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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 82 (1972)

Heft: 4

Artikel: Über Änderungen des Transpirationswiderstandes in Blättern von Fittonia als Folge verschiedener Luftfeuchtigkeit

Autor: Burckhardt, Jürg

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-57673

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: 16.12.2025

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

Ber. Schweiz. Bot Ges. *82* (4), 309–338 (1972)

Über Änderungen des Transpirationswiderstandes in Blättern von *Fittonia* als Folge verschiedener Luftfeuchtigkeit

Von Jürg Burckhardt

Manuskript eingegangen am 3. August 1972

Inhalt

A. Betrachtungen über das System Boden-Pflanze-Luft

1. Bau und mögliche Eigenschaften des Teilsystems Pflanze
2. Kutikuläre Transpiration
3. Stomatäre Transpiration

B. Messungen an einem Blattmodell

1. Verwendete Hilfsmittel zur Messung der Energiebilanz
2. Überprüfung der Messmethode und Bestimmung der Grenzschichtwiderstände in Abhängigkeit von Blatt-Dimension und Windgeschwindigkeit

C. Messungen am Pflanzenblatt

1. Die Versuchspflanze
2. Verwendete Berechnungsmethode
3. Vorgeschichte
4. Versuchsergebnisse
5. Schwingungen des Gesamtwiderstandes
6. Mögliche Bedeutung der Widerstandsänderung für die Pflanze

D. Zusammenfassung

E. Literatur

A. Betrachtungen über das System Boden-Pflanze-Luft

Für Landpflanzen ergeben sich als Hauptprobleme, den Wasserhaushalt und den Gasaustausch geeignet aufrecht zu erhalten, denn diese Fähigkeiten ermöglichen erst ihre Existenz.

Das Laubblatt ist eines der Organe, das sowohl Transpiration wie auch Gasaustausch (CO_2, O_2) zeigt. Der Austausch der Gase CO_2, O_2 und Wasserdampf erfolgt zur Hauptsache durch die Stomata.

Eine Transpirationseinschränkung durch Spaltenschluss setzt gleichzeitig den Gasaustausch herab, verringert also auch die Geschwindigkeit der Photosynthese.

Die vorliegende Arbeit untersucht nun, wie weit andere Regelvorgänge eine unerwünscht hohe Transpiration einschränken können, möglichst ohne den Austausch von CO_2 und O_2 ungünstig zu beeinflussen.

1. *Bau und mögliche Eigenschaften des Teilsystems Pflanze*

Um einen Überblick zu gewinnen, wurde versucht, ein Modell zu konstruieren, das grob einige Sachverhalte analog widergibt. (Schema 1)

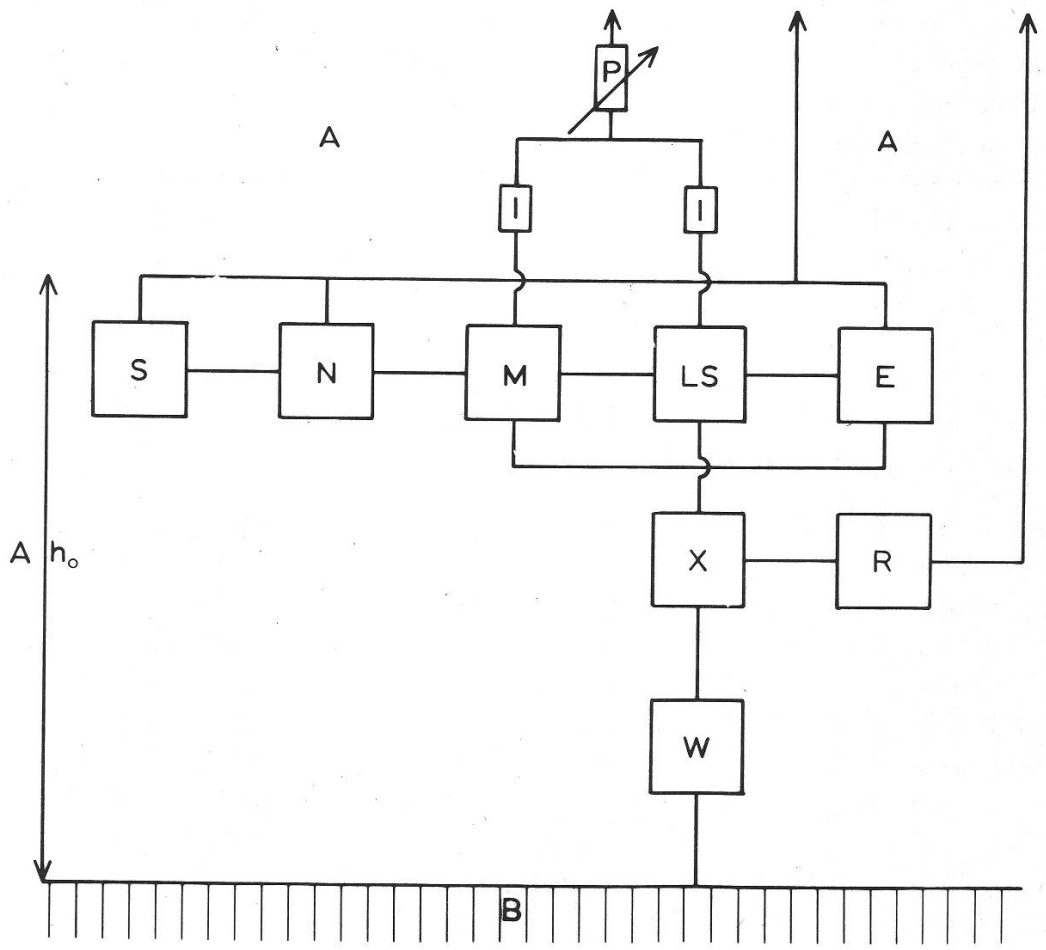
2. *Kutikuläre Transpiration*

Bei geschlossenen Spaltöffnungen bleibt die kutikuläre Transpiration als einzige Möglichkeit für den Wasseraustausch mit der Atmosphäre übrig. Ist der Wurzeldruck $pw > hoS_{FL}$ (S_{FL}= spez. Gewicht der Flüssigkeit), kommt es, Saugspannung des Bodens und der Luft als null angenommen, zu Guttationserscheinungen.

Das Wasser gelangt vom Boden durch die Wurzeloberfläche in die Wurzel, von da in das Lumen und die Zellwände des Xylems, dann in die Leitbündelscheide der Blätter. In den Blättern fliesst der Hauptanteil des Wassers in den Zellwänden. Alle Zellen werden aufgefüllt bis maximaler Turgor herrscht, wenn die Luft mit Wasser gesättigt ist. Im Endzustand ist, wenn keine Guttation auftritt, die „Stromstärke" null.

Für $pw < hoS_{FL}$ ($ho > 10m$) wird auf die Arbeit von J.J. Oertli (1971) verwiesen.

Besteht aber eine relative Luftfeuchtigkeit, die kleiner ist als 100%, wird Wasserdampf von den äusseren Zellwänden der Schliess-, Neben- und Epidermiszellen an die Atmosphäre abgegeben. Diesem Dampfstrom sind Widerstände entgegengesetzt: Die Kutikula und die Kutinschicht, aber auch die Dampfhaube, die sich über der Oberfläche bildet. Die Dicke der Dampfhaube ist abhängig von der Windgeschwindigkeit, der Art der Oberfläche und von den Dimensionen des Blattes. Da das Niveau, wo das Wasser in Wasserdampf übergeht, sich innerhalb der Kutinschicht oder der Membran oder der Zellwand verschieben könnte, muss der kutikuläre Widerstand als variabel angenommen werden.



Schema 1

A: Atmosphäre
B: Bodenlösung
S: Schliesszellen
N: Nebenzellen
E: Epidermiszellen
} „Kutikuläre" Transpiration. Regelbar?
R: restliche Zellen
I: Interzellularen
LS: Leitbündelscheidezellen
M: Mesophyllzellen
} Stomatäre Transpiration. Mindestens regelbar über den Porus P der Stomata
P: Porus
W: Wurzel
X: Xylem
h_0: Höhendifferenz Bodenlösungsniveau – betrachtetes Blatt

Variable Eigenschaften der Quadrate (räumlich Würfel):

- Volumen
- osmotischer Wert der Innenlösung
- verschiedene Teile der Oberfläche mit verschiedenen Permeabilitäten
- Turgor, Wanddruck, Saugspannung
- Innenwiderstand

Wenn Wasser verdunstet, steigt zuerst die Saugspannung der Schliess-, Neben- und Epidermiszellen. Wasser wird aus dem Mesophyll, aus den Zellen der Leitbündelscheide, aus dem Xylem, aus der Wurzel und zuletzt aus dem Boden nachgesogen. Das Gewebe des Stengels kann als Puffersystem dienen, so dass die Wasseraufnahme der Wasserabgabe zeitlich nachhinkt oder vorgeht. Fliessgleichgewicht besteht, wenn gleichviel Wasser nachgesogen wie abgegeben wird. Überwiegt die Wasserabgabe, steigt die Saugspannung der Zellen des Blattes weiter, der Turgor sinkt, die Blätter welken.

3. Stomatäre Transpiration

Der Wasserdampf gelangt von den Oberflächen der Mesophyll- und Leitbündelscheidezellen durch die Interzellularen und Spalten der Stomata in die Atmosphäre. Als Widerstände wirken eventuell ein Teil der Zellwände selbst je nachdem, wo der Übergang Wasser-Dampf vorsichgeht, die Dampfhaube über dem Blatt und als Hauptregulationswiderstand die Öffnungsweite der Stomata.

Die Öffnungsweite wird vom Turgor der Schliesszellen bestimmt. Der Turgor wird beeinflusst vom osmotischen Wert der Innenlösung. Der osmotische Wert ist abhängig von der Anzahl der gelösten Teilchen pro Volumeneinheit Lösungsmittel. Die Zahl pro Volumeneinheit kann verändert werden durch Synthese neuer Teilchen, durch Spaltung der Teilchen, durch Polymerisation der Teilchen, durch Aufnahme und Abgabe von Teilchen und durch Aufnahme und Abgabe von Lösungsmittel.

Die Öffnungsweite wird, bei konstantem Turgor der Schliesszellen, von der Gewebespannung, nämlich dem Druck, den die benachbarten Zellen auf die Schliesszellen ausüben, beeinflusst. Es herrscht Gleichgewicht: Saugspannung Schliesszellen = Saugspannung Nebenzellen = Saugspannung Epidermiszellen. Da in den meisten Fällen die Volumina und die osmotischen Werte von benachbarten und Schliesszellen verschieden sind, bedeutet eine bestimmte Saugspannung nicht den gleichen Turgor für die verschiedenen Zellen. Maximale Öffnungsweiten könnten bei Turgor null der angrenzenden Zellen erreicht werden.

Wenn die relative Luftfeuchtigkeit 100% ist und die Pflanze im Dunkeln steht, wird man bei plötzlicher , starker Änderung der relativen Luftfeuchtigkeit zuerst eine Öffnungsbewegung beobachten können, solange wie die Volumenabnahme der angrenzenden Zellen die Schliessbewegung überwiegt. Wird nach Spaltenschluss wieder mehr Wasser nachgeliefert als abgegeben, öffnen sich die Stomata erneut. Es kann so zu Schwingungen kommen.

Von einer bestimmten Öffnungsweite an wirken die Widerstände vor dem Porus beschränkend. Bei weiterem Öffnen erfolgt praktisch keine Transpirationszunahme mehr.

Die Änderung der Saugspannung des Bodens soll hier nicht behandelt werden. Prinzipiell sollte bei steigender Saugspannung des Bodens (rel. Luftfeuchtigkeit = const.) das gleiche passieren, wie bei fallender rel.Luftfeuchtigkeit (Saugspannung des Bodens = const.), da die totale Potentialdifferenz in beiden Fällen steigt.

B. Messungen an einem Blattmodell

Versuchsanordnung (Schema 2)

Aus 10 cm dicken Styroporplatten wurde ein Kasten gebaut. Als eigentlicher Versuchsraum wurde ein zweiter in den ersten gestellt. Der entstehende Zwischenraum enthält alle Apparaturen zur Regelung von Luftfeuchtigkeit und Temperatur, während der Versuchraum nur Messinstrumente für Luft-, Blattoberflächentemperatur, Luftfeuchtigkeit und Windgeschwindigkeit enthält. Die Luft wurde mit einem Ventilator durch den Versuchsraum getrieben, anschliessend gelangte sie über das Regelsystem wieder zum Ventilator. Zur Erhöhung der Luftfeuchtigkeit wurde mit einer Heizung Wasser verdampft, zur Senkung Wasserdampf an einem Verdampfer eines Kühlsystems kondensiert. Der Verdampfer wurde gleichzeitig zur Kühlung der Luft verwendet. Durch diese Doppelfunktion konnte nicht der ganze Bereich (0–100% rel. Luftf.) überstrichen werden. Es war aber möglich, mit einem geeichten Haarhygrometer in diesem Bereich die Luftfeuchtigkeit auf ca. ± 1% rel. Luftfeuchtigkeit genau zu messen. Die Werte des Haarhygrometers wurden wöchentlich mit den Werten eines Psychrometers verglichen. Die Lufttemperatur wurde über ein Kontaktthermometer geregelt. Als Heizung diente eine Kohlenfadenlampe. Es zeigte sich bald, dass dieses System zu träge arbeitete; deshalb wurde die Regelung von Hand über das Kühlsystem vorgenommen. Es konnte eine Konstanz von ± 3/100^{0}C erreicht werden.

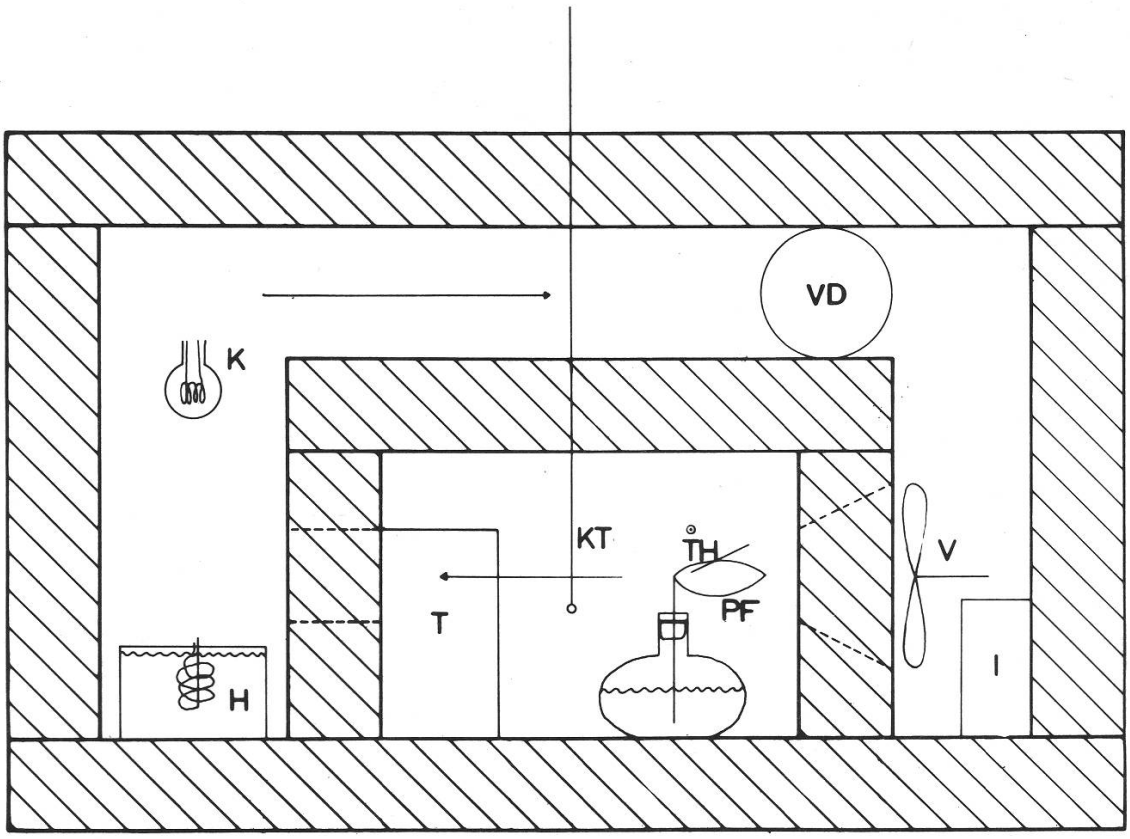
1. Verwendete Hilfsmittel zur Messung der Energiebilanz

Zur Temperaturmessung von Luft und Blattoberfläche wurden Eisen-Konstantan-Thermoelemente in Form von Injektionsnadeln (Hartmann und Braun) verwendet. Die Gegenelemente wurden in eine Isolierflasche mit Wasser von der gewünschten Lufttemperatur gebracht. Die Isolierflasche selbst stand innerhalb des Regelsystems. So war es möglich, die Temperatur des Wassers über Tage konstant zu halten. Als Anzeigegerät diente der Mikrograph Type BD2 (Kipp und Zonen). Es wurden pro Minute abwechslungsweise je viermal die Luft- und die Blattoberflächentemperatur aufgezeichnet. Sämtliche Kontaktstellen in den Zuleitungen zum Schreiber konnten mit Styropor gegen grössere Temperaturschwankungen innerhalb der Versuchsdauer geschützt werden. Trotzdem wurde stets vor Versuchsbeginn und am Ende des Versuchs der Blank (beide Thermoelemente in Luft) überprüft. Zur Messung der Luftfeuchtigkeit diente ein Thermo-Hygrograph (Fribos); er erfüllte die angestrebte Genauigkeit.

Die Strahlung konnte mit einer kompensierten Moll'schen Thermosäule (Kipp und Zonen) bestimmt werden.

Die Windgeschwindigkeiten wurden mit einem thermischen Anemometer (641N) (Lambrecht) gemessen.

(Messbereich 1: 0–5 m/s, Ablesegenauigkeit: 0,05 m/s; Messbereich 2: 0,0–0,5 m/s, Ablesegenauigkeit: 0,01 m/s).



Schema 2

H:	Heizung (Verdunsten von Wasser)	TH:	Thermoelemente
I:	Isolierflasche	T:	Thermo-Hygrograph
KT:	Kontaktthermometer	VD:	Verdampfer des Kälteaggregates
K:	Kohlenfadenlampe	V:	Ventilator
PF:	Pflanze	Pfeil:	Windrichtung

Messungen

Die Strahlung

Da die „schwarze" Empfängerfläche des Messgerätes mit Luft in Kontakt stand, konnten keine Absolutwerte der Strahlung ermittelt werden. Die Wärmeübergangszahl war unter den gegebenen Bedingungen ungefähr 0,02 cal/cm^2 min grad. Die Strahlungsübergangszahl ungefähr 0,008 cal/cm^2 min grad.
Da der Wärme- und der Strahlungsaustausch für nicht zu grosse Temperaturdifferenzen zwischen Strahler und Umgebung der Temperaturdifferenz selbst direkt proportional sind, sollte für die Strahlungsbilanz in Abhängigkeit von der Temperaturdifferenz zwischen Strahler und Umgebung eine lineare Beziehung folgen. Sie konnte im Intervall $\Delta T = 0^0 - 10^0$ C nachgewiesen werden. Weiter konnte gezeigt werden, dass sich ein weisses Filtrierpapier in bezug auf die Strahlungsbilanz (die Wellenlängen sind zwischen 8 μ und 10 μ) wie ein Pflanzenblatt verhält.

Für die Strahlungsbilanz sowohl für Pflanzen- wie für Fliessblatt wurde folgender Ansatz gewählt:

Für 1 cm^2 Oberfläche

$$L_\Sigma = 0{,}95\ \sigma\ T_W{}^4 - 0{,}95\ \sigma\ T_{BL}{}^4$$

$$T_W = T_L,\ T_L - T_{BL} = \Delta T$$

$$L_\Sigma \cong 0{,}95\ \sigma\ T_L{}^4 - 0{,}95\ \sigma\ T_L{}^4 + 3{,}8\ \sigma\ T_L{}^3 \Delta T \ldots$$

$$L_\Sigma \cong 3{,}8\ \sigma\ T_L{}^3 \Delta T$$

σ: Stefan-Boltzmannsche Strahlungs-Konstante ($8{,}26 \cdot 10^{-11}$ cal/$^0K^4$ cm^2 min)

0,95: Absorptions- und Emissionsvermögen von Pflanzen- und Fliessblatt im Vergleich zu einem schwarzen Körper (K. Raschke 1956)

L_Σ: Strahlungsbilanz (cal/cm^2 min)

T_W: Wandtemperatur (^0K)

T_{BL}: Blattoberflächentemperatur (^0K)

T_L: Lufttemperatur (^0K)

Der Versuchsraum kann als Hohlraumstrahler betrachtet werden. Er hat die Eigenschaften eines ideal schwarzen Körpers. Bei Strahlungsmessungen während der Versuche konnten keine messbaren Abweichungen von diesen Annahmen festgestellt werden.

Die Temperatur

Die Temperatur wurde durch Anlegen eines Thermoelementes in Form einer Injektionsnadel gemessen. Das Ziel dieser Messungen war, die Oberflächentemperatur von Pflanzen- und Fliessblatt zu bestimmen. Besteht eine Temperaturdifferenz zwischen Oberfläche und Umgebung, wird vom Thermoelement ständig Wärme entzogen oder Wärme an das Thermoelement abgegeben.

Um den Fehler zu bestimmen, der gemacht wird, wurde ein Thermoelement angelegt und die Temperatur registriert, dann das zweite an dieselbe Stelle gebracht und über das erste wieder die Temperatur gemessen. In guter Näherung kann folgende Korrektur vorgenommen werden:

$$T_{BL} = T_{GEM} - 0{,}043\ \Delta T^{1{,}404}.$$

(Die genäherte Oberflächentemperatur liegt unter der Lufttemperatur)

T_{BL}: genäherte Oberflächentemperatur

T_{GEM}: gemessene Temperatur

ΔT: gemessene Temperaturdifferenz ($T_{Luft} - T_{GEM}$)

(Mit Oberflächentemperatur ist immer die genäherte Oberflächentemperatur gemeint)

Zur Reproduzierbarkeit der Messungen ist folgendes zu sagen: Der Winkel zum Anlegen des Thermoelementes ist von der Form der Spitze gegeben und somit bestimmt.

Die Thermoelementdrähte hatten einen Durchmesser von 0,1 mm. Die Lötstelle selbst war kleiner als 0,5 mm (grösste Ausdehnung).

Der Wind

Es wurden Windgeschwindigkeitsfelder in der Ebene des Blattmodelles aufgenommen. Die Strömung ohne Blattmodell war turbulent. Als mittlere Geschwindigkeit wurde das arithmetische Mittel der Beträge der Vektoren parallel der Blattoberfläche und parallel zur Achse des Ventilatorrades genommen.

Das Blattmodell

Das Blattmodell bestand aus weissem Filterpapier (Sihl Blotting). Das Wasser musste über einen Filterpapierstutzen von einem bestimmten Niveau hochgesogen werden. So konnte die Überwindung einer Höhendifferenz, wie sie für die meisten Pflanzen besteht, simuliert werden.

Für den Wasserbedeckungsfaktor α (nach K. Raschke) kann näherungsweise eins gesetzt werden. Oder anders, der innere Widerstand für den Wasserdampf des Modells war ungefähr null (Fig. 5).

Mit Hilfe dieser Blattmodelle wurden die Abhängigkeiten der Wärme übergangszahl h_c und Wasserdampfübergangszahl h_T von Windgeschwindigkeit und Blattdimensionen bestimmt. Daraus lassen sich die Grenzschichtwiderstände für Wasserdampf- und Wärmeübergang errechnen.

2. *Überprüfung der Messmethode und Bestimmung der Grenzschichtwiderstände in Abhängigkeit von Blatt-Dimension und Windgeschwindigkeit*

a) Abhängigkeit von h_c und h_T von der Windgeschwindigkeit (Fig. 1)

Um h_c zu bestimmen, wurde die Energiebilanz für Ober- oder Unterseite beigezogen.

$$L_\Sigma - V + h_c \Delta T = 0$$

L_Σ ist die Strahlungbilanz, V der Wasserdampfübergang und ΔT die Temperaturdifferenz zwischen Blattmodelloberflächentemperatur und Lufttemperatur. L_Σ und V haben die Dimension cal/cm^2 min. Die Bilanzgleichung kann nach K. Raschke (1956) auch etwas anders geschrieben werden.

$$3{,}8\ \sigma\ T_L^3\ \Delta T - \frac{\alpha\ h_T\ (E\text{-}e)}{a} + h_c\ \Delta T = 0$$

$\frac{1}{a}$ ist bei konstantem Luftdruck und konstanter Temperatur eine Konstante. Diese Konstante wurde nach der Formel

$$a = \frac{c_p\ p}{d\ 0{,}690} \left(\frac{760}{p}\right)^{0{,}288} \quad \text{berechnet.}$$

c_p ist die spezifische Wärme der Luft bei konstantem Druck, d die Verdampfungsenthalpie des Wassers bei der Temperatur der wasserabgebenden Oberfläche, p der Luftdruck in Torr. E ist der Sättigungsdampfdruck bei Oberflächentemperatur, e der Partialdruck des in der Luft enthaltenen Wasserdampfes ebenfalls in Torr. α der Wasserbedeckungsfaktor. Nach Raschke (1956) ist $|h_c| = |h_T|$. Nach Slatyer (1967) $|h_T| = 1{,}1\,|h_c|$. Es tauchte die Frage auf, wo die Oberflächentemperatur gemessen werden soll, um die mittleren h_c zu bestimmen. Da die Beträge von h_c und h_T nicht oder nur wenig voneinander abweichen, und die bis jetzt gefundenen Beziehungen für h_c und h_T ähnlich sind, wurde zuerst h_T bestimmt. e wurde konstant gehalten, E und α als konstant angenommen. Dann wurden Blattmodelle mit konstanter Breite und variabler Länge gebaut. Aus den erhaltenen Ergebnissen konnte der ungefähre Ort des mittleren Wasserdampfübergangs bestimmt werden. Dieser Ort wurde auch zur Messung des mittleren Wärmeübergangs benützt. E konnte nun nach der gemessenen Oberflächentemperatur korrigiert werden. α ist ungefähr eins und im untersuchten Messbereich annähernd konstant. (Fig. 5).

Für zwei rechteckige Blattmodelle 1,4 cm x 7,8 cm und 5,4 cm x 7,8 cm wurde für die Wärmeübergangszahl

$$h_c = \text{const}_1\ v^{0,67} \quad \text{gefunden.}$$

Für die Wasserdampfübergangszahl

$$h_T = \text{const}_2\ v^{0,5} \quad \text{(Fig. 1)}$$

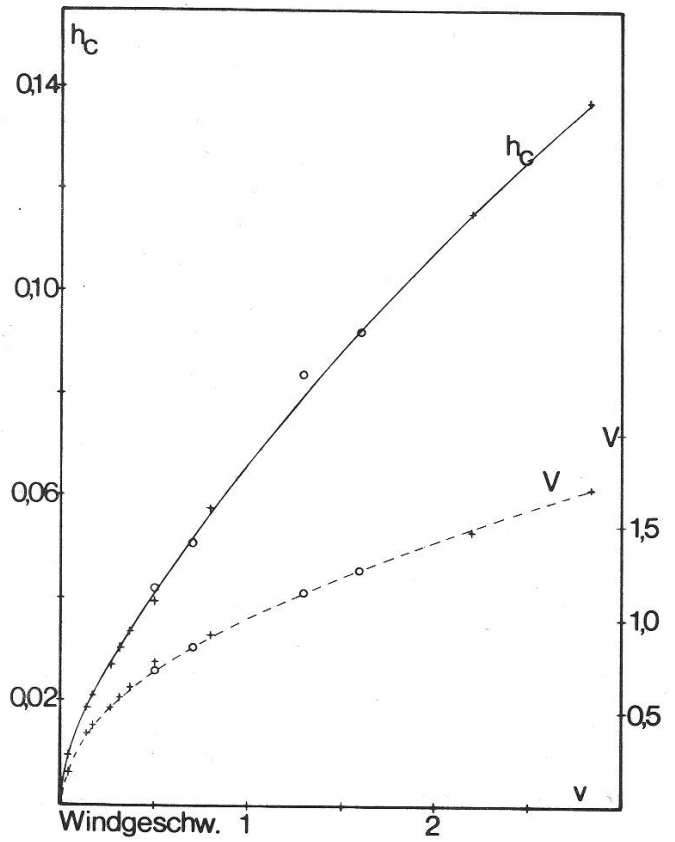


Fig. 1

Abhängigkeit der Wärmeübergangszahl h_c (cal/cm² min grad) und des Wasserdampfüberganges V (cal/cm² min) von der Windgeschwindigkeit v (m/s). (Die Werte für h_c gelten für 1 = 7,8 cm, b = 5,4 cm. Für V wurde (const. (E-e) = 1 gesetzt.)

b) Abhängigkeit von h_c und h_T von der Blattbreite b (Fig. 2)

Untersuchungsobjekte waren rechteckige Blattmodelle mit der konstanten Länge von 7,8 cm. Die Breiten 5,4 cm, 4,4 cm, 3,4 cm, 2,4 cm, 1,4 cm. Die Exponenten lagen zwischen −0,20 bis −0,25. (Die Länge ist immer die Dimension parallel der Anströmrichtung).

$$h_c = \text{const}_3\ b^{-0,2(5)} \qquad (\bar{v} = 0,4\ \text{m/s})$$
$$h_T = \text{const}_4\ b^{-0,2(5)}$$

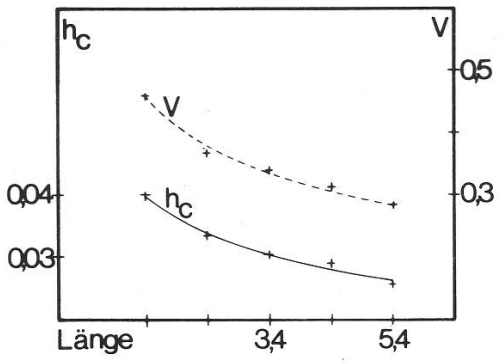


Fig. 2

Abhängigkeit der Wärmeübergangszahl h_c (cal/cm² min grad) und des Wasserdampfübergangs V (cal/cm² min) von der Breite b (cm) des Fliessblattmodells. (Länge 1 = 7,8 cm).

c) Abhängigkeit von h_c und h_T von der Blattlänge 1 (Fig. 3)

Es wurden rechteckige Blattmodelle mit der konstanten Breite von 7,8 cm verwendet. Die Längen: 5,4 cm, 4,4 cm, 3,4 cm, 2,4 cm, 1,4 cm.

$$h_c = \text{const}_5\ 1^{-0,30} \qquad (\bar{v} = 0,4\ \text{m/s})$$
$$h_T = \text{const}_6\ 1^{-0,35}$$

Die Energiebilanz kann nun in der Form

$$3,8\ \sigma\ T_L^3\ \Delta T - \frac{\alpha\ K_1\ 1^{-0,35}\ b^{-0,2(5)}\ v^{0,50}\ (E-e)}{a} + K_2 1^{-0,3} b^{-0,2(5)} v^{0,67} \Delta T = 0$$

geschrieben werden.

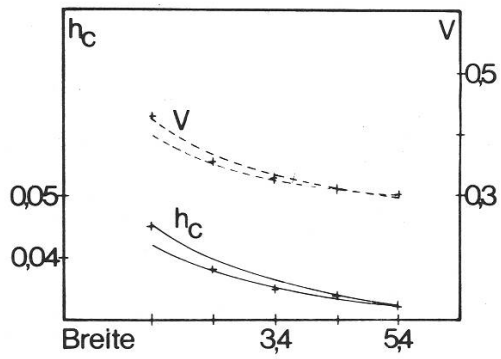


Fig. 3

Abhängigkeit der Wärmeübergangszahl h_c (cal/cm² min grad) und des Wasserdampfübergangs V (cal/cm² min) von der Länge 1 (cm) des Fliessblattmodells. (Breite b = 7,8 cm).

Es bleibt noch die Konstanten K_1 und K_2 zu bestimmen. Die Werte können aus den untenstehenden Tabellen entnommen werden. Es wurden die Fälle $1 > b$ und $1 < b$ unterschieden.

Tab. 1

$1 > b$	K_2	K_1	
		$h_T = 1{,}0 h_c$	$h_T = 1{,}1 h_c$
$b^{-0,25}$	0,0088	0,02312	0,02543
$b^{-0,20}$	0,0081	0,02125	0,02338

Tab. 2

$b > 1$	K_2	K_1	
		$h_T = 1{,}0 h_c$	$h_T = 1{,}1 h_c$
$b^{-0,25}$	0,0063	0,01389	0,01528
$b^{-0,20}$	0,0057	0,01254	0,01379

K. Raschke (1956) erhält mit dem Ansatz

$$h_c = K\, x^{-0,3}\, v^{0,5},$$

wobei x die Dimension parallel zur Anströmrichtung ist, für $b > 1$ $K = 0{,}00776$, für $1 > b$ $K = 0{,}00675$.

Gates (1968) erhält mit dem Ansatz

$$h_T = K\, x^{-0,5}\, v^{0,5},$$

wobei x die kürzere Dimension ist, $K = 0{,}01372$.

Die Werte für die Konstante wurden nach der Gleichung

$$h_T = \frac{2{,}88 \cdot 10^{-4}}{R_G} = \frac{c_p\, £}{R_G} \qquad (£\text{: Dichte der Luft})$$

(R_G ist der Grenzschicht-Transpirationswiderstand) berechnet.

Für $h_c = K\, x^{-0,5}\, v^{-0,5}$ erhält er $K = 0{,}0057$. Diese Werte stimmen überraschend gut mit den Werten in Tab. 2 für $b^{-0,20}$ überein.

Gates führt für den Transpirationsterm auch die zweite Blattdimension ein.

$$V = \frac{\alpha\, K\, l^{-0,35}\, b^{-0,20}\, v^{0,55}\, (E-e)}{a} \qquad (\alpha = 1)$$

Bis auf die Unsicherheit bei b und den etwas grösseren Exponenten bei v (0,55 anstelle von 0,50) stimmt die gefundene Beziehung sehr gut mit der von Gates überein.

Er erhält für

$b \gg 1$ oder $1 = b > 5$ cm	$K_1 = 0{,}01646$
$1 \gg b$ oder $1 = b \leqslant 5$ cm	$K_1 = 0{,}02215$
Für die Konvektion	$C = K_2\, l^{-0{,}5}\, v^{0{,}5}$
$b \gg 1$ oder $1 = b > 5$ cm	$K_2 = 0{,}0050$
$1 \gg b$ oder $1 = b \leqslant 5$ cm	$K_2 = 0{,}0081$

Als letzter Versuch am Filterpapiermodell wurde das Verhalten von α bei nicht konstanter Luftfeuchtigkeit untersucht. In den ersten 40 min. wurde die relative Luftfeuchtigkeit von 32% auf 71% erhöht, anschliessend innerhalb von 60 min. wieder auf 34% herabgesetzt. Während dieser 100 min. wurde ständig die Temperaturdifferenz ΔT zwischen Oberflächen- und Lufttemperatur registriert. (Fig. 4)

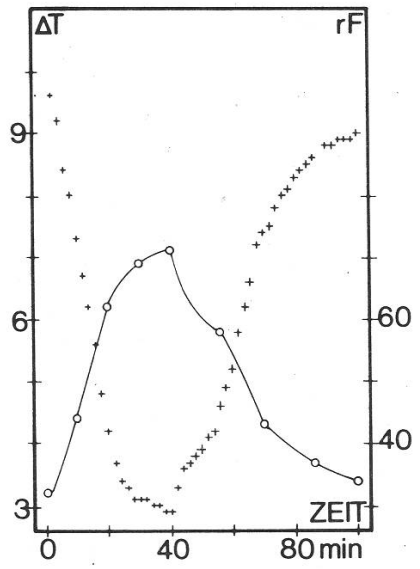


Fig. 4

Zeitliche Änderung der Temperaturdifferenz (^{0} K) (Luft-Fliessblattmodelloberfläche) in Abhängigkeit der zeitlichen Änderung der relativen Luftfeuchtigkeit rF (%). Zeit (min) 0—0: rel. Luftfeuchtigkeit +: Temperaturdifferenz.

Es gibt keine Hinweise, dass sich das Blattmodell, mit diesen kleinen Änderungen der rel. Luftfeuchtigkeit pro Zeiteinheit, weit vom Gleichgewichtszustand entfernt. Näherungsweise darf also für jeden beliebigen Punkt die Bilanzgleichung, die Gleichgewicht voraussetzt, angewendet werden. Das Gleiche gilt für ein Pflanzenblatt.

Trägt man auf der Abszisse die Differenz (E-e) und auf der Ordinate V in cal/cm^2 min auf, wobei V aus der Energiebilanz berechnet wurde, erhält man eine lineare Beziehung. Die Annahme $\alpha = 1$ darf näherungsweise verwendet werden. Betrachtet man das Blattmodell als Psychrometer, ist α als konstant definiert und das Durchlaufen von Gleichgewichtszuständen bewiesen. (Fig. 5).

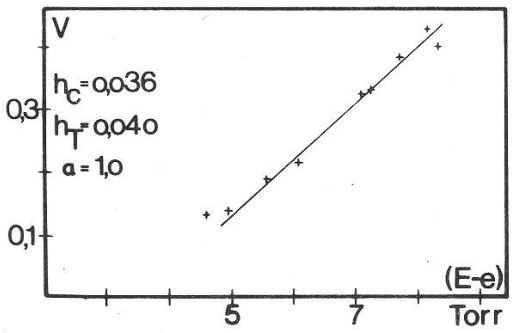


Fig. 5

Wasserdampfübergang V (cal/cm² min) (berechnet aus der Energiebilanz) in Abhängigkeit der Dampfdruckdifferenz (E-e) (Torr) (nasses Fliessblattmodell-Luft). (Werte aus Fig. 4).

C. Messungen am Pflanzenblatt

1. Die Versuchspflanze

Als Versuchspflanze diente *Fittonia argyroneura* Coëm. *(Acanthaceae).* Stecklinge mit Adventivwurzeln wurden in Nährlösung nach Knop, die mit einer A-Z-Lösung nach Hoagland angereichert wurde, gezogen. Gutes Wachstum war festzustellen bei 1/10 der Stammlösungskonzentration. *Fittonia* ist in Peru endemisch. Ihre Blätter sind bifazial gebaut. Die Orientierung auf der Blattoberfläche wird durch die weisse netzartige Nervatur erleichtert. Da die Blätter hypostomatisch gebaut sind, wurde der Gefahr der mechanischen Beeinflussung der Spaltöffnungen durch das Thermoelement ausgewichen. Neben andern Haaren besitzt *Fittonia* Drüsenhaare mit meist 4-zelligen Köpfchen. Die Spaltöffnungen befinden sich auf kleinen Erhebungen. Diese Anordnung soll nach Biebl-Germ für Feuchtigkeitspflanzen typisch sein. Bei zu langer Dunkelheit legen sich die Blätter, Blattoberseite gegen Blattoberseite aneinander. Bei zu langer Belichtung rollen sich die Blätter, Spitze nach unten, ein. Weiter zeigte die Pflanze in Extremsituationen sehr starkes Welken. Bei Normalisierung der Aussenbedingungen werden die Blätter wieder turgeszent.

2. Verwendete Berechnungsmethode

Die Widerstände

Dem Wasserdampfstrom von den Zellen bis in die freie Atmosphäre werden verschiedene Widerstände entgegengesetzt. Vom Übergangsniveau von Wasser zu Wasserdampf der Mesophyllzellen bis in die Interzellularen wirkt R_M. Die Interzellularen selbst bilden den Widerstand R_I. R_S ist der Transpirationswiderstand des Porus der Spaltöffnungen. Von der Blattoberfläche bis in die ungestörte Atmosphäre muss noch der Grenzschichtwiderstand R_G überwunden werden.

Diese Widerstände werden als in Serie geschalten angenommen. Sie bilden zusammen die Widerstände für die stomatäre Transpiration.

Vom Übergang von Wasser zu Wasserdampf der Epidermis bis in die ungestörte Atmosphäre wirken eventuell die Membranen, ein Teil der Zellwände selbst, die Kutinschicht und die Kutikula (sie werden zusammen als R_C bezeichnet) als kutikuläre Widerstände. Wieder muss auch noch der Grenzschichtwiderstand R_G überwunden werden.

Für den Widerstand R_o der Blattoberseite von *Fittonia* gilt:

$R_{Co} = R_{BLo}$ (R_{BLo}: Summe der im Blatt wirkenden Widerstände der Oberseite)

$R_G + R_{BLo} = R_o$

$R_G + R_{Co} = R_o$ (1)

Für den Widerstand R_u der Blattunterseite gilt:

$R_{MIu} + R_{Su} = R_{MSu}$ (Annahme: $R_M + R_I = R_{MI}$)

$1/(1/R_{MSu} + 1/R_{Cu}) = R_{BLu}$ (R_{BLu}: Summe der im Blatt wirkenden Widerstände der Unterseite)

$R_G + R_{BLu} = R_u$ (2)

R_{MSu} und R_{Cu} wurden als parallel geschalten angenommen. Für die Ausrechnung des Gesamtwiderstandes ΣR wurde $R_{Cu} = R_{Co} = R_C$ vorausgesetzt.

$1/(1/R_o + 1/R_u) = \Sigma R$ (3)

Die Bezeichnung der Widerstände und das elektrische Schaltbild wurden von K. Raschke (1958) übernommen.

Für die Berechnung von R_{Su} wurde die Formel

$R_{Su} = \frac{d}{D\,a\,b\,\pi\,n}$, zitiert nach G.G.J. Bange (1953), verwendet.

Alle andern Widerstände des Spaltöffnungsapparates sind im Vergleich zum Widerstand des Porus zu vernachlässigen. Eine gegenseitige Beeinflussung der Mikrodampfkuppen über den Stomata wurde ausgeschlossen.

a und b sind die längere und kürzere Halbachse der für den Porus postulierten Ellipse, d die Tiefe des Porus, n die Anzahl Spaltöffnungen pro cm^2 und D die Diffusionskonstante für Wasserdampf in Luft. ($D = 16{,}9\ cm^2/min$).
Für *Fittonia:* $a = 2{,}7\ \mu$, $d = 2\ \mu$, $n = 12275$ pro cm^2.

Es wurde versucht, die Spaltenweite mit einem Auflichtmikroskop zu messen. Es zeigte sich bald, dass der Umfang der Stichproben für einen definierten Zustand zu klein war. Deshalb wurden Abdrücke mit Collodium hergestellt. So konnten verschiedene unabhängige Stichproben für ein und denselben Zustand genommen werden. Es wurden jeweils 6 x 50 Messungen für einen Zustand gemittelt.

Weiter musste der örtliche Grenzschichtwiderstand der Messstelle bestimmt werden. Da der Grenzschichtwiderstand nur von der Windgeschwindigkeit und der Geometrie des Blattes abhängig ist, konnte er an einem Fliessblattmodell bestimmt werden. $R_G \cong 0{,}03$ min/cm. Als unbekannte Widerstände blieben R_C und R_{MIu}. Da für die verschiedenen Öffnungszustände der Stomata jeweils die Energiebilanz aufgenommen wurde, konnte über α der Gesamtwiderstand ΣR berechnet werden.

Zwischen Blattober- und Blattunterseite wurde experimentell keine Temperaturdifferenz gefunden, deshalb ist $L\Sigma$ und $h_c\,\Delta T$ für beide Seiten gleich.

$$\frac{2a\,(L\Sigma + h_c\Delta T)}{h_T\,(E\text{-}e)} = \alpha_1 + \alpha_2 = \alpha$$

$$\frac{R_G}{\alpha} = \Sigma R \qquad \left(\frac{\alpha\, h_T\,(E\text{-}e)}{a} = \frac{c_p\, £\,(E\text{-}e)}{a\,\Sigma R}\right)$$

Aus Gleichung 1–3 ergibt sich eine Gleichung des untenstehenden Gleichungssystems (4).

$$R_C^2(\Sigma R_1 - R_{Su1} - R_{MIu} - R_G) + R_C(2\,\Sigma R_1 R_G + 2\,\Sigma R_1 R_{MIu} + 2\,\Sigma R_1 R_{Su1} -$$

$$2\,R_G R_{Su1} - 2\,R_G R_{MIu} - R_G^2) + (R_{MIu} + R_{Su_1})\,(2\,\Sigma R_1 R_G - R_G^2) = 0$$

$$R_C^2(\Sigma R_2 - R_{Su2} - RMIu - R_G) + R_C(2\,\Sigma R_1 R_G + 2\,\Sigma R_2 R_{MIu} + 2\,\Sigma R_2 R_{Su2} -$$

$$2\,R_G R_{Su2} - 2\,R_G R_{MIu} - R_G^2) + (R_{MIu} + R_{Su_2})\,(2\,\Sigma R_2 R_G - R_G^2) = 0$$

Bekannt: ΣR_1, ΣR_2 aus Energiebilanz, R_{Su1}, R_{Su2} gemessene Porenweite.
Unbekannt: R_C, R_{MIu}.

In der bisherigen Form der Energiebilanz wurden die Beträge für die Energie des Stoffwechsels gleich konst = 0 gesetzt. Als Hauptanteil soll die Atmung betrachtet werden. Bei 30°C kann eine mittlere O_2-Aufnahme von 500 µl pro g Frischgewicht und Stunde angenommen werden (E. Eichenberger, 1952). Das ergibt pro cm^2 Blatt mit einer Oberfläche von ca. 2 cm^2 (Annahme: 30% der produzierten Energie wird als Wärme abgegeben) 0,00018 cal/min. Im Extremfall (ΔT = 0,04°C) ist der Fehler für Σ R 10%. Für $\Delta T > 0{,}15$°C bleibt der Fehler unter 5%.

3. Vorgeschichte

Die Frage tauchte auf: Ändern sich die Widerstände der Blätter bei verschiedener Vorgeschichte? Wenn ja, welche und wie.

Die einzelnen Pflanzen wurden nach der Blattgrösse ausgesucht, damit nicht immer wieder der örtliche Grenzschichtwiderstand bestimmt werden musste. *Fittonia* bildet immer zwei Blätter gleichzeitig. Die Messstelle selbst wurde immer anatomisch am selben Ort gewählt. Dazu symmetrisch in Bezug auf die Mittelrippe eine zweite. Es stellte sich heraus, dass in Bezug auf die Temperaturdifferenz zwischen Blattoberflächen- und Lufttemperatur die Punkte ebenfalls symmetrisch in Bezug auf die Mittelrippe liegen. So konnten pro Pflanze vier vergleichbare Punkte definiert werden. Es wurden je an fünf Pflanzen vor und nach den Vorgeschichten mit hoher und mit tiefer rel. Luftfeuchtigkeit je 20 Messungen (30°C, 25%, 0,4 m/s) gemacht. Es zeigte sich, dass die Endwerte unabhängig von den Anfangswerten waren. Die Endwerte streuten nur noch (die ungünstigsten

Fälle angenommen) ± 17,7% für die $(D_H H_H)_n$ - Vorgeschichte und ± 13,3% für die $(D_T H_T)_n$ - Vorgeschichte um die Mittelwerte. (Erklärung der Symbole siehe unten). Die Pflanzen waren also vertauschbar. somit auch zu vergleichen.

Vorgeschichte 1

rel. Luftfeuchtigkeit:	25%
Lufttemperatur:	30°C
Beleuchtungsstärke:	3000 Lux oder 0 Lux jeweils 21 h
Induzierte Windgeschwindigkeit:	0 m/sec

Für 3000 Lux wird das Symbol H, für 0 Lux D verwendet.
Die rel. Luftfeuchtigkeit (25%) wird als Index T beigefügt.
H_T, D_T sind die beiden Möglichkeiten für Vorgeschichte 1.

Vorgeschichte 2

rel. Luftfeuchtigkeit:	grösser als 80%
Lufttemperatur:	30°C
Beleuchtungsstärke:	3000 Lux oder 0 Lux jeweils 21 h
Induzierte Windgeschwindigkeit:	0 m/sec

Für die rel. Luftfeuchtigkeit grösser als 80% wurde der Index H verwendet.
Die beiden Möglichkeiten H_H und D_H.

Die Vorgeschichten unterscheiden sich also nur durch die rel. Luftfeuchtigkeit. Die Beleuchtung wurde jeweils $1^1/_2$ h vor Versuchsbeginn ausgeschaltet. Sie bestand aus 6 Leuchtstoffröhren (30 W). (Sylvania standard / 4500° White, Philips TLD/TLAD 34).

Die Messungen wurden alle bei 30°C im Dunkeln bei einer mittleren Windgeschwindigkeit von 0,4 m/sec durchgeführt.

Zuerst wurde eine H_T-Pflanze bei 25% rel. Luftfeuchtigkeit 48 h untersucht. Sie zeigte keine tagesperiodischen Schwankungen. Darauf eine D_H-Pflanze in 24% Luftfeuchtigkeit gebracht und ihr Verhalten gemessen (Fig. 6). Weiter eine H_T-Pflanze in ~ 60% rel. Luftfeuchtigkeit gebracht (Fig. 7).

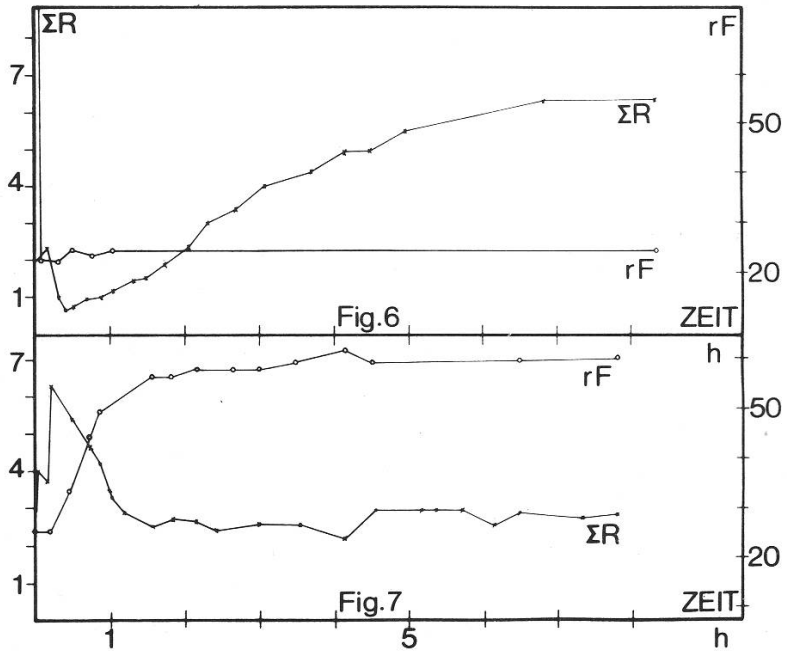


Fig. 6/7

Fig. 6 Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) einer D_H-Pflanze bei rascher Senkung der rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) und Fig. 7 Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) einer H_T-Pflanze bei relativ raschem Anstieg der rel. Luftfeuchtigkeit rF (%). Zeit (h).

Die D_H-Pflanze zeigt zuerst ein deutliches Absinken von ΣR, dann ein zuerst stärkeres, dann schwächeres Ansteigen. Umgekehrt zeigt die H_T-Pflanze erst einen starken Anstieg von ΣR, um dann wieder zu einem niederen konstanten Wert zu gelangen. Diese beiden Verhalten sind direkt miteinander vergleichbar, weil es sich in beiden Fällen um die gleiche Pflanze und die gleiche Messstelle handelt.

Eine D_H-Pflanze in über 80% rel. Luftfeuchtigkeit zu untersuchen, war aus technischen Gründen nicht möglich.

Die gleichen Versuche mit einer D_T- und einer H_H-Pflanze ergaben als einziges Ergebnis, dass das Licht unter diesen Bedingungen Vorgänge auslöst, die nach $1\frac{1}{2}$ h Dunkelheit mit diesen Messungen nicht mehr direkt nachgewiesen werden können.

Als weiterer Schritt wurde die rel. Luftfeuchtigkeit innerhalb der Versuche verändert. Innerhalb von 40 Minuten stieg die rel. Luftfeuchtigkeit von 21–31% bis 50–59%, darauf wurde sie innerhalb von 60 Minuten wieder auf 25–35% reduziert.

Die Vorgeschichten wurden wie folgt verändert:

$D_T\ H_H\ D_H\ H_T$	(Fig. 8)
$DH\ H_T\ D_T\ H_H$	(Fig. 9)
$H_T\ D_H\ H_H\ D_T$	(Fig. 10)
$H_H\ D_T\ H_T\ D_H$	(Fig. 11)

Fig. 12 zeigt die Maxima, Minima und die Werte von ΣR beim erstmaligen Erreichen von 30% rel. Luftfeuchtigkeit.

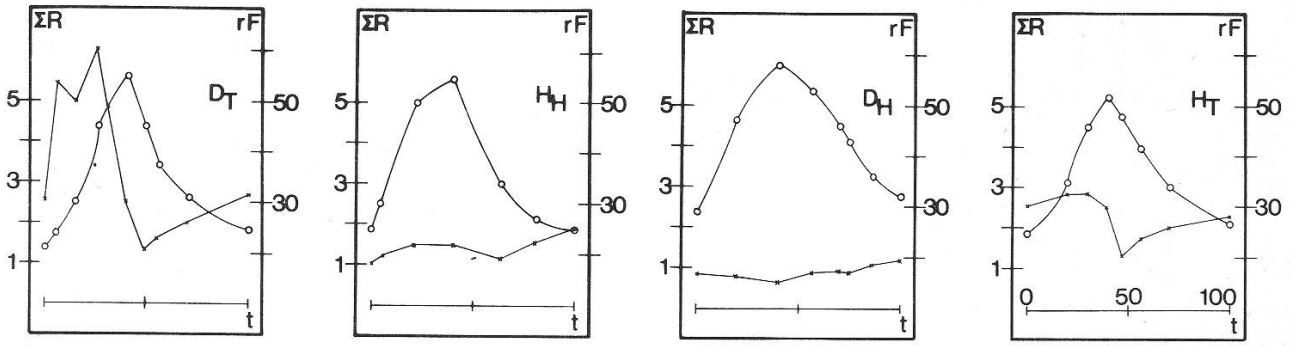


Fig. 8

Zeitliche Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) bei zeitlich ändernder rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten.
0–0: rel. Luftfeuchtigkeit. +–+: Gesamtwiderstand. t: Zeit (min) Vorgeschichten: ($D_TH_HD_HH_T$)

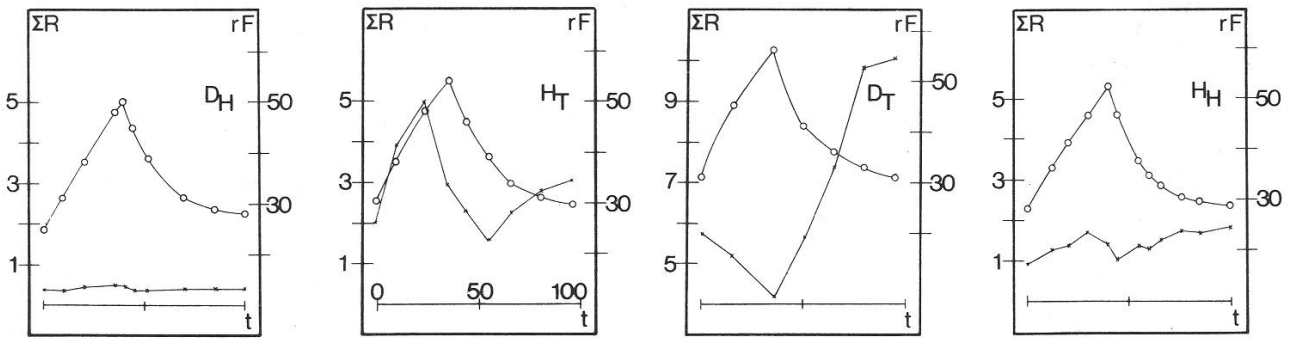


Fig. 9

Zeitliche Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) bei zeitlich ändernder rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten.
0–0: rel. Luftfeuchtigkeit. +–+: Gesamtwiderstand. t: Zeit (min) Vorgeschichten: ($D_H H_T D_T H_H$)

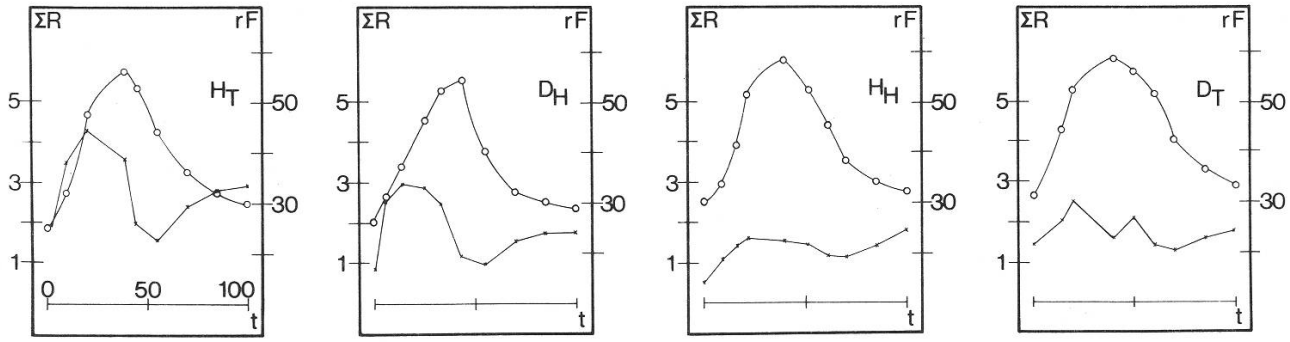


Fig. 10

Zeitliche Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) bei zeitlich ändernder rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten.
0–0: rel. Luftfeuchtigkeit. +–+: Gesamtwiderstand. t: Zeit (min) Vorgeschichten: ($H_T D_H H_H D_T$)

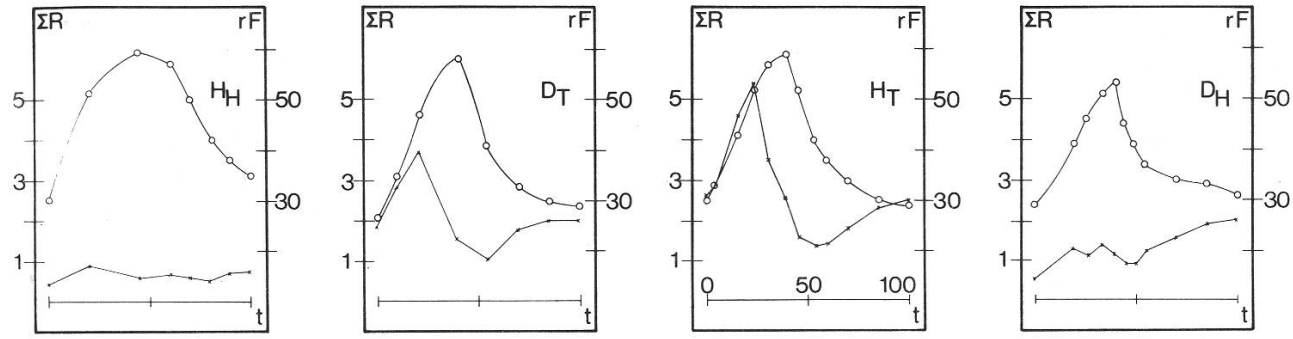


Fig. 11

Zeitliche Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) bei zeitlich ändernder rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten.
0–0: rel. Luftfeuchtigkeit. +–+: Gesamtwiderstand. t: Zeit (min) Vorgeschichten: ($H_H D_T H_T D_H$)

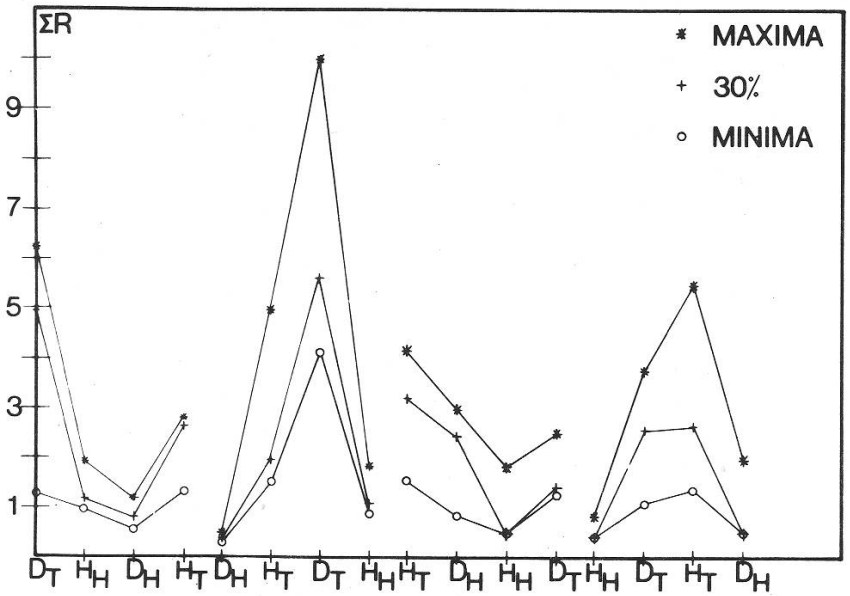


Fig. 12

Maxima, Minima und Werte beim erstmaligen Erreichen von 30% rel. Luftfeuchtigkeit des Gesamtwiderstandes (min/cm) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten. Werte aus Fig. (8–11).

Nach je vier verschiedenen Vorgeschichten wurde die Pflanze wieder für $2^1/_2$ Tage ins Tropenhaus an ihren ursprünlichen Standort gebracht, um ihr eine Erholungspause zu gönnen und um möglichst einen ähnlichen Startpunkt zu gewähren.

Die Ergebnisse führten zu folgenen Arbeitshypothesen:

1. Mindestens ein Widerstand ist von der Vorgeschichte abhängig.
   a) Vorgeschichte 1 setzt ΣR herauf.
   b) Vorgeschichte 2 senkt ΣR des Blattes.
2. Die Vorgänge sind reversibel.

Da nicht nur die unmittelbare Vorgeschichte den Verlauf beeinflusst, muss es sich um relativ langsame Vorgänge handeln. Eine H_TD_T- oder D_TH_T-Vorgeschichte setzt den Gesamtwiderstand ΣR mehr herauf als eine H_HD_T-, D_HH_T- oder eine D_T-Vorgeschichte allein.

Weiter muss mit einem zeitlich eng begrenzten Maximum von ΣR gerechnet werden. D_T in Fig. 9.

Um diese Hypothesen zu prüfen, wurden folgende Vorgeschichten mit zwei neuen Pflanzen durchgespielt:

a) D_T, H_T, D_T, H_T, D_T, H_T, D_T, H_T, D_T, H_T
b) D_H, H_H, D_H, H_H, D_H, H_H, D_H, H_H, D_H, H_H (Fig. 13–16)

In Fig. 17 sind die Maxima, Minima und die Werte von ΣR beim erstmaligen Erreichen von 30% rel. Luftfeuchtigkeit zusammengestellt.

Also a) nur mit tiefer, b) nur mit hoher rel. Luftfeuchtigkeit. Für a) wurde ein jüngeres Blatt als für b) verwendet, da die Endaussage vom Alter unabhängig sein sollte.

Zum ersten Versuch kam die Pflanze direkt aus dem Tropenhaus. Das postulierte Maximum tritt bei a) nach drei definierten Vorgeschichten in Erscheinung. Auch die andern Aussagen werden bestätigt.

Die Frage blieb: Welche Widerstände sind für dieses Verhalten verantwortlich? Je zwei neue Pflanzen wurden 10 Tage in Vorgeschichten mit hoher resp. tiefer rel. Luftfeuchtigkeit gezogen. Alle vier wurden darauf in 28% rel. Luftfeuchtigkeit gebracht. Es konnten nun für die Pflanzen mit $(D_H, H_H)_n$ zwei Punkte während der raschen Regeltätigkeit herausgegriffen und die dazugehörenden Collodiumabzüge ausgemessen werden. Die Werte wurden in das Gleichungssystem (4) eingesetzt. Heraus kam R_C, R_{MIu}. (Voraussetzung war, dass sich weder R_C noch R_{MIu} während der Zeit der Spaltenbewegung ändern).

Da $(D_T, H_T)_n$-Pflanzen zu kleine Differenzen der Porenweiten zeigten, mussten die Stomata mit Hilfe von Licht (11000 Lux) dazu gezwungen werden, die Spalten zu öffnen. Bei der darauffolgenden Schliessbewegung konnten wieder zwei Zustände mit den entsprechenden Collodiumabzügen herausgenommen werden. (Voraussetzung wie oben). R_C und R_{MIu} konnten berechnet werden.

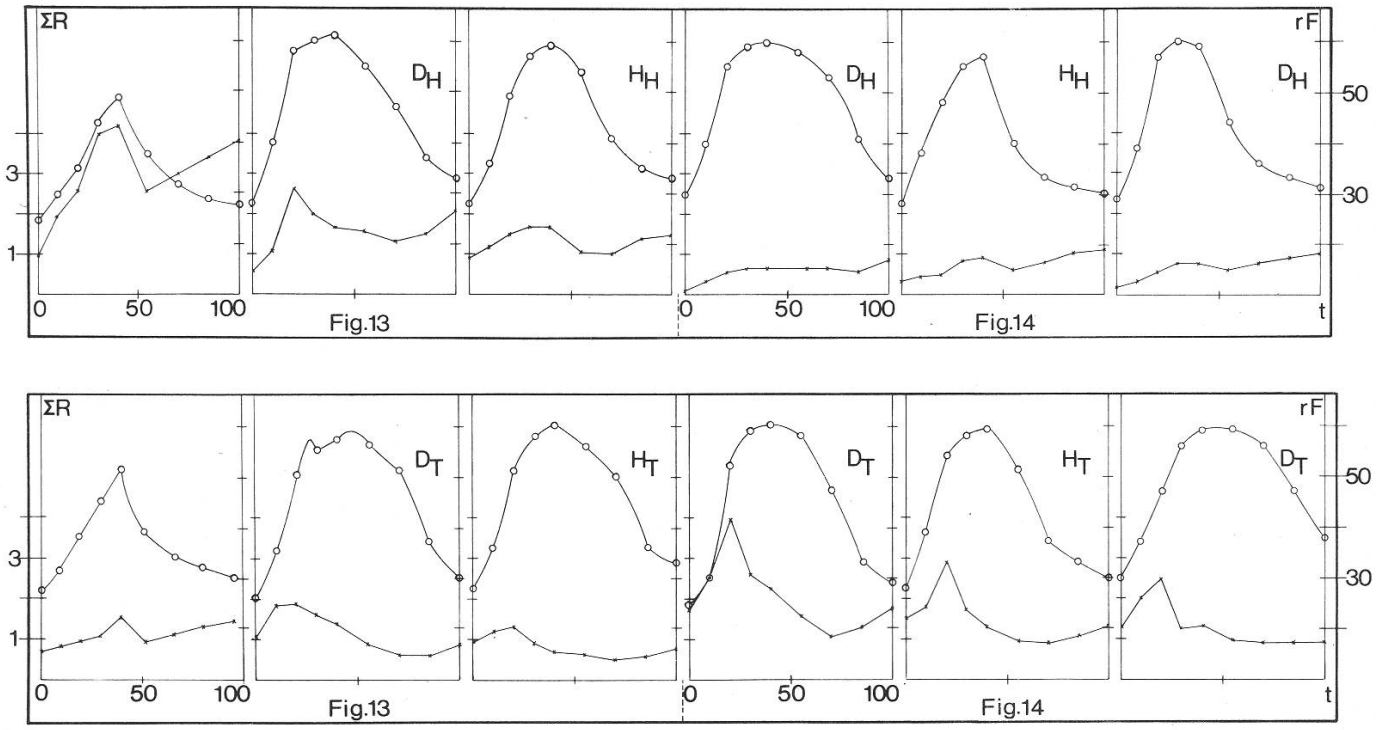


Fig. 13/14

Zeitliche Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) bei zeitlich ändernder rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten.
0–0: rel. Luftfeuchtigkeit. +–+: Gesamtwiderstand. t: Zeit (min)

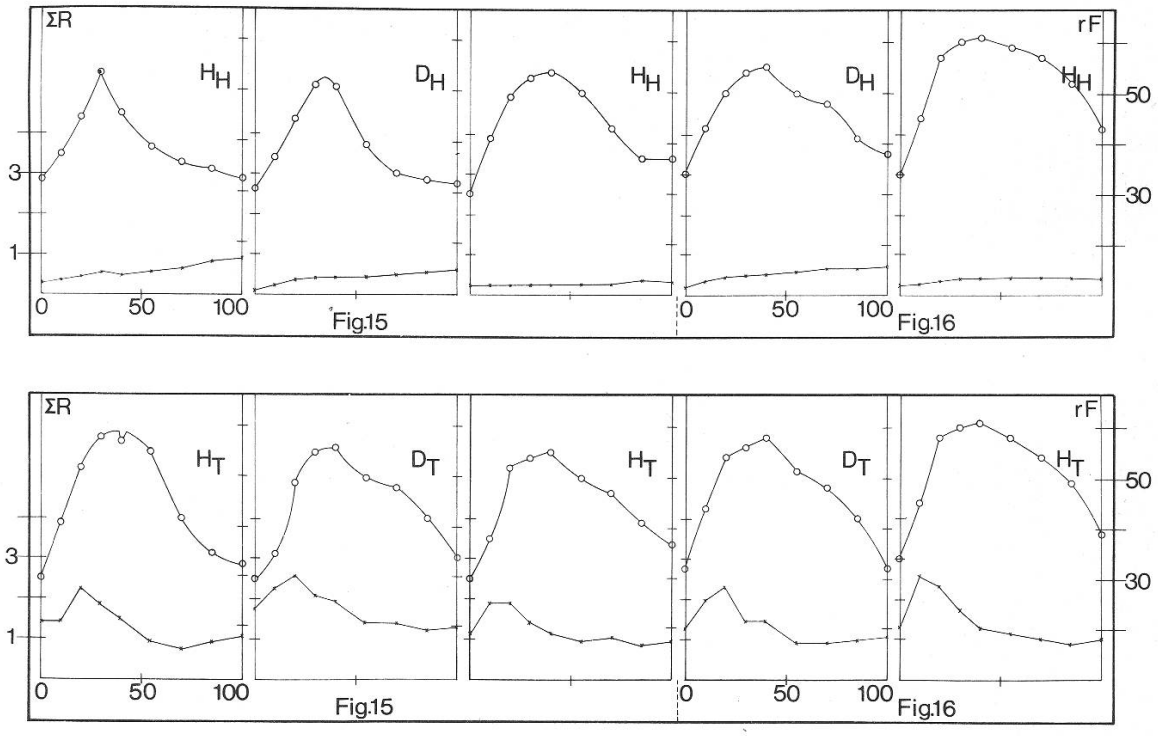


Fig. 15/16

Zeitliche Änderung des Gesamtwiderstandes (min/cm) bei zeitlich ändernder rel. Luftfeuchtigkeit rF (%) in Abhängigkeit verschiedener Vorgeschichten.
0–0: rel. Luftfeuchtigkeit. +–+: Gesamtwiderstand. t: Zeit (min)

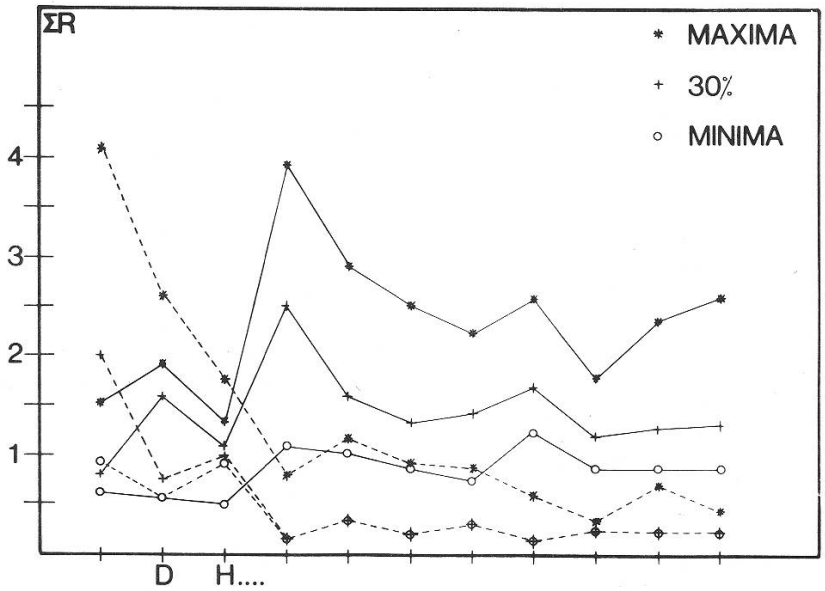


Fig. 17

Maxima, Minima und Werte beim erstmaligen Erreichen von 30% rel. Luftfeuchtigkeit des Gesamtwiderstandes (min/cm) in Abhängigkeit der Vorgeschichten.
Abszisse: Beginn des regelmässigen Dunkel-Hell-Wechsels mit D H.... markiert.
– – – –: $(D_H H_H)_n$-Pflanze. ———: $(D_T H_T)_n$-Pflanze.
Werte aus Fig. (13–16).

Das Auflösungsvermögen des verwendeten Mikroskops reicht aus , um Punkte, die noch 0,4 μ auseinander liegen, als getrennte Punkte zu sehen. Deshalb muss für „geschlossene" Spaltöffnungen über ein Intervall von 0,0 μ – 0,4 μ diskutiert werden.

Fig. 18 zeigt die erhaltenen Funktionen:

$$R_{MIu_n} = f(R_{C_n})\ (R_{Su_n}\ \text{konstant})\ (n = 1...8)$$

(0,0 μ) n = 1 R_{Su} = 0,042 min/cm	ΣR = 0,259 min/cm	$(D_H, H_H)_n$-Pflanze
(0,4 μ) n = 2 R_{Su} = 0,029 min/cm		
(0,0 μ) n = 3 R_{Su} = 2,147 min/cm	ΣR = 0,535 min/cm	
(0,4 μ) n = 4 R_{Su} = 0,057 min/cm		
(0,0 μ) n = 5 R_{Su} = 0,087 min/cm	ΣR = 0,651 min/cm	$(D_T, H_T)_n$-Pflanze
(0,4 μ) n = 6 R_{Su} = 0,039 min/cm		
(0,0 μ) n = 7 R_{Su} = 3,625 min/cm	ΣR = 1,365 min/cm	
(0,4 μ) n = 8 R_{Su} = 0,057 min/cm		

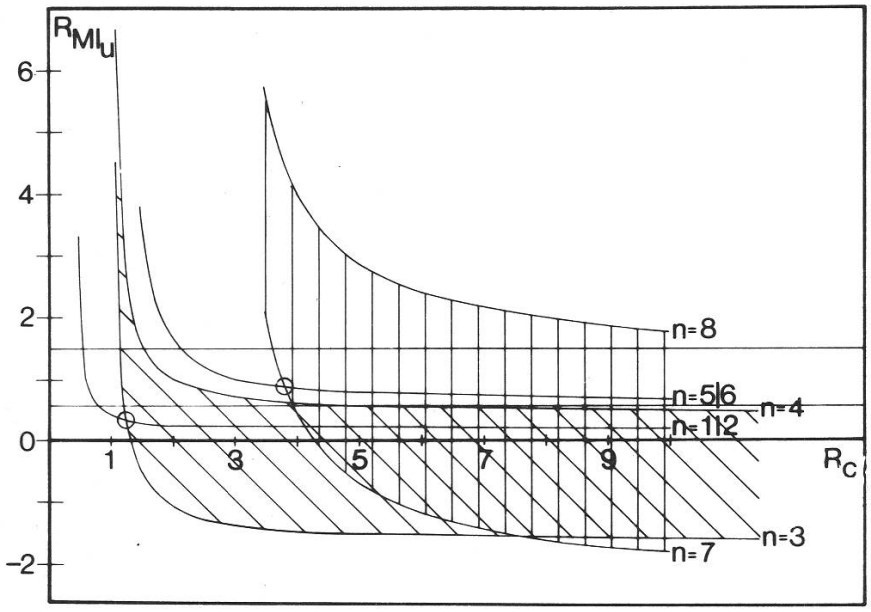


Fig. 18

Mesophyll-Intercellularenwiderstand R_{MI_u} (min/cm) in Abhängigkeit des „kutikulären" Widerstandes R_C (min/cm) bei konstantem stomatären Widerstand R_{S_u} (min/cm).
Werte siehe Text.

4. Versuchsergebnisse

a) Für R_C = const., R_{MIu} = const. gibt es keine gemeinsame physiologisch mögliche Lösung. Neben R_{Su} muss es mindestens noch einen variablen Widerstand geben.

b) R_{MIu} = const., $R_C \neq$ const.
Der kleinste gemeinsame Wert von R_{MIu} liegt, R_C = 20 min/cm, zwischen 0,58 min/cm und 1,49 min/cm.

R_C = 20 min/cm ist der grösste beobachtete Wert. Er ist mit einer grossen Unsicherheit behaftet, da es sich um sehr kleine Temperaturdifferenzen zwischen Blattoberfläche und Luft handelt und ausserdem die Atmungswärme nicht mehr vernachlässigt werden dürfte.

Die Lösungen können in Fig. 18 abgelesen werden. Aus den untenstehenden Experimenten über Schwingungen, die mit der $(D_T, H_T)_n$-Pflanze durchgeführt wurden, ergibt sich ein R_C-Minimum von 3 min/cm und gleichzeitig ein R_{MIu} von 0,2 min/cm. Dieser Zwischenzustand konnte für vier weitere Pflanzen nachgewiesen werden, die auch die Maxima- und Minimawerte für R_C und R_{MIu} zeigten. Somit ist die unter b) gemachte Annahme falsch. R_{MIu} ist abhängig von der Vorgeschichte.

c) R_C = const., $R_{MIu} \neq$ const. Diese Voraussetzung ergibt Lösungen für

$$R_C = 2{,}67 - \infty \text{ min/cm.}$$

Es müsste nun bewiesen werden können, dass Werte $R_C < 2{,}67$ min/cm existieren. Da über das ganze Intervall von 0,0–0,4 μ für „geschlossene" Spaltöffnungen diskutiert werden muss, kann der Beweis nicht direkt erbracht werden. Moroshet hat aber (1970) gezeigt, dass R_C bei Sonnenblumen von der Luftfeuchtigkeit abhängig ist. Somit ist die wahrscheinlichste Lösung, dass sowohl R_C wie auch R_{MIu} von der Vorgeschichte und somit von der rel. Luftfeuchtigkeit abhängig sind. Mögliche Mechanismen für die Änderung von R_{MIu} werden von P.G. Jarvis und R.O. Slatyer (1970) eingehend diskutiert.
Es wurde nun noch für den Spezialfall „geschlossene" Spaltöffnungen = 0 μ, R_C = const. während der Dauer der Schliessbewegung die Änderung von $1/\Sigma R$ in Abhängigkeit der Spaltenweite errechnet. Fig. 19 zeigt, dass sich die Transpiration, bei maximal geöffneten Spalten, um den Faktor 2,4 unterscheidet. Der Haupteinfluss der Regulation liegt im Bereich kleiner Spaltenweiten.
Das Hauptgewicht liegt auf der Anzahl geschlossener Spalten..Zusammenfassend können die Resultate so interpretiert werden, dass schnelle ΣR-Änderung innerhalb der Versuchsdauer von 100 Minuten als Regelungen der Stomata angesehen werden können. Das Niveau der Regelung wird von R_C und R_{MIu} eingestellt, wobei R_C und R_{MIu} unabhängig voneinander eingestellt werden können. R_C und R_{MIu} werden von der rel. Luftfeuchtigkeit beeinflusst. Beide Widerstände nehmen mit fallender relativer Luftfeuchtigkeit zu. Bei geschlossenen Stomata wird aber R_{MIu} viel weniger beeinflusst, da die Aussenluft weniger bis in die Atemhöhlen und das Mesophyll vordringt und anderseits der produzierte Wasserdampf in den Atemhöhlen und Mesophyll zurück-

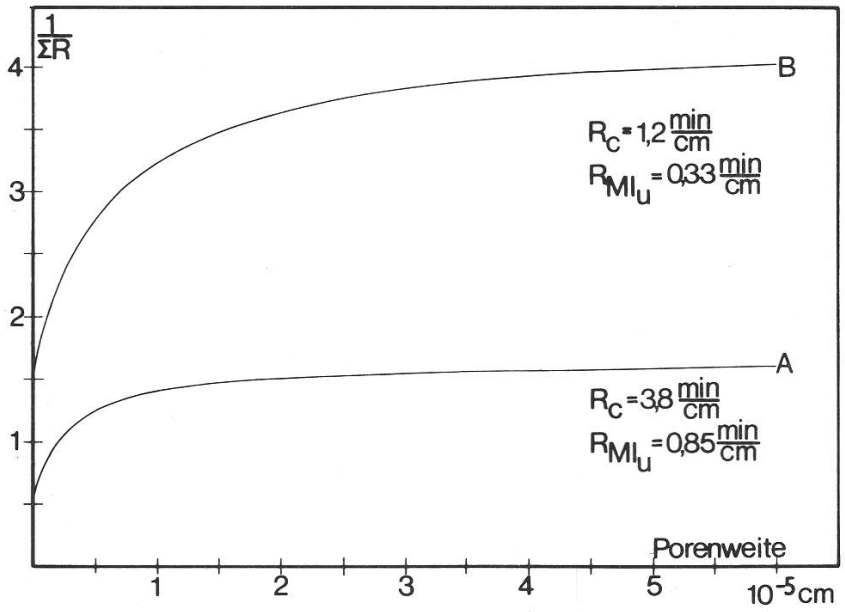


Fig. 19

Das unterschiedliche Verhalten von A) $(D_T H_T)_n$- und B) $(D_H H_H)_n$-Pflanzen beim Spaltenöffnen. Werte für R_C, R_{MI_u} aus Fig. 18. Gemachte Voraussetzungen siehe Text). Abszisse: Porenweite in 10^{-5} cm. Ordinate: 1/Gesamtwiderstand (cm/min).

gehalten wird. Den Grund für diese Interpretation liefern in Fig. 17 die Minimawerte von ΣR der (D_H, H_H)-Pflanze. Da nach spätestens zehn Tagen die Stomata der (D_H, H_H)-Pflanze auch im Dunkeln geöffnet bleiben, wirkt sich der Lichteinfluss nicht mehr aus.

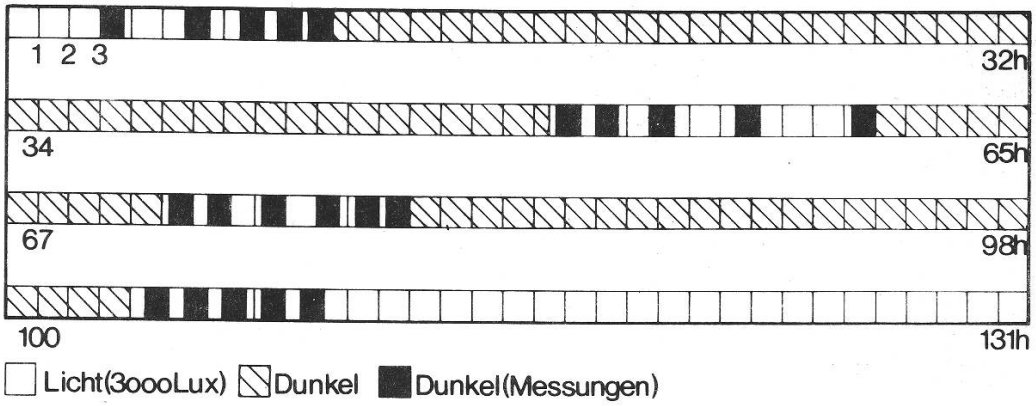
Die Endwerte von ΣR der $(D_H, H_H)_n$- und $(D_T, H_T)_n$-Pflanze unterscheiden sich für die Referenzpunkte (30% rel. Luftfeuchtigkeit) um den Faktor 5,2 für die Maxima um 3,3–5,8, für die Minima um 3,6–4,0. Der Faktor, um den sich (E-e) für die beiden Vorgeschichten unterscheidet, liegt in der gleichen Grössenordnung, so dass die Vermutung nahe liegt, dass die Pflanze versucht, über alle Widerstände die Transpiration konstant zu halten.

5. Schwingungen des Gesamtwiderstandes

Nach 21 Stunden Dunkelheit zeigten einzelne $(D_T, H_T)_n$-Pflanzen bei konstanter rel. Luftfeuchtigkeit im Dunkeln Schwingungen von ΣR. Das Ziel war nicht, die einzelnen Schwingungen zu analysieren, sondern gewisse Aussagen über die auslösenden Momente machen zu können. Deshalb soll hier nur eine Schwingung als Beispiel erwähnt werden:

Schwingungsdauer 90 min, Amplitude 0,90 min/cm.

Eine Pflanze, die im Dunkeln Schwingungen zeigte, wurde nach folgendem Versuchsplan abgefragt:



ΣR wurde nach Belichtung über $^3/_4$ h im Dunkeln verfolgt. Die Anfangswerte waren unabhängig von der Dauer der Belichtung, die Endwerte immer grösser als die Anfangswerte.

Auf der Ordinate wurde ΣR der Anfangswerte, auf der Abszisse die Zeit aufgetragen. Durch Verschiebung der Punkte um n mal die Schwingungsdauer konnten alle in das Intervall einer Schwingungsdauer gebracht werden. Fig. 20 zeigt, dass sie alle auf eine Schwingungsform zurückgeführt werden können. Die Schwingung war also stabil innerhalb von $109^1/_4$ Stunden, trotz erheblichen Störungen durch das Licht. Die gefundene Schwingung hat eine Amplitude von 0,65 min/cm und eine Schwingungsdauer von 135 min.

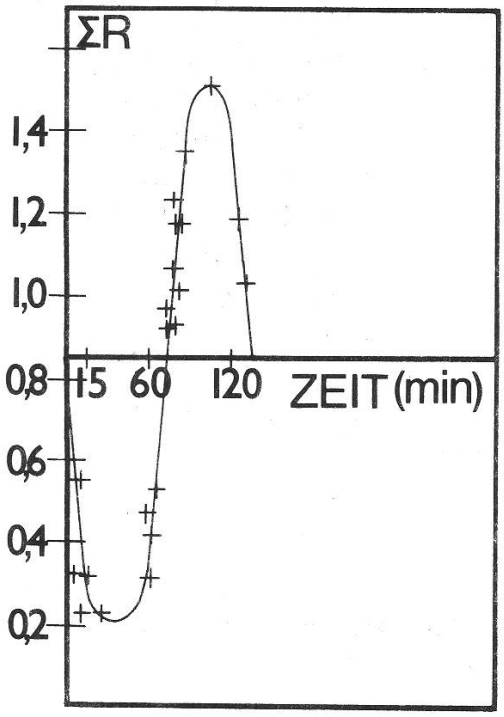


Fig. 20

Schwingung des Gesamtwiderstandes (min/cm) einer $(D_TH_T)_n$-Pflanze.

Eine mögliche Art der Schwingung wurde in der Einleitung für die Stomata diskutiert. Wenn die Stomata als schwingungsfähige Elemente angesehen werden, können die Ergebnisse wie folgt interpretiert werden. Der Grund zur Schwingung liefert der Wasserhaushalt. Es handelt sich also um ein „passives" Öffnen und Schliessen, verursacht durch den schwankenden Wassergehalt der beteiligten Zellen. Vom Licht her kommt ständig ein Öffnungsbefehl („aktives" Öffnen). Das Licht vermindert den Schliessbefehl und verstärkt den Öffnungsbefehl des Wasserhaushaltes. Die Gründe für diese Interpretation sind:

1. Maximawerte im Dunkeln von ΣR werden nach Belichtung erst nach $^3/_4$ Stunden wieder erreicht. Totales Schliessen ist im Licht unter diesen Bedingungen nicht möglich.
2. Minimawerte im Licht von ΣR werden im Dunkeln nie erreicht. Totales Öffnen ist im Dunkeln unter diesen Bedingungen nicht möglich.

Diese Mess-Serie zeigt zugleich die Reproduzierbarkeit der verwendeten Messmethode.

6. Mögliche Bedeutungen dieser Widerstandsänderungen für die Pflanze

Da aus dem Boden ausser Wasser auch Ionen aufgenommen werden, und diese zum Teil passiv mit dem Wasser transportiert werden, bedeutet eine konstante Geschwindigkeit der Strömung (die Konzentration an Ionen der aufsteigenden Lösung als konstant angenommen), dass unter allen Luftfeuchtigkeitsbedingungen immer gleich viel Ionen in den Blättern ankommen. Es würde also auch der Ionenhaushalt über dieses System reguliert.

Ohne Änderung des Mesophyll-Interzellularen-Widerstandes müsste die Pflanze bei 25% rel. Luftfeuchtigkeit die Spalten fast ständig geschlossen halten, um ein Welken der Blätter zu verhindern. Der O_2-CO_2-Austausch würde stark gehemmt, die Photosynthese eingeschränkt. Wird aber R_{MIu} erhöht, können die Spalten, ohne Welken der Blätter, geöffnet werden. Der O_2-CO_2-Austausch ist bis vor die Zellwände der photosynthetisch aktiven Zellen gewährleistet.

Die Möglichkeit, auf Veränderungen der Aussenbedingungen zu reagieren, ist in der Oekologie unter dem Wort „Anpassung" bekannt. Die Änderung von R_{MIu} stellt eine solche Anpassung dar. *Fittonia* ist also für klimatisch sehr verschiedene Standorte ausgerüstet.

Die Schwingungen der Stomata können als abwechslungsweise Befriedigung des CO_2-O_2- und des Wasserhaushaltes gedeutet werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber ausgeführt. Für sein Interesse und die grosszügige Unterstützung möchte ich ihm herzlich danken.

D. Zusammenfassung

1. Mit Hilfe eines Blattmodelles aus Filterpapier wurden Formeln für die Wasserdampf- und Wärmeübergangszahl in Abhängigkeit von Länge und Breite des Blattmodelles und der Windgeschwindigkeit hergeleitet.
2. Als Versuchspflanze dienten Stecklinge mit Adventivwurzeln von *Fittonia argyroneura* Coëm., die in Nährlösung gezogen wurden. Die Messungen wurden alle im Dunkeln durchgeführt. (30^{0}C, Windgeschwindigkeit = 0,4 m/s).
3. Die Pflanzen wurden ausgewählten Vorgeschichten ausgesetzt:

   A) Induzierte Windgeschwindigkeit 0 m/s, rel. Luftfeuchtigkeit 25%, Lufttemperatur 30^{0}C, Beleuchtungsstärke 3000 Lux oder 0 Lux.

   B) Induzierte Windgeschwindigkeit 0 m/s, rel. Luftfeuchtigkeit über 80%, Lufttemperatur 30^{0}C, Beleuchtungsstärke 3000 Lux oder 0 Lux.

   und ihre Auswirkungen auf die einzelnen Transpirationswiderstände überprüft.
4. Unabhängig von den Anfangswerten der Gesamtdiffusionswiderstände ΣR vor Versuchsbeginn erreichen die Pflanzen, je nach Vorgeschichte, ähnliche Endwerte. (Vorgeschichte A) erzeugt relativ hohe, Vorgeschichte B) relativ tiefe Gesamtwiderstände.)
   Diese Vorgänge sind reversibel.
5. Rasche Änderungen des Gesamtwiderstandes wurden als Regeltätigkeit der Stomata interpretiert. Dagegen wird das Hauptniveau der Transpiration durch den „kutikulären" Widerstand (R_C) und den Mesophyll-Interzellularenwiderstand (R_{MIu}) eingestellt. Die Variabilität von R_{MIu} konnte direkt nachgewiesen werden.

   Die Vermutung liegt nahe, dass die Pflanze versucht, durch Änderung ihrer Widerstände die Transpiration konstant zu halten, z.B. Bei Vorgeschichte B); Öffnen der Stomata im Dunkeln.
6. Die festgestellten Schwingungen von ΣR wurden als Regeltätigkeit der Stomata diskutiert; die Schwingung wird vom Wasserhaushalt induziert. Durch Belichtung der Blätter wird dem „Befehl" des Wasserhaushaltes ein „Öffnungsbefehl" an die Stomata überlagert.
7. Als mögliche physiologische Bedeutung dieser Widerstandsänderungen für die Pflanze kann das Zusammenspiel zwischen Gasaustausch und Wasserhaushalt genannt werden.
8. Das periodische Öffnen und Schliessen der Stomata wurde als abwechslungsweise Befriedigung des CO_2- resp. O_2-Austausches und des Wasserhaushaltes gedeutet.

Danken möchte ich auch meinen Eltern, Frau E. Bigler für die Reinschrift des Manuskriptes, Herrn J. Gros für die französische und Herrn F. Keller für die englische Übersetzung der Zusammenfassung dieser Arbeit.

Summary

1. Formulas were devised for water vapor and heat transfer coefficients as functions of wind velocity, and length and width of a filter paper leaf-model.
2. Cuttings with adventitious roots, of *Fittonia argyroneura* Coëm., cultivated in nutrient solution were used for the experiments. The measurements were all performed in the dark. (30^0 C, wind velocity = 0,4 m/s).
3. The plants were exposed to selected antecedents:

   A) Induced wind velocity 0 m/s, relative air humidity 25%, air temperature 30^0 C, luminious flux density 3000 Lux or 0 Lux.

   B) Induced wind velocity 0 m/s, relative air humidity greater than 80%, air temperature 30^0 C, luminious flux density 3000 Lux or 0 Lux.

   Their effects on the single transpiration resistances were examined.
4. According to their antecedents the plants reach similar final values for the total diffusion resistances ΣR regardless of the initial values. (Antecedents A) produce relatively high, antecedents B) relatively low total resistances.) These processes are reversible.
5. Sudden changes of the total resistance were interpreted as a regulatory function of the stomata. On the other hand the principal level of the transpiration is adjusted by the „cuticular" resistance (R_C) and the mesophyll-intercellular space resistance (R_{MIu}). It was possible to prove the variability of R_{MIu} directly.

   There is considerable evidence that the plant tries to keep its transpiration-level constant by changing its resistances, e.g. antecedents B): by opening the stomata in the dark.
6. The observed oscillations of ΣR were discussed as a regulatory function of the stomata; the oscillation is induced by the water economy. Exposing the leaves to light super-imposes an „opening order" to the stomata upon the „order" of the water economy.
7. These changes in the resistances may have a certain physiological importance for the gas exchange and water economy relationship of the plant.
8. The periodical opening and closing of the stomata was explained by the alternating requirements of the CO_2- and O_2-exchanges and the water economy.

Résumé

1. A l'aide d'un modèle de feuille fait de papier filtre, des formules indiquant le coefficient de la transition de la vapeur d'eau et de la transition calorifique en fonction de la longueur et de la largeur du modèle de la feuille et de la vitesse du vent furent ainsi obtenues.
2. Des boutures de *Fittonia argyroneura* Coëm. pourvues de racines adventives, cultivées dans une solution nutritive, servirent de plantes d'essai. Les mensurations ont toutes été effectuées dans l'obscurité. (30^0 C, vitesse du vent = 0,4 m/s).
3. Les plantes ont été exposées à des antécédents électifs:

   A) Vitesse du vent induite 0 m/s, humidité relative de l'air 25%, température de l'air 30^0 C, densité d'éclairement 3000 Lux ou 0 Lux.

   B) Vitesse du vent induite 0 m/s, humidité relative de l'air supérieure à 80%, température de l'air 30^0 C, densité d'éclairement 3000 Lux ou 0 Lux.

   et leurs effets sur les résistances individuelles de la transpiration en ont été contrôlés.
4. Indépendamment des valeurs initiales des résistances à la diffusion totale ΣR avant le début de l'expérience, les plantes parviennent, selon les antécédents, à des valeurs définitives semblables. (Les antécédents A) occasionnent des résistances totales relativement élevées, les antécédents B) par contre des résistances relativement basses.)

   Ces processus sont réversibles.
5. Des changements rapides de la résistance totale furent interprétés comme étant l'action régulatrice des stomates. Par contre, le niveau principal de la transpiration est réglé par la résistance „cuticulaire" (R_C) et par la résistance mesophyll-intercellulaire (R_{MIu}). La variabilité de R_{MIu} a pu être prouvée directement.

   Il est d'une grande évidence que la plante essaye, en modifiant ses résistances, de maintenir la transpiration à un niveau constant. Par exemple: antécédents B): ouverture des stomates dans l'obscurité.
6. Les oscillations observées de ΣR furent discutées comme étant une action régulatrice des stomates. L'oscillation est induite par l'économie de l'eau. En exposant les feuilles à la lumière, un „ordre d'ouverture" donné aux stomates est superposé à l'„ordre" de l'économie de l'eau.
7. La relation entre l'échange de gaz et l'économie de l'eau peut être d'une importance physiologique probable pour les changements de la résistance de la plante.
8. L'ouverture et la fermeture périodiques des stomates furent expliquées comme étant l'apaisement alternatif de l'échange du CO_2 et de l'O_2 respectivement et de l'économie de l'eau.

E. Literatur

Aylor D.E., Krikorian A.D. 1970. Transient heat and mass transfer from a leaf undergoing. Stomatal closure in a low pressure environment. Plant Physiol. *46*, 557–563.

Bange G.G.J. 1953. On the quantitative explanation of stomatal transpiration. Acta bot. neerl. *2*, 255–297.

Bauer G. 1962. Strahlungsmessung im optischen Spektralbereich. Verfahrens- und Messkunde der Naturwissenschaft. Heft 16. (Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig).

Berger-Landefeldt U. 1958. Temperaturbeobachtungen um ein Blatt. Ber. dtsch. bot. Ges. *71*, 21–33.

Biebl R., Germ H. 1950. Praktikum der Pflanzenanatomie. Springer-Verlag.

Eichenberger E. 1952. Über die Atmung lebender Tabakblätter. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *62*, 123–163.

Eller B.M. 1971. Energiebilanz und Blattemperatur. (Diss. Univ. Zürich).

Gäumann E., Jaag O. 1936. Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *45*, 411–518.

– 1939. Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration I. + II. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *49*, 178–238, 555–626.

Gates D.M. 1968. Transpiration and leaf temperature. Ann. Rev. Plant Physiol. *19*, 211–238.

Glinka Z. 1971. The effect of epidermal cell water potential on stomatal reponse to illumination of leaf discs of *Vicia faba*. Physiol. Plant *24*, 476–479.

Hofmann G. 1956. Verdunstung und Tau als Glieder des Wärmehaushalts. Planta *47*, 303–322.

Jarvis P.G., Slatyer R.O. 1970. The role of the mesophyll cell wall in leaf transpiration. Planta *90*, 303–322.

Lehninger A.L. 1970. Bioenergetik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Mellor R.S., Salisbury F.B., Raschke K. 1964. Leaf temperatures in controlled environments. Planta *61*, 56–72.

Moreshet S. 1970. Effect of environmental factors on cuticular transpiration resistance. Plant Physiol *46*, 815–818.

Noack C. 1969. Aussagekraft biophysikalischer Modelle der Transpiration. Veröffentlichungen des Instituts für Agrarmeteorologie und des Agrarmeteorologischen Observatoriums der Karl-Marx-Universität, Leipzig.

Oertli J.J. 1971. Die Stabilität des Xylemsaftes unter Spannung. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie *65/3*, 195–209.

Parlange J.-Y., Waggoner P.E. 1970. Stomatal dimensions and resistance to diffusion. Plant Physiol. *46*, 337–342.

Raschke K. 1956. Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. Planta *48*, 200–238.

– 1958. Über den Einfluss der Diffusionswiderstände auf die Transpiration und die Temperatur eines Blattes. Flora, Jena *146*, 546–578.

– 1970. Stomatal reponses to pressure change and interruptions in the water supply of detached leaves of *Zea mays* L. Plant Physiol. *45*, 415–423.

Sesták Z., Catský, Jarvis P.G. 1971. Plant photosynthetic production. Manual of methods. Dr. W. Junk N.V. Publishers the Hague.

Slatyer R.O. 1967. Plant-Water relationships. Experimental Botany Vol. 2 (Academic Press, New York).

Stålfelt M.G. 1966. The role of epidermal cells in the stomatal movement. Physiol. Plant *19*, 241–256.

Dr. Jürg Burckhardt
Botanisches Institut der Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4000 Basel