</sup>/h, über den hinaus auch ein sehr starker Wind keine Transpirationssteigerung mehr zu bewirken vermag. Dieser Kurvenverlauf stimmt weitgehend mit den Kurven der stomatären Transpiration von *Amaryllis vittata* (1939, S. 229) überein. Auch hinsichtlich ihrer Steigerung gegenüber Windstille bewegt sich die stomatäre Transpiration von *Ficus elastica* in einer ähnlichen Grössenordnung wie diejenige von *Amaryllis vittata*: die Leistung je Spaltöffnung steigt, gegenüber Windstille, von 21 auf 86 Milligramm, also auf den rund vierfachen Betrag.

Die Versuchspflanze Nr. 83 zeigt im Ausmasse ihrer stomatären Transpiration ähnliche Verhältnisse wie Nr. 81, geht jedoch in den Einzelheiten des Kurvenanstieges (Abb. 13) ihren eigenen Weg. Die reinstomatäre Transpiration steigt zunächst von Windstille bis zu der Windgeschwindigkeit von nahezu 2 m/sec normal an, schnellt dann bei rund 2 m/sec auf den rund 2½fachen Betrag hinauf, fällt schliesslich, bei rund 4 m/sec, mit grossen Ausschlägen auf rund 180 mg/dm<sup>2</sup>/h zurück und bleibt dort bis zu der extremen Windgeschwindigkeit von rund 7 m/sec stehen. Die stomatäre Transpiration wird somit im Bereich der Windgeschwindigkeiten von rund 2 m/sec, wie bei *Phyllitis Scolo-*

*pendrium*, zunächst übersteigert, fällt dann aber, im Gegensatz zu *Phyllitis*, bei noch höherer Windgeschwindigkeit auf einen tiefern Wert zurück, weil nun offenbar die soeben besprochene Regulation der Spaltöffnungen einsetzt. Dieser Weg der Kurve « 2.7 » in Abb. 13 ist reversibel; misst man die stomatäre Transpiration der Versuchspflanze Nr. 83 erst bei der Windgeschwindigkeit von 5 m/sec und hernach bei einer solchen von 2.5 m/sec, so fallen die Transpirationsleistungen bei der letztern höher aus als bei der erstern; es handelt sich also wirklich um eine Regulation, die erst bei Ueberbeanspruchung einsetzt.

In einer dritten Versuchsreihe wurde bei der Versuchspflanze Nr. 81 (und später bei Nr. 83) die Lichtmenge von 8.2 cal/cm<sup>2</sup>/h eingeschaltet. Beide Versuchspflanzen betragen sich im Prinzip ähnlich. Bei der Versuchspflanze Nr. 81 steigt beispielsweise die reinstomatäre Transpiration von 67.3 mg/dm<sup>2</sup>/h in Windstille schon bei der Windgeschwindigkeit von rund 0.5 m/sec steil auf nahezu 200 mg/dm<sup>2</sup>/h an, verharrt dort bis zu der Windgeschwindigkeit von 3—4 m/sec, sinkt sodann auf rund den halben Wert zurück und bleibt in diesem Bereich bis zu den maximalen Windgeschwindigkeiten stehen. Bei der Versuchspflanze Nr. 83 verlaufen die Kurven ähnlich, nur erfolgt der Abfall viel früher. Wiederum ist, bei beiden Pflanzen, der Kurvenweg reversibel; geht man mit den Versuchspflanzen den umgekehrten Weg zurück, so tritt von der Windgeschwindigkeit von 5 m/sec gegen eine solche von 2 m/sec hin eine Transpirationssteigerung ein; es handelt sich also beim Absinken der Transpirationsleistung um eine *Reaktion der Pflanze gegen Ueberbeanspruchung*.

Es ist nicht möglich zu entscheiden, ob der Mechanismus dieser Regulation in den Spaltöffnungen oder im Plasma der Gewebezellen liegt. Trotz der Erfahrungen der Abb. 9 und 10 möchten wir eine reinstomatäre Regulation nicht für wahrscheinlich halten.

Als Folge dieser Regulationserscheinungen weist die stomatäre Transpiration von *Ficus elastica* bei beiden untersuchten Lichtmengen, 2.7 und 8.2 cal/cm<sup>2</sup>/h, bei hohen Windgeschwindigkeiten ungefähr denselben Wert auf; bei hohen Windgeschwindigkeiten scheint somit die stomatäre Transpiration vom Ausgangswert, d. i. von der Spaltenweite und von der stomatären Transpiration in Windstille, unabhängig zu sein. Wir besitzen noch zu wenig Erfahrungen, um uns über die ökologische Bedeutung dieser Regulationsfähigkeit zu äussern.

### 3. Kapitel.

#### Das Verhalten von *Haemanthus coccineus* L.

*Haemanthus coccineus* L. ist eine Amaryllidacee aus dem Kapgebiet mit zwei Blättern, die bis einen halben Meter lang und bis 20 cm breit werden können. Die ersten von uns verwendeten Exemplare wurden uns von Herrn Prof. Dr. A. U. D ä n i k e r, Direktor des botanischen Gartens der Universität Zürich, in gewohnter Bereitwilligkeit zur Verfügung gestellt.

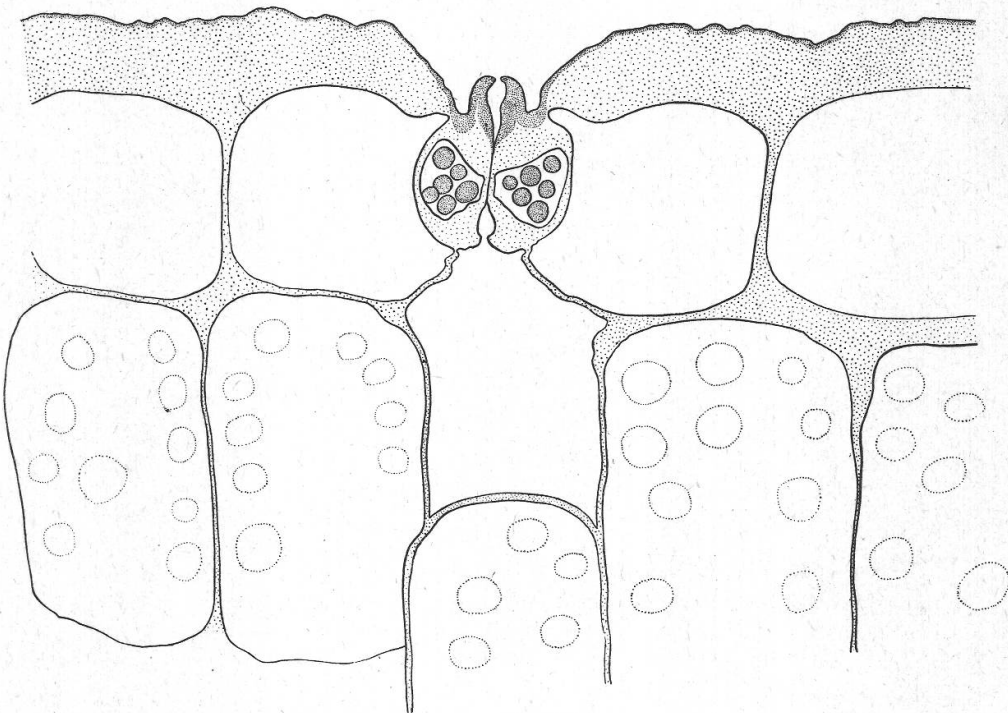


Abbildung 14 a.

*Haemanthus coccineus* L. Schnitt durch eine Spaltöffnung der Blattoberseite. Leicht schematisiert. Vergr. 500.

Das Blatt ist weitgehend isofazial gebaut; doch sind die Palissaden auf der Oberseite etwas deutlicher ausgeprägt. Die Epidermiszellen der Oberseite sind 60—65  $\mu$ , diejenigen der Blattunterseite 52—54  $\mu$  hoch; beide sind von einer 13—15  $\mu$  dicken Aussenwand mit einer 1.5  $\mu$  dicken Kutikula bedeckt; die Kutikula ist auf beiden Seiten von Rillen durchzogen. Die Spaltöffnungen sind bei der Versuchspflanze Nr. 44 auf der Blattoberseite zu 1880, auf der Blattunterseite zu 2496 je cm<sup>2</sup> vorhanden, bei der Versuchspflanze Nr. 84 zu 1504 bzw. 2012, leicht eingesenkt (Abb. 14) und mit starken Vor- und Hinterhofleisten versehen; die Höhe der Schliesszellen (samt Vor- und Hinterhof) beträgt rund 37—38  $\mu$ , die Höhe des Vorhofes rund 23  $\mu$ , die Höhe des Hinterhofes

rund 6—7  $\mu$  und der mittlere Durchmesser des Lumens der Schliesszellen rund 15  $\mu$ . Die Atemhöhle ist mittelgross, etwa 40—60  $\mu$  im Durchmesser. Es handelt sich also, wie bei der ihr ähnlich sehenden *Amaryllis vittata*, um das Schulbeispiel einer extrem gegen Ausseneinflüsse geschützten Spaltöffnung. Tatsächlich war denn auch die Wasserabgabe im Wind derart gering, dass jeder einzelne Versuch 12—14 Stunden laufen musste, um genügend gesicherte Werte zu liefern.

*Haemanthus coccineus* gehört zu unsern schönsten Versuchsobjekten; sie liefert Werte von erstaunlicher Gleichmässigkeit. Eine erste

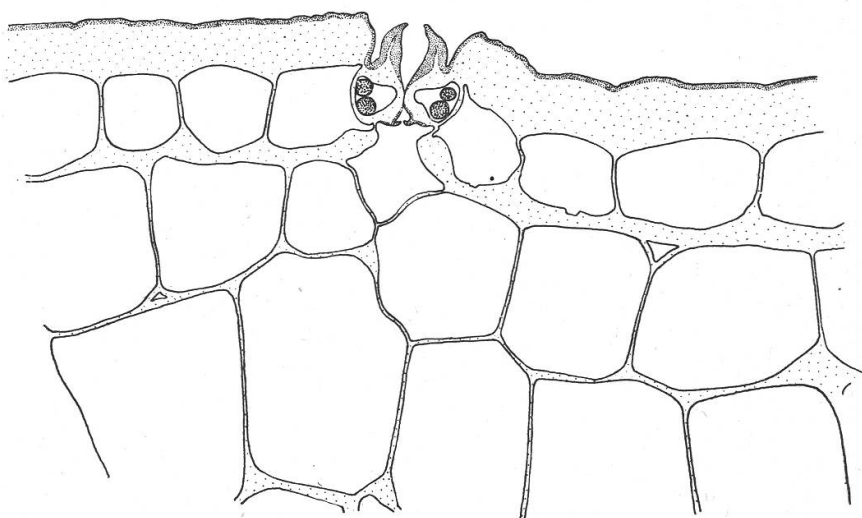


Abbildung 14 b.

*Haemanthus coccineus* L. Schnitt durch eine Spaltöffnung der Blattunterseite. Leicht schematisiert. Vergr. 250.

Versuchsreihe verfolgte die Zunahme der stomatären Transpiration bei steigender Lichtmenge (Abb. 15). Der Spaltenmund war durchschnittlich 12.5  $\mu$  tief und 26  $\mu$  lang. In Dunkelheit stand er an der Blattoberseite durchschnittlich 2.0  $\mu$ , auf der Blattunterseite durchschnittlich 1.5  $\mu$  weit offen. Bei der Lichtmenge von 7.0 cal/cm<sup>2</sup>/h betrug die durchschnittliche Oeffnungsweite auf der Blattoberseite rund 3  $\mu$ , auf der Blattunterseite nahezu 2  $\mu$ ; bei der Lichtmenge von 16.6 cal/cm<sup>2</sup>/h auf der Blattoberseite 4.5  $\mu$ , auf der Blattunterseite 2  $\mu$ , und im diffusen Tageslicht auf der Blattoberseite 11.5  $\mu$ , auf der Blattunterseite 10.5  $\mu$ .

Die Kurve der Abb. 15 sieht derjenigen von *Ficus elastica* (Abb. 8) überraschend gleich; also müssen in den Abb. 7 und 14 die aerodynamischen Elemente, die den besondern Kurvenverlauf bedingen (Vorhofleisten?) dieselben sein. Die rechnerische Behandlung der physikalisch möglichen Wasserdampffusion gestaltet sich recht unübersichtlich, da, wie soeben gesagt, die Spalten an der Blattoberseite und an der Blattunterseite bei den von uns angewandten Lichtmengen nicht gleich weit

offenstanden; andererseits gibt die Abb. 15 notgedrungen einen Durchschnittswert durch sämtliche Spaltöffnungen.

Nach der Poiseuille-Formel können durch eine  $3 \mu$  weit geöffnete Spalte (Lichtmenge  $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ ), falls wir nur die Ausmasse des Spaltenmundes in Betracht ziehen und den Vor- und Hinterhof vernachlässigen, stündlich 18 420 Milligamma Wasserdampf effundieren, durch eine  $1.8 \mu$  weit geöffnete Spalte rund 3475 Milligamma; da auf der Blattoberseite durchschnittlich 1504, auf der Blattunterseite 2012 Spaltöffnungen vorhanden sind, muss die mittlere maximale Leistung

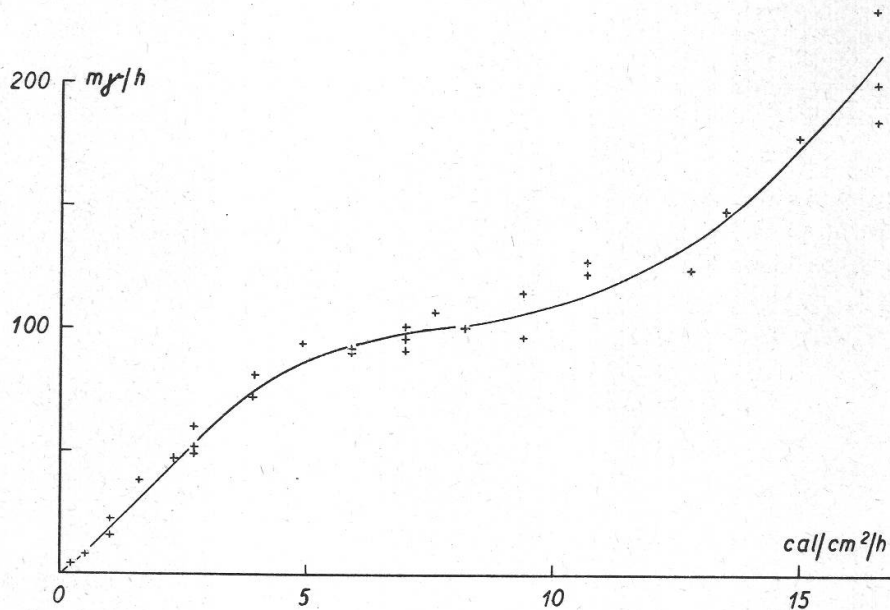


Abbildung 15.

*Haemanthus coccineus* L. (Versuchspflanze Nr. 84). Der Einfluss der Lichtmenge auf die Wasserabgabe je Spaltöffnung. Lufttemperatur  $30.0\text{--}30.2^\circ \text{C}$ . Luftfeuchtigkeit meist  $48\text{--}51\%$ .

9870 Milligamma je Stunde betragen. In Wirklichkeit sind es nur 99 Milligamma, also nur 1 %.

Bei der Lichtmenge von  $16.6 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$  bewegt sich die tatsächliche Leistung in derselben Größenordnung. Durch eine  $4.5 \mu$  weit geöffnete Spalte können maximal rund 55 000 Milligamma Wasserdampf je Stunde effundieren, durch eine  $2 \mu$  weit geöffnete Spalte rund 5000 Milligamma. Die durchschnittliche Leistung der Pflanze sollte somit rund 26 000 Milligamma betragen; statt dessen stellt sie sich auf 210 Milligamma, also wieder auf rund 1 %. Gewiss ist, wegen des Vor- und Hinterhofes, der tatsächliche Effusionsweg länger als  $12.5 \mu$  (Tiefe des Spaltenmundes), nämlich etwa  $35 \mu$ . Die tatsächliche Leistung dürfte somit rund einen Drittel der (für den Spaltenmund) maximal möglichen Leistung betragen; statt dessen macht sie nur rund 1 % aus. Der Grund, warum unter unsern Versuchsbedingungen die volle Leistungskapazität

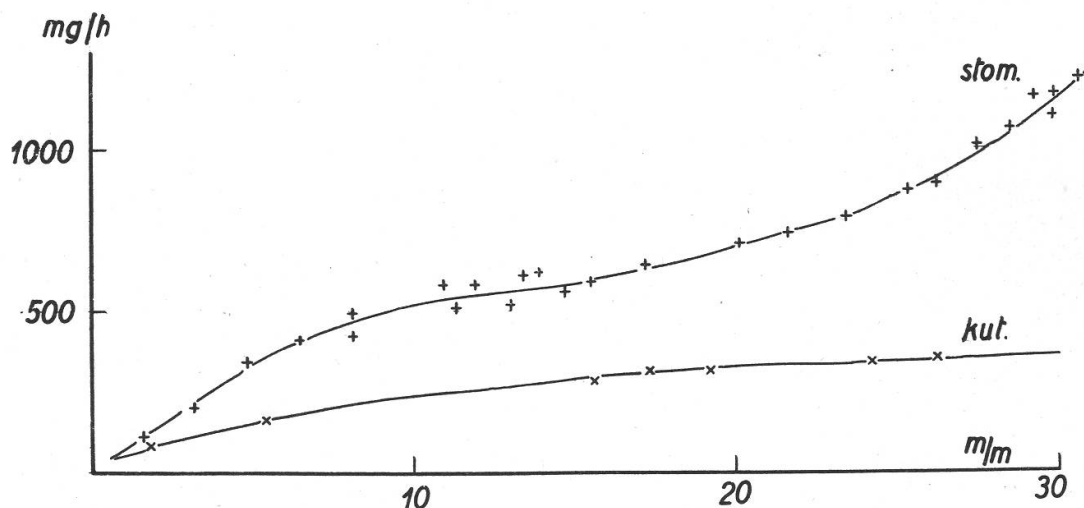


Abbildung 16.

*Haemanthus coccineus* L. (Versuchspflanze Nr. 84). Die Wasserdampfabgabe der gesamten Pflanze, bei abnehmender Luftfeuchtigkeit, in Dunkelheit (liegende Kreuze, Kurve «kut.») und bei der Lichtmenge von 4.9 cal/cm<sup>2</sup>/h (stehende Kreuze, Kurve «stom.»). Abszisse: Physiologisches Sättigungsdefizit.

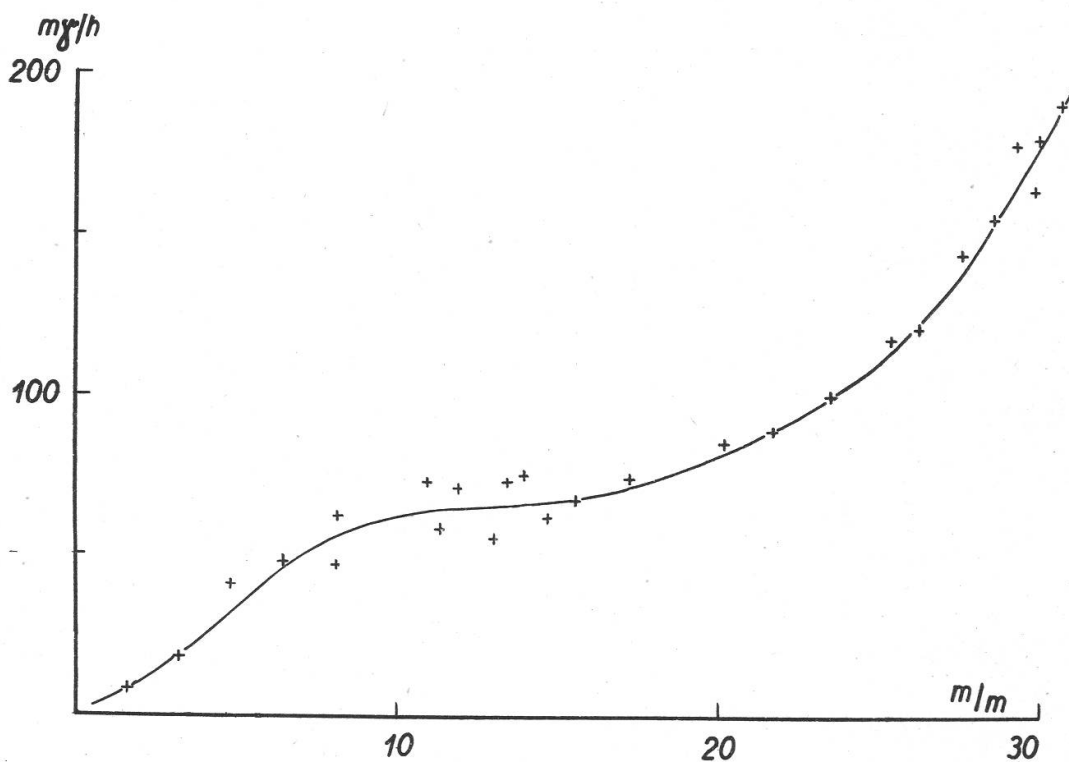


Abbildung 17.

*Haemanthus coccineus* L. (Versuchspflanze Nr. 84). Die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung, bei abnehmender Luftfeuchtigkeit. Abszisse: Physiologisches Sättigungsdefizit.

des Spaltenmundes bei weitem nicht ausgenützt wird, liegt offenbar in einem Ungenügen des Wasserdampfnachschubes aus dem Blattinnern. Die Luft ist offenbar in der Atemhöhle weniger feucht als z. B. bei *Quercus Robur* und bei *Phyllitis Scolopendrium*.

Eine zweite Versuchsreihe verfolgte den Einfluss der *abnehmenden Luftfeuchtigkeit* auf die kutikulare und die stomatäre Transpiration. Die Lufttemperatur betrug 29.9—31.3° C, die Lichtmenge 4.9 cal/cm<sup>2</sup>/h. Die Luftfeuchtigkeit wurde von 95 % schrittweise auf 5 % zurückgebracht. In Abb. 16 sind die Urwerte wiedergegeben (man sieht, wie

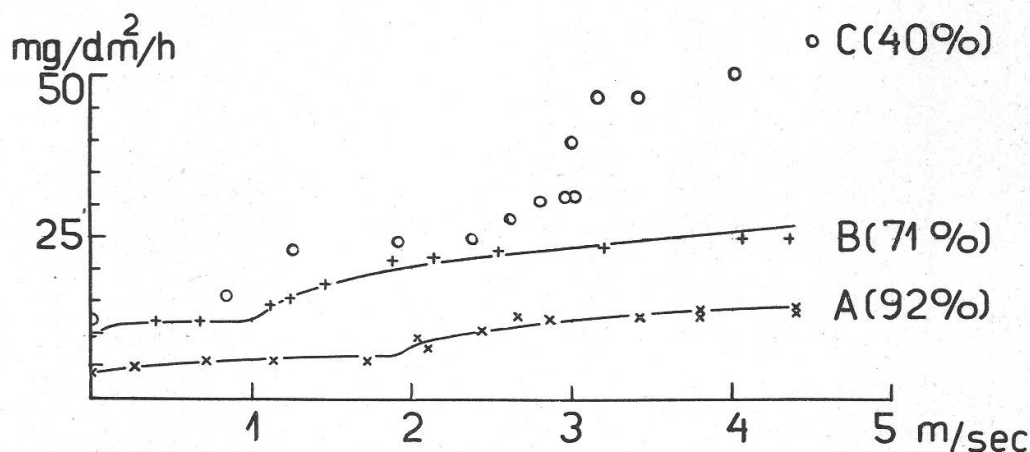


Abbildung 18.

*Haemanthus coccineus* L. (Versuchspflanze Nr. 44). Der Einfluss des Windes auf die kutikulare Transpiration. Lufttemperatur rund 21 %.

Kurve A: Rel. Luftfeuchtigkeit 90—94 % (S. D. 1.5 mm).

Kurve B: Rel. Luftfeuchtigkeit 70—72 % (S. D. 5.3 mm).

Punktreihe C: Rel. Luftfeuchtigkeit 38—43 % (S. D. 11.3 mm).

die Versuchspflanze, im Licht, bei hoher Lufttrockenheit schliesslich je Stunde über 1 Gramm Wasser abgibt), in Abb. 17 die je Spaltöffnung effundierenden Wasserdampfmengen. Die Kurve verläuft ähnlich wie in Abb. 15.

Eine dritte Gruppe von Versuchsreihen verfolgte den Einfluss des Windes auf die Transpiration *im Dunkeln* (gesamtkutikulare Transpiration), also auf die Transpiration *bei Nacht*, und zwar mit der Versuchspflanze Nr. 44. Diese besass eine Fläche (einfach gerechnet) von 15.65 dm<sup>2</sup>; sie wurde bei Luftfechtigkeiten von rund 92, 71 und 40 % einem Winde bis zu 4.5 m/sec ausgesetzt. Höhere Windgeschwindigkeiten erträgt *Haemanthus coccineus* nicht; auch die 4.5 m/sec waren auf die Dauer zu hoch: die Pflanze erwies sich in der dritten Versuchsreihe (Punktreihe C der Abb. 18) als schadhaf und begann an der Spitze der Blätter leicht zu vergilben. Wir beschränken uns deshalb auf

die Betrachtung der ersten und zweiten Versuchsreihe (Kurven A und B der Abb. 18).

Die kutikulare Transpiration war in unbewegter Luft wiederum äusserst gering; bei Luftfechtigkeiten von 90—94 % betrug sie bei der Versuchspflanze Nr. 44 nur 4.1 mg/dm<sup>2</sup>/h. Sie nimmt auch mit wachsender Windgeschwindigkeit nur wenig zu und erreicht bei 1.7 m/sec erst den Betrag von 6.2 mg/dm<sup>2</sup>/h. Dann beginnt sie etwas rascher zu steigen, jedoch um einen derart kleinen Wert, dass wir den Anstieg kaum beachten würden, wenn wir nicht schon die Unstetheit des Kurvenverlaufes bei *Amaryllis vittata* kennengelernt hätten. Bei 4.4 m/sec erreicht die kutikulare Transpiration den Betrag von rund 14 mg/dm<sup>2</sup>/h.

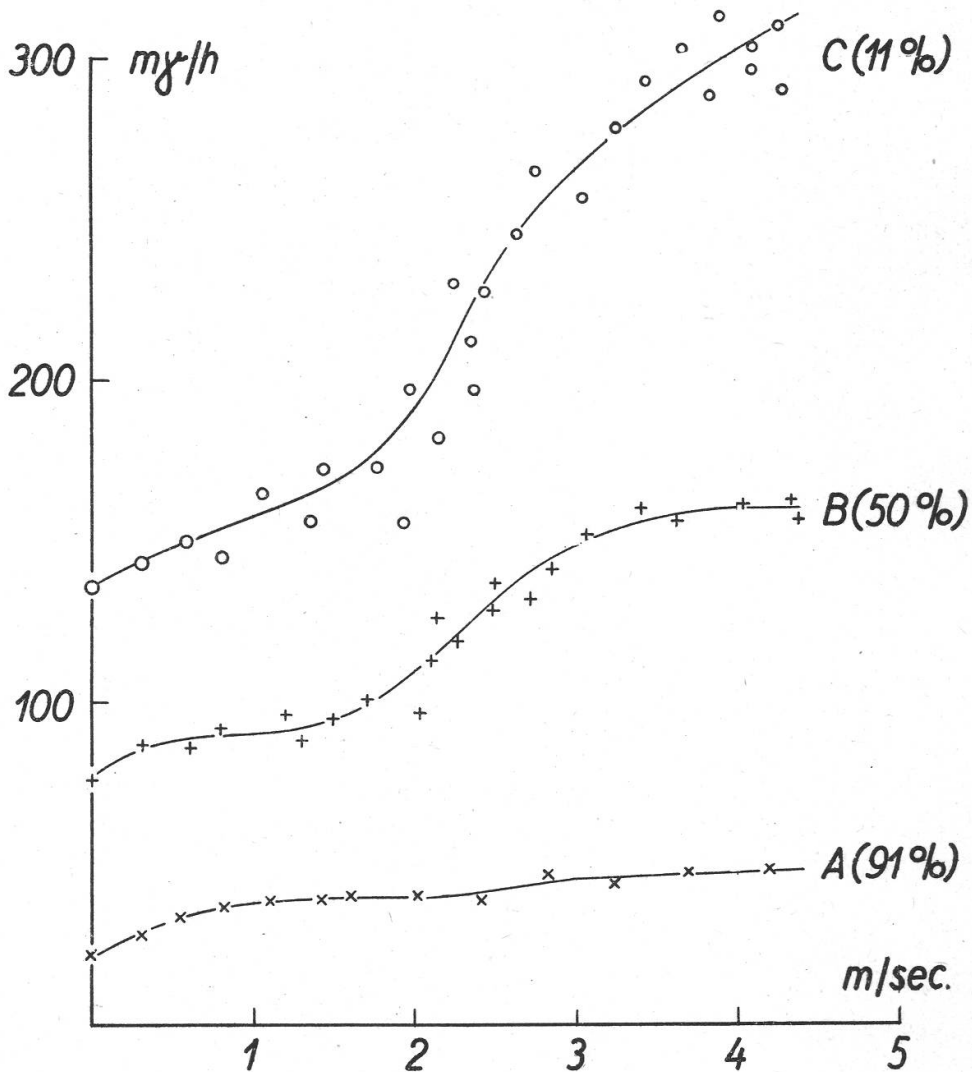


Abbildung 19.

*Haemanthus coccineus* L. (Versuchspflanze Nr. 52). Der Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration. Lufttemperatur 30.0—30.2° C. Weite des Spaltenmundes blattoberseits rund 3  $\mu$ , blattunterseits rund 2  $\mu$ .

Aehnlich verläuft die kutikulare Transpiration bei der Luftfeuchtigkeit von 71 %; schon bei 1.1 m/sec setzt der soeben erwähnte leichte Anstieg ein: die kutikulare Transpiration von *Haemanthus coccineus* beträgt sich im Winde vollkommen gleich wie diejenige von *Amaryllis vittata*.

Zum selben Ergebnis führten die Versuche über den Einfluss des Windes auf die stomatäre Transpiration von *Haemanthus coccineus* (Versuchspflanze Nr. 52; Lichtmenge 7.0 cal/cm<sup>2</sup>/h; Abb. 19). Die Uebereinstimmung mit *Amaryllis vittata* ist derart vollkommen, dass wir auf eine Besprechung verzichten und auf unsere Ausführungen bei *Amaryllis vittata* verweisen.

#### 4. Kapitel.

##### Versuche mit *Quercus Ilex* L.

Ueber den Blattbau von *Quercus Ilex* L., der mediterranen Steineiche, einem Vertreter der Hartlaubgewächse, hat v. Guttenberg (1907) eingehend berichtet. Die Aussenwand der Epidermis der Blattoberseite besitzt mächtige Kutikularschichten; diejenige der Blattunterseite ist weniger stark kutinisiert, dagegen mit einer verholzten Lamelle versehen, an welche erst die Zelluloseschichten angrenzen (Abb. 20); ferner ist die Blattunterseite, im Gegensatz zu der auf ähnlichen Standorten wachsenden *Quercus coccifera*, stark behaart.

Die Spaltöffnungen liegen im Niveau der Epidermis oder sind leicht emporgehoben. Der Spaltenmund ist sehr klein, im grossen Durchschnitt 4.9  $\mu$  lang, 3.2  $\mu$  tief und, bei voller Oeffnung, 1.6  $\mu$  breit. Die Schliesszellen sind, ausgenommen am Spaltenmund, von verholzten Membranen umgeben. Die Kutikula springt über der Spaltöffnung irisblendenartig vor und lässt einen Vorhof entstehen; dieser ist an den Wänden von einer dünnen Kutikularschicht überzogen, welche meist zwei eigentümliche Längsfalten bildet, die im Schnitt als zwei gegenüberliegende Hörnchen erscheinen und den Vorhof weiter einengen.

Die Versuchspflanze Nr. 69 besass 450 Blätter mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 31.95 dm<sup>2</sup> und mit durchschnittlich 68 500 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup> (also rund doppelt soviel als *Quercus Robur*). Soweit sich der wirkliche Oeffnungszustand des Spaltenmundes wegen der sehr schwierigen Beobachtungsverhältnisse (er ist wegen der waagrecht verlaufenden Kutikularleisten auch mit dem Opakilluminator an Flächenschnitten nur schwer zu erkennen) mit einiger Sicherheit messen liess, stand er bei der Lichtmenge von 7 cal/cm<sup>2</sup>/h durchschnittlich 1  $\mu$  weit offen, bei der Lichtmenge von 14.3 cal/cm<sup>2</sup>/h rund 1.5  $\mu$  weit.

Die Ergebnisse der besten Meßserie über den Einfluss der Lichtmenge auf die Grösse der stomatären Transpiration sind in Abb. 22 graphisch veranschaulicht. Die Kurve in Abb. 22 wurde nicht berechnet, sondern auf das Auge hin eingezogen. Die Streuung der einzelnen Messpunkte ist im Bereich von 3—8 cal/cm<sup>2</sup>/h verhältnismässig gross, weil dort die Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen vorübergehend etwas schwankten. Wir sehen immerhin: bei sehr kleinen Lichtmengen (bis etwa 0.5 cal/cm<sup>2</sup>/h) steigt die Transpirationskurve steil an. Es ist geradezu erstaunlich, wie die Pflanze schon auf die Lichtmenge von 0.06 cal/cm<sup>2</sup>/h deutlich anspricht. Der Grund liegt wohl darin, dass der

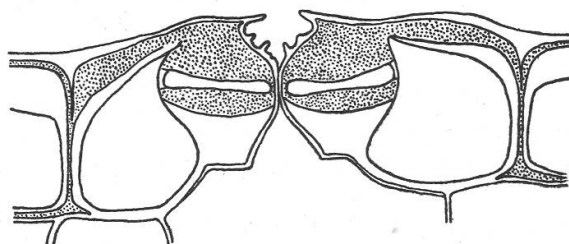


Abbildung 20.

*Quercus ilex* L. Schnitt durch eine Spaltöffnung; die verholzten Schichten sind dunkel gehalten. Vergr. rund 1900.  
(Nach von Guttenberg, 1907.)

Spaltenmund im Dunkeln vollkommen zugekniffen ist, so dass der Dampfüberdruck des Blattinnern schon bei der geringsten Lockerung des Spaltenschlusses zu der bekannten anfänglichen Uebersteigerung der stomatären Transpiration führt. Mikroskopisch lässt sich in diesem Bereich eine Oeffnung der Spalten nicht feststellen; es handelt sich noch um substomatäre Transpiration.

Von 0.5 cal/cm<sup>2</sup>/h weg biegt die Transpirationskurve allmählich um und verläuft von 3.5 cal/cm<sup>2</sup>/h an ungefähr geradlinig. Wir dürfen annehmen, dass die verhältnismässig grösste Transpirationsleistung der Spalten ungefähr im Bereich der Lichtmenge von 2.0 cal/cm<sup>2</sup>/h liegt: hier wirkt der Ueberdruck des Blattinnern wohl nur noch unmerklich nach, und anderseits hat die Depression des rechten Kurvenschenkels noch nicht voll eingesetzt. Die durchschnittliche stündliche Transpirationsleistung einer Spalte beträgt hier 16.9 Milligramm. Wir wollen annehmen, dass die Spalten hier durchschnittlich etwa 0.5  $\mu$  weit offen stehen; messen können wir ihre Weite nicht; da sie aber bei der Lichtmenge von 7 cal/cm<sup>2</sup>/h durchschnittlich 1  $\mu$  weit klaffen und da sie auf kleine Lichtmengen verhältnismässig rasch ansprechen, so dürften wir mit der Annahme nicht weit fehlgehen, dass sie bei der Lichtmenge

von 2 cal/cm<sup>2</sup>/h durchschnittlich ungefähr halb so weit offenstehen als bei 7 cal, nämlich 0.5  $\mu$  weit.

Unter dieser Voraussetzung sollte die stündliche Transpirationsleistung einer Spalte durchschnittlich 58.5 my betragen. Die tatsächlich gemessenen 16.9 Milligamma entsprechen somit einem Leistungskoeffizienten von 0.3; dies ist zufällig der fast gleiche Betrag wie bei



Abbildung 21.

*Quercus Ilex* L. Ansicht der Versuchspflanze Nr. 69. Verkl. 1:9.

*Quercus Robur* (0.2). Die maximale Transpirationsleistung der nicht geschützten Spalten von *Quercus Robur* (durchschnittliche Länge des Spaltenmundes 8.8  $\mu$ , Weite 0.5  $\mu$ , d. i. rund halb geöffnet) und der durch Vorhofleisten geschützten Spalten von *Quercus Ilex* (durchschnittliche Länge des Spaltenmundes 4.9  $\mu$ , Weite 0.5  $\mu$ , d. i. rund zu einem Drittel geöffnet) bewegt sich also *im diffusen Licht und in unbewegter Luft* in derselben Größenordnung (Leistungskoeffizient 0.2 bis 0.3). Dies besagt, dass im diffusen Licht und in unbewegter Luft der Vorhof bei den zu einem Drittel geöffneten Spalten von *Quercus Ilex*

keine messbare Rolle als Transpirationsschutz spielt: die stomatäre Transpiration vollzieht sich im selben Ausmasse, wie wenn kein Vorhof vorhanden wäre.

Es hält nicht schwer, diesen Befund dem histologischen Bild einzufügen. Die Spalte zwischen der irisblendenartig vorgezogenen Kutikula ist durchschnittlich etwa 3 bis 4  $\mu$  breit. Sofern also der Spaltenmund 0.5  $\mu$  weit offensteht, so kann der Dampfstrom nach dem Passieren des Vorhofes durch eine rund sechs- bis achtmal so breite Spalte ins Freie treten; es ist unzweifelhaft, dass eine derart breite Spalte kein erhebliches Effusionshindernis darstellt.

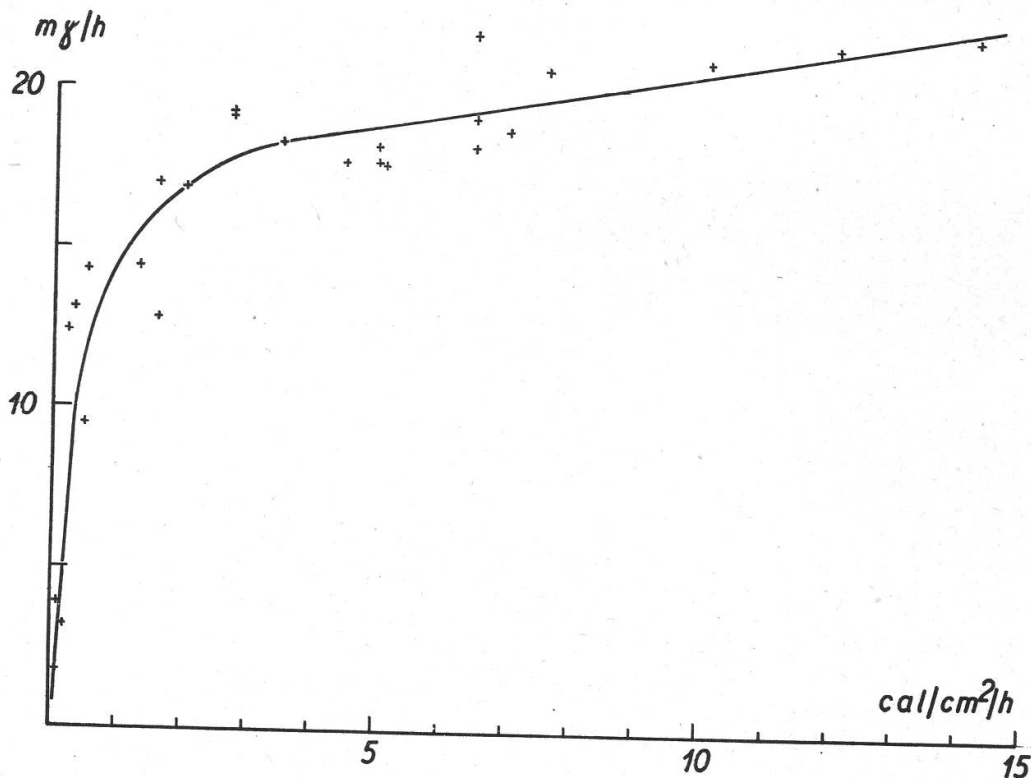


Abbildung 22.

*Quercus ilex* L. (Versuchspflanze Nr. 69). Die stomatäre Transpiration bei wachsender Lichtmenge (Wasserabgabe in Milligramma je Stunde und je Spaltöffnung). Lufttemperatur 29.7—30.1°. Rel. Feuchtigkeit 47—54 %. Barometerstand rund 714 mm. Unterkühlung der Blätter rund 0.2°.

Wird die Lichtmenge von 2.0 cal/cm²/h schrittweise auf 14.3 cal/cm²/h erhöht, so öffnen sich die Spalten, wie schon gesagt, allmählich bis auf etwa 1.5  $\mu$ , und ihre Transpirationsleistung steigt, wie Abb. 22 zeigt, gleichmässig auf 21.9 mg/h. Bei einer Spaltenweite von 1.5  $\mu$  sollte die stündliche Transpirationsleistung durchschnittlich 1374 Milligramma betragen. Die 21.9 Milligramma entsprechen somit einem Leistungskoeffizienten von nur 0.02. Wir dürfen annehmen, dass dieser weitgehende Leistungsabfall durch den ungenügenden Wasserdampf-

nachschub aus dem Blattinnern bedingt wird. Wie sich die Verhältnisse im direkten Sonnenlicht (Wärmeeinstrahlung) gestalten, werden wir in einer spätern Arbeit zu besprechen haben.

Eine zweite Versuchsreihe verfolgte den Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf das Ausmass der Transpiration. Abb. 23 stellt in Kurve « kut. » die gesamtkutikulare Transpiration (nach Abzug des Rindenanteiles) je  $\text{dm}^2$  dar, in Kurve « stom. » die reinstomatäre Transpiration bei der Lichtmenge von  $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ ; diese letztere ist überdies in Abb. 24 auf die einzelne Spaltöffnung umgerechnet worden.

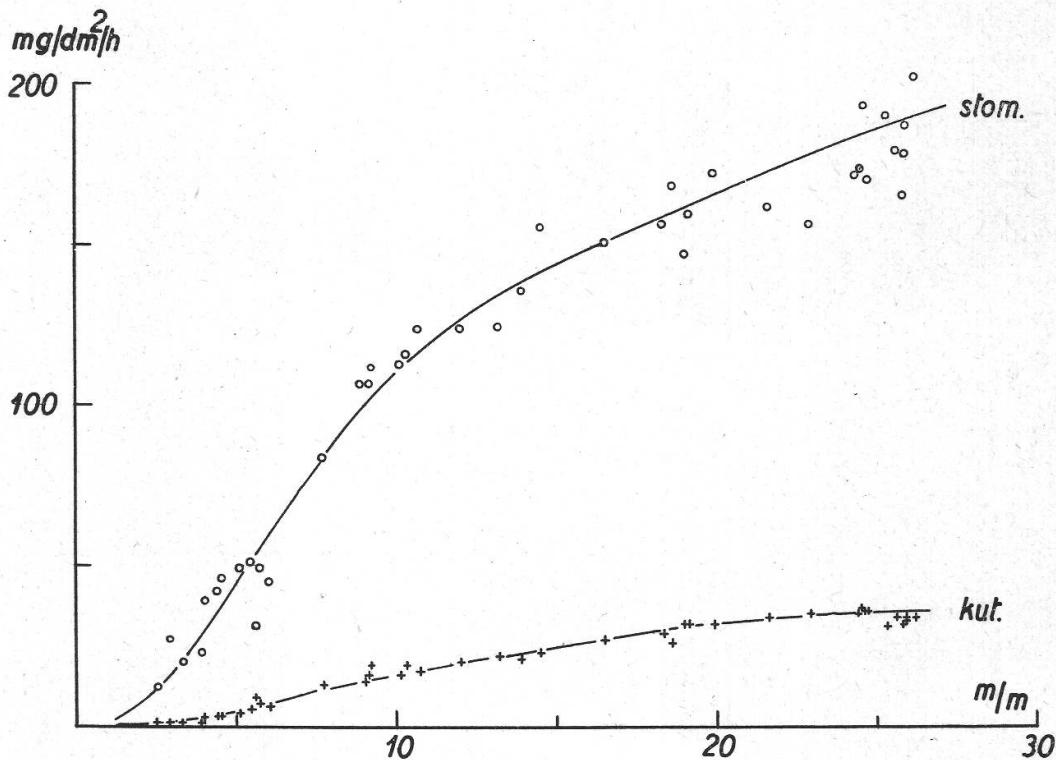


Abbildung 23.

*Quercus ilex* L. (Versuchspflanze Nr. 69). Der Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf die gesamtkutikuläre und die reinstomatäre Transpiration. Lufttemperatur  $29.8-30.4^\circ \text{ C}$ . Lichtmenge bei der stomatären Transpiration  $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ . Abszisse: Physiologisches Sättigungsdefizit.

Die Kurve der gesamtkutikulären Transpiration verläuft in Abb. 23 nicht vollkommen stetig, sondern biegt sich, im Bereich der Sättigungsdefizite von 2 bis 9  $\text{mm Hg}$ , entgegen der Erwartung auf; wir haben diese Abweichung auch schon in unserer Arbeit von 1938 (Seite 66) bei *Quercus Robur* beobachtet und zu erklären versucht. Auch die Kurve der reinstomatären Transpiration zeigt in Abb. 23 und 24 eine ähnliche Biegung, besitzt aber sonst keine Besonderheiten.

Eine dritte Gruppe von Messreihen suchte den Einfluss des *Windes* auf die kutikulare und die stomatäre Transpiration zu erfassen. Sie wurden mit der Versuchspflanze Nr. 68 durchgeführt. Da wir ihre 1245 Blätter, vor allem im Innern der Krone, nicht einzeln ausmessen konnten, pflückten wir nach Abschluss der Versuche 200 Blätter wahllos heraus, zeichneten und planimetrierten sie und bestimmten auf diese Weise die gesamte Blattfläche der Versuchspflanze, einfach gerechnet, auf 53.54 dm<sup>2</sup>. Die durchschnittliche Zahl der Spaltöffnungen betrug je cm<sup>2</sup> 56 000, die Gesamtzahl der Spaltöffnungen der ganzen Pflanze somit rund 300 Millionen.

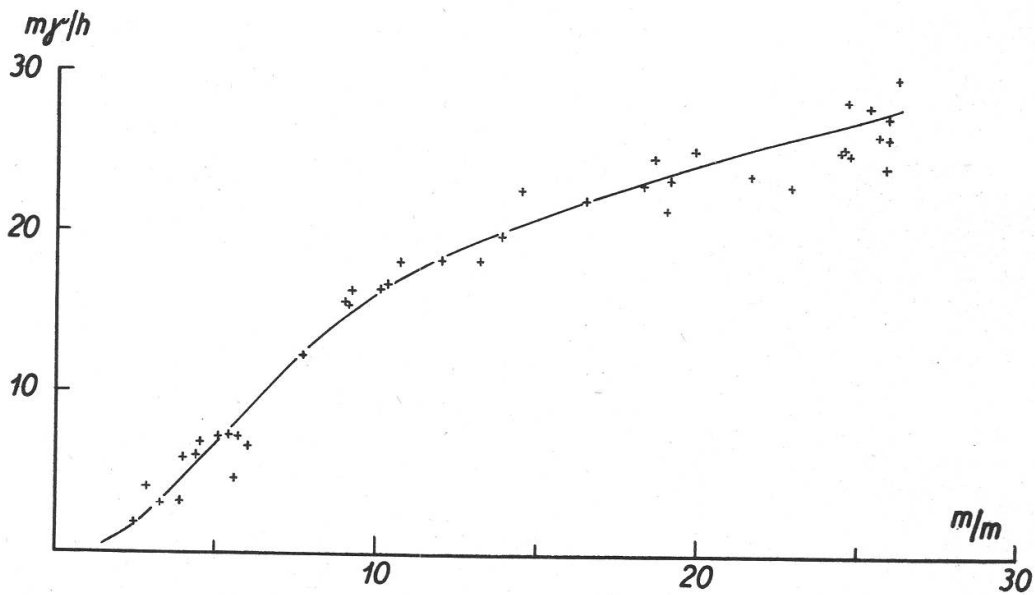


Abbildung 24.

*Quercus Ilex* L. (Versuchspflanze Nr. 69). Der Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung.

*Quercus Ilex* ist im Winde ein sehr angenehmes Versuchsobjekt, da sie wenig ermüdet, so dass in einer Nacht oft zwei Messungen durchgeführt werden konnten. Ihre kleinen Blätter beginnen bei der Windgeschwindigkeit von 2 bis 3 m/sec leicht zu wackeln; bei rund 6 m/sec legen sie sich in die Windbahn und vibrieren; erst bei der Windgeschwindigkeit von 30 m/sec (dies entspricht einem Orkan von 108 km/h) beginnen sie sich von den Zweigen zu lösen. Genaue Wägungen unter möglichster Innehaltung der Versuchsbedingungen konnten wir nur bei Windgeschwindigkeiten bis zu rund 15 m/sec durchführen, da unsere Apparatur nicht auf stärkere Leistungen gebaut ist. Die höhern Windgeschwindigkeiten wurden im Windkanal des aerodynamischen Institutes unserer Hochschule geprüft; nur waren wir dort naturgemäss auf die jeweils zufällig herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse angewiesen.

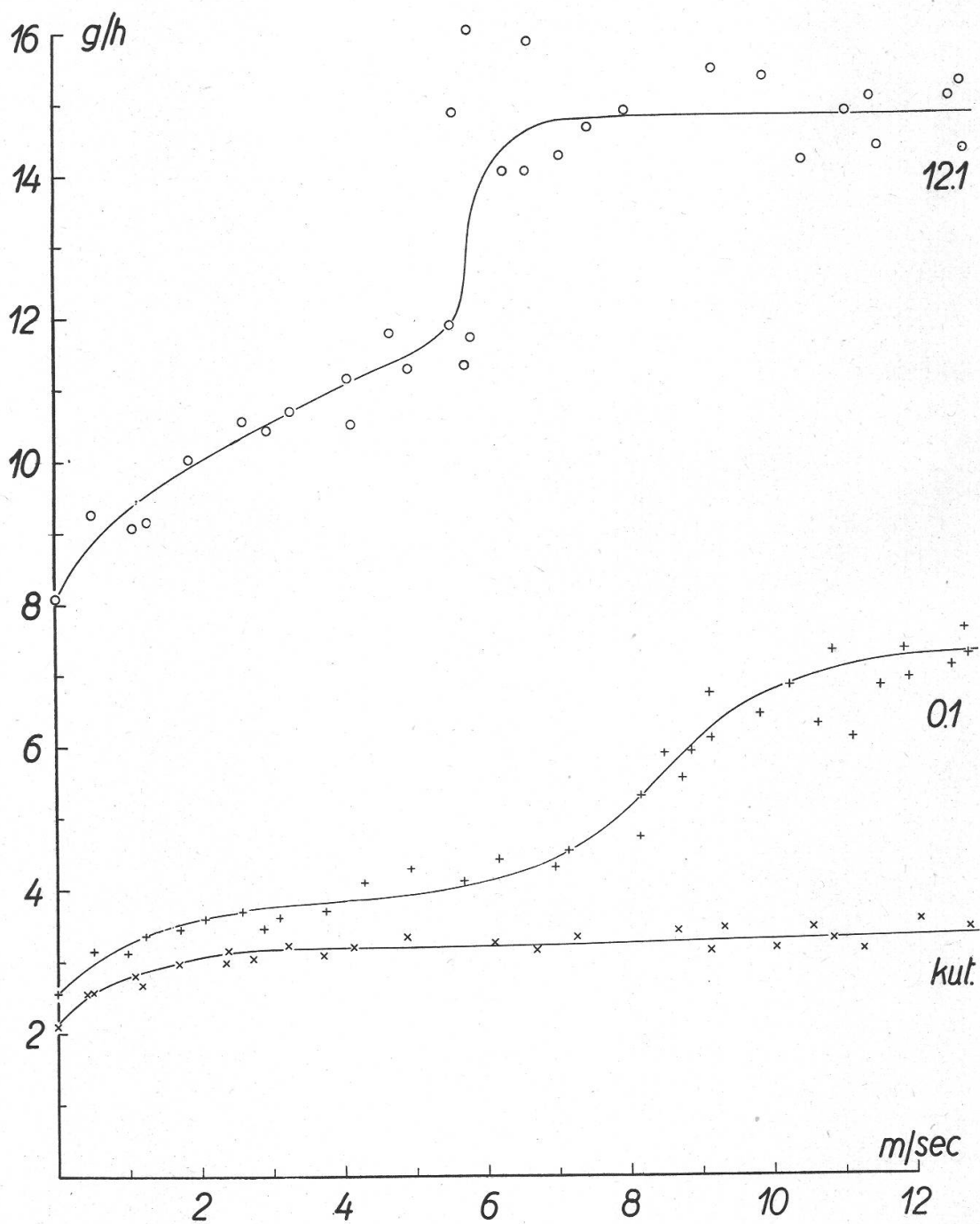


Abbildung 25.

**Quercus Ilex** L. (Versuchspflanze Nr. 68). Die Wasserabgabe der gesamten Pflanze bei steigender Windgeschwindigkeit. Lufttemperatur 29.9—30.4° C.

Rel. Feuchtigkeit 48—53 %. Barometer meist 720 mm.

Kurve «*lut.*» (liegende Kreuze): Wasserabgabe im Dunkeln.

Kurve «*0.1*» (stehende Kreuze): Wasserabgabe bei der Lichtmenge von 0.1 cal/cm<sup>2</sup>/h.

Kurve «*12.1*» (Kreise): Wasserabgabe bei der Lichtmenge von 12.1 cal/cm<sup>2</sup>/h.

Um den Gang der Untersuchung zu verdeutlichen, stellen wir zunächst in Abb. 25 die Urwerte der Messungen graphisch dar. In Abb. 26 und 27 rechneten wir sodann die Beträge auf den  $\text{dm}^2$  Blattfläche bzw. auf die einzelne Spaltöffnung um. Die Rindentranspiration ist grösser als man empfindungsmässig erwarten würde; sie betrug  $335 \text{ mg/h}$ .

Die erste Messreihe verfolgte den windbedingten Anstieg der Transpiration im Dunkeln, d. h., in Natur, bei Nacht. Der Einfluss des Windes auf die Wasserabgabe des gesamten Baumes ist, bei geschlossenen Spaltöffnungen, sehr klein. Von rund  $2 \text{ g}$  in Windstille steigt sie auf reichlich  $3 \text{ g}$  bei der Windgeschwindigkeit von rund  $3 \text{ m/sec}$  und

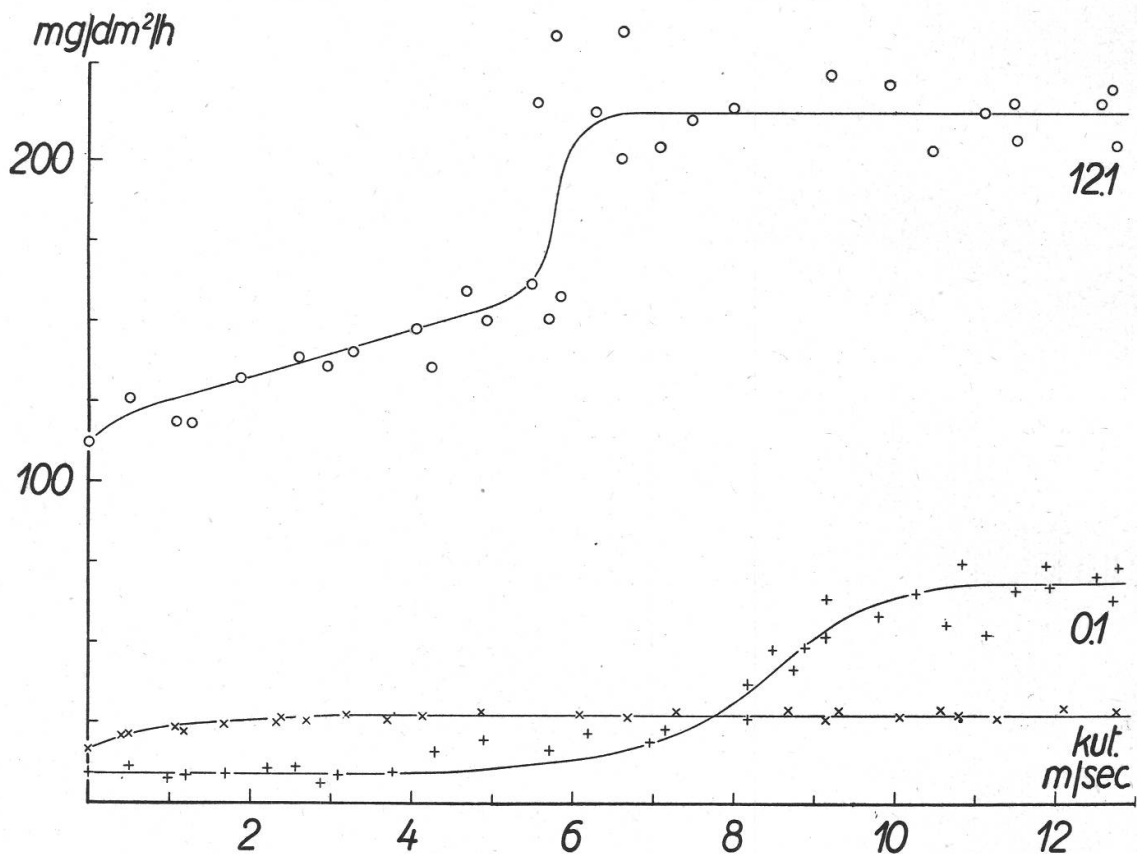


Abbildung 26.

*Quercus ilex* L. (Versuchspflanze Nr. 68). Die Wasserabgabe je  $\text{dm}^2$  Blattfläche bei steigender Windgeschwindigkeit.

Kurve « kut. » (liegende Kreuze): Gesamtkutikuläre Transpiration.

Kurve « 0.1 » (stehende Kreuze): Reinstomatäre Transpiration bei der Lichtmenge von  $0.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ .

Kurve « 12.1 » (Kreise): Reinstomatäre Transpiration bei der Lichtmenge von  $12.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ .

bleibt von da weg praktisch gesprochen konstant; auch ein Sturmwind von  $12.8 \text{ m/sec}$  (= rund  $46 \text{ km/h}$ ) vermag dem Baum nicht wesentlich mehr Wasser zu entreissen als ein leichter Wind von  $3\text{—}4 \text{ m/sec}$ . Selbst bei den Windgeschwindigkeiten von bis  $30 \text{ m/sec}$  (= über  $100 \text{ km/h}$ )

lagen keine Anzeichen für eine höhere Transpirationsleistung vor. Die Spaltöffnungen halten somit absolut dicht.

Noch deutlicher kommt diese Widerstandsfähigkeit der Steineiche zum Ausdruck in Abb. 26, wo die Eigentranspiration des Stammes und der Zweige abgezogen und der Restbetrag auf den  $\text{dm}^2$  Blattfläche umgerechnet ist. Von  $16.4 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$  in Windstille steigt die kutikulare Transpiration auf rund  $23 \text{ mg}$  bei der Windgeschwindigkeit von  $1 \text{ m/sec}$  und auf rund  $33 \text{ mg}$  bei der Windgeschwindigkeit von  $12.8 \text{ m/sec}$ . Der substomatäre Anteil beträgt somit höchstens  $10 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ ; dies entspricht je Spaltöffnung (*Quercus Ilex* ist hypostomatatisch) einer sub-

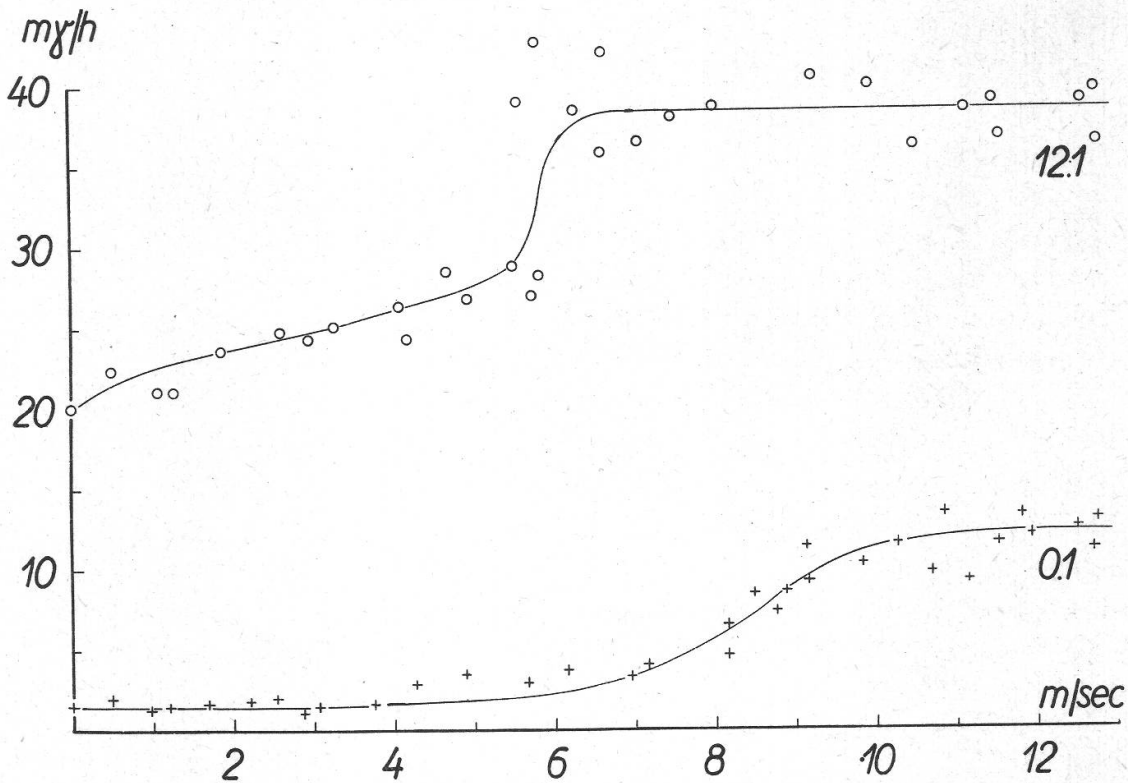


Abbildung 27.

*Quercus Ilex* L. (Versuchspflanze Nr. 68). Die Wasserabgabe je Spaltöffnung bei steigender Windgeschwindigkeit.

Kurve «0.1» (stehende Kreuze): Wasserabgabe bei der Lichtmenge von  $0.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ .

Kurve «12.1» (Kreise): Wasserabgabe bei der Lichtmenge von  $12.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ .

stomatären Wasserabgabe von höchstens  $3.6$  Milligramm je Stunde, also nur rund einen Viertel der auch schon geringen substomatären Transpiration von *Haemanthus coccineus*. Dieser geringe Betrag kommt wohl dadurch zustande, dass die kleinen Ritzen zwischen dem nicht vollkommen dicht schliessenden Spaltenmund eine Grössenordnung besitzen, die nur wenig oberhalb der freien Weglänge der Wasserdampfmolekel liegt.

Was geschieht nun im Winde, wenn wir die (im Dunkeln) vollkommen zugekniffenen Spalten von *Quercus Ilex* durch eine kleine Lichtmenge leicht lockern? Wir wählten zu diesem Zwecke die Lichtmenge von  $0.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ ; bei einer derartigen Lichtquelle kann man, in 3—4 m Entfernung, gedruckte Buchstaben noch eben gut lesen. Ein messbarer Oeffnungszustand des Spaltenmundes war nicht festzustellen; dennoch müssen wir a potiori annehmen, dass der Spaltenschluss etwas lockerer ist als in vollkommener Dunkelheit.

Die Wasserabgabe der gesamten Pflanze stieg, in Windstille, durch diese schwache Belichtung von 2090 auf 2550 mg/h (Abb. 25), also um rund einen Viertel. Bezogen auf den  $\text{dm}^2$  Blattfläche ist jedoch die reinstomatäre Transpiration bei dieser Lichtmenge erst rund halb so gross als der reinkutikulare Grundwert (Abb. 26; 8.6 gegen  $16.4 \text{ mg/dm}^2/\text{h}$ ).

Wenn nun der Wind zu wehen beginnt, so steigt die Wasserabgabe der gesamten Pflanze in Abb. 25 bis zu der Geschwindigkeit von rund 4 m/sec gleich an wie bei vollkommener Dunkelheit; die leichte Lockerung des Spaltenmundes bewirkt somit in diesem Windbereich keine Zunahme der stomatären Wasserdampffusion. Dies kommt vor allem auch in den Abb. 26 und 27 deutlich zum Ausdruck: die mittlere Transpirationskurve verläuft dort bis zur Windgeschwindigkeit von rund 4 m/sec waagrecht: der Spaltenmund ist offensichtlich der unmittelbaren Windwirkung entzogen.

Im Bereich der Windgeschwindigkeiten von 4—7 m/sec, also bei Windstärken, welche die andern bisher untersuchten Pflanzenarten nicht mehr oder kaum mehr aushalten, nimmt die stomatäre Wasserabgabe der mediterranen Steineiche (immer bei der Lichtmenge von  $0.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ ) leicht zu; die Werte beginnen verhältnismässig stark zu streuen, das Verhalten der Pflanze wird somit schwankend. Von rund 8 m/sec weg steigt die stomatäre Wasserabgabe steil an und verläuft sodann von rund 11—12 m/sec weg ungefähr waagrecht. Auch bei der Windgeschwindigkeit von rund 30 m/sec lagen keine Anzeichen einer noch weiter gesteigerten Transpirationsleistung vor.

Es braucht somit bei der mediterranen Steineiche einen sehr starken Wind (mindestens 8 m/sec, entsprechend rund 29 km/h), einen Wind, der die Blätter von *Amaryllis vittata*, *Haemanthus coccineus* und *Phyllitis Scolopendrium* vollkommen zerreisst, um den leicht gelockerten Spaltenmund etwas aufzuzerren; die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung steigt dabei von 1—2 auf 12—13 Milligramm je Stunde an; höher geht sie jedoch nicht, auch wenn der Sturm noch so heftig weht. Wir vermuten, dass diese Grenzsetzung nicht nur ein Problem des Spaltenschlusses und des unmittelbaren Spaltenschutzes, sondern der mechanischen Textur der Blätter ist (Hartlaubgewächse, im Gegensatz zu den geschmeidigen Wedeln von *Phyllitis Scolopendrium*).

Oeffnet man den Spaltenmund nahezu maximal ( $1-1.5 \mu$ , entsprechend einer Lichtmenge von  $12.1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$ ) und lässt sodann den Wind allmählich ansteigen, so wächst die stomatäre Wasserabgabe (Abb. 25—27) zunächst fast geradlinig, durchläuft im Bereich der Windgeschwindigkeiten von  $6-7 \text{ m/sec}$  eine Zone der Unregelmässigkeit und der gelegentlichen Uebersteigerung und hält sich sodann von etwa  $8 \text{ m/sec}$  weg bis auf rund  $30 \text{ m/sec}$  ungefähr konstant.

Ein ähnliches Verhalten wurde auch bei andern Individuen von *Quercus Ilex* festgestellt. *Quercus Ilex* hat demnach mit *Phyllitis Scolopendrium* den Zug gemeinsam, dass die stomatäre Transpiration nach Ueberschreitung einer gewissen Windstärke unvermittelt um einen erheblichen Betrag ansteigt; ist jedoch der Filterwiderstand des Plasmaerüsts und der Zellwände einmal auf dem Minimum angelangt, d. h. ist der Grenzwert dessen, was die Pflanze hergibt, einmal erreicht, so kann ihr auch ein Orkan von über  $100 \text{ km/h}$  keine grössern Wassermengen mehr entreissen.

Bemerkenswert ist, dass niemals, weder bei *Quercus Ilex* noch bei einem andern Versuchsobjekt, bei hohen Windgeschwindigkeiten der in der Literatur oft besprochene Spaltenschluss eintrat, *sofern die Wurzeln genügend mit Wasser versorgt waren*.

## 5. Kapitel.

### Versuche mit *Olea europaea* L.

Die Spaltöffnungen des Oelbaumes finden sich nur auf der Blattunterseite und liegen dort unter einem dichten Filz von Sternhaaren (Abb. 28, *H*). Der freie Raum zwischen Epidermis und Haardecke beträgt  $3-6 \mu$ . Die Spaltöffnungen sind klein; der ganze Apparat mag durchschnittlich etwa  $18 \mu$  hoch sein, wovon der Vorhof etwa  $6.5 \mu$  und der Hinterhof etwa  $5 \mu$  einnehmen; ferner mag er (zwei Schliesszellen zusammen) etwa  $32 \mu$  breit sein.

Der Spaltenmund ist durchschnittlich  $30 \mu$  lang und  $6 \mu$  tief; er stand in Dunkelheit und bei allen von uns verwendeten Lichtquellen  $0-1 \mu$  weit offen; wir vermochten somit keine sichern Unterschiede in seiner Oeffnungsweite festzustellen. Auch die Atemhöhlen sind klein, nur etwa  $6 \mu$  hoch und  $7 \mu$  breit; sie stehen mit zahlreichen kleinen Interzellularen (Abb. 28, *I*) in Verbindung.

Die Versuchspflanze Nr. 86, die hier zunächst als Beispiel dienen mag, besass 346 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von  $18.68 \text{ dm}^2$  und mit 40 985 Spaltöffnungen je  $\text{cm}^2$ . Die Oberfläche des Stammes und der Zweige wurde näherungsweise auf  $3.96 \text{ dm}^2$  bestimmt. Die Rindentranspiration ist sehr klein; sie betrug bei der Lufttemperatur

von 30.1° C und der rel. Feuchtigkeit von 50 % nur 51 mg/h für die ganze Pflanze.

Eine erste Versuchsreihe verfolgte den Einfluss der zunehmenden Lichtmenge auf die stomatäre Wasserabgabe. Der kutikulare Grundwert betrug bei der Luftfeuchtigkeit von 49 % und der Lufttemperatur von 30.1° C 13.4 mg/dm<sup>2</sup>/h; er ist also klein. Die zusätzliche reinstomatäre Transpiration ist denn auch schon bei der Lichtmenge von 1 cal/cm<sup>2</sup>/h fast ebenso gross wie die gesamte kutikulare Transpiration, und sie erreicht bei den höhern Lichtmengen etwa den achtfachen Betrag des kutikularen Grundwertes.

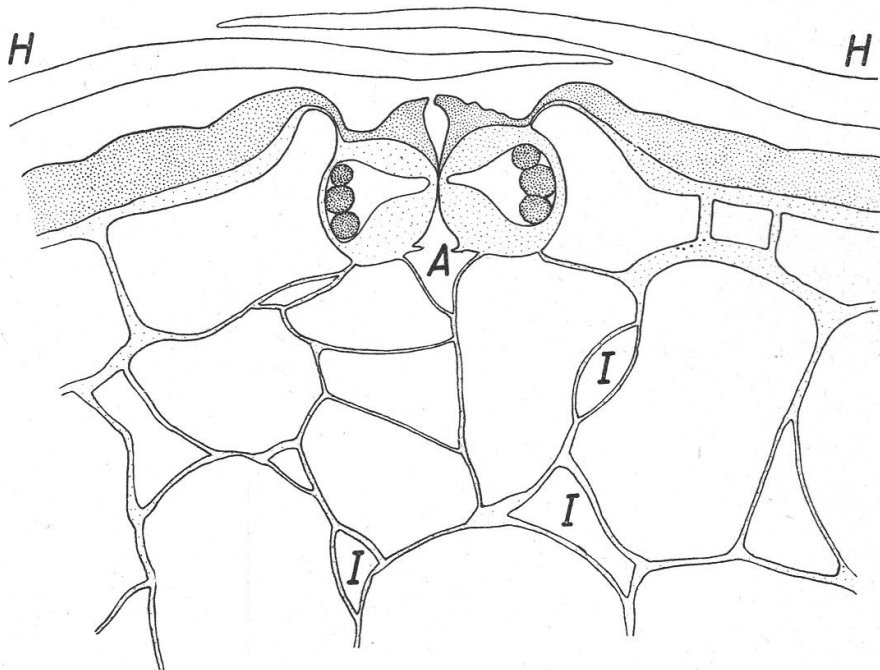


Abbildung 28.

Spaltöffnung von *Olea europaea* L. A Atemhöhle, I Interzellularen, H Sternhaare. Vergr. 900.

Die Kurve der Abb. 29 steigt ähnlich an wie diejenige von *Haemanthus coccineus* (Abb. 15). Der Haarfilz scheint also bei *Olea europaea* keinen unmittelbaren Einfluss auf die Wasserdampfdiffusion vom Spaltenmund hinaus in die freie Atmosphäre auszuüben.

Der Leistungskoeffizient der einzelnen Spaltöffnung lässt sich wegen der Unmöglichkeit, bei den äusserst schmalen Spalten die wirkliche Oeffnungsweite des Mundes einigermaßen sicher festzustellen, nur sehr näherungsweise angeben. Nehmen wir an, der Spaltenmund habe bei der Lichtmenge von 7.0 cal/cm<sup>2</sup>/h etwa 0.5  $\mu$  weit offengestanden, so beträgt seine maximale Durchlassfähigkeit unter den gegebenen physikalischen Bedingungen 159 Milligamma je Stunde; die tatsächlich gemessenen 21.6 Milligamma entsprechen somit einem Leistungskoeffi-

zienten von 0.13, was im Bereich der bei ähnlichen Typen bestimmten Werte liegt.

Eine zweite Versuchsreihe verfolgte den Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf die stomatäre Wasserdampfabgabe (Abb. 30). Die Kurve zeigt einen ähnlichen Verlauf wie die Transpirationskurven aller übrigen « geschützten » Spaltöffnungen.

Hernach wurde die Versuchsgruppe über den Einfluss des Windes auf die gesamtkutikulare Transpiration begonnen, und zwar mit der

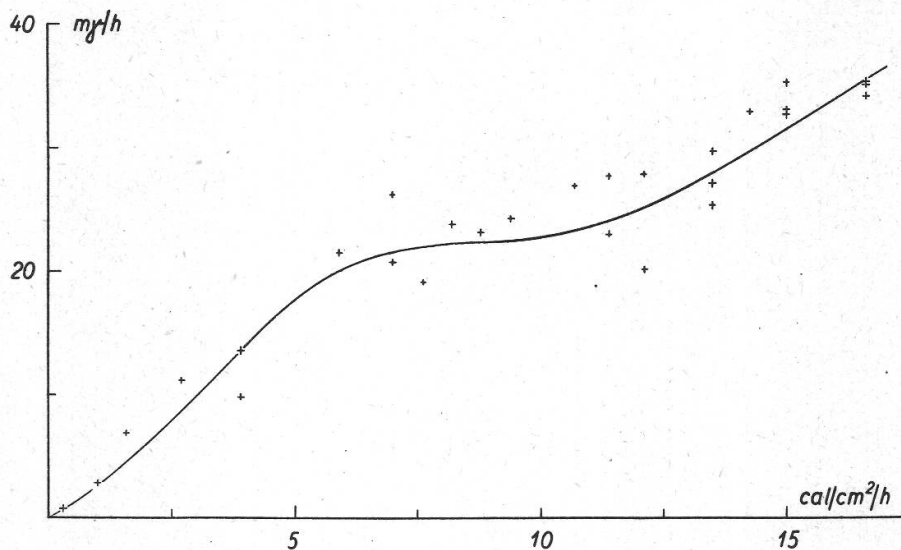


Abbildung 29.

*Olea europaea* L. (Versuchspflanze Nr. 86). Der Einfluss der steigenden Lichtmenge auf die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung. Lufttemperatur 30.0—30.3° C. Rel. Feuchtigkeit 49—51 %. Barometer meist 720 mm.

Versuchspflanze Nr. 87. Diese besass 507 Blätter mit einer Fläche, einfach gerechnet, von 15.21 dm<sup>2</sup> und mit 38 640 Spaltöffnungen je cm<sup>2</sup>. Die Oberfläche des Stammes und der Zweige betrug 4.05 dm<sup>2</sup>, die gesamte Rindentranspiration 59 mg/h.

Schon bei « niedern » Windgeschwindigkeiten (5 m/sec) legen sich die Zweige in die Windrichtung. Die Blätter werden an den untern Ast- und Zweigpartien an den Ast gelegt, während sie an den äusseren Zweigteilen flattern « wie Laub im Winde ». Bei der Windgeschwindigkeit von 41 m/sec (= rund 148 km/h) werden die äussersten Blätter abgerissen. Bei 72 m/sec (= 260 km/h) sind noch etwa die Hälfte der Blätter vorhanden, hauptsächlich am Stamm und an den untern Zweigpartien. Lässt man sie hernach wieder bei niedern Windgeschwindigkeiten transpirieren, so verhalten sie sich vollkommen normal; sie haben also innerlich keinen Schaden genommen.

Beiläufig sei bemerkt, dass *Olea europaea* von den bisher untersuchten Pflanzenarten noch nicht die grösste Windwiderstandsfähigkeit aufweist; den Rekord halten vielmehr *Ruscus aculeatus* und *Ruscus racemosus*. Auch bei der phantastischen Windgeschwindigkeit von 75 m/sec (= 270 km/h) wird weder ein Zweig gebrochen noch ein Phyllocladium abgerissen oder zerfranst. Hört der Wind auf, so richten sich die Zweige vielmehr auf, wie vor der Windbehandlung, und betragen sich völlig normal.

Kehren wir zu *Olea europaea* zurück. Die Messpunkte der Abb. 30 a liegen bis zur Windgeschwindigkeit von rund 6 m/sec schön geordnet.

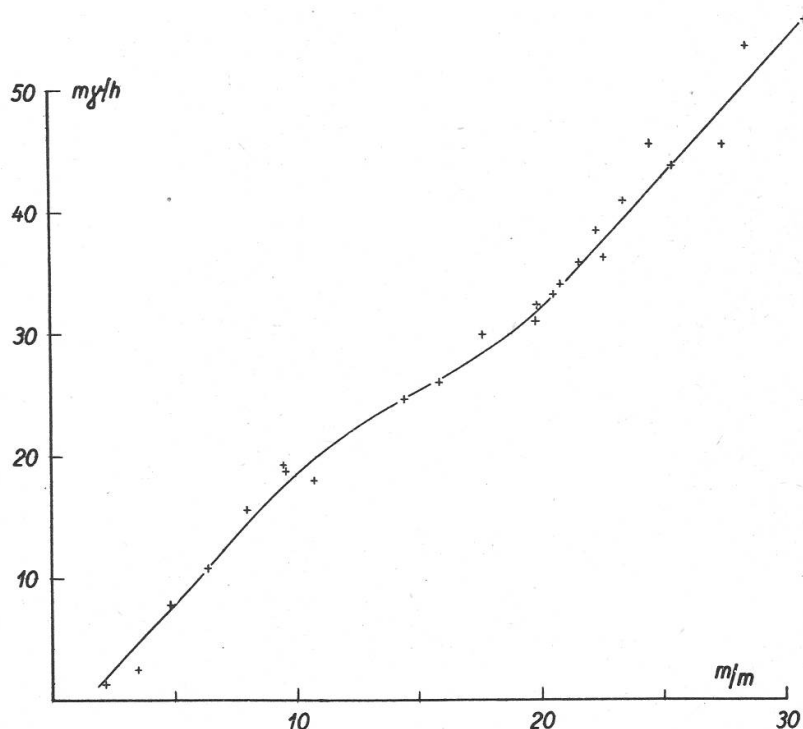


Abbildung 30.

*Olea europaea* L. (Versuchspflanze Nr. 86). Der Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf die Wasserabgabe je Spaltöffnung. Lichtmenge 7.0 cal/cm<sup>2</sup>/h. Lufttemperatur 30.0—30.3° C. Abszisse : Physiologisches Sättigungsdefizit.

Dann setzt ruckweise eine Uebersteigerung von 80 auf etwa 105 mg/dm<sup>2</sup>/h ein; von da weg hält sich die Wasserabgabe bis zur Windgeschwindigkeit von 15.6 m/sec (= rund 46 km/h) konstant; auch bei den höhern Windgeschwindigkeiten (bis 260 km/h) waren keine Anzeichen einer Erhöhung oder einer Verminderung der gesamtkutikularen Transpirationsleistung festzustellen.

Nehmen wir wegen des Haarkleides an, dass die reinkutikuläre Transpiration erst bei der Windgeschwindigkeit von 1 m/sec mit 29 mg/dm<sup>2</sup>/h ihren Höchstwert erreicht, so beträgt der substomatäre

Anteil bei den hohen Windgeschwindigkeiten 76 mg/dm<sup>2</sup>/h. Dies macht je Spaltöffnung (*Olea* ist hypostomatatisch) 39 Milligramm je Stunde aus, also sehr viel. Der Grund dieser grossen « unfreiwilligen » substomatären Wasserdampfeffusion liegt offensichtlich beim schlechten Spaltenchluss, da ja der Spaltenmund, wie eben gesagt, stetsfort, auch im Dunkeln, rund 0—1  $\mu$  weit offenstand.

Die letzte Versuchsgruppe sollte dem Einfluss des Windes auf die reinstomatäre Transpiration nachgehen, und zwar bei der Lichtmenge von 7.0 cal/cm<sup>2</sup>/h. Leider waren die Ergebnisse wegen ihrer grossen

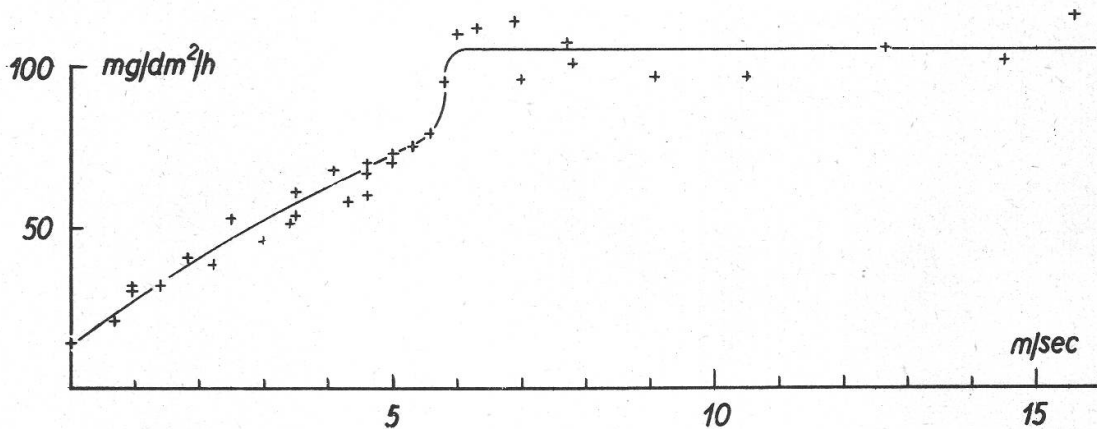


Abbildung 30 a.

*Olea europaea* L. (Versuchspflanze Nr. 87). Der Einfluss des Windes auf die Transpiration im Dunkeln (gesamtkutikuläre Transpiration). Lufttemperatur 30.1—30.4° C. Rel. Feuchtigkeit 48—53 %. Barometer meist 715 mm.

Streuung unbrauchbar. Es zeigte sich, dass die stomatäre Transpiration von *Olea europaea* im Wind je nach der zufälligen Disposition des betreffenden Individuums weit auseinanderliegende Werte liefert und dass sie überdies einer starken « Ermüdung » unterliegt und schon von der ersten halben Stunde weg steil abfällt.

Dies ist nicht eine Zufälligkeit eines bestimmten Individuums, sondern wir haben diese Empfindlichkeit bei allen sechs von uns untersuchten Oelbäumen beobachtet. Unter genau denselben äussern Bedingungen und bei genau derselben Vorbehandlung können die Anfangswerte ein und desselben Individuums um den dreifachen Betrag schwanken. Wie stark ferner der Ermüdungsfaktor einwirkt, zeigt Abb. 30 b. Wir haben dort die Wasserabgabe eines Oelbaumes bei der Lufttemperatur von 30.2° C, bei der relativen Feuchtigkeit von 50 %, bei der Lichtmenge von 7.0 cal/cm<sup>2</sup>/h und bei der Windgeschwindigkeit von 2.3 m/sec, also bei einer geringen Windgeschwindigkeit, von halber zu halber Stunde gemessen. Die Wasserabgabe fällt, auf die Stunde umgerechnet, trotz der völligen Konstanz der äussern Bedingungen von

7330 mg/h in der ersten Halbstunde bis auf 1346 mg/h, also auf rund einen Fünftel, in der 10. Halbstunde. Von da weg verläuft die Kurve horizontal, das heisst es ist nunmehr ein stabiler Zustand erreicht; nur entsprechen diese konstanten Werte nicht mehr der stomatären Transpiration, sondern der *kutikularen*; schaltet man nämlich das Licht aus, so bleibt die Wasserabgabe unverändert.

Da bei der mikroskopischen Betrachtung keine fassbaren Verschiedenheiten im Oeffnungszustand des Spaltenmundes festzustellen sind,

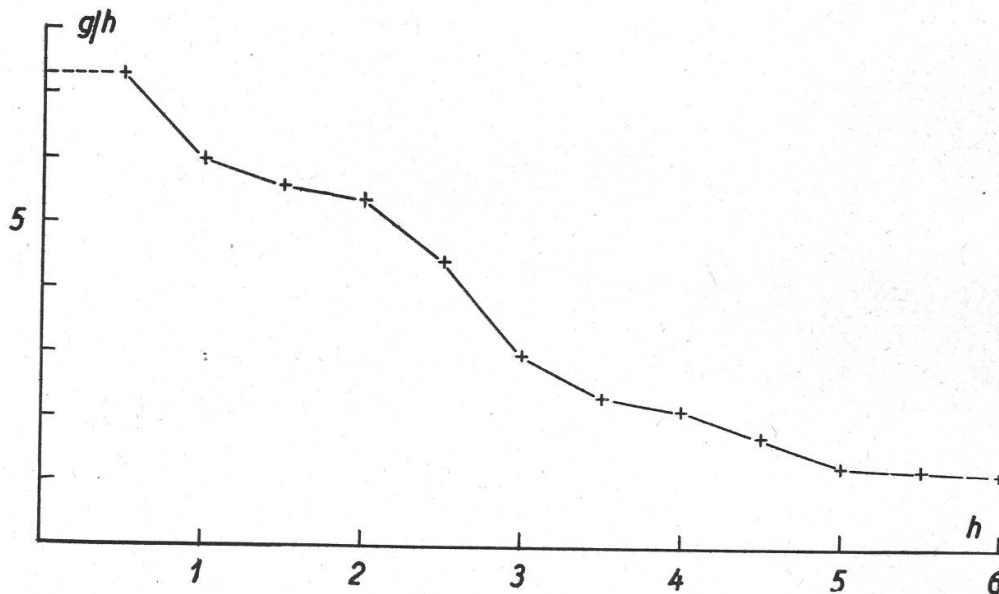


Abbildung 30 b.

*Olea europaea* L. (Versuchspflanze Nr. 89). Der Abfall der Transpiration der gesamten Pflanze im Lichte, bei der Windgeschwindigkeit von 2.3 m/sec, gemessen in halbstündigen Intervallen.

so vermögen wir uns über die Ursachen dieses Verhaltens nicht zu äussern. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit verbleibt uns deshalb nur die Schlussfolgerung, dass *Olea europaea* für das uns hier interessierende Problem ein ungeeignetes Objekt ist.

## 6. Kapitel.

### Zusammenfassung.

Um einen Vergleich zwischen den bisher beschriebenen Pflanzenarten zu erleichtern, stellen wir einige kennzeichnende Kurven im selben Maßstab zusammen. Sie wurden alle bei der Lufttemperatur von 30° C und, ausgenommen in § 2, bei der relativen Luftfeuchtigkeit von 50 % gewonnen. Die äussern Voraussetzungen waren somit bei allen Versuchen praktisch gesprochen dieselben; desgleichen hatten alle Ver-

suchspflanzen während einiger Jahre einen kräftigen Wurzelballen gebildet und waren vor und während des Versuches optimal mit Wasser versorgt. Wo demnach Verschiedenheiten in ihrem Verhalten auftreten, können diese nur durch innere Besonderheiten der betreffenden Pflanzenart bedingt sein.

### § 1. Der Anstieg der stomatären Transpiration bei steigender Lichtmenge in unbewegter Luft.

Abb. 31 stellt das Gewicht des Wasserdampfes dar, der in Windstille und bei diffusem Licht, also ohne Wärmeeinstrahlung, bei steigender Lichtmenge, in einer Stunde durch *eine einzelne Spaltöffnung* ins Freie strömt. Da der Höhenmaßstab wegen *Phyllitis Scolopendrium* sehr klein gewählt werden musste, so treten die Einzelheiten der Ausbiegungen der Kurven stark zurück (sie sind aus Abb. 32 besser ersichtlich); wir sehen immerhin, dass alle Kurven, ausgenommen diejenige von *Quercus Ilex*, unstet, in Gestalt eines flachen S, ansteigen, ohne dass wir heute schon in der Lage wären, die aerodynamischen Ursachen dieser Ausbiegung zu nennen. Ferner ist bei allen Kurven das letzte Stück noch unbekannt; denn es gelang noch nicht, die Helligkeit der Lichtquelle (ohne Wärmeausstrahlung) derart zu steigern, dass die maximale Oeffnungsweite des Spaltenmundes erreicht worden wäre.

In Tab. 4 sind die durchschnittlichen Ausmasse des Spaltenmundes und die Leistungskoeffizienten zusammengestellt; diese letztern stellen das Verhältnis dar zwischen dem tatsächlich effundierenden Betrag und der Wasserdampfmenge, die unter den gegebenen Ausmassen nach dem Gesetz von Hagen und Poiseuille maximal durchströmen könnte (G ä u m a n n und J a a g, 1938, Seite 62).

Wir sehen, dass bei geringen Oeffnungsweiten die Leistung des einzelnen Spaltenmundes etwa 20 bis 40 % der maximal möglichen beträgt (ausgenommen bei *Haemanthus coccineus*), bei hohen Oeffnungsweiten dagegen nur etwa 1 bis 5 %. Die volle Leitungs- und Leistungskapazität des Spaltenmundes wird also im diffusen Licht (ohne Wärmeeinstrahlung) nicht ausgenützt. Die Ursachen sind komplex und offenbar von Art zu Art verschieden; bei *Phyllitis Scolopendrium* mag die hohe kutikulare Transpiration, die um die Blätter eine feuchte Lufthülle schafft, die Hauptrolle spielen, bei *Ficus elastica* der Vorhof und die Krypta, bei *Haemanthus coccineus* (und wahrscheinlich auch sonst mehr oder weniger bei allen Arten) das Ungenügen des Wasserdampfnachschubes aus dem Blattinnern infolge des Filterwiderstandes des Plasmaerüsts und der Zellwände.

Der Umstand, dass die nichtgeschützten Spaltöffnungen von *Quercus Robur* und die durch Vorhofleisten geschützten Spalten von *Quercus Ilex* denselben Leistungskoeffizienten aufweisen, lässt ver-

Tabelle 4.

Durchschnittliche Ausmasse und Leistungen des Spaltenmundes bei den untersuchten Pflanzenarten, in unbewegter Luft, bei einer Lufttemperatur von 30° und einer rel. Feuchtigkeit von 50 %.

Art	Zahl der Spaltöffnungen je cm <sup>2</sup>	Tiefe $\mu$	Länge $\mu$	Öffnungsweite in Dunkelheit $\mu$	Lichtmenge cal/cm <sup>2</sup> /h	Öffnungsweite $\mu$	Leistungskoeffizient	Lichtmenge cal/cm <sup>2</sup> /h	Öffnungsweite $\mu$	Leistungskoeffizient
<i>Phyllitis Scolopendrium</i> .	978	16	30	0—1	1	1	0.4	13.5	6	0.04
<i>Haemanthus coccineus</i> .	1504 bzw. 2012	12.5	26	1.5—2	7	2—3	0.01	16.6	4.5 bzw. 2	0.01
<i>Ficus elastica</i> . . . . .	11 476	2.5	9	0.5	8	0.8	0.15	—	—	—
<i>Quercus Robur</i> . . . . .	34 480	2.5	8.8	0	5	0.6	0.2	13.5	1	0.06
<i>Olea europaea</i> . . . . .	40 985	6	30	0—1	7	0.5	0.13	—	—	—
<i>Quercus Ilex</i> . . . . .	68 500	3.2	4.9	0	2	0.5	0.3	14.3	1.5	0.02

muten, dass bei der letztern der Vorhof im diffusen Licht und in unbewegter Luft keine messbare Rolle als Transpirationsschutz spielt.

Der Zeitpunkt scheint noch nicht gekommen zu sein, um die verschiedenen Arten je nach den Ursachen ihres Ungenügens in biologische bzw. ökologische Typen zu gliedern.

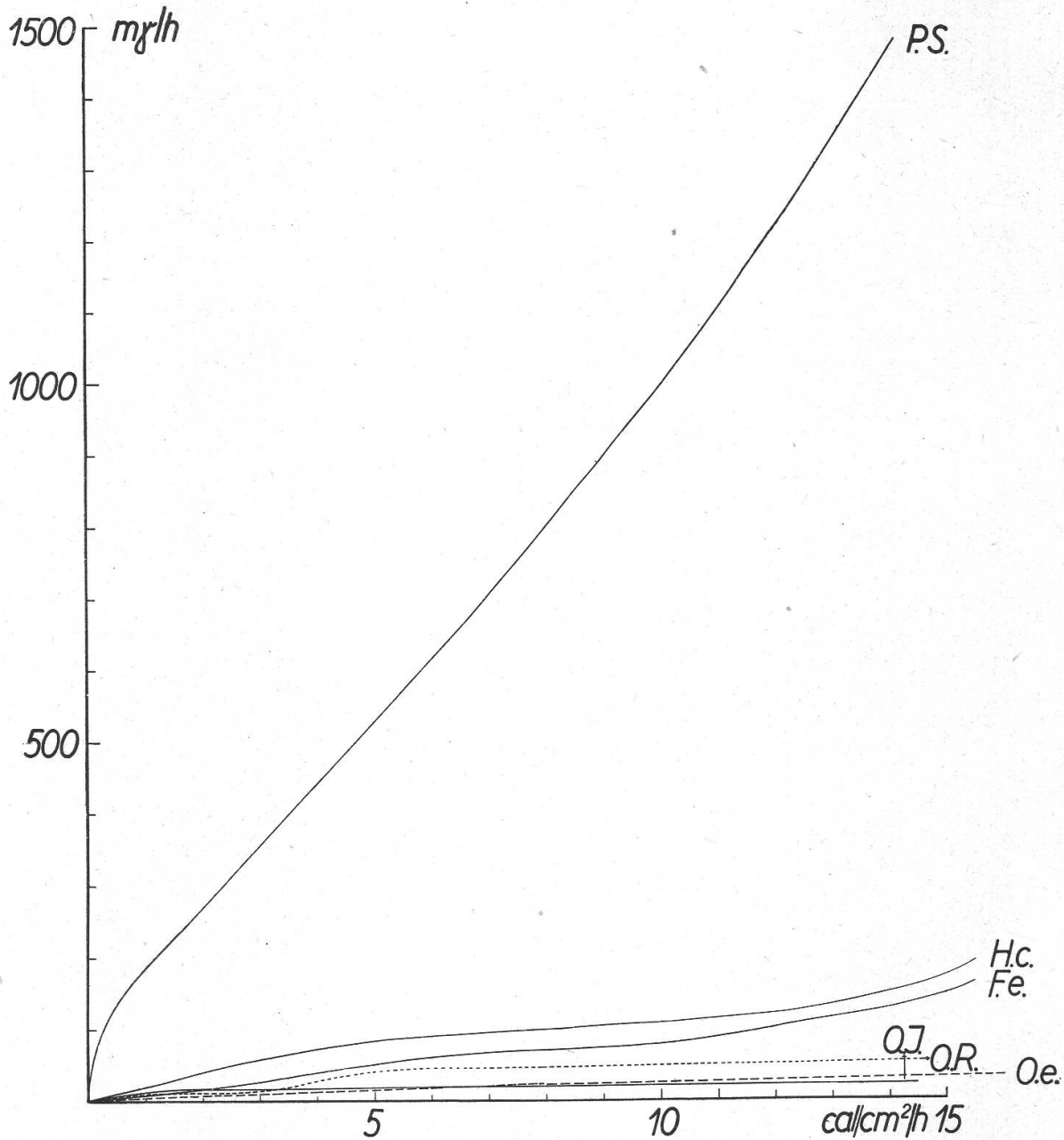


Abbildung 31.

Die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung bei steigender Lichtmenge in unbewegter Luft. Lufttemperatur  $30^{\circ}C$ . Rel. Feuchtigkeit 50 %.

*P. S.* = *Phyllitis Scolopendrium*.

*H. c.* = *Haemanthus coccineus*.

*F. e.* = *Ficus elastica*.

*Q. R.* = *Quercus Robur*.

*O. e.* = *Olea europaea*.

*Q. I.* = *Quercus Ilex*.

Während sich Abb. 31 mit dem Wasserdampfausfluss aus der einzelnen Spaltöffnung beschäftigt, weist Abb. 32 auf das ökologische Problem hin. Die Leistung des pflanzlichen Individuums wird ja nicht nur durch die Ausflussmenge der einzelnen Spaltöffnung (Abb. 31) bedingt, sondern überdies durch die Zahl der Spaltöffnungen je Flächeneinheit.

Abb. 32 überrascht durch die Tatsache, dass alle Kurven verhältnismässig nahe beieinander liegen: *Phyllitis Scolopendrium* gibt im diffusen Licht, unter denselben äussern Bedingungen, rein stomatär je Flächeneinheit ungefähr gleich viel Wasserdampf ab wie *Quercus*

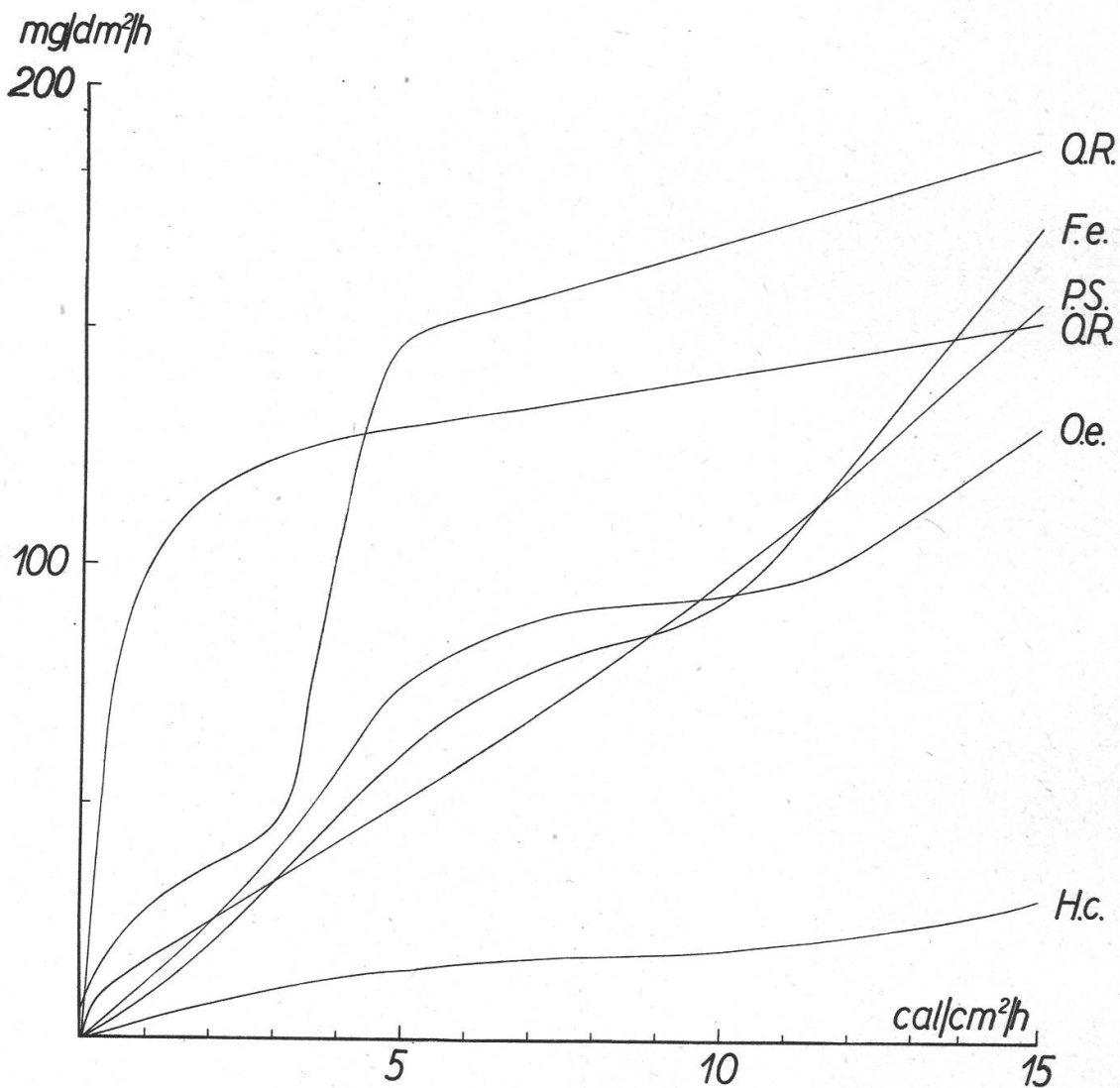


Abbildung 32.

Die reinstomatäre Wasserdampfabgabe je dm<sup>2</sup> spaltöffnungsführende Fläche bei steigender Lichtmenge, in unbewegter Luft, Lufttemperatur 30° C.

Rel. Feuchtigkeit 50 %.

*P. S.* = *Phyllitis Scolopendrium*.

*H. c.* = *Haemanthus coccineus*.

*F. e.* = *Ficus elastica*.

*Q. R.* (obere Kurve) = *Quercus Robur*.

*O. e.* = *Olea europaea*.

*Q. R.* (untere Kurve) = *Quercus Ilex*.

*Ilex* und *Olea europaea*. Verschieden sind nur die Einzelheiten des Kurvenanstieges.

Wir möchten auch hier weitere Erfahrungen, und insbesondere unsere Versuche mit Wärmeeinstrahlung, abwarten, ehe wir diese Tatsache verallgemeinern.

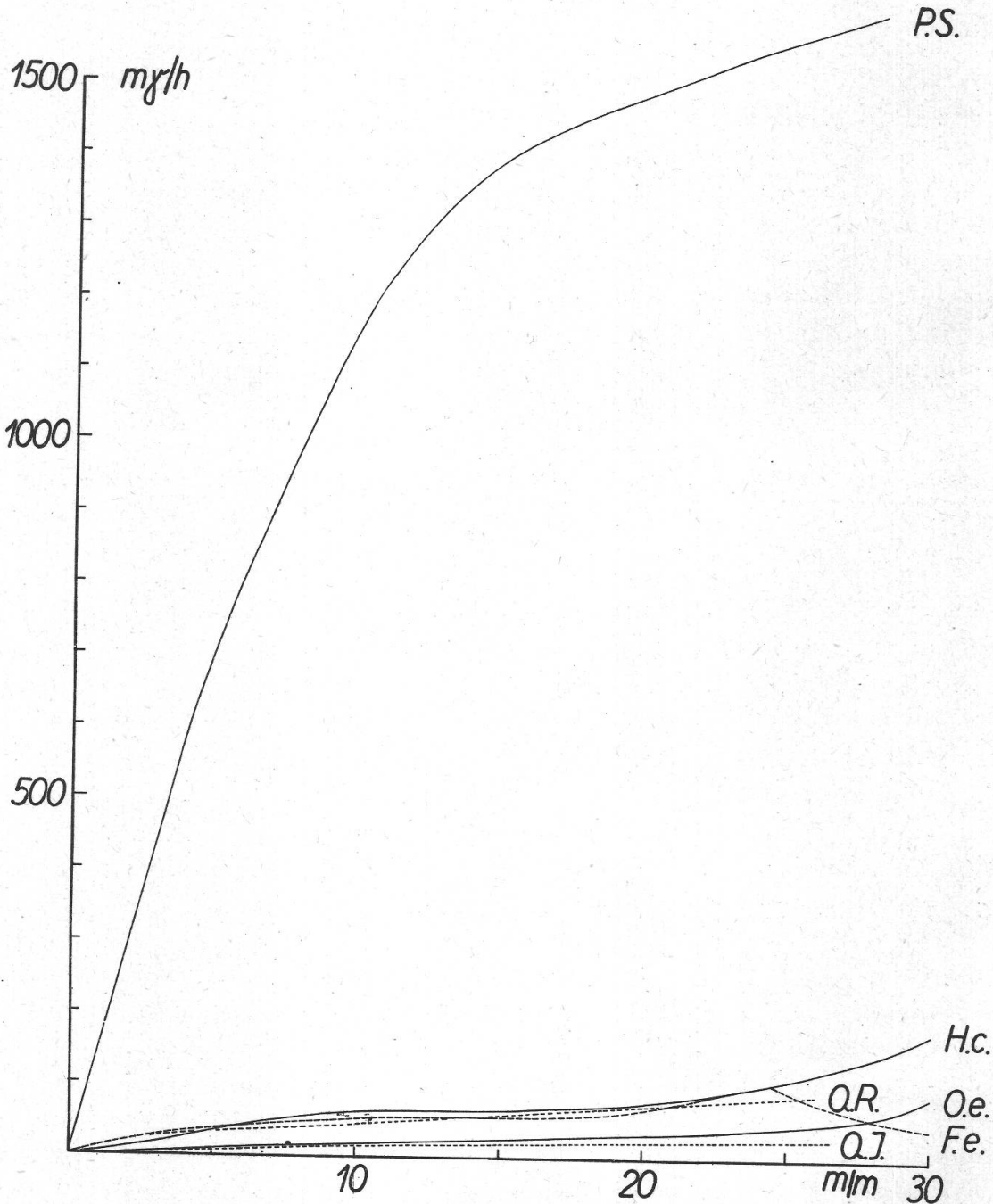


Abbildung 33.

Die Wasserdampfabgabe je Spaltöffnung, bei optimaler Spaltenweite und in unbewegter Luft, bei zunehmender Lufttrockenheit, Lufttemperatur 30° C.

Abszisse: Physiologisches Sättigungsdefizit.

- |   |                                       |
|---|---------------------------------------|
| <i>P. S.</i> = <i>Phyllitis Scolopendrium</i> . | <i>Q. R.</i> = <i>Quercus Robur</i> . |
| <i>H. c.</i> = <i>Haemanthus coccineus</i> .    | <i>O. e.</i> = <i>Olea europaea</i> . |
| <i>F. e.</i> = <i>Ficus elastica</i> .          | <i>Q. I.</i> = <i>Quercus Ilex</i> .  |

## § 2. Der Einfluss der zunehmenden Lufttrockenheit auf die stomatäre Wasserdampffusion in unbewegter Luft.

Die Wasserdampffusion je Spaltöffnung verläuft, bei optimaler Spaltenweite (Abb. 33), bei zunehmender Lufttrockenheit ähnlich wie bei zunehmender Lichtintensität (Abb. 31); dementsprechend würden sich auch die stomatären Transpirationswerte, bezogen auf die Flächeneinheit, ähnlich gestalten wie in Abb. 32; nur haben wir sie aus Gründen der Raumökonomie nicht gesondert aufgeführt.

Einzig *Ficus elastica* fällt durch ihre Regulationserscheinungen bei hoher Lufttrockenheit aus dem Rahmen. Diese Regulationsvorgänge können, wie früher ausgeführt, nicht ausschliesslich von der Leistungsseite her verstanden werden; denn bei hohen Lichtmengen, aber mittlerer Luftfeuchtigkeit (Abb. 31), ist die Wasserdampffusion je Spalte grösser als, in Abb. 33, in jenem Bereich, wo die Regulation einsetzt; sondern es muss ein unmittelbarer Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Spaltenweite angenommen werden.

## § 3. Der Anstieg der gesamtkutikularen Transpiration bei zunehmender Windgeschwindigkeit.

Die Transpiration im Dunkeln, also bei Nacht (i. e. die « gesamtkutikulare » Transpiration) setzt sich, im Winde, aus der « reinen », wirklichen kutikularen und aus der « substomatären » Transpiration zusammen; diese letztere umfasst die Wasserdampfmengen, die durch den nicht vollkommen dicht schliessenden Spaltenmund entweichen.

Die reine kutikulare Transpiration erreicht bei der Windgeschwindigkeit von rund 0.5—1 m/sec ihren Höchstwert; er liegt etwa um einen Drittel über dem Wert in Windstille. Der weitere Anstieg der gesamtkutikularen Transpiration bei den höhern Windgeschwindigkeiten geht somit ausschliesslich zu Lasten des substomatären Anteiles. Doch kann sich der substomatäre Effekt bei den schlecht schliessenden, ungeschützten, über die Blattfläche vorragenden Spaltöffnungen von *Phyllitis Scolopendrium* schon früher geltend machen; hier schaltet sich nämlich die substomatäre Komponente schon bei Windgeschwindigkeiten von 0.1—0.2 m/sec ein, also bei weit geringern Geschwindigkeiten, als die längs eines Zentralheizungsradiators aufsteigende Luft sie aufweist; schon geringste Konvektionsströmungen der Luft können somit bei *Phyllitis Scolopendrium* die substomatäre Wasserdampffusion begünstigen.

Je nach dem Anstieg des substomatären Anteiles bei steigender Windgeschwindigkeit lassen sich die Kurven der gesamtkutikularen Transpiration der Abb. 34 in zwei Typen gliedern.

1. *Stetes Verhalten.* Mit zunehmender Windgeschwindigkeit steigt die substomatäre Transpiration zunächst etwas steiler an und verläuft sodann bis zur höchsten, ertragbaren Windgeschwindigkeit ungefähr geradlinig. Wir möchten, bis wir ein besseres Beispiel kennen, dieses Verhalten als den « *Amaryllis-Typus* » bezeichnen.

2. *Diskontinuierliches Verhalten.* Nach dem Ueberschreiten einer bestimmten Windgeschwindigkeit wird die substomatäre Transpiration allmählich oder unvermittelt grösser als vorher. Dieser Uebergang braucht nicht auf einmal und endgültig zu erfolgen, sondern er kann,

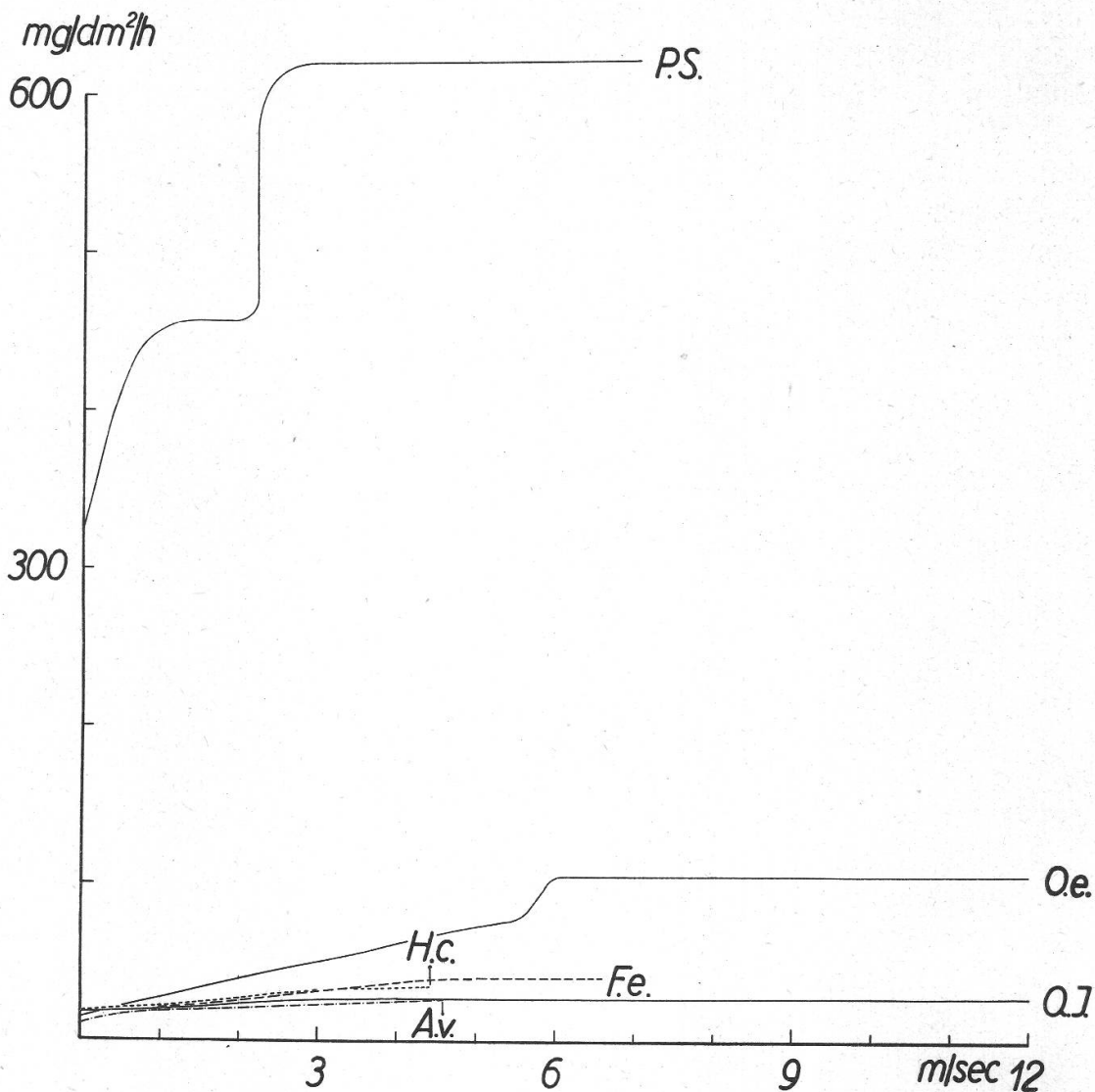


Abbildung 34.

Der Anstieg der gesamtcutikularen Transpiration bei zunehmender Windgeschwindigkeit. Lufttemperatur  $30^\circ \text{C}$ . Rel. Feuchtigkeit 50 %.

*P. S.* = *Phyllitis Scolopendrium*.

*H. c.* = *Haemanthus coccineus*.

*F. e.* = *Ficus elastica*.

*Q. I.* = *Quercus Ilex*.

*A. v.* = *Amaryllis vittata*.

*O. e.* = *Olea europaea*.

innerhalb eines gewissen Windgeschwindigkeitsbereiches, pendelnd vor sich gehen: bald sind die Werte hoch, bald niedrig. Ist der Bereich dieses schwankenden Verhaltens einmal durchlaufen, so fallen die Transpirationswerte wieder konstant aus.

Am schärfsten ausgeprägt ist dieser stufenweise Anstieg bei *Phyllitis Scolopendrium*; die Transpirationsleistung geht hier, im Bereich der Windgeschwindigkeit von 2—3 m/sec, fast ruckweise in die Höhe. Weniger deutlich, doch ebenfalls vorhanden, ist dieser diskontinuierliche Anstieg bei *Haemanthus coccineus*, *Ficus elastica*, *Quercus Ilex* und *Olea europaea*.

Als Ursache wird die durch den Schütteleffekt (den thixotropen Effekt) bewirkte Verminderung des Filtrationswiderstandes von den Zellen in die Interzellularen hinaus angenommen und durch einen Modellversuch gestützt. Es werden zwei Filterwiderstände vermutet, ein struktureller und ein plasmatischer. Der *strukturelle Filterwiderstand* ist vorwiegend in den Zellwänden lokalisiert; er scheint durch den Schütteleffekt wenig oder gar nicht beeinflusst zu werden, ist also stabil. Der *plasmatische Filterwiderstand* beruht auf dem besondern Bau des plasmatischen Mizellargerüsts; er ist labil und ist der eigentliche Träger des Schütteleffektes.

Zwischen den Mizellarketten des Plasmas befindet sich nämlich ein Teil des Wassers mechanisch blockiert. Wird nun, im Winde, das fädig-filzige Mizellargerüst mechanisch beansprucht, so lösen sich die Ketten aus dem Filzwerk und werden beweglicher. Das im ruhenden Mizellargerüst blockierte Wasser wird dadurch ebenfalls beweglicher und vermag mit geringerem Widerstand an — und durch — die Zellwand in den Interzellularraum zu diffundieren. Der innere Filtrationswiderstand wird also herabgesetzt, und der Wasserübertritt in die Interzellularen steigt an, doch nicht geradlinig, weil sich ein Teil der Mizellarketten auf die filtrierenden Zellwände abschlägt, das Zellwandfilter teilweise verstopft und dadurch seinen Filtrationswiderstand allmählich erhöht.

Durch noch stärkere, ständige Schüttelwirkung werden die teilweise aus der Filzstruktur gelösten Ketten in kürzere Einheiten zerteilt und mechanisch im Dispersionsmittel, im wässerigen Zellsaft, zerteilt. Bei der starken Diffusion des Wassers durch die Zellwand schlagen sich diese partiell mobilisierten Ketten dank der starken Schüttelwirkung *nicht* an der filtrierenden Wand nieder, diese wird weniger verstopft als, bei gleicher Transpiration, im wenig bewegten Blatt, und der Filtrationseffekt steigt unvermittelt, stufenweise, in die Höhe.

Neben diesen thixotropen Veränderungen des innern Filtrationswiderstandes spielen auch äussere, habituelle und strukturelle Merkmale eine (untergeordnete) Rolle, indem je nach der grössern oder geringern Steifheit der Blätter, der grössern oder geringern Geschmeidigkeit der

Blattstiele, dem unterschiedlichen mechanischen Schutz des Spaltenmundes usw. mit dem Ueberschreiten einer bestimmten Windgeschwindigkeit stets neue aerodynamische Situationen entstehen.

Bei allen typischen Beispielen ist der Anstieg der substomatären Transpiration, erfolge er nun stetig oder nicht, begrenzt: Alle Kurven der Abb. 34 erreichen einen Höchstwert der gesamtcutikularen Transpiration und verlaufen sodann ungefähr waagrecht. *Als Grenzfaktor wirkt die Dichtigkeit bzw. Undichtigkeit des geschlossen sein sollenden Spaltenmundes.* Dies liess sich u. a. bei *Phyllitis Scolopendrium* zahlen-

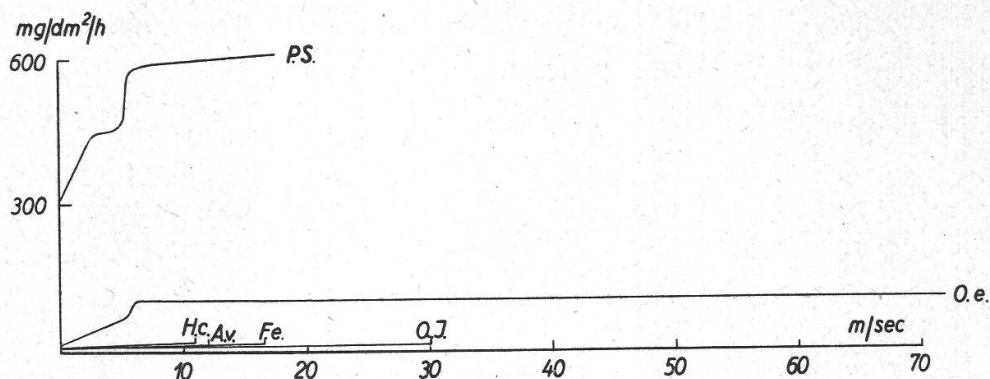


Abbildung 35.

Die unterschiedliche mechanische Windwiderstandsfähigkeit (Scherfestigkeit) der Blätter der untersuchten Pflanzenarten. Die Ordinaten geben, entsprechend der Abbildung 34, die gesamtcutikulare Transpiration im Winde wieder.

*P. S.* = *Phyllitis Scolopendrium.*      *Q. I.* = *Quercus Ilex.*  
*H. c.* = *Haemanthus coccineus.*      *A. v.* = *Amaryllis vittata.*  
*F. e.* = *Ficus elastica.*                      *O. e.* = *Olea europaea.*

mässig feststellen, wo die Wasserdampfdurchlassfähigkeit des durch den Wind leicht aufgezerzten Spaltenmundes tatsächlich voll ausgenützt und eben dadurch zum begrenzenden Faktor wird. Die thixotrope Uebersteigerung des Wasserübertrittes von den Zellen in die Interzellularen hinaus kommt also bei geschlossenen Spaltöffnungen (d. h. im Dunkeln) nach aussen nicht voll zur Auswirkung, indem wegen des Spaltenschlusses nur ein Teil der filtrationstechnisch möglichen Wassermenge als Dampf effundieren kann.

Ob eine Beziehung besteht zwischen den histologischen « Schutz »-Vorrichtungen der Spaltöffnungen einerseits und der maximalen, durch den Wind erzeugten substomatären Wasserdampffusion andererseits, lässt sich auf Grund des vorliegenden Materials noch nicht beantworten. Fasst man die Wasserdampffusion *der einzelnen Spalte* ins Auge, so wird man das Bestehen einer derartigen Beziehung bejahen; denn die maximale substomatäre Wasserdampffusion durch eine einzelne « geschlossene » Spalte beträgt bei den extrem geschützten Spalten von

*Ficus elastica* (Abb. 7) rund 7—8 % des für *Amaryllis vittata* (Spaltöffnungen ähnlich gebaut wie bei *Haemanthus coccineus*, Abb. 14 a und b) ausgewiesenen Betrages und nur rund 6 ‰ der für die extrem ungeschützten Spaltöffnungen von *Phyllitis Scolopendrium* (1936, Abb. 11) festgestellten Wasserdampfmenge.

Legt man dagegen den Nachdruck mehr auf das ökologische Moment, auf die gesamtkutikulare Transpirationsleistung der Pflanze je dm<sup>2</sup> Blattoberfläche, so verwischen sich diese Unterschiede: Bei allen in Abb. 34 dargestellten Arten steigt die gesamtkutikulare Transpiration bei den hohen Windgeschwindigkeiten auf ungefähr den doppelten Betrag, den sie in Windstille besass, gleichgültig ob die Spaltöffnungen mechanisch geschützt sind oder nicht.

Endlich bringt die Abb. 34, ausser der windbedingten gesamtkutikularen Transpiration, auch die unterschiedliche mechanische Windwiderstandsfähigkeit (Scherfestigkeit) der Blätter zum Ausdruck, und zwar in der unterschiedlichen *Reichweite* der Kurven. Wir haben diese Beziehungen in Abb. 35 nochmals dargestellt: *Haemanthus coccineus* und *Amaryllis vittata* ertragen nur Windgeschwindigkeiten von 4 bis 5 m/sec, *Ficus elastica* und *Phyllitis Scolopendrium* solche von 6 bis 7 m/sec, *Quercus Ilex* bis zu 30 m/sec und *Olea europaea* bis 72 m/sec.

#### § 4. Der Anstieg der reinstomatären Transpiration bei zunehmender Windgeschwindigkeit.

Die reinstomatäre Transpiration erreicht, bei optimaler Spaltenweite im diffusen Licht (ohne Wärmeeinstrahlung), im Winde bei den untersuchten Arten im allgemeinen nur den 2—3fachen Wert der entsprechenden gesamtkutikularen Transpiration (Transpiration im Dunkeln; Abb. 36 und 34); bei einigen Arten, so bei *Haemanthus coccineus* und *Amaryllis vittata*, ist die windbedingte reinstomatäre Transpiration überhaupt kleiner als der entsprechende gesamtkutikulare Wert.

Nach der Art ihres Anstieges gehören alle Kurven der Abb. 36 zu dem soeben besprochenen diskontinuierlichen Typus, und zwar meistens zum

1. *Phyllitis-Typus*. Dieser ist bei der reinstomatären Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* und von *Quercus Ilex* sehr deutlich, bei der reinstomatären Transpiration von *Haemanthus coccineus* und von *Amaryllis vittata* weniger stark ausgeprägt.

Daneben enthält Abb. 36 noch einen neuen Typus des un-  
steten Verhaltens, den

2. *Ficus-elastica-Typus*. Er kennzeichnet sich, im Gegensatz zum *Phyllitis-Typus*, durch einen *Rückgang* der Transpirationsleistung nach Ueberschreitung einer bestimmten Windgeschwindigkeitsschwelle.

Bemerkenswert ist, dass die reinstomatäre Transpiration bei allen untersuchten Pflanzenarten durch Windgeschwindigkeiten über 3 bis 4 m/sec keine wesentliche Steigerung mehr erfährt; sie bleibt von da weg bis zu den höchsten ertragbaren Windgeschwindigkeiten (rund 100 km/h bei *Quercus Ilex*) ungefähr konstant. Es wird also wiederum, wie bei der substomatären Transpiration, ein Grenzwert erreicht, über den hinaus die Pflanze nicht mehr Wasser abgibt. Nur wirkt bei der reinstomatären Transpiration nicht die Durchlassfähigkeit des Spaltenmundes als Grenzfaktor, sondern der Filterwiderstand der innern Oberfläche, insbesondere der Zellwände. Entsprech in Abb. 34 der waagrechte Kurvenast der obern Grenze der substomatär möglichen Wasser-

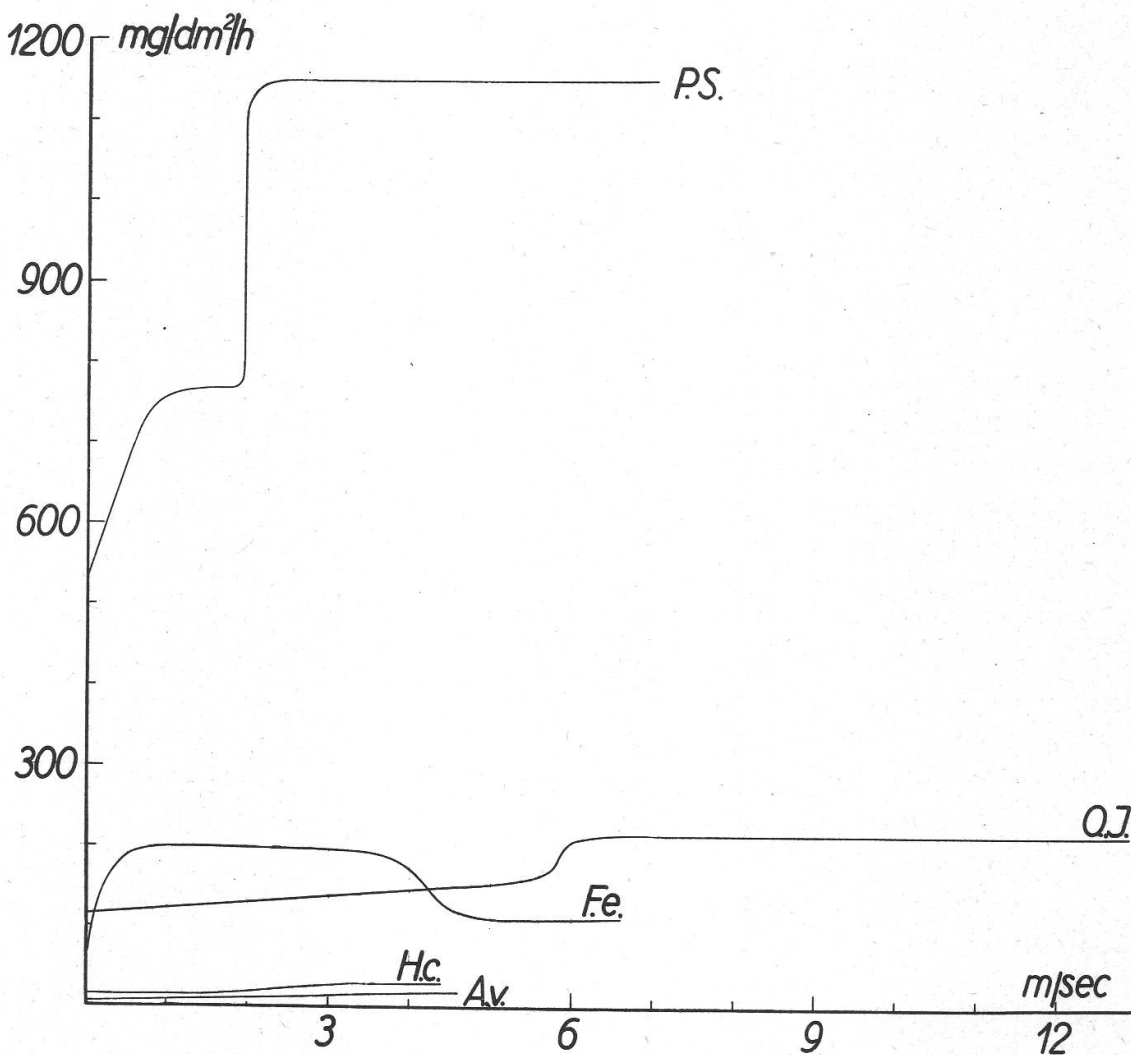


Abbildung 36.

Der Anstieg der reinstomatären Transpiration im Winde, bei optimaler Spaltenweite, im diffusen Licht. Lufttemperatur 30° C. Rel. Feuchtigkeit 50 %.

*P. S.* = *Phyllitis Scolopendrium.*

*Q. I.* = *Quercus Ilex.*

*H. c.* = *Haemanthus coccineus.*

*A. v.* = *Amaryllis vittata.*

*F. e.* = *Ficus elastica.*

dampfeffusion, so entspricht in Abb. 36 der waagrechte Kurvenast der untern Grenze des innern Filterwiderstandes, und zwar hauptsächlich des strukturellen Filterwiderstandes (Filterwiderstand der Zellwände). Dieser Grenzfaktor kommt in der Begrenztheit des Wasserdampfnachschubes aus den Interzellularen in die Atemhöhle hinaus zum Ausdruck; so wird bei *Phyllitis Scolopendrium* die Durchlasskapazität des geöffneten Spaltenmundes nur zu 2—3 % beansprucht: Die Besonderheiten des Baues und des Oeffnungszustandes der Spaltöffnungen spielen hier nur noch eine untergeordnete Rolle.

Dieser Umstand, dass der Grenzfaktor im innern Filtrationswiderstand und nicht im äussern Effusionswiderstand liegt, ist auch der Grund, warum bei den untersuchten Pflanzenarten die « gewollte » reinstomatäre Transpiration im diffusen Licht gar nicht soviel grösser ist (auf die einzelne Spalte berechnet nur etwa 2—6mal so gross) als die « unfreiwillige » substomatäre Transpiration. Bei « geschlossenem » Spaltenmund strömt der Wasserdampf durch die bis 1  $\mu$  breiten Undichtheiten (Tab. 4) mit der vollen Intensität der Poiseuille-Strömung ins Freie; denn hier sind die Nachschubmöglichkeiten noch grösser als die tatsächliche Effusion. Bei geöffneten Spalten strömt dagegen nur noch ein kleiner Bruchteil der Wasserdampfmenge, die auf Grund der Ausmasse physikalisch möglich wäre, hinaus, weil schon wenig oberhalb der maximalen substomatären Transpirationsleistung der Filterwiderstand der Zellwände sich geltend zu machen beginnt. Es gelangt eben nicht mehr Wasser in die Interzellularen hinaus, als die Permeabilität der innern Oberfläche der Pflanze zulässt. Die reinstomatäre Transpiration kann deshalb im diffusen Licht nicht mehr wesentlich steigen, auch wenn der Spaltenmund noch weiter offensteht; der Grenzfaktor liegt ja hinter dem Spaltenmund, und eine noch weitere Oeffnung des Spaltenmundes würde nur bewirken, dass sein Leistungskoeffizient noch weiter absinkt.

Man mag sich fragen, wozu der mechanische Spaltenschutz, wenn doch die Durchlasskapazität des Spaltenmundes schon ohnehin nur zu wenigen Prozenten beansprucht wird? Denn der mechanische Spaltenschutz erhält doch erst dann eine lebenswichtige Funktion, wenn der Spaltenmund nahezu maximal arbeitet; wenn er aber wegen des ungenügenden Wasserdampfnachschubes aus den Interzellularen schon selbst nur wenige Prozente dessen durchlassen kann, was er durchzulassen fähig wäre, wozu dann die Schutzeinrichtungen? Wir müssen einräumen, dass offenbar bei der stomatären Transpiration im diffusen Licht (ohne Wärmeeinstrahlung) der mechanische Spaltenschutz im Winde nicht wesentlich beansprucht wird und daher für diesen Fall nicht unbedingt notwendig wäre.

Auffallend ist, dass zwar der Wirkungsgrad des Spaltenmundes bei zunehmender Spaltenweite stetsfort abnimmt, dass aber dennoch das

Leistungsverhältnis zwischen den ungeschützten und den geschützten Spaltöffnungen sich ungefähr gleichbleibt; so sind tatsächlich bei optimaler Spaltenweite die Unterschiede zwischen der Effusionsleistung der nichtgeschützten und derjenigen der geschützten Spaltöffnungen ungefähr gleich gross, wie sie schon bei der substomatären Transpiration durch den « geschlossenen » Spaltenmund hindurch gewesen waren. Betrag bei den hohen Windgeschwindigkeiten die substomatäre Wasserdampffusion durch eine « geschlossene » Spalte von *Ficus elastica* rund 6 ‰ und durch eine « geschlossene » Spalte von *Amaryllis vittata* rund 7—8 % der für *Phyllitis Scolopendrium* festgestellten Wasserdampfmenge, so entlässt eine optimal geöffnete Spalte von *Ficus elastica* bei hohen Windgeschwindigkeiten rund 1 % und eine optimal geöffnete Spalte von *Amaryllis vittata* rund 5 % des unter entsprechenden Verhältnissen für *Phyllitis Scolopendrium* festgestellten Wertes (86 bzw. 412 gegen 8912 Milligramm je Stunde).

Dies ist überraschend; denn bei der substomatären Transpiration stellt der Bau der Spaltöffnung, bei der stomatären Transpiration stellt dagegen die innere Oberfläche der Pflanze den Grenzfaktor dar. Die Erklärung, dass beide gleichsinnig wirken, liegt darin, dass eben bei den in Frage stehenden Pflanzenarten nicht nur die Spaltöffnungen, sondern die gesamten Blattgewebe xerophil gebaut sind : zwischen den beiden besteht eine unmittelbare Korrelation.

Obschon die Durchlasskapazität des Spaltenmundes bei den meisten von uns geprüften Pflanzenarten bei der stomatären Transpiration im diffusen Licht und bei hohen Windgeschwindigkeiten nur eine untergeordnete Rolle für den Wasserhaushalt der Pflanze spielt (die stomatäre Transpiration wird durch die innere Oberfläche der Pflanzen und nicht unmittelbar durch den Spaltenmund, dessen Kapazität ja nur zu wenigen Prozenten ausgenützt ist, gesteuert), so scheint es doch Fälle zu geben, wo der Spaltenmund bei Ueberbeanspruchung regulierend eingreifen kann. Diese Fähigkeit wurde bei unsern Versuchspflanzen nur bei *einer* Art, bei *Ficus elastica*, festgestellt, und zwar an Hand der reversibeln Abdrosselung der reinstomatären Transpiration bei hohen Windgeschwindigkeiten: Bei Windgeschwindigkeiten über 4 m/sec biegt sich die Kurve der reinstomatären Transpiration nach unten, und die Leistung der Pflanze wird kleiner, als sie bei geringern Windgeschwindigkeiten gewesen war. Es handelt sich offenbar um den umgekehrten Vorgang, als bei der windbedingten Transpirationsübersteigerung durch Aufzerren des geschlossenen Spaltenmundes von *Phyllitis Scolopendrium* im Dunkeln.

Zitierte Literatur.

- G ä u m a n n E. und J a a g 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.)
- 1939. Über die stomatäre Transpiration von *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm. (Ber. Deutsch. bot. Ges., **57**, 2—20.)
- 1939. Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration I. (Ber. schweiz. bot. Ges., **49**, 178—238.)
- G u t t e n b e r g H. v o n , 1907. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. (Englers bot. Jahrb., **38**, 383—444.)
- H a r m s H., 1936. Beziehungen zwischen Stomataweite, Lichtstärke und Lichtfarbe. (Planta, **25**, 155—193.)
-