Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 37 (1962)

Artikel: Über die Beziehungen zwischen Wasser- und Wärmehaushalt von Wüstenpflanzen : Untersuchungen an Phoenix dactylifera und Cucumis prophetarum unter kontrollierten Bedingungen

Autor: Lange, Otto Ludwig

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308210

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: 31.07.2025

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

Über die Beziehungen zwischen Wasser- und Wärmehaushalt von Wüstenpflanzen

Untersuchungen an Phoenix dactylifera und Cucumis prophetarum unter kontrollierten Bedingungen

Von Otto Ludwig Lange

(Aus dem Botanischen Institut der T. H. Darmstadt und dem Systematisch-Geobotanischen Institut der Univers. Göttingen)

Temperaturmessungen an den Blättern von Wüsten- und Savannenpflanzen in Mauretanien (Lange 1959) führten zur Einteilung der untersuchten Arten in verschiedene Wärmehaushaltstypen. Sie kennzeichnen den Temperaturverlauf dieser Pflanzen in den wärmsten Tagesstunden bei voller Besonnung während der Trockenzeit. Die Assimilationsorgane der «Untertemperaturarten» sind unter diesen Bedingungen erheblich kälter als die sie umgebende Luft (z. B. *Citrullus colocynthis, Cucumis melo* var. *agrestis, C. prophetarum* und *Abutilon muticum),* während sich die Blätter der «Übertemperaturarten» stärker als die Luft erwärmen (z. B. *Salvadora persica, Phoenix dactylifera, Boscia senegalensis).* Diese Eigenschaften sind mit charakteristischem Hitzeresistenzverhalten der Blätter verbunden. Die Ursache für die Ausprägung der beiden Wärmehaushaltstypen könnten sowohl Unterschiede in der Transpirationsrate und dadurch bedingt in der Höhe der Verdunstungskühlung sein, als auch Differenzen der spezifischen thermischen Eigenschaften der Blätter. Streng gleichlaufende Temperatur- und Transpirationsmessungen liegen dazu bisher nicht vor. Der Vergleich der an den mauretanischen Pflanzen gemessenen Blattemperaturen mit Transpirationswerten, die von Stocker u. Mitarb. (z. T. unveröff.) etwa zur selben Zeit ermittelt wurden, ergibt aber bei einer Reihe von Arten Übereinstimmung zwischen hoher Wasserabgabe und Untertemperaturen und von geringem Wasserverbrauch mit Übertemperaturen. Zumindest in diesen Fällen scheinen die Unterschiede im Wärmehaushalt mit Unterschieden des Wasserhaushaltes gekoppelt zu sein.

Es erhebt sich die Frage, ob die ungleichartige Wasserabgabe primär durch die Wasserversorgung der Pflanzen bedingt ist, oder ob sie allein auf Strukturen und Regulationen des wasserabgebenden Systems beruhen kann. Die Erfahrungen in Mauretanien weisen auf die letzte Möglichkeit hin. Zwar setzt eine hohe Transpirationskühlung bei den Untertemperaturarten selbstverständlich immer eine ausreichende Wasserreserve voraus. Andererseits behielt *Phoenix dactylifera,* von der keine Transpirationsmessungen vorliegen, in der Oase Atar (Mauretanien) trotz wochenlanger reichlicher künstlicher Bewässerung auf einer Versuchs-

plantage die für sie charakteristischen Übertemperaturen bei. Entweder bleibt hier die Wasserabgabe trotz guter Bodenwasserversorgung gering, oder eine hohe Verdunstungsrate macht sich infolge der besonderen Blattstruktur nicht als effektvolle Untertemperierung des Blattgewebes bemerkbar.

Um diese Fragen nach der Verknüpfung von Wärme- und Wasserhaushalt einer Klärung näher zu bringen, schien es nötig, Vertreter beider Wärmehaushaltstypen unter kontrollierten Bedingungen in Klimakammern zu beobachten. Die vorliegende Arbeit berichtet über Untersuchungen an der Übertemperaturart *Phoenix dactylifera* und der Untertemperaturart *Cucumis prophetarum,* deren Blattemperaturen und Transpiration unter verschiedenen Temperatur- und Evaporationsbedingungen, aber bei ausreichender Bodenwasserversorgung miteinander verglichen werden. Es soll dabei geprüft werden, ob die beiden Arten spezifische Unterschiede in ihrem Wasserhaushalt aufweisen, die eine Erklärungsmöglichkeit für ihr Verhalten im Freiland bieten.

VERSUCHSMATERIAL UND METHODIK

Die Versuchspflanzen wurden im Gewächshaus z. T. mit zusätzlicher Bodenheizung angezogen: Die Dattelpalme *Phoenix dactylifera* (Kulturrasse) aus tunesischem Saatgut, die Prophetenmelone *Cucumis prophetarum* aus Samen des Exemplars, an dem 1956 in Mauretanien Freilandmessungen ausgeführt wurden (Grara, nördlich der Oase Atar). Zur Versuchszeit waren die Palmen dreieinhalbjährig; sie besaßen sechs bis acht vollständig gefiederte Wedel bis zu 90 cm Länge. Die Melonen hatten bis 30 cm lange, reich beblätterte Kriechsprosse und begannen mit der Blüte. Beide Arten sind in ihrer Verbreitung hauptsächlich auf Wüstengebiete beschränkt. Sie finden sich hier an relativ bodenfeuchten Standorten, die Dattelpalme als typische Oasenpflanze, *Cucumis* in Mauretanien als bezeichnender Besiedler der Grara- und Ouedstandorte. Sie sind also Wüstenpflanzen, aber beide keine eigentlichen Wüstenxerophyten im Sinne WALTERS (1960).

Für die Untersuchungen wurde jeweils eine Serie der Topfpflanzen bei maximaler Bodendurchfeuchtung in einer Klimakammer für mindestens 18 Tage einem Temperaturrhythmus ausgesetzt, der etwa den Sommerbedingungen am natürlichen Standort entsprach. Mit Programmsteuerung wurde ein kontinuierlicher Gang der Lufttemperatur mit einer Tagesamplitude von 20°— 45° C geschaffen. Während der Vorkultur unter diesem «künstlichen Wüstenklima» wurden die Pflanzen im täglichen 12 : 12 Stunden Licht-Dunkelwechsel beleuchtet, wobei die Intensität in Stufen geschaltet war und 6000 Lux maximal erreichte. Aus diesen Bedingungen wurden nun zu verschiedenen Tageszeiten, d. h. also bei unterschiedlichen Lufttemperaturen in der ersten Kammer (I), täglich jeweils einige Pflanzen rasch in eine zweite Klimakammer (II) überführt, deren Temperatur der von Kammer I zum Zeitpunkt der Herausnahme entsprach. Diese Temperatur blieb in Kammer II bei 30% rel. Luftfeuchtigkeit konstant. Hier wurden während einer Stunde (bei den höchsten Temperaturen an *Cucumis* nur 30 min lang) Blattemperaturen und Transpiration der Pflanzen gemessen. Außerdem wurde während der Versuchszeit die Lufttemperatur neben den Pflanzen, die Luftfeuchtigkeit, die Evaporation und die Temperatur einer Evaporimeterscheibe registriert. Durch

diese Versuchsanordnung sollte erreicht werden, daß Wasserabgabe und Blattemperaturen der Pflanzen bei verschiedenen Temperaturen während ihres möglichst normalen Tagesganges, trotzdem aber bei einer für genaue Messungen ausreichenden Länge der konstanten Bedingungen, erfaßt wurden. Während jeder Serie wurde die Höhe der Lufttemperatur in der Vorkultur von Tag zu Tag langsam gesteigert, ausgehend von der Tagesamplitude 20°— 45° bis zu einem Tagesgang 27°— 52°. Dadurch konnten für die Messungen Temperaturstufen von 20°— 52° verwendt werden[1]. (Die höchste am Standort von *Cucumis* in Mauretanien gemessene Lufttemperatur erreichte nahezu 54°.)

Zur Transpirationsmessung standen die Topfpflanzen auf einer Tafelwaage, deren Skala ohne Öffnen der Klimakammer von außen viertel- bis halbstündlich abgelesen wurde. Die Töpfe waren durch einen Plastikbelag luftdicht abgeschlossen. Nach jedem Versuch wurden die Blätter der Pflanzen durch Lichtpausen aufgenommen und ihre Flächen ausplanimetriert. Die Angabe der Transpiration erfolgt in g Wasserverlust pro Stunde und dm^2 Blattoberfläche (d. h. Ober- u. Unterseite).

Die Luft- und Blattemperaturen wurden, wie bei Lange (1959) beschrieben, thermoelektrisch bzw. mit NTC-Widerstandsthermometern ermittelt und mit Sechsfarbenpunktschreibern in einer Punktfolge von 2 min registriert. Die Temperaturangaben beziehen sich auf eine Mitteltemperatur des Blattes, bei *Phoenix* in der Mitte der Lamina eines Fieders, bei *Cucumis* im vorderen Blattlappen neben der Mittelrippe gemessen. Die Werte gelten stets für mindestens zwei horizontal stehende Blätter verschiedener Exemplare, deren Temperaturen für die Versuchszeit gemittelt wurden. Parallel zu diesen unverletzten Blättern wurde die Temperatur eines abgeschnittenen Blattes gemessen, dessen Transpiration abgeklungen war. Die Temperaturdifferenzen zwischen den normal transpirierenden und den abgeschnittenen Blättern geben die Größe der Verdunstungs- bzw. Transpirationskühlung an. Es wurde darauf geachtet, stets ausgewachsene etwa gleichalte, gleichgestaltete Blätter zu verwenden (Form und Größe vgl. Abb. 1).

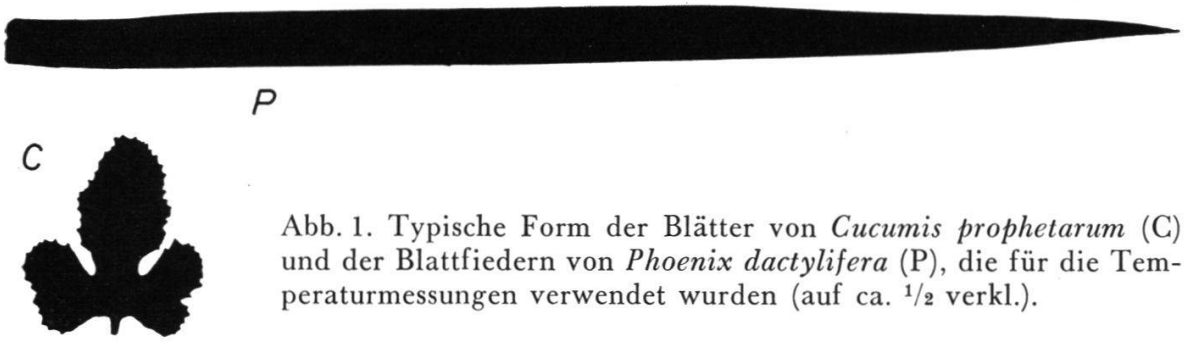

Abb. 1. Typische Form der Blätter von *Cucumis prophetarum* (C) und der Blattfiedern von *Phoenix dactylifera* (P), die für die Temperaturmessungen verwendet wurden (auf ca. 1/2 verkl.).

Die relative Luftfeuchtigkeit wurde durch Registrierung der psychrometrischen Differenz mit Thermoelement-Psychrometern nach Diem (1953) ermittelt, die Evaporation durch laufende Ablesung des Gewichtsverlustes eines Piche-Evaporimeters mit 5 cm Scheibendurchmesser bestimmt. An der grünen Filterpapierscheibe eines zweiten Evaporimeters wurde die Temperatur gemessen und im Vergleich mit der Temperatur einer trockenen, gleichen Scheibe auch hier die Verdunstungskühlung festgestellt.

Die Klimakammern, in denen die Versuche ausgeführt wurden, besitzen eine Nutzfläche von 1,3 m^2. Durch eine Umwälzanlage wird ein ständiger, konstanter Luftstrom durch den Raum geführt, der für gleichbleibende äußere Austauschbedingungen sorgt.

[1] Höhere Temperaturen mußten bei der Vorkultur wegen der Gefahr von Hitzeschäden vermieden werden. Zur Transpirationsbestimmung bei Temperaturen über 52° wurden Pflanzen aus der 52°-Vorkultur verwendet.

Ein einmaliger Wechsel der Kammerluft wird in etwa 30 sec erreicht. Die Kammern besitzen eine Regelgenauigkeit von etwa ± 1° für die Lufttemperatur, für die Luftfeuchtigkeit von ± 5%. Während der Transpirationsversuche war Klimakammer II durch Leuchtstoffröhren beleuchtet, deren Licht diffus durch einen dünnen, weißen Gazeschleier fiel und in Sproßhöhe der Pflanzen eine Intensität von etwa 4000 Lux erreichte.

Bei der geschilderten Versuchsanordnung mußten einige nicht vermeidbare Kompromisse in Kauf genommen werden. Ob sie möglicherweise Fehlerquellen darstellen, wird bei der Auswertung der Ergebnisse kritisch beachtet werden müssen. So war es nicht möglich, die Bodentemperatur für die Topfpflanzen eigens zu regeln. Die angewandten Lichtintensitäten erreichten nur einen Bruchteil der Beleuchtung unter natürlichen Bedingungen. Die Palmen waren selbstverständlich nur Jungpflanzen, während die Messungen in Mauretanien an fruchtenden Bäumen ausgeführt wurden. Beide Versuchsarten hatten während ihrer Anzucht gegenüber den Freilandbedingungen eine unvermeidbare Verweichlichung erfahren. Die Messung der Blattemperaturen geschah an jeweils gleichalten, ausgewachsenen Blättern, während sich die Transpirationswerte auf die ganze Pflanze mit verschieden alten Blattorganen wahrscheinlich unterschiedlicher Wasserabgabe beziehen. Außerdem wurde bei der Berechnung der Transpiration der Wasserverlust der Achsen und Blattstiele vernachlässigt und die Wasserabgabe nur auf die Blattfläche bezogen.

Die hier vorgelegten Ergebnisse stellen einen Teilbericht dar. Versuche mit *Phoenix* und *Cucumis* unter anderen Luftfeuchtebedingungen und das Verhalten von *Abutilon mauritianum* und *Coffea arabica* sollen später veröffentlicht werden. Es wäre wünschenswert, außerdem noch die übrigen in Mauretanien untersuchten Arten mit in den Vergleich einzubeziehen, wobei vor allem *Boscia senegalensis, Abutilon muticum* und *Calotropis procera* wichtig wären. Die Anzucht von Versuchsmaterial in größeren Mengen stieß bisher aber auf erhebliche Schwierigkeiten.

Die Untersuchungen wurden mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Die Betreuung der Versuche lag hauptsächlich in den Händen von Fräulein G. Krause, für die schwierige Pflege der Versuchspflanzen danke ich Herrn Gärtner H. Lange.

VERSUCHSERGEBNISSE

In Abb. 2 ist die Transpirationsrate der Blätter von *Cucumis* und *Phoenix* und die Evaporation in Abhängigkeit von der Lufttemperatur in der Klimakammer bei 30 % rel. Feuchte aufgetragen. Abb. 3 zeigt die gleichzeitig gemessenen Werte für die Verdunstungskühlung, d. h. also für die Temperaturdifferenz zwischen transpirierendem und entsprechendem nicht transpirierenden Organ. Auf den ersten Blick fällt die Übereinstimmung im Verlauf der Kurven beider Figuren auf. Erwartungsgemäß steigt die Evaporation (E) etwa proportional mit der Lufttemperatur in der Klimakammer, d. h. mit dem bei gleichbleibender relativer Feuchtigkeit wachsenden Wasserdampfdruck-Defizit der Luft. Ganz entsprechend steigt die Verdunstungskühlung (e) der Fließpapierscheibe von 5,5° bis über 20° an, wobei die Kurve e leicht gekrümmt ist. Ihr Anstieg wird von der Wärmeübergangszahl, also vor allem von der

Beschaffenheit der Scheibe und den im Klimaraum gegebenen äußeren Konvektionsbedingungen mitbestimmt. Die Transpiration von *Cucumis* (C) ändert sich zunächst im Lufttemperaturbereich von 23°— 30° nur unwesentlich, nimmt dann aber oberhalb von 30° schnell zu. Dabei hat es den Anschein, als ob der Anstieg der Kurve C erst langsamer und dann rascher erfolgt (die gegensinnige Lage der Meßpunkte bei 41,1° und 45,9° ist sehr wahrscheinlich durch die Unsicherheit in der Bestimmung der transpirierenden Fläche als Bezugsgröße bedingt). Im Gesamtverlauf weichen Evaporation und die Transpiration von *Cucumis* bei Lufttemperaturen zwischen 30° und 56° nur wenig voneinander ab. Noch deutlicher wird diese Übereinstimmung bei Betrachtung der Transpirationskühlung an den Einzelblättern von *Cucumis* (c). Bei tieferen Temperaturen beträgt sie etwa 1,5° und steigt bei Temperaturerhöhung von 23° auf 30° nur um wenige Zehntelgrad. Mit der dann stark anwachsenden Transpiration nimmt auch die Kühlung bei den höheren Lufttemperaturen erheblich zu, erreicht bei 45° bereits über 4° und bei 56° Kammertemperatur ist ein transpirierendes Blatt von *Cucumis* um mehr als 8° kälter als eines, dessen Wasserabgabe unterbunden ist. Anders liegen die Verhältnisse bei *Phoenix*. Unter 30° Lufttemperatur weicht die Transpirationskühlung der Palmfiedern (p) zwar nur um weniger als ein halbes Grad von der bei *Cucumis* ab. Ganz im Gegensatz zur Melone bleibt sie dann aber auch im Bereich von 30°— 50° auffallend gleichmäßig auf der Höhe von etwa 1°. Anschließend setzt oberhalb von 50° überraschenderweise ein steiler Anstieg der Temperaturdifferenz zwischen transpirierendem und nicht transpirierendem Blatt ein, und die Differenz überschreitet bei der höchsten untersuchten Lufttemperatur — ähnlich wie bei *Cucumis* — den Wert von 8°. Dieses Verhalten wird durch den Vergleich mit der Wasserabgabe (P) der Palme verständlich. Nach einem geringen Anstieg der Transpirationsrate bei Temperaturstufen von 20° bis 25° bleibt nämlich die Wasserabgabe mit steigender Lufttemperatur zunächst nahezu konstant; sie scheint sogar mit stärkerer Erwärmung wieder etwas abzunehmen, so daß zwischen 45° und 50° ein Minimum der Transpiration entsteht. Dann setzt oberhalb von 50° eine steile Zunahme der Wasserabgabe ein, die allerdings nicht ganz die Werte von *Cucumis* erreicht. Während also die Melone bei Temperatursteigerung von 30° bis 56° nur eine geringe Transpirationsdepression gegenüber der Evaporation erkennen läßt, schränkt die Palme zunächst erheblich ein, um dann plötzlich bei Temperaturen über 50° ihre Wasserabgabe wieder stark zu steigern.

Deutlich wird diese Einschränkungsreaktion durch folgende Betrachtung. Nach Raschke (1956), der die physikalischen Beziehungen zwischen Transpiration und Temperatur bestrahlter Blätter neuerlich formulierte (vgl. hierzu auch Seybold 1929, Huber 1935, 1956 und dort zitierte Literatur), ist der Wasserdampfübergang V eines Blattes (bzw. einer Evaporimeterscheibe) in folgender Weise proportional dem «physiologischen

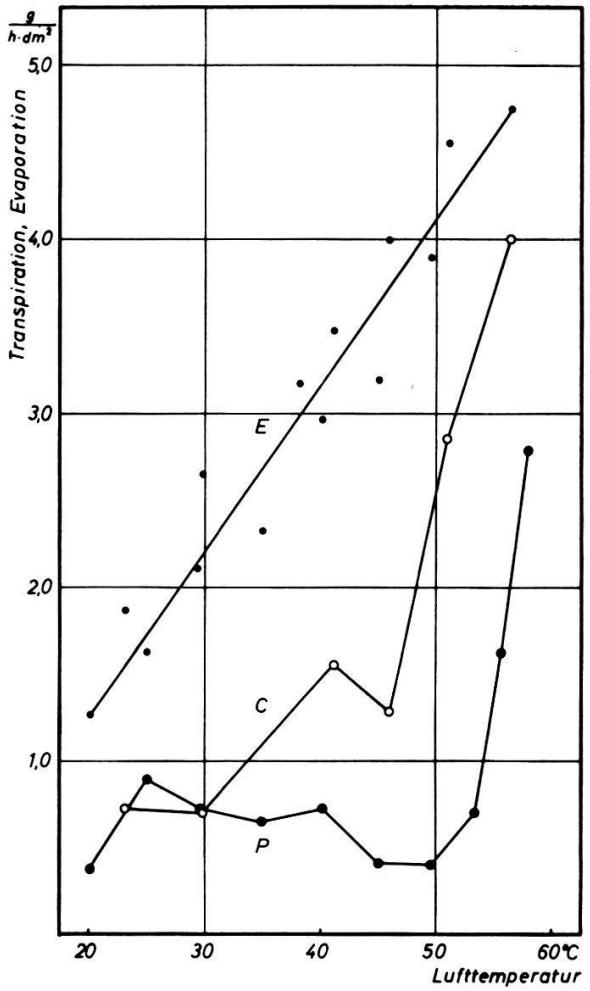

Abb. 2. Transpiration von *Cucumis* (C), *Phoenix* (P) und die Evaporation (E) in Abhängigkeit von der Lufttemperatur bei 30% rel. Luftfeuchte

Sättigungsdefizit» (Differenz zwischen dem Sättigungsdampfdruck des Wassers bei der Temperatur des Blattes und dem Dampfdruck der Luft, E — e):

$$V = \frac{\alpha}{a} h (E—e),$$

wobei h die Wärmeübergangszahl bedeutet. Der Koeffizient a ist bei den geschilderten Versuchsbedingungen als praktisch konstant anzusehen, während in den «Wasserbedeckungsfaktor» α die physiologischen Reaktionen des Blattes zur Veränderung der Transpiration, also Spaltöffnungsbewegungen und die Fähigkeit der Kutikula zur Wasserabgabe eingehen. Bei konstanter Wärmeübergangszahl stellt demnach der Quotient (Q) zwischen der Transpirationsrate[2] T und dem physiologischen Sättigungsdefizit ein Maß für den Wasserbedeckungsfaktor dar. Dieser Quotient ist für die beschriebenen Messungen an *Cucumis* und *Phoenix* und in übertragenem Sinne für die Evaporimeterwerte in Abhängigkeit von der Lufttemperatur in der Klimakammer in Abb. 4 aufgetragen. Da die Evaporimeterscheibe bei genügender Durchfeuchtung ihren Wasserbe-

[2] $T = \frac{V}{d}$, wobei die Temperaturabhängigkeit der Verdampfungsenthalpie d des Wassers hier vernachlässigt werden kann.

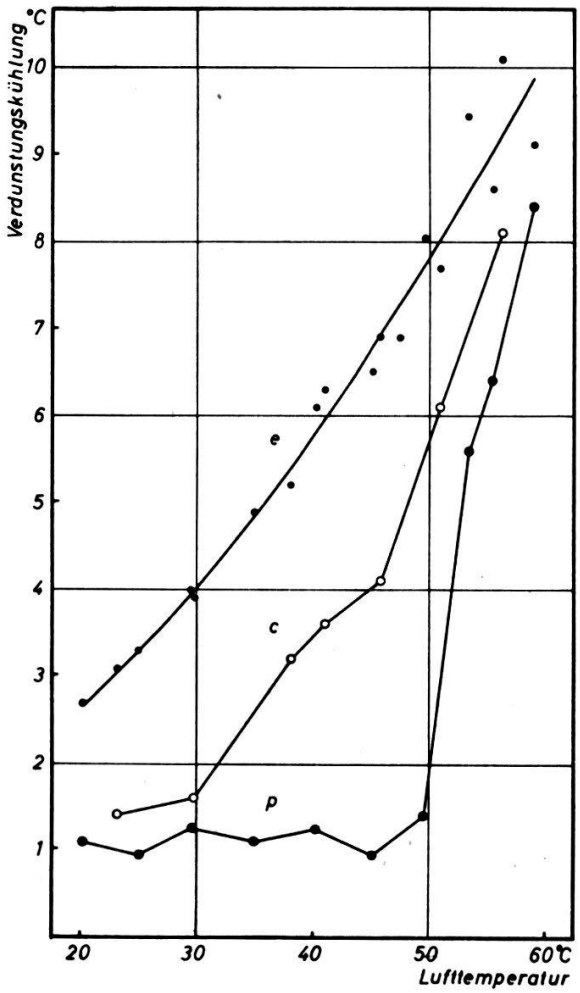

Abb. 3. Transpirationskühlung der Blätter von *Cucumis* (c), *Phoenix* (p) und Verdunstungskühlung der Evaporimeterscheibe (e) in Abhängigkeit von der Lufttemperatur bei 30% rel. Luftfeuchte (Temperaturwerte der Evaporimeterscheibe auf die Hälfte verkleinert)

deckungsfaktor $\alpha = 1$ nicht ändern kann, sollte man bei ihr Konstanz von Q erwarten. Der wirkliche Kurvenverlauf (E) läßt aber einen Anstieg (für —Q) mit wachsenden Temperaturen erkennen. Der Grund hierfür mag darin zu suchen sein, daß die Wärmeübergangszahl trotz Konstanz der äußeren Luftbewegung in der Kammer während der Versuche bei erhöhten Temperaturen durch Autokonvektion eine Steigerung erfährt. Die Krümmung der Kurve könnte aber auch der Ausdruck dafür sein, daß nach Raschke (1958) noch Veränderungen im Diffusionswiderstand der Grenzschicht die Größe des Wasserbedeckungsfaktors mitbestimmen. Bei Betrachtung der entsprechenden Kurven für *Phoenix* und *Cucumis* sind also nicht die absoluten Schwankungen von Q, sondern — mit dem nötigen Vorbehalt — die Verlaufsunterschiede zur Kurve der Evaporimeterscheibe als solche Änderungen des Wasserbedeckungsfaktors zu werten, die durch die pflanzlichen Reaktionen bedingt sind, und die wohl in erster Linie auf Spaltöffnungsbewegungen beruhen müssen. Bei *Phoenix* (P) setzt nach kurzer Spaltenerweiterung bei Temperaturen über 25° trotz gleichbleibend günstiger Bodenfeuchtigkeit eine gleichmäßige Abnahme des Wasserbedeckungsfaktors, also wohl ein immer wirksamer werdender Spaltenschluß ein. Bei 50° wird das Minimum der Einschränkung erreicht; dann folgt eine rasche Erhöhung des Wasserbedeckungsfaktors, wodurch die

sprunghafte Zunahme der Transpiration bedingt wird. Bei *Cucumis* findet demgegenüber eine weitaus geringere Abnahme des Wasserbedeckungsfaktors statt, die sich in der schwachen Depression der Transpiration gegenüber der Evaporation im Bereich von 30° bis 46° bemerkbar macht. Weitergehende Schlüsse läßt der unregelmäßige Verlauf der Kurve C in Abb. 4 nicht zu. Trotzdem ist der Unterschied im Verhalten zwischen der Palme und der Melone eindeutig.

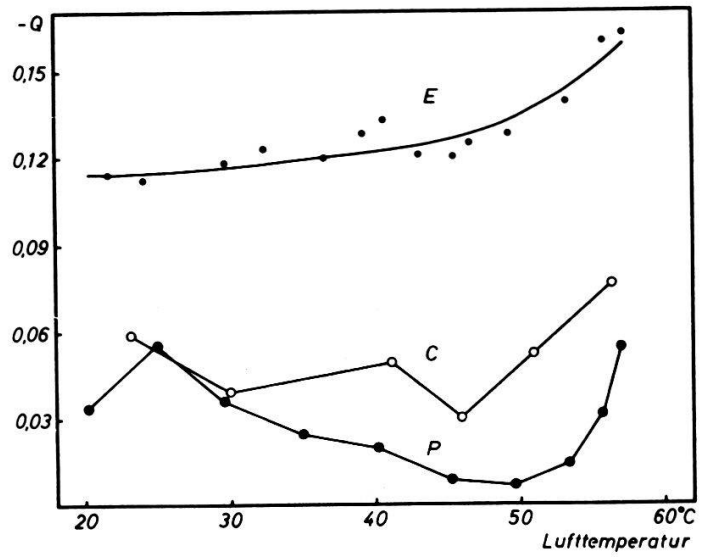

Abb. 4. Abhängigkeit des Quotienten Q zwischen Transpiration bzw. Evaporation und dem «physiologischen Sättigungsdefizit» der Blätter von *Cucumis* (C), *Phoenix* (P) und der Evaporimeterscheibe (E) in Abhängigkeit von der Lufttemperatur bei 30% rel. Luftfeuchte (vgl. Text)

Unterschiedlich starke Einschränkung führt also bei den Blättern von *Cucumis* und *Phoenix* zu verschieden hohen Raten der Flächentranspiration, die sich dann im Wärmehaushalt bemerkbar machen. Dabei ist das Verhältnis zwischen der Transpiration und der durch sie bedingten Verdunstungskühlung (in Temperaturerniedrigung ausgedrückt) eine Funktion der individuellen Austauschgröße der Blätter. Daß sich *Cucumis* und *Phoenix* unter gleichen äußeren Bedingungen auch in dieser Beziehung voneinander unterscheiden, zeigt Abb. 5. Hier ist die Transpirationskühlung in Abhängigkeit von der Wasserabgabe der Blätter für beide Arten aufgetragen (vgl. die entsprechenden Darstellungen bei Huber 1935, Seybold 1929, Martin 1943). Zwar streuen die einzelnen Meßwerte stark, sie lassen aber doch die nach Raschke (1956) bei Vernachlässigung der Atmungswärme für konstante Wärmeübergangszahlen auch bei bestrahlten Blättern zu fordernde Proportionalität zwischen Transpiration und der durch sie hervorgerufenen Kühlung (nicht der durch sie bedingten Temperaturdifferenz Blatt-Luft!) erkennen. Auffallend und unerwartet ist die Lage der Punktscharen zueinander. Es zeigt sich daraus, daß eine bestimmte Transpirationsrate bei der Übertemperaturart *Phoenix*

unter den geschilderten Bedingungen eine bedeutend größere Senkung der Blattemperatur zur Folge hat, als die gleiche Wasserabgabe bei *Cucumis*. Die «relative Transpirationskühlung», d. h. der Kühleffekt pro g H_2O-Verlust (bezogen auf 1 Std. und auf 1 dm^2 Blattoberfläche) beträgt bei der Palme etwa 4 °, bei *Cucumis* dagegen im Mittel weniger als 2 °.

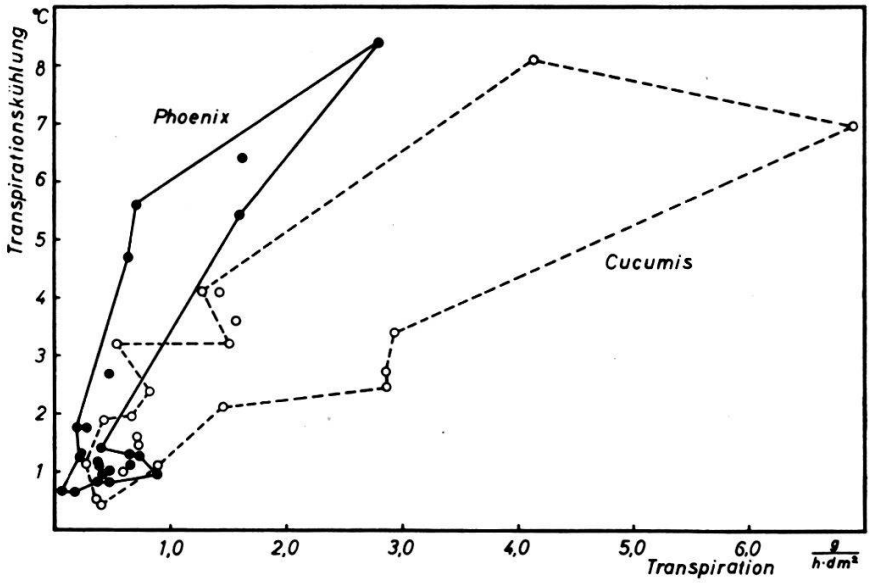

Abb. 5. Transpirationskühlung der Blätter in Abhängigkeit von der Transpirationsrate der Pflanzen bei *Cucumis* (Kreise) und *Phoenix* (Punkte). Die Linien umhüllen die Punktscharen. Verwendet wurden Meßergebnisse von Versuchsreihen bei unterschiedlichen Lufttemperaturen und rel. Luftfeuchten von 30%, 55% und 80%

Das bedeutet, daß hier bei gleicher Strahlungsbilanz und gleicher Flächentranspiration unter sonst identischen äußeren Bedingungen die Blätter von *Phoenix* kälter als die von *Cucumis* sind. Als Grund hierfür müssen die verschiedenen Wärmeübergangszahlen beider Typen verantwortlich gemacht werden, die durch Blattgröße, -form und -oberflächenbeschaffenheit bedingt sind.

DISKUSSION

Im Bereich der Lufttemperatur von 30°— 50° stimmen die Blattemperaturen der Versuchspflanzen unter kontrollierten Bedingungen gut mit den im Freiland an *Phoenix* und *Cucumis* gewonnenen Ergebnissen überein. Bei den Blättern der Melone macht sich eine erheblich höhere Transpirationskühlung als bei den Palmfiedern bemerkbar, was ihren Eigenschaften als Unter- bzw. Übertemperaturarten entspricht. Diese Verschiedenheiten ließen sich in den Versuchen eindeutig durch Unterschiede in der Wasserabgabe erklären.

Cucumis weist bei steigender Temperatur, also ansteigendem Dampfdruckdefizit der Luft, eine nur sehr geringe Einschränkung ihres Wasserverlustes auf, so daß ihre Transpiration bis zu den höchsten Untersuchungstemperaturen steil ansteigt. Ob das darauf beruht, daß die Spalten nicht geschlossen werden oder darauf, daß ihr Schluß bei hoher kutikulärer Transpiration wenig wirksam ist, kann hier nicht entschieden werden. Die Tatsache, daß selbst leicht angewelkte Blätter von *Cucumis* unter angespannten Evaporationsbedingungen noch sehr stark Wasser abgeben, macht aber wahrscheinlich, daß ihnen — entsprechend ihrer mesomorphen Struktur — die Möglichkeit eines wirksamen Transpirationsschutzes überhaupt fehlt. Bei den mit *Cucumis prophetarum* nahe verwandten und ganz ähnlich organisierten Cucurbitaceen *Cucumis melo* var. *agrestis* und *Citrullus colocynthis* ließen sich auch im Freiland in Mauretanien nur eingipflige Transpirations-Tageskurven ohne mittägliche Einschränkung feststellen (nach STOCKER u. Mitarb., unveröff. [3]). Ähnlich verhielt sich *Citrullus* in Algerien (STOCKER 1954), wo er auch mittags trotz starker Depression der Photosynthese eine hohe Transpirationsrate aufrecht erhielt; und nach HAMOUDA (zit. nach KILLIAN u. LEMÉE 1956) ändert sich dieses Verhalten in Ägypten während des ganzen Jahreslaufes nicht wesentlich. Der Nachteil des hohen Wasserverbrauches ist bei diesen Arten verbunden mit dem Vorteil der starken Kühlung, die sie bei ihrer niedrigen Hitzeresistenz vor Hitzeschäden bewahrt. — Während der Klimakammerversuche reichte bei *Cucumis prophetarum* die Transpirationskühlung von 8,1 ° bei der Lufttemperatur von 56,3 ° nicht mehr aus, um eine schädigende Überhitzung zu vermeiden. Die Blätter erwärmten sich auf 48,6 °; damit war ihre Hitzeresistenzgrenze überschritten. Sie wiesen anschließend z. T. erhebliche Hitzeschäden auf.

Trotz reichlicher Bodenwasserversorgung zeigt die Dattelpalme im Gegensatz zu *Cucumis prophetarum* zwischen 30 ° und 50 ° Lufttemperatur ständig zunehmende Transpirationseinschränkung, die die Verdunstungskühlung nicht wesentlich über 1 ° ansteigen läßt. Der hieraus zu folgernde weitgehende Spaltenschluß ist sicher nicht allein durch die relativ geringe Lichtintensität während der Versuche bedingt; Steigerung der Beleuchtungsstärke erbrachte keine Transpirationserhöhung. Vielleicht ist dieser Vorgang als hydroaktive Reaktion anzusehen, die eine Folge leichter Wasserdefizite im Blatt unter den Bedingungen erhöhter Evaporation ist (vgl. STÅLFELT 1956) und möglicherweise auf Nachleitschwierigkeiten beruht. Um so eigenartiger erscheint unter diesem Gesichtspunkt das plötzliche Nachlassen der Einschränkung bei Lufttemperaturen von über 50 °, dem bei großen physiologischen Dampfdruckdefiziten hohe Transpirationsraten folgen. Es fragt sich, worauf

[3] Von *Cucumis prophetarum* sind keine Transpirationsmessungen bekannt.

dieser Effekt zurückzuführen ist. Als sicher ist anzunehmen, daß der Rückgang der Einschränkung eine direkte Temperaturwirkung ist. Das ergibt sich daraus, daß *Phoenix* bei Versuchen unter anderen Luftfeuchtebedingungen einen entsprechenden Anstieg ihrer Transpirationskühlung im gleichen Blattemperaturbereich, aber bei viel niedrigeren Sättigungsdefiziten erkennen läßt [4]. Daß es sich bei diesem Vorgang um eine pathologische Reaktion hitzegeschädigter Blätter handelt, ist auszuschließen, da er reversibel ist und die behandelten Pflanzen auch nach wochenlanger Nachkultur keinerlei Schädigung aufwiesen. Es ist auch unwahrscheinlich, daß die Transpirationserhöhung auf einer plötzlichen Verminderung des Diffusionswiderstandes der Kutikula beruht. Ebenfalls scheint kaum möglich, daß temperaturabhängige Änderungen der Wasseraufnahme, wie sie etwa von Döring (1934/35), Rufelt (1959) und Abd el Rahman u. Mitarb. (1959) nachgewiesen wurden, derartig sprunghaft die Wasserbilanz der Blätter verändern können. Als Grund für das plötzliche Ende der Einschränkung ist daher wohl am ehesten mit einer thermoaktiven Spaltenöffnung zu rechnen. Wenn sich diese Annahme bestätigt [5], wäre damit in der alten Streitfrage um die Temperaturbeeinflußbarkeit der Stomata (Stålfelt 1956) ein weiterer Beweis zu ihren Gunsten erbracht (vgl. z. B. Wilson 1948, wenngleich hier die Spaltenbewegungen anderen Verlauf zeigen).

Bei den Freilanduntersuchungen an Dattelpalmen in Mauretanien fanden sich keine Hinweise auf ähnliche Transpirationssteigerungen in natürlicher Umgebung. Hier blieb die Verdunstungskühlung bis zu den höchsten gemessenen Blattemperaturen von 53,3 ° bei Lufttemperaturen bis 49,3 ° stets gering und ließ sich bei bestrahlten Blättern überhaupt nicht nachweisen, was auf eine gleichmäßig niedrige Transpiration selbst bewässerter Exemplare im Freiland schließen läßt. Es besteht aber durchaus die Möglichkeit, daß die Temperaturschwelle der plötzlichen Steigerung der Wasserabgabe bei Freilandpflanzen, ähnlich wie auch ihre Hitzeresistenz, höher liegt als bei den verweichlichten Gewächshausexemplaren. Es wären dann alle Messungen in Mauretanien — im Vergleich zu dem Verhalten der Pflanzen unter kontrollierten Bedingungen — noch im Bereich der starken Einschränkung durchgeführt worden. Die Öffnung der Stomata würde erst bei noch stärkerer Erhitzung erfolgen, mit der an diesen Standorten durchaus zu rechnen ist [6]. In diesem Falle

[4] Ganz ähnliche Erscheinungen traten bei *Coffea arabica* auf.

[5] Entsprechende Untersuchungen mit direkter Beobachtung der Spaltöffnungszustände auch bei höheren Lichtintensitäten sind geplant.

[6] Bei den Tageskurven der Blattemperaturen von *Phoenix* unter Klimakammerbedingungen bei Lange 1959 (Abb. 14) machte sich kein plötzlicher Anstieg der Transpirationskühlung bemerkbar. Auch hier war mit einer maximalen Lufttemperatur von 45° die kritische Temperatur für das verwendete Gewächshausexemplar noch nicht erreicht.

wäre die bei höheren Blattemperaturen plötzlich einsetzende Transpirationskühlung bei ausreichender Bodenwasserversorgung ein wirksamer Schutz vor weiterer Überhitzung des Gewebes. Die Reaktion könnte dann als letzte Sicherungs-Regulation gegen Hitzeschäden aufgefaßt werden.

Möglicherweise erklärt ein solches Verhalten die mauretanischen Meßergebnisse an *Calotropis procera*. Bei dieser Art trat an besonnten, horizontalen Blättern ein Wechsel zwischen Über- und Untertemperatur auf. In dem bei Lange (1959) Abb. 11 dargestellten typischen Tageslauf besitzt ein Blatt vormittags Übertemperaturen bis 7,3 °, die mittags bei ansteigender Lufttemperatur und wenig veränderter Einstrahlung geringer werden und am frühen Nachmittag in Untertemperaturen bis zu einer Höhe von 9,1 ° übergehen. Der Vergleich mit einem abgeschnittenen Blatt macht eine Erhöhung der Verdunstungskühlung während der Mittagszeit wahrscheinlich. Nach den Ergebnissen an *Phoenix* könnte angenommen werden, daß diese Zunahme durch eine thermoaktive Spaltenerweiterung bedingt ist, die entsprechend der niedrigeren Hitzeresistenz von *Calotropis* bereits bei Blattemperaturen um 44 ° einsetzt (Resistenzgrenze 49 °, maximale Lufttemperatur neben dem Blatt 47,6 °).

Die geschilderten Versuche zeigen, daß die Blätter von *Phoenix* unter den geprüften Bedingungen grundsätzlich zu ähnlich hohen Transpirationsraten befähigt sind, wie die von *Cucumis* und daß ihre «relative Verdunstungskühlung» sogar noch größer sein kann[7]. Wenn die Palmblätter also unter gleichen äußeren Bedingungen eine geringere Verdunstungskühlung aufweisen als die der Melone, so kann das nicht auf Besonderheiten ihrer spezifischen thermischen Eigenschaften beruhen, sondern ist durch eine Transpirationseinschränkung bedingt.

Überträgt man diese im Laboratorium gewonnenen Erfahrungen mit dem nötigen Vorbehalt auf die Freilandverhältnisse, so ergibt sich, daß im wesentlichen auch hier die charakteristischen Unterschiede im Wasserhaushalt beider Arten für ihren unterschiedlichen Wärmehaushalt und damit für ihre Eigenschaften als «Unter-» bzw. «Übertemperaturarten» verantwortlich gemacht werden müssen. Während *Cucumis* die Wasserabgabe bei angespannten Evaporationsbedingungen nur unwesentlich einschränkt und dadurch eine hohe Transpirationskühlung erreicht, reagiert die Dattelpalme auf Erhöhung des physiologischen Defizites bei steigender Temperatur selbst unter guter Wasserversorgung sehr emp-

---

[7] Hinzu kommt, daß die Blätter beider Arten wahrscheinlich auch in ihrer Strahlungsbilanz unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen nicht stark voneinander unterschieden sind. Zwar liegen hierüber noch keine ausführlichen Untersuchungen vor; der Vergleich der Übertemperaturen nicht transpirierender Blätter bei künstlicher Bestrahlung gibt aber entsprechende Hinweise.

findlich zunächst mit starker Drosselung des Wasserverbrauchs, so daß die Verdunstungskühlung ihrer Blätter gering bleibt.

ZUSAMMENFASSUNG

Topfpflanzen der «Übertemperaturart» *Phoenix dactylifera* und der «Untertemperaturart» *Cucumis prophetarum* wurden unter sonst konstanten Verhältnissen und guter Bodenwasserversorgung in Klimakammern stufenweise verschiedenen Lufttemperatur- und Wasserdampfdruck-Bedingungen ausgesetzt. Ihre Wasserabgabe und ihre Blattemperaturen wurden dabei registriert. Transpiration und Transpirationskühlung wurden miteinander verglichen und mit der gleichzeitig gemessenen Evaporation und der Verdunstungskühlung einer Evaporimeterscheibe in Beziehung gebracht.

Bei *Cucumis* steigt die Transpiration mit von 30°— 56° C zunehmender Lufttemperatur (30 % rel. Luftfeuchtigkeit) steil an und läßt gegenüber der Evaporation nur eine sehr schwache Depression erkennen. Entsprechend erhöht sich auch die Transpirationskühlung und erreicht maximal 8°. *Phoenix* zeigt demgegenüber unter gleichen Bedingungen bei steigenden Lufttemperaturen im Bereich von 30°— 50° zunächst eine fortschreitende Einschränkung der Wasserabgabe und gleichbleibend geringe Transpirationskühlung. Erst bei noch höheren Lufttemperaturen setzt ein steiler Anstieg der Transpiration ein, der möglicherweise durch thermoaktive Spaltöffnungsbewegung bedingt ist und maximal ähnlich hohe Kühleffekte wie bei *Cucumis* hervorruft. Die «relative Verdunstungskühlung» erweist sich unter den angewandten Versuchsbedingungen bei *Phoenix* höher als bei *Cucumis*.

Diese Ergebnisse werden mit den Erfahrungen in Zusammenhang gebracht, wie sie an den beiden Versuchsarten im Freiland in der Mauretanischen Sahara gemacht wurden (vgl. Lange 1959). Danach ist anzunehmen, daß die Unterschiede im Wärmehaushalt der Arten auch unter natürlichen Bedingungen in erster Linie durch die spezifischen Unterschiede ihres Wasserhaushaltes zu erklären sind und nicht durch Besonderheiten in den thermischen Eigenschaften ihrer Blätter.

LITERATUR

Abd El Rahman, A. A., P. J. C. Kuiper a. J. F. Bierhuizen: Preliminary observations on the effect of soil temperature on transpiration and growth of young tomato plants under controlled conditions. — Med. Landbouwhogeschool Wageningen *59*, 1959.

Diem, M.: Feuchtemessung mit Hilfe thermoelektrischer Psychrometer. — Arch. Met. Wien, Ser. B *5*, 1953.

DÖRING, B.: Die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme und ihre ökologische Bedeutung. — Z. f. Bot. *28*, 1934/35.

HUBER, B.: Der Wärmehaushalt der Pflanzen. — Naturwiss. u. Landwirtsch. *17*, 1935.

— Die Temperatur pflanzlicher Oberflächen. — In: Handb. d. Pflanzenphysiol. III, 1956.

KILLIAN, Ch. et G. LEMÉE: Les Xérophytes: leur économie d'eau. — In: Handb. d. Pflanzenphysiol. III, 1956.

LANGE, O. L.: Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. — Flora *147*, 1959.

MARTIN, E.: Studies of evaporation and transpiration under controlled conditions. — Carn. Inst. Washington Publ. *550*, 1943.

RASCHKE, K.: Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. — Planta *48*, 1956.

— Über den Einfluß der Diffusionswiderstände auf die Transpiration und die Temperatur eines Blattes. — Flora *146*, 1958.

RUFELT, H.: Changes in the transpiration of wheat leaves caused by changes in the properties of the root medium. — Physiol. Plant. *12*, 1959.

SEYBOLD, A.: Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. — Monogr. wiss. Bot. *2*, 1929.

STÅLFELT, M. G.: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen — In: Handb. d. Pflanzenphysiol. III, 1956.

STOCKER, O.: Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. *67*, 1954.

— Grundlagen, Methoden und Probleme der Ökologie. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. *70*, 1957.

WALTER, H.: Einführung in die Phytologie. Bd. III/1: Standortslehre. — Stuttgart 1960.

WILSON, C. C.: The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. — Plant Physiol. *23*, 1948.