

Untersuchungen über die stomatäre Transpiration I.

Autor(en): **Gäumann, Ernst / Jaag, Otto**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **48 (1938)**

PDF erstellt am: **15.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-32581>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Untersuchungen über die stomatäre Transpiration I.

Von Ernst Gäumann und Otto Jaag.

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

Eingegangen am 13. Dezember 1937.

In einer frühern Arbeit (1936) haben wir über den Einfluss des Sättigungsdefizites auf die *kutikulare* Transpiration berichtet. In den vorliegenden Untersuchungen suchten wir in möglichst unbewegter Luft den Einfluss der Lichtmenge und des Sättigungsdefizites auf die *stomatäre* Transpiration zu messen. Über den Einfluss des Windes werden wir später berichten.

1. Kapitel.

Die Methode.

Die Versuchsanordnung und die Behandlung der Versuchspflanzen war dieselbe wie in der soeben zitierten Arbeit: In einem Kasten mit konstanter Temperatur und konstanter Luftfeuchtigkeit wurde die Wasserabgabe der jeweiligen Versuchspflanze bei einer bestimmten Belichtungsstärke und einer bestimmten Luftfeuchtigkeit während der Nacht photographisch festgehalten und hernach ausgemessen. Jede Nacht lieferte einen Messpunkt.

Als Lichtquelle waren im Abstand von 35 cm (von der Mitte der Pflanze an gerechnet) bis 7 Philips-Natriumdampflampen angebracht; über die physikalische Zusammensetzung und die biologische Wirkung des Na-Lichtes siehe V o s s (1936). Die grösste Lichtmenge, die wir zu geben vermochten, betrug $14.3 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$; gemessen am Sonnenlicht ist sie klein; anderseits ist zu bedenken, dass *Sinapis alba* nach G a b r i e l s e n (1935) schon bei rund $8 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ im Rot-Orange-Teil des Sonnenspektrums das Maximum ihrer Kohlensäureassimilation erreicht. Um das Infrarot nach Möglichkeit abzufangen, lag jede Natriumdampflampe in einem Mantel mit Kühlwasser (Abb. 1); bei hohen Luftfeuchtig-

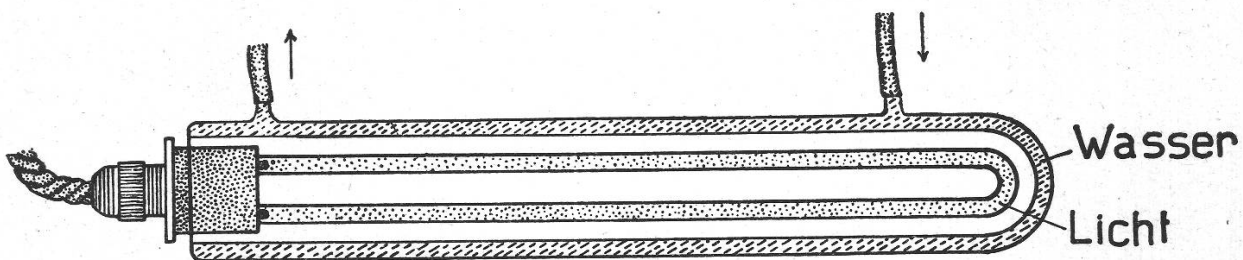


Abbildung 1.

Schematische Darstellung der Kühlung einer Natriumdampflampe. 1 : 6.

keiten wurde das Kühlwasser auf nahezu die Lufttemperatur vorgewärmt, um die Bildung von Kondenswasser zu vermeiden. Zur Lieferung ganz geringer Lichtmengen war die eine Lampe in einen schwarzen Kasten mit einer zentralen Spalte eingebaut, die schrittweise verbreitert werden konnte; Art und Abstand der Lichtquelle war also stets konstant, veränderlich nur das Lichtquantum. Die Lichtstärke wurde in 3.5 m Abstand mit einer vom Institut für technische Physik geeichten Sperrschichtphotozelle gemessen und sodann auf den tatsächlichen Abstand der Pflanze umgerechnet. Unnötig zu sagen, dass die Pflanze stets in gleicher Stellung auf die Waage gebracht und der Belichtung ausgesetzt wurde.

2. Kapitel.

Die Versuche mit *Quercus Robur* L.

Eine allgemeine Beschreibung der Versuchspflanzen und der Spaltöffnungen wurde bereits 1936, S. 417, gegeben. Wir setzen der Voll-

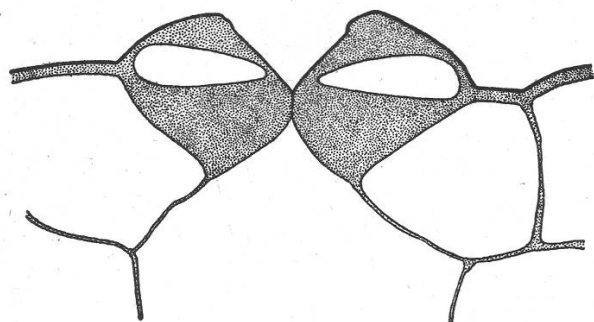


Abbildung 2.

Quercus Robur L. Leicht schematisierter Schnitt durch eine Spaltöffnung. Vergr. 1350. (Nach Gäumann und Jaag, 1936.)

ständigkeit halber die dort publizierte Abbildung der Spaltöffnung nochmals her (Abb. 2). Die Spaltöffnungen sind sehr klein. Die mittlere Länge der eigentlichen Spalte (des « Spaltenmundes ») betrug bei den fünf Versuchspflanzen 8.8μ ; bei einer Belichtung von $3.7 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. stand die Spalte etwa 0.5μ weit offen, bei $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. nahezu 1μ . Dies ist beinahe die maximale Öffnungsweite; denn auch im direkten Sonnenlicht standen die Spalten nicht weiter als 1μ offen.

§ 1. Der Einfluss der Lichtintensität auf die stomatare Transpiration von *Quercus Robur*.

Versuchsfrage: Wie ändert sich die Wasserdampfabgabe ein und derselben Versuchspflanze bei zunehmender Lichtintensität, wenn Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit konstant gehalten werden?

Der Versuch wurde zunächst mit der Versuchspflanze Nr. 59 durchgeführt, und zwar nach ihrer Abhärtung. Die Lufttemperatur wurde auf 30.0°C und die relative Feuchtigkeit auf rund 50% bemessen, damit die Wasserdampfabgabe unter einem verhältnismässig hohen Dampfdruck-

Tabelle 1.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 59). Der Einfluss der Belichtungsintensität auf die stomatäre Transpiration. Lufttemperatur 30.0—30.2° C. Rel. Feuchtigkeit 49—51 %. Mittleres physikalisches Sättigungsdefizit 16.0 mm. Barometerstand rund 718 mm.

Aufsteigende Reihe				Absteigende Reihe			
Lichtmenge cal/cm ² /h.	Wasserabgabe in mg/h.		Wasser- abgabe der einzelnen Spalt- öffnung in mγ/h.	Lichtmenge cal/cm ² /h.	Wasserabgabe in mg/h.		Wasser- abgabe der einzelnen Spalt- öffnung in mγ/h.
	Gesamte Pflanze	stomatär je dm ² Blatt- oberfläche			Gesamte Pflanze	stomatär je dm ² Blatt- oberfläche	
0.33	2205	7.46	2.2	13.52	9221	186.03	53.9
0.52	2554	16.34	4.7	12 09	9156	184.37	53.4
0.52	2709	20.29	5.9	11.40	8416	165.54	48.0
1.00	2909	25.38	7.4	8.19	8177	159.46	46.2
1.00	3168	31.97	9.3	6.46	7987	154.62	44.8
1.00	2826	23.26	6.7	6.46	7905	152.53	44.2
1.28	3025	28.33	8.2	5.39	8040	155.97	45.2
1.93	3132	31.05	9.0	5.39	7392	139.48	40.4
1.93	3076	29.63	8.6	4.41	7108	132.25	38.3
2.67	3716	45.91	13.3	3.94	5891	101.27	29.4
3.07	4080	55.18	16.0	3.94	5390	88.52	25.7
3.07	5021	79.13	22.9	3.07	4846	74.68	21.6
3.07	4793	73.33	21.3	2.67	3840	49.07	14.2
3.93	5572	93.15	27.0	2.29	3657	44.41	12.9
3.93	5209	83.91	24.3	2.29	3506	40.57	11.8
3.93	5680	95.90	27.8	1.59	3115	30.62	8.9
3.93	6601	119.34	34.6	1.28	3015	28.07	8.1
4.41	7187	134.26	38.9	1.00	2975	27.06	7.8
4.41	6967	128.66	37.3	1.00	3158	31.71	9.2
5.39	7320	137.64	39.9	1.00	2952	26.47	7.7
5.39	7801	149.89	43.4	0.52	2931	25.94	7.5
5.39	7926	153.07	44.4	0.33	2848	23.82	6.9
5.92	7820	150.37	43.6				
5.92	7998	154.90	44.9				
5.92	7996	154.85	44.9				
7.02	8023	155.54	45.1				
7.02	8219	160.52	46.5				
8.19	8593	170.04	49.3				
8.19	8326	163.22	47.3				
8.19	7916	152.81	44.3				
8.19	8209	160.27	46.5				
8.19	8089	157.22	45.6				
9.42	8316	162.99	47.2				
9.42	8525	168.31	48.8				
11.40	8712	173.07	50.2				
11.40	8834	176.18	51.1				
12.09	9014	180.76	52.4				
13.52	9098	182.90	53.0				
13.52	8741	173.76	50.3				

defizit erfolgte (physikalisches Sättigungsdefizit 16.0 mm Hg; physiologisches Sättigungsdefizit etwa 13.8 mm Hg).

Die Wasserabgabe der gesamten Pflanze im Dunkeln (kutikulare plus Rindentranspiration) wurde in drei Messungen auf 1889, 1967 bzw. 1879, also im Mittel auf 1912 mg/h. bestimmt; die kutikulare Transpiration war ziemlich niedrig, nämlich 21.1 mg/dm²/h.

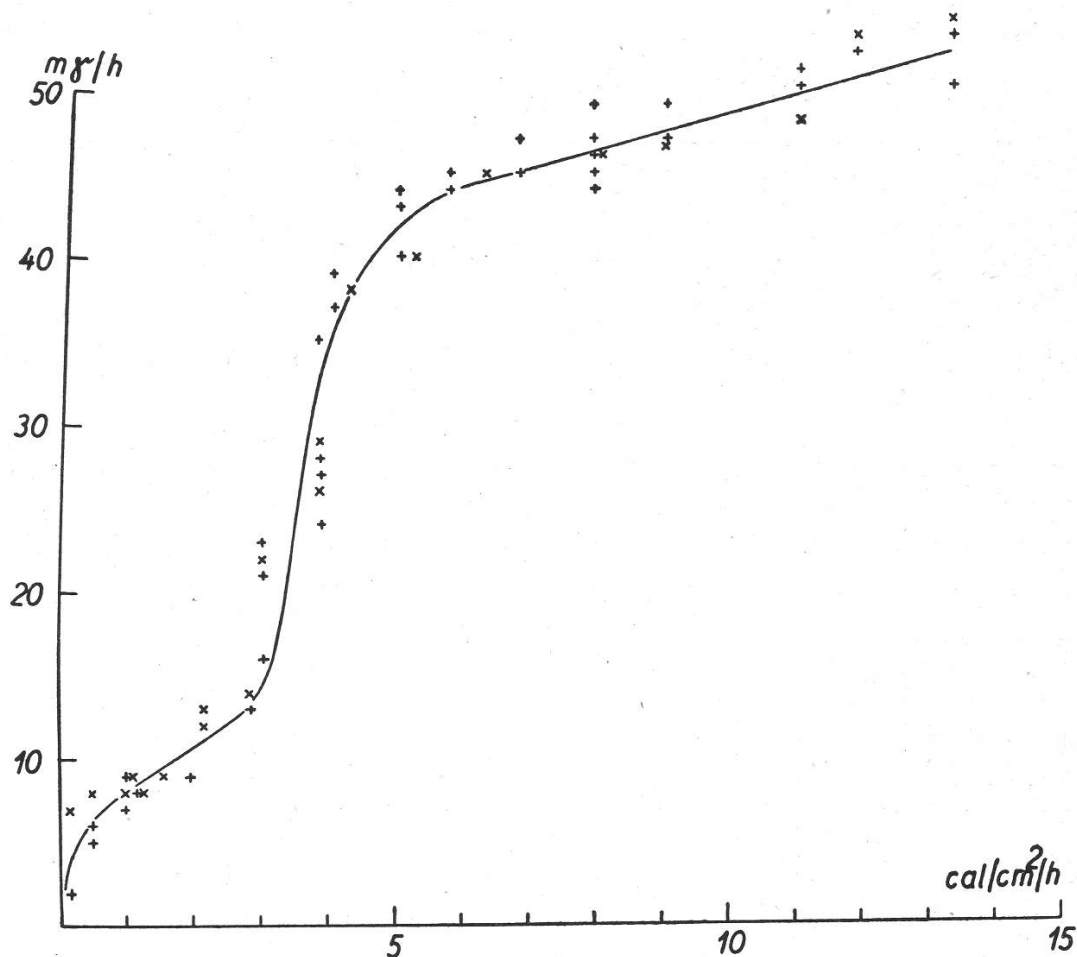


Abbildung 3.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 59). Die durchschnittliche Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung bei verschiedenen Lichtintensitäten (Tab. 1). Stehende Kreuze: Aufsteigende Reihe. Liegende Kreuze: Absteigende Reihe.

In der ersten Nacht des vorliegenden Versuches wurde eine Lichtmenge von 0.33 cal/cm²/h. gegeben (1. Kolonne der Tab. 1); die Wasserabgabe der gesamten Pflanze stieg von 1912 mg/h. (im Dunkeln) auf 2205 mg/h. (2. Kolonne der Tab. 1). Die reine stomatäre Transpiration stellt sich somit auf 293 mg/h. Da die Pflanze eine Blattfläche (einfach gerechnet) von 39.29 dm² besass, betrug die stomatäre Transpiration je dm² (*Quercus Robur* ist hypostomatisch) bei der Lichtmenge von 0.33 cal/cm²/h. 7.46 mg/h. (3. Kolonne der Tab. 1); und da die mittlere Zahl der Spaltöffnungen je cm² Blattfläche 34.480 betrug, so stellte sich

die Wasserdampfabgabe einer einzelnen Spaltöffnung auf durchschnittlich 2.2 my/h . (Milligamma = Milliontel Milligramm; 4. Kolonne der Tab. 1).

In der folgenden Nacht wurde der Versuch mit 0.52 $cal/cm^2/h$. fortgesetzt; die gesamte Wasserabgabe stieg auf 2554 mg/h .; der stomatäre Anteil betrug somit (da ja der Nullpunkt von 1912 mg/h . stets derselbe

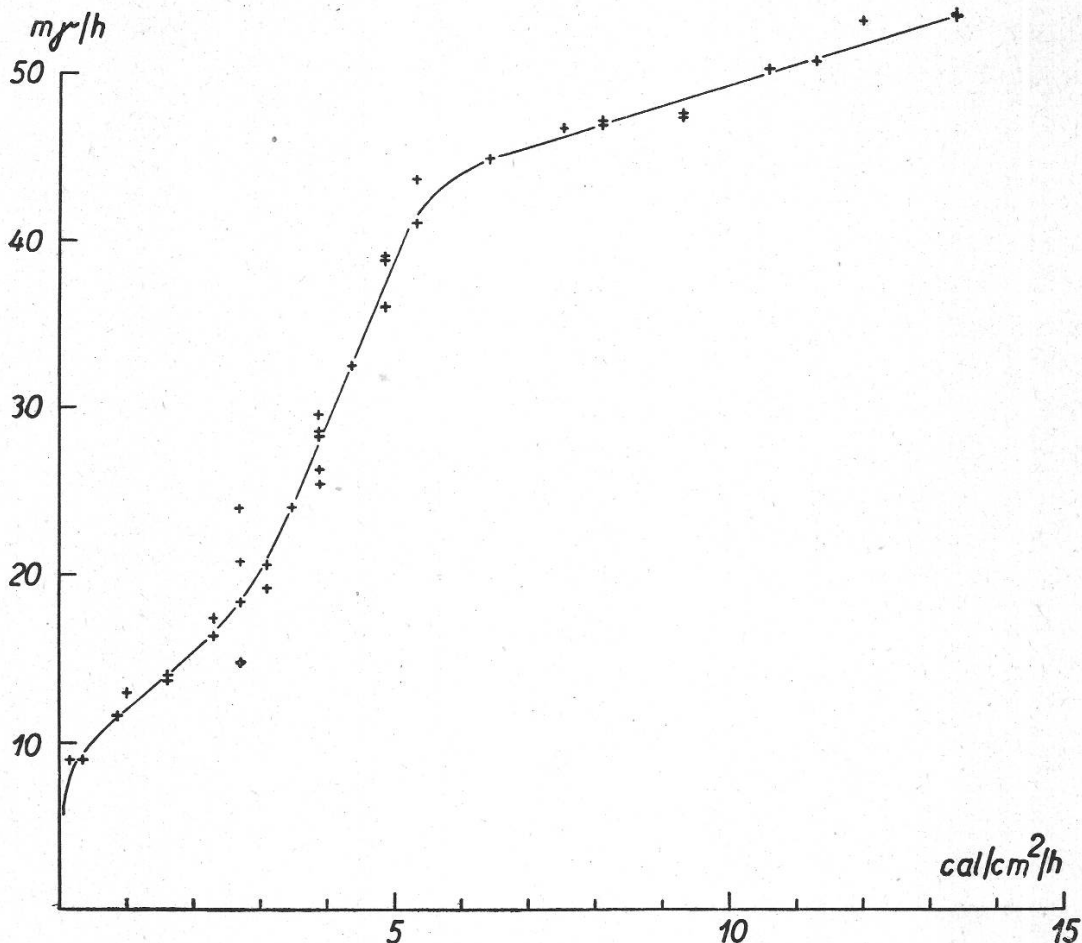


Abbildung 4.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 60). Die durchschnittliche Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung bei verschiedenen Lichtintensitäten (Tab. 2).

bleibt) 642 mg/h .), und die durchschnittliche Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung stellte sich auf 4.7 my/h . In der nächstfolgenden Nacht wurde der Versuch bei 0.52 $cal/cm^2/h$. wiederholt. Dann schritten wir weiter zu 1.0 $cal/cm^2/h$. usw., bis hinauf zu 13.5 $cal/cm^2/h$. (« Aufsteigende Reihe »; linke Hälfte der Tab. 1). Die Messpunkte sind in Abb. 3 durch stehende Kreuze veranschaulicht.

Da die Folge dieser stehenden Kreuze in Abb. 3 nicht stetig verläuft, sondern im Bereich von 3 $cal/cm^2/h$. eine Einbiegung aufweist, kehrten wir am Schluss des Versuches, von 13.5 $cal/cm^2/h$. weg, nochmals, nur mit raschern Schritten, denselben Weg zurück, um sicher zu

sein, dass die Unstetigkeit kein Zufallsergebnis sei (« Absteigende Reihe »; rechte Hälfte der Tab. 1). Die Lage der Messpunkte ist in Abb. 3 durch liegende Kreuze veranschaulicht. Wir sehen: Im Rahmen der individuellen Schwankung und der Methoden- und Messfehler decken sich die beiden Punktreihen vollkommen. Um den Verlauf der Messpunkte besser zu überblicken, haben wir auf das Auge hin eine mittlere Kurve eingezeichnet; wir haben also darauf verzichtet, sie (in zwei Stücken) zu berechnen, da die Verbindung der beiden Kurvenstücke ja doch dem persönlichen Ermessen anheimgestellt bliebe.

Um uns zu vergewissern, dass die Unstetigkeit der Punktreihe in Abb. 3 nicht nur auf eine individuelle Zufälligkeit der Versuchspflanze Nr. 59 zurückgeht, haben wir den Versuch mit einer neuen Pflanze (Nr. 60) wiederholt (Tab. 2); sie besass 354 Blätter mit einer Fläche (einfach gerechnet) von 47.63 dm² und einer mittlern Spaltöffnungszahl von 26.160 je cm². Der Nullpunkt (kutikulare plus Rindentranspiration) wurde zu 1450 bzw. zu 1436, also im Mittel zu 1443 mg/h. bestimmt. Die Lage der Messpunkte ist in Abb. 4 veranschaulicht; die mittlere Verbindungslinie wurde wiederum nur auf das Auge hin eingezogen.

Die Abb. 4 zeigt einen ähnlichen Kurvenverlauf wie die Abb. 3: Wiederum tritt im Bereich von 3 cal/cm²/h. eine Einbiegung auf, nur verläuft sie etwas flacher als bei der Versuchspflanze Nr. 59. Ihrem absoluten Betrage nach stimmen die Kurven der Versuchspflanzen Nr. 59 und 60 auffallend gut miteinander überein; beide endigen im Bereich von 52 mγ/h.

Wir dürfen aus den Tab. 1 und 2 und den Abb. 3 und 4 den Schluss ziehen, dass *die durchschnittliche Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung von Quercus Robur bei steigender Lichtintensität nicht stetig verläuft*. Sie steigt zunächst, bis zu einem Bereich von etwa 1 cal/cm²/h., steil auf 8—13 mγ/h. je Spaltöffnung an; in diesem Bereich ist die Spalte noch unmessbar eng. Öffnet sie sich weiter (bis auf etwa 0.5 μ bei rund 3 cal/cm²/h.), so nimmt der Dampfdurchfluss langsamer zu als im Bereich von 0—1 cal/cm²/h.; er steigt nämlich nur auf etwa 16—19 mγ/h.; trotz der dreifachen Lichtmenge ist er also nur um die Hälfte grösser als bei 1 cal/cm²/h. Nimmt die Lichtmenge noch weiter zu, d. h. öffnet sich die Spalte über 0.5 μ hinaus, so steigt der Dampfdurchfluss (von 3 bis etwa 5—6 cal/cm²/h.) wieder steil auf den etwa vierfachen Betrag an und verläuft sodann, bis zu einer Lichtmenge von 13.5 cal/cm²/h., also bis zu einer Spaltenweite von nahezu 1 μ, vollkommen geradlinig.

Um über die mutmasslichen Ursachen dieses Kurvenverlaufes eine Vorstellung zu gewinnen, müssen wir uns die physikalischen Voraus-

Tabelle 2.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 60). Der Einfluss der Belichtungsintensität auf die stomatäre Transpiration. Lufttemperatur 30.0—30.1° C. Rel. Feuchtigkeit 49—51 %. Mittleres physikalisches Sättigungsdefizit 16.0 mm. Barometerstand rund 714 mm.

Lichtmenge cal/cm ² /h.	Wasserabgabe in mg/h.		Wasserabgabe der einzelnen Spaltöffnung in mg/h.
	Gesamte Pflanze	stomatär je dm ² Blattoberfläche	
0.17	2560	23.45	9.0
0.33	2576	23.79	9.1
0.74	2893	30.44	11.6
1.00	3064	34.03	13.0
1.59	3156	35.96	13.7
1.59	3190	36.68	14.0
2.27	3633	45.98	17.5
2.27	3485	42.87	16.4
2.67	4024	54.19	20.7
2.67	3745	48.33	18.4
2.67	4418	62.46	23.8
2.67	3274	38.44	14.7
3.07	4003	53.75	20.5
3.07	3834	50.20	19.2
3.49	4424	62.59	23.9
3.94	4711	68.61	26.2
3.94	5135	77.51	29.6
3.94	5003	74.74	28.5
3.94	4983	74.32	28.4
3.94	4605	66.39	25.3
4.41	5493	85.03	32.5
4.89	6301	101.99	38.9
4.89	6298	101.93	38.9
4.89	5934	94.29	36.0
5.39	6567	107.58	41.1
5.39	6896	114.49	43.7
6.46	7028	117.26	44.8
7.59	7251	121.94	46.5
8.19	7304	123.05	47.0
8.19	7280	122.55	46.8
9.42	7356	124.14	47.4
9.42	7330	123.60	47.2
10.73	7680	130.95	50.0
11.40	7730	132.00	50.4
12.09	8034	138.38	52.8
13.52	8057	138.86	53.0

setzungen vergegenwärtigen und insbesondere die Dimensionen in Erinnerung rufen, in welchen wir zu denken haben. Verschiedene Kollegen haben uns in dieser Beziehung beraten.

Die Interzellularen stellen ein sehr enges ($r =$ Bruchteile von 1μ), verzweigtes Kapillarsystem dar, das in die Atemhöhle mündet. Trotz

ihrer Kleinheit ist die lichte Weite der Atemhöhle hundertfach so gross wie der Querschnitt der Interzellularen. Aus den Zellwänden treten andauernd Wassermolekel in die Interzellularen hinaus und strömen durch diese in die Atemhöhle (wahrscheinlich nach den Gesetzen der Warburg-Knudsen'schen Molekularströmung). Der Weg von den Atemhöhlen ins Freie wird durch die Spaltöffnungen verschlossen, deren Öffnungszustand im wesentlichen durch die Lichtintensität gesteuert wird.

Das transpirierende Hohlraumssystem im Blattinnern zerfällt somit in zwei Abschnitte mit eigenen Gesetzlichkeiten: 1. in das sehr enge, komplizierte, unübersichtliche Kapillarsystem der Interzellularen, das in einen Behälter, die Atemhöhle, mündet; und 2. in die Spaltöffnung, die vom Behälter nach der Art eines Ventils ins Freie führt.

Über Strömungsverhältnisse, Gleiteffekte und Gasdurchlässigkeiten von engen Kapillarsystemen sind in neuerer Zeit verschiedene Arbeiten erschienen; die für den Botaniker am besten verständliche Darstellung gab Manegold (1937). Wegen der Kompliziertheit des Hohlraumsystems der Interzellularen und wegen der Unbekanntheit der zwischen den hydratisierten Membranen wirkenden Adsorptivkräfte sehen wir jedoch keine Möglichkeit, die Strömungsverhältnisse in den Interzellularen rechnerisch zu erfassen. Wir lassen deshalb die Frage, nach welchen Gesetzmässigkeiten der Wasserdampf durch die Interzellularen in die Atemhöhle hinausgeschoben wird, vorläufig beiseite und beschränken uns auf die zweite Teilfrage: Wie gelangt er aus der Atemhöhe ins Freie? Um diese Vereinfachung zu ermöglichen, nehmen wir vorläufig an, dass die Atemhöhlen stets mit Wasserdampf nahezu gesättigt seien, dass also der Wasserdampfnachschub aus den Interzellularen stets ausreiche, um diesen Sättigungszustand aufrechtzuerhalten; kurz, wir nehmen an, dass für die Pflanze der Dampfnachschub aus den Interzellularen in die Atemhöhle hinaus überhaupt kein Problem sei und dass sie, was in den meisten Fällen auch zutreffen dürfte, vor allem mit dem Problem der Effusion zu kämpfen hat, mit dem Problem des Wasserdampfstromes von den Atemhöhlen durch die Spaltöffnungen ins Freie.

Die Spaltöffnungen haben die Dimension von μ , also von 10^{-4} cm. Bei nicht eingesenkten Spalten wie bei denen von *Quercus Robur* begehen wir keinen allzu grossen Fehler, wenn wir nur den Spaltenmund berücksichtigen; er war, wie eingangs gesagt, bei den untersuchten Exemplaren im Mittel 2.5μ tief, 8.8μ lang, und er stand bei einer Belichtung von $3.7 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. etwa 0.5μ weit offen, bei $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. nahezu 1μ . Er bildet also einen langen, schmalen Schlitz. Seine Wände bestehen, soweit sie nicht kutinisiert sind, aus mehr oder weniger feuchter Zellulose und ähnlichen Gerüststoffen; sie sind mutmasslicher-

weise von einer Adsorptivschicht von Wassermolekeln bedeckt. Wasserdampf gleitet also mutmasslicherweise über Wasserdampf dahin.

Den Wasserdampf dürfen wir uns monomolekular vorstellen. Die einzelne Molekel hat unter dieser Voraussetzung einen Durchmesser von 1.2 \AA ; ihre Dimension ist somit 10^{-8} cm . Wenn bei *Quercus Robur* die Zentralspalte maximal, also ein volles μ weit, offensteht, so haben in ihr, in Ruhe, 8000 Wasserdampfmolekel nebeneinander Platz. Das Gewicht der einzelnen Molekel beträgt $18 \cdot 1.64 \cdot 10^{-24} \text{ g} = 29.5 \cdot 10^{-24} \text{ g}$. Auf ein Milligramm gehen somit $34 \cdot 10^{12}$, also 34 Billionen Wassermolekel.

In Wirklichkeit befinden sich die Molekel nicht, wie soeben angenommen, in Ruhe, sondern sausen, entsprechend der Brownschen Molekularbewegung, umher. Ihre mittlere Geschwindigkeit lässt sich berechnen nach der Formel

$$c = 14,550 \cdot \sqrt{\frac{T}{M}} \text{ cm/sec.},$$

wobei T die absolute Temperatur und M das Molekulargewicht. Dies ergibt für Wasserdampf bei 30° C $5.97 \cdot 10^4 \text{ cm/sec.}$, also rund die doppelte Schallgeschwindigkeit.

Die Molekel prallen andauernd aufeinander und an die Stickstoff- und Sauerstoffmolekel der Luft und werden zurückgeworfen. Ihre mittlere freie Weglänge beträgt bei 0° C und 1 atm. $4.04 \cdot 10^{-6} \text{ cm}$. Sie nimmt zu mit steigender absoluter Temperatur und abnehmendem Druck. Für unsere Versuchstemperatur von 30° C und für unsern durchschnittlichen Barometerstand von 720 mm beträgt sie etwa $4.7 \cdot 10^{-6} \text{ cm}$, also rund $47 \mu\mu$.

Wenn also der Spaltenmund 0.5μ weit offensteht, so beträgt die Spaltenbreite das rund Zehnfache der *mittleren* freien Weglänge; ein Teil der Wassermolekel wird unter diesen Umständen nach den Gesetzen der (laminaren) Schichtenströmung zickzackförmig ins Freie gleiten; ein anderer Teil wird, statt gegen andere Wassermolekel, gegen die Zellwände prallen und von dort zurückgeworfen, und ein noch anderer Teil wird unter dem Einfluss der bedeutenden, von den hydratisierten Membranen ausgehenden Adsorptivkräfte abgebremst; der Dampfstrom aus der Atemhöhle ins Freie wird also zweifelsohne schon bei einer Spaltenbreite von 0.5μ durch die äussere Reibung wesentlich verlangsamt.

Wird die Spalte noch schmaler, z. B. bei einer Lichtmenge von $0.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$, so gelangen wir in einen Bereich, wo die Spaltenbreite unmittelbar in derselben Grössenordnung wie die *mittlere* freie Weglänge liegt. Wir möchten den Nachdruck immer wieder auf den Mittelwertcharakter der Weglängezahl legen, weil nach dem Geschwindigkeitsverteilungsgesetz ein erheblicher Teil der Wassermolekel grös-

sere Weglängen zurücklegt, als unserem Mittelwert entspricht. Sobald jedoch die Spaltenweite im Bereich der mittleren freien Weglänge liegt, d. h. sobald die Spalte selbst den Spielraum der Molekel einzuengen beginnt, so beginnt auch für den Physiker ein neues Problem, die « Molekularströmung »; wie weit sich diese für unser Beispiel, unter Berücksichtigung der Adsorptionserscheinungen, mit brauchbarer Genauigkeit berechnen lässt, vermag der Botaniker, wie schon für die Interzellularen gesagt wurde, nicht zu beurteilen.

Wir beschränken uns deshalb auf Spaltenbreiten über 0.5μ , also auf Spalten, deren Öffnungszustand mikroskopisch festgestellt werden kann und bei denen die Wandkräfte erst in zweiter Linie berücksichtigt zu werden brauchen; und wir fragen uns, welche Menge Wasserdampf nach den physikalischen Voraussetzungen in der Zeiteinheit durch eine derartige Spalte strömen sollte. Die Antwort kann nicht eindeutig gegeben werden, weil sich die Spaltöffnungen mit keinem der physikalischen Modellfälle hinlänglich decken. Je nach den Ansätzen, von denen wir ausgehen, kommen deshalb andere Gleichungen heraus. Es kann sich somit nur um *Näherungswerte* handeln.

Wir halten uns als Botaniker an den einfachsten Fall, die *Poiseuille*-Strömung. Diese macht folgende Voraussetzungen:

1. Dass eine wirkliche Strömung vorliege, nicht eine blosse Diffusion eines Gases in einem andern; denn diese müsste auf Grund der Molekularstösse berechnet werden. Diese Voraussetzung einer wirklichen Strömung dürfte in der Regel bei den Spaltöffnungen erfüllt sein.

2. Dass die *innere* Reibung des Gases (bzw. der Flüssigkeit) ausschlaggebend sei und dass die *äussere* (Wand-) Reibung vernachlässigt werden dürfe; dies trifft zu, wenn der Querschnitt des Rohres sehr gross ist, verglichen mit der mittleren freien Weglänge. Im Falle der Spaltöffnungen bewegen wir uns jedoch, wie soeben dargelegt, am untern Rande dieser Einschränkung.

3. Dass das Druckgefälle gering sei; diese Einschränkung wird bei der stomatären Transpiration vorbehaltlos erfüllt, da bei ihr die Dampfdruckdefizite in der Regel nicht höher gehen als 30 mm Hg.

4. Dass die Strömung einigermassen laminar verlaufe; diese Voraussetzung wird von den « ungeschützten » Spaltöffnungen wie denen von *Quercus Robur* und *Phyllitis Scolopendrium* hinlänglich erfüllt; bei den « geschützten » Spaltöffnungen, z. B. von *Amaryllis*, *Haemanthus* und *Ficus*, tritt dagegen starke Turbulenz auf. Auf die Folgen dieser Turbulenz kommen wir später zurück.

5. Dass das Gas nicht sehr verdünnt sei. Diese Bedingung wird bei der stomatären Transpiration erfüllt, da in der Regel angenommen werden darf, dass die Atemhöhlen nahezu mit Wasserdampf gesättigt seien.

6. Dass die Rohrlänge l gegenüber dem Druckgefälle $p_1 - p_2$ nicht gar zu klein sei. Die Rohrlänge l entspricht bei unserer vereinfachten Annahme der Tiefe des Spaltöffnungsmundes und ist somit in der Regel ziemlich klein (2—20 μ). Falls auf den zwei Seiten des Spaltöffnungsmundes zwei freie Lufträume beständen, getrennt durch ein 2—20 μ dickes Septum, und falls der Spaltöffnungsmund nur als Porus in dieses Septum eingebohrt wäre, dann würde das Poiseuille'sche Gesetz wohl von vorneherein ausser Betracht fallen und dann müssten die Ableitungen gelten, die z. B. Knudsen (1934) erforscht hat. Bei der stomatären Transpiration haben wir es jedoch, wie oben ausgeführt, auf der Innenseite des Spaltöffnungsmundes mit einem komplizierten, sehr engen Röhrensystem von wechselndem Querschnitt (den Interzellularen) zu tun, einem System, das seinerseits in die ebenfalls mikroskopisch kleine Atemhöhle mündet. Der Spaltöffnungsmund ist deshalb nichts anderes als das flexible Endstück eines langen, jedoch unübersichtlichen Kapillarsystems. Wegen dieser Besonderheit fällt das Gesetz von Hagen und Poiseuille trotz der Kleinheit von l für die stomatäre Transpiration nicht von vorneherein ausser Betracht.

Es lautet in einfachster Form (ohne die Korrektionsfaktoren) :

$$v \sim \frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \eta} \cdot \frac{p_1 - p_2}{l} \quad (1.)$$

Das Volumen v des durch eine Kapillare vom Radius r und von der Länge l sekundlich durchströmenden Gases ist also *näherungsweise* direkt proportional der 4. Potenz des Rohrradius r und dem Druckgefälle $p_1 - p_2$, und umgekehrt proportional dem Koeffizienten der innern Reibung η und der Rohrlänge l . Die Dimensionen sind CGS-Einheiten. Die innere Reibung η beträgt also für Wasserdampf $904 \cdot 10^{-7}$, die Druckdifferenz je mm Hg 1333 Dyn.

Da der Grundriss der Spalte nicht kreisförmig, sondern schmal ellipsoidisch ist, setzen wir nach Lamb (1907, S. 675) statt r^4 den Faktor

$$\frac{a^3 \cdot b^3}{2(a^2 + b^2)} \quad (2.)$$

wobei a und b die beiden Halbmesser sind.

Ehe wir uns der Frage zuwenden, welche Gesetzmässigkeiten sich aus den Gleichungen 1 (2) ergeben, möchten wir prüfen, ob sie überhaupt einen für die Spaltöffnungen brauchbaren Wert liefern. Wir berechnen deshalb nach Gleichung 1 (2), welche Dampfmenge stündlich durch eine Spalte von den Ausmassen von *Quercus Robur* (8.8 μ Länge, 1 μ Breite, 2.5 μ Tiefe) strömen kann, wenn das physiologische S. D. 13.8 mm Hg beträgt (Kurvenende der Abb. 3 und 4). Wir erhalten

eine stündliche Wasserdampfmenge von 900.4 $m\gamma$ je h. *Maximal* können also unter den gegebenen physikalischen Voraussetzungen 900.4 $m\gamma$ Wasserdampf in der Stunde durch die betreffende Spalte hinausströmen; tatsächlich sind es nur 52 bzw. 53 $m\gamma$; es strömt also in Wirklichkeit rund 17mal weniger Wasserdampf durch die Spalte, als auf Grund des Querschnittes möglich wäre. Die Ursachen dieser Abweichungen werden wir später besprechen. Vorläufig möchten wir nur feststellen, dass die Gleichungen 1 (2) Werte von derselben Grössenordnung wie die tatsächlich gemessenen Dampfströmungen liefern.

Wir betrachten nunmehr die Poiseuillesche Formel einschliesslich dem in Gleichung 2 eingeführten Ergänzungsfaktor. Sie enthält zwei Variable, den kleinen Halbmesser b und das Dampfdruckdefizit $p_1 - p_2$. Wir besprechen zunächst nur das Gewicht des kleinen Halbmessers b (da wir ja in den bisher besprochenen Versuchsreihen mit *konstantem* $p_1 - p_2$ gearbeitet haben) und kommen auf die Wirkung des Dampfdruckdefizites $p_1 - p_2$ im Anschluss an die Versuche des zweiten Kapitels zurück.

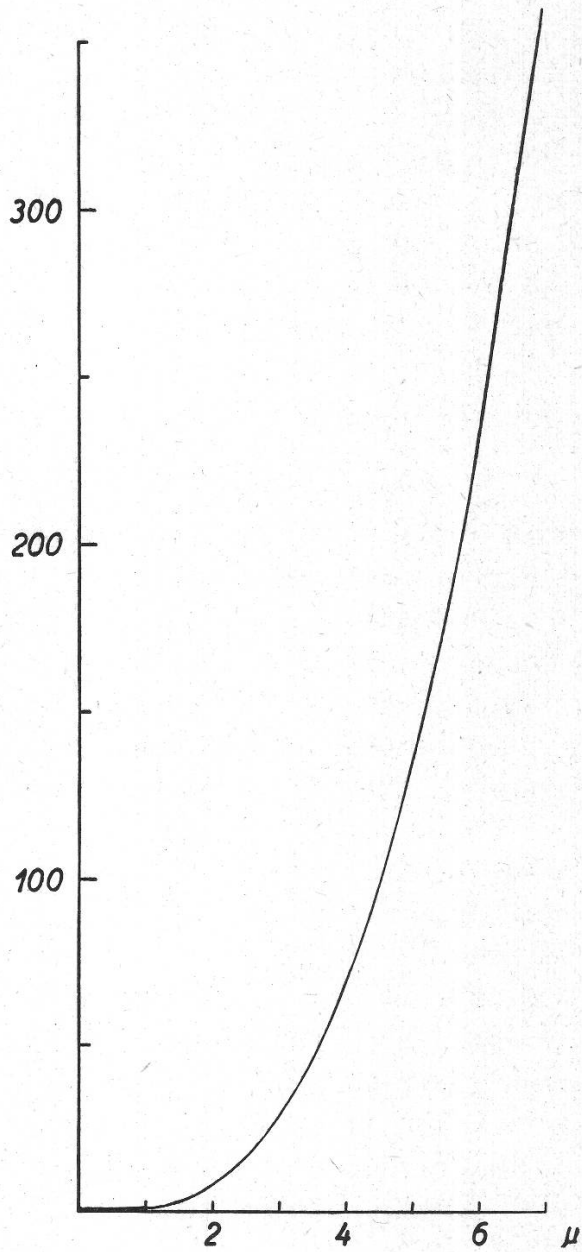
Der kleine Halbmesser b entspricht der halben Spaltenbreite; er nimmt mit steigender Lichtmenge, bis zu einem bestimmten Maximum, zu; er erscheint im Zähler in der dritten, im Nenner in der zweiten Potenz. Den grossen Halbmesser a (die halbe Spaltenlänge) wollen wir, ohne einen allzu grossen Fehler zu begehen, als näherungsweise konstant betrachten. Mit dieser Voraussetzung haben wir in Abb. 4 a den geometrischen Ort der Gleichung 2 dargestellt, und zwar ungefähr mit den Ausmassen einer Spaltöffnung von *Phyllitis Scolopendrium* (Spaltenlänge $2a = \text{konstant} = 35 \mu$; Spaltenbreite $2b$ von $0.5 - 7 \mu$ wachsend). Der für eine Spaltenbreite von 0.5μ gefundene Wert konnte wegen seiner Kleinheit nicht in die Abb. 4 a aufgenommen werden; er beträgt nur 0.000137. Bei einer Spaltenbreite von 1μ beträgt der Faktor 1.09, bei 2μ 8.72 usw., bei 10μ ist er bereits auf 1011.2 gestiegen: die Progression ist geometrisch. Wenn sich also der Spaltenmund von 1μ auf 10μ , das ist um den zehnfachen Betrag, erweitert, so sollte die stomatäre Transpiration *ceteris paribus* auf den tausendfachen Betrag ansteigen.

Ein ähnlicher Kurvenverlauf lässt sich für alle andern Spaltöffnungsquerschnitte, so für *Quercus Robur* (Länge 8.8μ , Breite 0.5 bis 1μ) berechnen. Alle diese Kurven verlaufen, wie die Kurve in Abb. 4 a, stark konvex zur x-Achse und steigen mit zunehmender Spaltenbreite sehr steil an.

Diese selbe Frage, welchen Einfluss der Öffnungszustand der Spalten auf die Menge des durchströmenden Wasserdampfes besitzt, ist in der Transpirationsliteratur schon oft gestellt worden, vor allem im Anschluss an die Modellversuche mit multiperforaten Septen. Nur sind bei

diesen Modellversuchen die Voraussetzungen etwas andere als bei wirklichen Spaltöffnungen. Zunächst mussten aus versuchstechnischen Gründen, statt hydratisierter Membranen, Metallfolien verwendet werden, wodurch die Adsorptionskräfte stark verringert wurden. Sodann bestand auf beiden Seiten des Septums ein freier Luftraum, also gerade jener Fall, den wir soeben unter 6 vorläufig eliminiert haben. Endlich

Abbildung 4 a.
Der (theoretische) Einfluss der zunehmenden Spaltenbreite auf das Ausmass des durchströmenden Wasserdampfes.



musste, wieder aus versuchstechnischen Gründen, mit kreisförmigen Poren gearbeitet werden, und zwar in der Regel mit Durchmessern von 50μ an aufwärts. Bei den Spaltöffnungen sind jedoch die Ausmasse gerade soviel kleiner, dass sie die Grenzen der Massenströmungsgesetze zu unterschreiten beginnen, und ferner handelt es sich bei ihnen in der Regel nicht um kreisförmige Poren, sondern um schmale Ellipsen,

deren kleiner Durchmesser meist nur um einen Bruchteil des (ungefähr konstanten) grossen Durchmessers schwankt. Aus diesen Gründen kann bei wirklichen Spaltöffnungen die Frage, ob ihre Transpiration mit ihrem Umfang oder mit ihrer Fläche korreliert sei, eine Frage, die wegen der Randfeldwirkung oft aufgeworfen wurde, nicht in derselben Weise gestellt werden wie bei den Modellversuchen mit multiperforierten Septen. Falls die Formel der Poiseuille-Strömung wirklich für Spaltöffnungen näherungsweise gilt (und wir werden sehen, dass sie sinngemässe Ergebnisse liefert), so ist weder die Fläche noch der Umfang des Rohres massgebend, sondern bei kreisförmigen Stomata die vierte Potenz des Radius, also das *Quadrat* der Fläche, bei schmal elliptischen Stomata die Kurve der Abb. 4 a. Durch diese Einschränkungen soll der wissenschaftliche Wert der Versuche mit multiperforierten Septen in keiner Weise herabgemindert werden; wir möchten nur andeuten, dass beim *Spaltöffnungsproblem*, wie ja den betreffenden Forschern auch vollkommen bewusst war, die Verhältnisse erheblich anders liegen.

Wie lässt sich nun der tatsächliche Kurvenverlauf der stomatären Transpiration von *Quercus Robur* (Abb. 3 und 4) auf Grund der soeben dargestellten Gesichtspunkte verstehen?

Das Koordinatensystem der Abb. 3 und 4 enthält die beiden objektiv und unmittelbar messbaren Grössen, in der Abszisse die Lichtmenge in $\text{cal/cm}^2/\text{h.}$, in der Ordinate die stündlich durch *eine* Spalte strömende Wasserdampfmenge in mg . Zwischen diesen beiden Grössen ist unausgesprochen eine dritte eingeschaltet, der Öffnungszustand der Spalten.

Nach den Untersuchungen von Sierp, Stålfelt u. a. ist, wenn man *eine* bestimmte Spaltöffnung ins Auge fasst, die Öffnungsbewegung unmittelbar von der Lichtmenge abhängig. Würden wir also die Transpiration *einer* bestimmten Spaltöffnung gemessen haben, so dürften wir ohne weiteres den Öffnungszustand der Spalte dem Abszissenmassstab gleichsetzen. Dadurch, dass wir die Transpirationssumme von Millionen Spaltöffnungen photographierten, wird dieses primäre Problem der Abhängigkeit des Öffnungszustandes von den Lichtquanten überdeckt durch ein zweites Problem, nämlich durch eine Sensibilitätsfrage: wie viele Spaltöffnungen sprechen bei einer bestimmten Lichtmenge schon an, d. h. wie viele beginnen sich bereits zu öffnen? (*Nachdem* sie angefangen haben zu reagieren, gilt erst die genannte lineare Korrelation.) Diese Sensibilitäten sind nun bei *Quercus Robur* asymmetrisch nach links verteilt, wir haben eine Häufung von Spalten, die sich schon bei geringen Lichtmengen zu öffnen beginnen, und haben sodann eine Schar von Nachzüglern, die erst bei stärkern Impulsen reagieren. Aus diesem Grunde stehen bei der Lichtmenge von $3.7 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ die Spaltöffnungen von *Quercus Robur* im Mittel etwa 0.5μ weit offen, bei

13.5 cal/cm²/h., also bei der mehr als dreifachen Lichtstärke, erst nahezu 1 μ . Wegen dieser asymmetrischen Verteilung der *Sensibilitäten* darf bei *Quercus Robur* der generelle Öffnungszustand der Spaltöffnungen nicht linear mit der Lichtmenge korreliert werden, sondern die *mittlern* Spaltöffnungsweiten steigen bei geringen Lichtmengen steiler, und sodann, nachdem die Spalten durchschnittlich etwa halb offen stehen, langsamer bis zur nahezu vollen Öffnungsweite an. Durch diese mittelbare Beziehung zwischen Lichtmenge und mittlerem Öffnungszustand der Spalten wird die Deutung der Kurven der Abb. 3 und 4 erheblich erschwert.

Die Menge des stündlich durch eine Spalte strömenden Wasserdampfes steigt in beiden Abbildungen von Dunkelheit (Nullpunkt) bis zu einer Lichtmenge von rund 1 cal/cm²/h. steil an, und zwar, entgegen der Abb. 4 a, konkav zur x-Achse. Die durchschnittliche Spaltenbreite von *Quercus Robur* lässt sich bei derart geringen Lichtmengen nicht messen; sie mag etwa 0.1 μ (100 $\mu\mu$) betragen, also rund das Doppelte der mittlern freien Weglänge. Wenn die Menge der sich durchzwängenden Wassermolekel trotz der grossen Gleitungsreibung um soviel rascher ansteigt als nach Gleichung 2 geschehen dürfte, so muss im Blattinnern ein Überdruck bestehen. Wir möchten diesen Überdruck nicht mit den erheblichen physikalischen Überdrucken verwechseln, die im direkten Sonnenlicht durch die eingestrahlte Wärme im Blattinnern geschaffen werden; denn das Infrarot wurde durch unsere Versuchsanordnung grösstenteils aufgefangen. Wir möchten vielmehr die Anwesenheit von kleinen *physiologischen* Überdrucken vermuten, welche andauernd Wassermolekel in die Interzellularen und durch diese in die Atemhöhlen hinauspressen. Sind die Spalten vollkommen « geschlossen » (d. h. im Bereich des technisch Möglichen, denn Ventile schliessen nie vollkommen dicht), so entsteht in der Atemhöhle eine geringfügige Wasserdampfstaueung, welche durch die « geschlossenen » Spalten hindurch die substomatäre Transpiration bewirkt. Falls sich nun die Spalten um einen minimalen Betrag (doppelte freie Weglänge!) wirklich « öffnen », so wird eben durch diese leichten Überdrucke anfänglich eine kleine Übersteigerung der Menge des durchströmenden Wasserdampfes bewirkt. Dies ist wohl der Sinn des anfänglich überhöhten Kurvenanstieges in den Abb. 3 und 4. Auf die Frage nach der mutmasslichen Grössenordnung dieser Überdrucke werden wir später, im Anschluss an die zweite Versuchsgruppe, zurückkommen.

Von 1 bis etwa 5 cal/cm²/h., also bei Spaltenbreiten von etwa 0.1—0.6 μ , d. h. bis zu etwas mehr als der halben vollen Öffnungsweite, steigen die Kurven in Abb. 3 und 4 ähnlich an wie die Abb. 4 a es verlangt, nur in Abb. 4 etwas flacher. Es mag sein, dass bei dieser Ausebnung die soeben besprochene Sensibilitätsverteilung mitwirkte,

die sich ja im umgekehrten Sinne geltend macht als die Steigerung der Spaltenweite nach Gleichung 2.

Von etwa $0.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ weg, also bei etwas mehr als der halben Öffnungsweite, erfährt die Transpirationskurve eine Depression: sie biegt ab und verläuft sodann, mit geringerer Steigung, nahezu geradlinig. Da diese Umbiegung in beiden Kurven in einem ähnlichen Winkel auftritt, kann die Erscheinung nicht auf einem Zufall beruhen.

Es scheinen zwei Deutungen möglich zu sein, entweder (1.) auf Grund einer Abnahme der Wasserdampfsättigung in der Atemhöhle, oder (2.) auf Grund einer Zunahme der Wasserdampfsättigung vor dem Spaltenmund.

Ad 1. Wir pflegen beim Ausdruck $p_1 - p_2$ für p_1 stets den maximalen Sättigungsdruck einzusetzen; beim nichtbesonnten Blatt gewiss mit Recht, sofern die Spalten nicht gar zu weit offen stehen; beim besonnten Blatt werden wir sogar einen noch höhern Wert verwenden müssen. Wenn aber beim nichtbesonnten Blatt (wie in unsern Versuchen) eine messbare Wärmeeinstrahlung unterbleibt und wenn überdies, wegen der geringen Beleuchtungsstärke, ein wesentlicher Teil des Wassernachschubes energetisch von der Pflanze selbst bestritten werden muss, so kann man sich ungezwungen vorstellen, dass von mehr als der halben Spaltöffnungsweite an der Dampfnachschub aus den Interzellularen nicht mehr ausreicht, um in den Atemhöhlen eine 100prozentige Wasserdampfsättigung aufrechtzuerhalten; denn eine dauernde Wasserabgabe von rund 8 g je Stunde (Tab. 1 und 2) stellt an die Energievorräte der Pflanze hohe Ansprüche. Der Dampfdruck p_1 in der Atemhöhle sinkt infolgedessen unter den Sättigungspunkt, und dadurch ist die Voraussetzung für ein Abgleiten der Differenz $p_1 - p_2$ und somit (in Gleichung 1) des Wertes für v gegeben.

Wie hoch bzw. wie niedrig muss die Luftfeuchtigkeit in den Atemhöhlen sein, um unter den Versuchsbedingungen der Abb. 3 und 4 (rel. Feuchtigkeit der atmosphärischen Luft 50 %) bei nahezu voll geöffneten Spalten die in Frage stehende Depression der Transpirationskurve zu bewirken? Die Umrechnung auf Grund der Gleichungen 1 (2) ergibt für die Abb. 3 eine rel. F. in der Atemhöhle von rund 62 %, für die Abb. 4 eine solche von rund 73 %. Wenn aber die Spalten nahezu maximal klaffen wie am Kurvenende der Abb. 3 und 4, dann dürfte es im Bereich des Vorstellbaren liegen, wenn bei einer Feuchtigkeit der Aussenluft von 50 % die rel. Feuchtigkeit in den Atemhöhlen nur rund 60—70 % beträgt (es kommt ja nicht auf das einzelne Prozent an). Es ist also denkbar, dass die Depression der Transpirationskurve in den Abb. 3 und 4, nachdem die halbe Spaltöffnungsweite einmal überschritten ist, unmittelbar durch eine Abnahme der Luftfeuchtigkeit *in*

den Atemhöhlen bedingt wird; damit wäre auch die lineare Degression zwanglos erklärt.

Ad 2. Die zweite Erklärungsmöglichkeit fusst auf einer Zunahme der Wasserdampfsättigung vor dem Spaltenmund. Wir haben bis jetzt die Frage der stomatären Transpiration nur vom Gesichtspunkte der *Effusion* aus betrachtet: wieviel Wasserdampf kann durch eine Spalte strömen, wenn diese Spalte für sich allein besteht? In Wirklichkeit tritt zu diesem Strömungsproblem noch ein Diffusionsproblem: das Wegschaffen des effundierten Wasserdampfes vom Spaltenmund weg, hinaus in die freie Atmosphäre. Frage: Stören sich die Diffusionskuppen der benachbarten Spalten in einem Ausmasse, dass die Leistungsfähigkeit der einzelnen Spalte messbar herabgesetzt wird? Diese Frage ist seit *Brown* und *Escombe* (1900) oft behandelt worden; die letzte zusammenfassende Darstellung stammt von *Huber* (1930).

Wenn bei *Quercus Robur* die Spalten 0.5μ weit offen stehen, so beträgt ihre Fläche (als Ellipse gerechnet) $3.45 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2$. Setzen wir die mittlere Spaltöffnungszahl je cm^2 zu 30,000 (arithmetisches Mittel aus den Werten der beiden Versuchspflanzen), so beträgt die gesamte Spaltenfläche je cm^2 0.001 cm^2 ; das Porenareal ist somit 1 ‰. Stehen die Poren maximal offen, nämlich 1μ weit, so beträgt ihre individuelle Fläche $6.91 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2$ und ihr Porenareal rund 2 ‰. Die Porenareale von *Quercus Robur* sind also, verglichen mit den Modellversuchen an feinperforierten Folien, sehr klein, und es ist deshalb unwahrscheinlich, dass die gegenseitige Störung der Spaltöffnungen bei der in Frage stehenden Depression der stomatären Transpirationskurve den Ausschlag gab. Gewiss werden die in einer spätern Arbeit zu besprechenden Versuche im Winde zeigen, dass von der Diffusionsseite her eine gewisse Herabsetzung der Transpirationsleistung der einzelnen Spalte erfolgen kann; doch erreicht diese Degression bei weitem nicht das Ausmass, das für das Verständnis der Abb. 3 und 4 notwendig wäre.

Wir möchten somit den eigenartigen Kurvenverlauf der Abb. 3 und 4 folgendermassen deuten. Bei Belichtungsstärken bis zu $1 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. bewirkt der kleine physiologische Dampfüberdruck des Blattinnern eine leichte Übersteigerung der stomatären Transpiration. Bei Belichtungsstärken von rund 1 bis rund $5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. folgt die Transpirationskurve näherungsweise dem Gesetz von *Hagen* und *Poiseuille*. Bei Belichtungsstärken von 5— $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$., also bei Spaltöffnungsweiten von rund 0.6 bis nahezu 1μ , setzt eine leichte Depression der Transpirationskurve ein, die wahrscheinlich durch eine Abnahme der Luftfeuchtigkeit in den Atemhöhlen bedingt wird.

Die volle Leistungsfähigkeit der Spaltöffnungen von *Quercus Robur* finden wir also unter unsern Versuchsbedingungen (diffuses Licht und unbewegte Luft) bei einer Lichtintensität von rund $5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$., d. h.

bei einer Spaltenweite von durchschnittlich rund 0.6μ . Die Kurve in Abb. 3 gibt für diese Lichtmenge eine stündliche Durchschnittsleistung von 41 my je Spaltöffnung an, die Abb. 4 eine solche von 38 my , im Mittel also rund 40 my je Stunde und je Spaltöffnung. Nach den Gleichungen 1 (2) könnten jedoch durch eine Spalte von 8.8μ Länge, 0.6μ Breite und 2.5μ Tiefe bei einem Druckgefälle von 13.8 mm stündlich etwa 195.8 my Wasserdampf strömen. Die tatsächliche maximale Durchschnittsleistung einer Spalte von *Quercus Robur* beträgt also nur das 0.2fache dessen, was auf Grund der Dimensionen möglich wäre. Diesen Faktor 0.2 nennen wir den *Leistungskoeffizienten* der Spaltöffnung von *Quercus Robur* bei diffusem Licht und unbewegter Luft.

Unter dem Leistungskoeffizienten einer Spaltöffnung verstehen wir somit das Verhältnis der tatsächlichen Leistung zur physikalisch (auf Grund der Grössenmasse) möglichen Leistung, und zwar unter bestimmten Voraussetzungen, im vorliegenden Falle bei diffusem Licht und unbewegter Luft. Wir werden in einer spätern Arbeit die Leistung im Wind und die Leistung bei unmittelbarer Wärmeeinstrahlung zu besprechen haben.

Diese Leistungskoeffizienten sind selbstverständlich nur *Näherungswerte*; sie können nicht auf den Zehntel genau, sondern — zuweilen — nur in der Zehnerpotenz richtig sein. Auf ihre Deutung und Bedeutung werden wir in einer spätern Arbeit zurückkommen.

§ 2. Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die stomatäre Transpiration von *Quercus Robur*.

Versuchsfrage: Wie ändert sich die Wasserdampfabgabe ein und derselben Pflanze bei abnehmender Luftfeuchtigkeit, wenn Lichtintensität und Lufttemperatur konstant gehalten werden?

Diese zweite Versuchsgruppe stellt das Korrelat zur ersten dar; dort haben wir Temperatur und Feuchtigkeit konstant gehalten und die Lichtmenge, also die Spaltenbreite, wachsen lassen; nunmehr halten wir die Lichtmenge, also die Spaltenbreite, und die Lufttemperatur konstant und lassen das Dampfdruckdefizit wachsen.

Der Gang der Messungen sei an einem Beispiel geschildert. Wir nahmen die Versuchspflanze Nr. 58, welche die gleiche Blattfläche und die gleiche Spaltöffnungszahl wie die Versuchspflanze Nr. 59 besass, und photographierten ihre Wasserabgabe bei einer Lufttemperatur von 30.3° C und einer rel. Feuchtigkeit von 96% (vorletzte und letzte Kolonne der Tab. 3) von abends 6 Uhr bis um Mitternacht bei einer Lichtintensität von $3.72 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$; diese Lichtmenge wurde gewählt, weil sie ungefähr die Hälfte der maximalen Spaltöffnungsweite bedingt. Um Mitternacht wurde das Licht ausgeschaltet, und wir erhielten, nachdem die Spaltöffnungen geschlossen waren, bis zum Morgen das Photogramm der Transpiration im Dunkeln. Am andern Morgen wurde das

Tabelle 3.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 58). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die stomatäre Transpiration. Lichtstärke 3.72 cal/cm²/h.
Barometer meist 720 mm.

Physi- kalisches Sätti- gungs- defizit mm	Physio- logisches Sätti- gungs- defizit mm	Wasserabgabe der gesamten Pflanze in mg/h.		Wasserabgabe je dm ² Blattoberfläche in mg/h.		Wasser- abgabe je Spalt- öffnung in mγ/h.	Luft- tempera- tur °C	Relative Feuchtig- keit %
		Dunkel- heit	Licht	kutikular	stomatär			
1.3	0.9	352	498	4.5	3.72	1.1	30.3	96
2.6	2.4	426	582	5.4	3.97	1.2	30.3	92
6.3	5.4	546	850	6.8	7.74	2.2	29.9	80
6.5	5.4	531	846	6.6	8.02	2.3	30.4	80
7.8	6.5	537	962	6.7	10.81	3.1	30.4	76
9.7	8.2	696	1327	8.6	16.06	4.7	30.3	70
10.1	8.6	840	1363	10.5	13.31	3.9	30.4	69
10.4	8.9	822	1385	10.2	14.33	4.2	30.3	68
12.0	10.3	967	1590	12.0	15.85	4.6	30.3	63
13.4	11.6	1005	1984	12.5	24.91	7.2	30.1	58
14.3	12.3	1174	2561	14.6	35.29	10.2	30.3	56
15.3	13.4	1291	2636	16.0	34.22	9.9	30.0	52
19.2	16.7	1449	4290	17.8	72.29	21.0	30.1	40
22.1	19.3	1434	4891	17.5	87.96	25.5	29.9	30
24.0	21.0	1564	6490	19.0	125.34	36.3	30.1	25
26.6	23.3	1520	6628	18.3	129.97	37.7	30.1	17
28.5	24.9	1698	7672	20.4	152.01	44.1	30.3	12
29.6	25.9	1696	7781	20.3	154.83	44.9	30.2	8
29.8	26.1	1706	8016	20.5	160.56	46.5	30.1	7

Photogramm entwickelt und ausgemessen; es ergab für die Transpiration der gesamten Pflanze im Licht im Mittel 498 mg/h., im Dunkeln 352 mg/h. (3. und 4. Kolonne der Tab. 3).

Von den 352 mg/h. Wasserabgabe im Dunkeln muss die Rindentranspiration abgezogen werden; diese ist bei der Versuchspflanze Nr. 58 ausserordentlich gering und beträgt bei einer rel. Feuchtigkeit von 96 % nur rund 1 mg/h. Die reine kutikulare Transpiration stellt sich somit auf 351 mg/h.; das macht für die (doppelt gerechnete) Blattfläche von 78.6 dm² 4.5 mg/h. je dm² aus (5. Kolonne der Tab. 3).

Der stomatäre Anteil an der Transpiration der gesamten Pflanze entspricht der Differenz von 352 auf 498 mg/h.; er beträgt somit 146 mg/h.; dies macht, auf eine Blattfläche von 39.3 dm², 3.72 mg/h. je dm² (6. Kolonne der Tab. 3), und, je Spaltöffnung, durchschnittlich 1.1 mγ/h. (7. Kolonne der Tab. 3).

Am folgenden Abend wurde bis Mitternacht die Wasserabgabe der Pflanze bei derselben Lichtmenge (3.72 cal/cm²/h.) bei einer Lufttemperatur von 30.3° C, dagegen bei einer rel. Feuchtigkeit von nur 92 %, photographiert, und sodann, nach Mitternacht, die Wasserabgabe im

Tabelle 4.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 58). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die stomatäre Transpiration. Lichtstärke 13.52 cal/cm²/h. Barometer meist 724 mm.

Physi- kalisches Sätti- gungs- defizit mm	Physio- logisches Sätti- gungs- defizit mm	Wasserabgabe der gesamten Pflanze in mg/h.		Wasserabgabe je dm ² Blattoberfläche in mg/h.		Wasser- abgabe je Spalt- öffnung in mg/h.	Luft- tempera- tur °C	Relative Feuchtig- keit %
		Dunkel- heit	Licht	kutikular	stomatär			
1.3	0.9	395	1,617	5.0	31.09	9.0	30.3	96
1.9	1.6	406	2,675	5.1	57.74	16.7	30.0	94
3.2	2.7	480	3,809	6.1	84.71	24.6	30.1	90
5.1	4.2	504	4,508	6.3	101.88	29.5	30.1	84
6.4	5.3	564	5,227	7.1	118.65	34.4	30.1	80
9.3	8.0	716	6,160	8.9	138.52	40.2	30.1	71
9.5	8.3	780	6,872	9.7	155.01	44.9	30.0	70
11.1	9.7	851	7,391	10.6	166.41	48.2	30.0	65
15.0	13.0	1234	8,461	15.3	183.89	53.3	30.1	53
15.8	13.6	1173	8,611	14.5	189.26	54.9	30.2	51
17.6	15.3	1444	10,096	17.9	220.15	63.8	30.1	45
20.5	17.9	1315	10,998	16.1	246.39	71.4	30.1	36
22.1	19.3	1490	11,257	18.2	248.52	72.0	30.1	31
22.9	20.1	1512	11,081	18.4	243.49	70.6	30.2	29
25.4	22.3	1581	12,014	19.2	265.47	76.9	30.0	20
26.9	23.6	1604	13,610	19.4	305.50	88.6	30.1	16
27.2	23.9	1557	13,105	18.8	293.84	85.2	30.1	15
27.5	24.0	1703	13,801	20.6	307.84	89.2	30.1	14
28.8	25.1	1570	13,819	18.8	311.68	90.3	30.1	10
29.8	26.1	1643	14,210	19.7	319.77	92.7	30.1	7
29.8	26.1	1724	14,720	20.7	330.69	95.9	30.1	7
30.4	26.6	1690	15,034	20.2	339.54	98.4	30.1	5

Dunkeln. Die Ausrechnung bleibt sich gleich, nur dass der Rindenabzug bei diesem Dampfdruckdefizit 3 mg/h. beträgt. Wir erhielten auf diese Weise eine kutikuläre Transpiration von 5.4 mg/h. je dm², eine stomatäre Transpiration von 3.97 mg/h. je dm² und eine durchschnittliche Wasserabgabe der einzelnen Spaltöffnung von 1.2 mg/h.

Nacht für Nacht wurde eine neue, geringere Luftfeuchtigkeit in Angriff genommen, bis hinunter zu einer rel. Feuchtigkeit von 7 % (letzte Kolonne der Tab. 3).

Als Bezugsgrösse für das Dampfdruckdefizit verwenden wir, wie in unserer frühern Arbeit, das *physiologische Sättigungsdefizit* (also das Dampfdruckdefizit, das entsteht, wenn wir die Luft in der Atemhöhle bei der Temperatur des Blattes als wasserdampfgesättigt annehmen). Trotz der stärkern Wasserabgabe bei der stomatären Transpiration ist bei ihr die Unterkühlung der Blätter (offenbar wegen der vermehrten Einstrahlung) nicht messbar grösser als bei der blossen kuti-

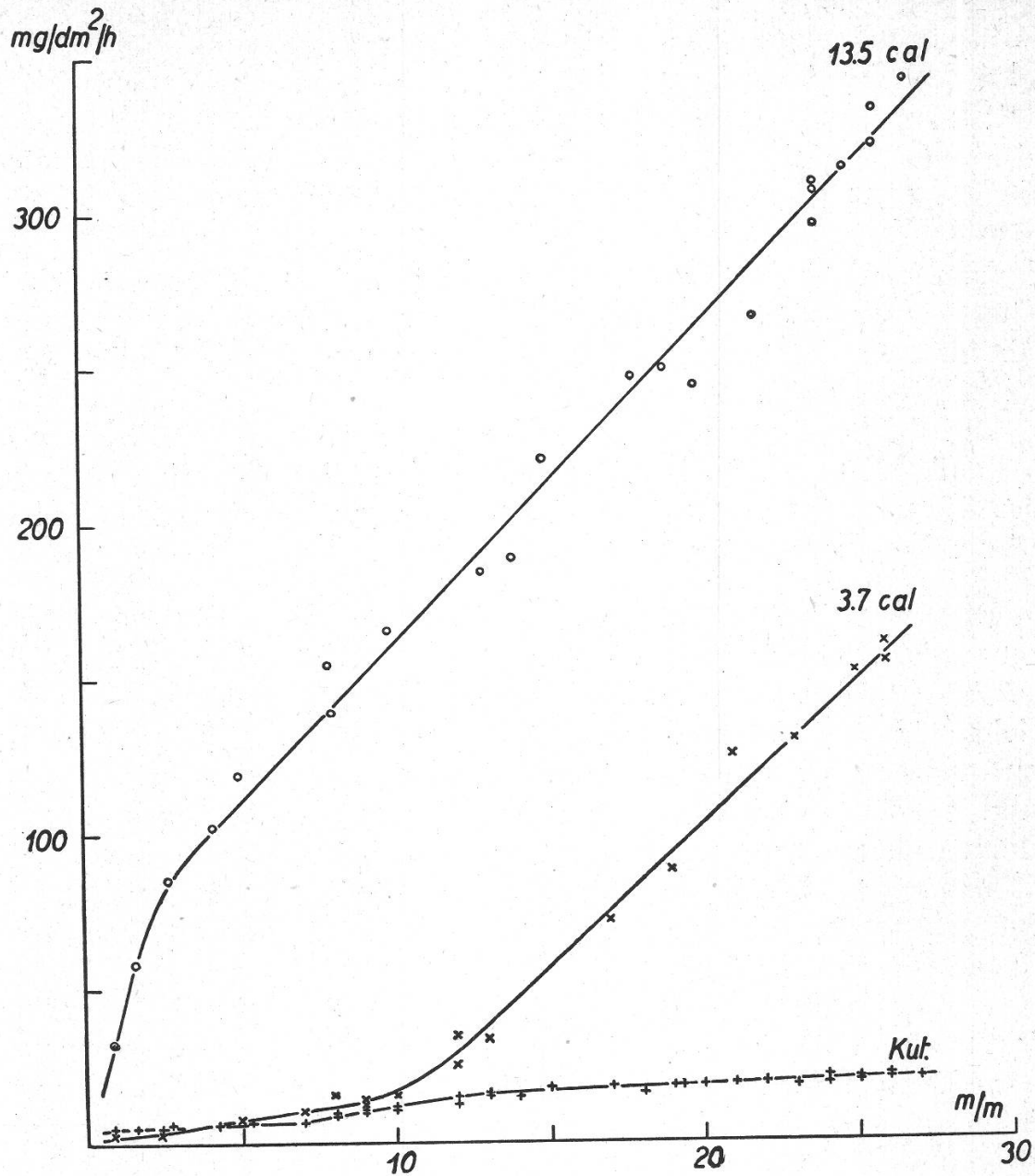


Abbildung 5.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 58). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die kutikuläre und die stomatäre Transpiration (Tab. 3 und 4).

Stehende Kreuze : Kutikuläre Transpiration in mg je dm²/h.

Liegende Kreuze : Stomatäre Transpiration in mg je dm²/h., wenn die Spalten ungefähr 0.5 µ weit offen sind.

Kreise : Stomatäre Transpiration in mg je dm²/h., wenn die Spalten nahezu 1 µ weit offen sind.

kularen Transpiration; deshalb konnte für beide mit derselben Unterkühlung gerechnet werden. Um den Einfluss der Unterkühlung des Blattes anzudeuten, haben wir in der 1. und 2. Kolonne der Tab. 3 und 4 das physikalische neben das physiologische Sättigungsdefizit gesetzt; man sieht, dass für die uns hier interessierende Versuchsfrage die Unterkühlung nicht vernachlässigt werden darf. Wo also in dieser Arbeit vom Sättigungsdefizit (S. D.) schlechthin gesprochen wird, ist stets das physiologische S. D. gemeint.

Nachdem die Messungen für die Tab. 3 beendet waren, wiederholten wir den gleichen Versuch bei nahezu voller Spaltöffnungsweite (nahezu 1μ ; Lichtmenge $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$). Die entsprechenden Werte sind in Tab. 4 zusammengestellt.

Um das Lesen der Tab. 3 und 4 zu erleichtern, ist die Lage der Messpunkte, umgerechnet auf $\text{dm}^2/\text{h.}$, in Abb. 5 graphisch veranschaulicht. Die eingezeichneten Kurven wurden nicht berechnet, sondern von blossem Auge entworfen.

Die *kutikulare Transpiration* der Versuchspflanze Nr. 58 (stehende Kreuze der Abb. 5) beträgt nur etwa die Hälfte der sonst üblichen Quote; die Abhärtung hat also sehr nachhaltig gewirkt. Die Kurve weicht auch insofern von unsern frühern Messungen (1936) ab, als sie nicht vollkommen stetig verläuft; sie steigt zwischen den S. D. von 1 und von 7 mm nur langsam an, hernach, bis etwa 13 mm, steiler, und sodann wieder langsamer. Es kann sich hierbei nicht um eine Zufälligkeit handeln; dafür ist die Zahl der Messpunkte zu gross; ausserdem zeigt, wie wir gleich sehen werden, auch die Versuchspflanze Nr. 61 dieselbe Eigentümlichkeit.

Wir möchten diese Einbiegung der Kurve der kutikularen Transpiration folgendermassen erklären. Voraussetzung für einen ausgeglichenen Verlauf der Messpunkte ist eine vollkommen gleichmässige Vorbehandlung der Versuchspflanze. Lässt man beispielsweise ein Exemplar von *Quercus Robur* während der Vorbehandlung stark transpirieren, so gelingt es der Pflanze offensichtlich nicht, beim Eintritt in den Versuch ihren starken Transpirationsstrom sogleich abzdämmen. Sie presst deshalb auch während des Versuches mehr Wasser, als den äussern Bedingungen entsprechen würde, in die Membranen hinaus und durch den submikroskopischen Spaltenschlitz ins Freie, und wir erhalten dadurch, als *Nachwirkung*, eine Übersteigerung der kutikularen Transpiration. Aus technischen Gründen (wegen des langsamen Anstieges des Effektes der Na-Dampflampen) mussten wir stets zu Anfang der Nacht die stomatäre, zu Ende der Nacht die kutikulare Transpiration messen. Die Messung des kutikularen Abschnittes versties deshalb, vor allem bei den geringen Luftfeuchtigkeiten, gegen die Regel der gleichmässigen Vorbehandlung der Versuchspflanze und führte dadurch zu

einer leichten Übersteigerung der Transpiration. Der normale Verlauf der Kurve der kutikularen Transpiration liegt also, nach dieser Auffassung, zwischen den S. D. von 1 und von 7 mm, und der etwas höhere Verlauf zwischen 7 und 27 mm wäre nur versuchstechnisch bedingt.

Im Rahmen der Fragen, die uns hier beschäftigen, ist übrigens dieser Versuchsfehler nicht sehr wesentlich; es genügt festzustellen, dass die kutikulare Transpiration der Versuchspflanze Nr. 58 in unbewegter Luft und bei zunehmendem S. D. (maximales physiologisches S. D. 27 mm Hg) allmählich bis auf 20 mg/dm²/h. steigt.

Die *stomatäre Transpiration* bei durchschnittlich halboffener Spalte (3.7 cal/cm²/h.; Spaltenbreite etwa 0.5 μ) beginnt bei einem S. D. von 0.9 mm mit einem Betrag von 3.7 mg/dm²/h.; sie ist also offensichtlich niedriger als, bei gleichem S. D., die kutikulare Transpiration. Bei einem S. D. von 5 mm sind die beiden ungefähr gleich gross. Dann hebt sich die stomatäre Transpiration bei halboffener Spalte langsam über die kutikulare Transpiration empor, biegt bei einem S. D. von etwa 10 mm nach oben um und verläuft sodann nahezu geradlinig. Es würde keine Schwierigkeiten bereiten, nach der Methode der kleinsten Quadrate den Verlauf der mittlern Exponentialkurve, die den Messpunkten entspricht, zu berechnen; wenn wir darauf verzichteten und die Kurve nur von blossem Auge einzeichneten, so deshalb, weil wir im gegenwärtigen Stande unseres Wissens für den betreffenden mathematischen Ausdruck keine Verwendung haben.

Die stomatäre Transpiration bei nahezu voll geöffneter Spalte (13.5 cal/cm²/h.) verläuft umgekehrt. Sie steigt bis zu einem S. D. von 4 mm steil an, biegt sodann um und verläuft langsamer, jedoch wiederum nahezu geradlinig (Abb. 5). Sie entspricht bei einem S. D. von 27 mm ungefähr dem 17fachen Betrag der kutikularen Transpiration.

Um den Vergleich mit andern Versuchspflanzen und andern Versuchsarten zu erleichtern, haben wir in Abb. 6 die durchschnittliche Wasserdampfabgabe *der einzelnen Spaltöffnung* in Milligramm dargestellt; die Kurven verlaufen naturgemäss gleich wie die entsprechenden Kurven je dm² der Abb. 5; wir werden auf die Abb. 6 später zurückkommen.

Das wichtigste, mit der Versuchspflanze Nr. 58 gewonnene Ergebnis liegt in der Feststellung, dass die Kurve der stomatären Transpiration bei geringer Spaltenbreite mit zunehmendem Sättigungsdefizit der Luft konvex verläuft (bezogen auf die Abszissenachse; Exponent also grösser als 1), bei nahezu voller Spaltenweite dagegen konkav. Wir fragen uns, ist diese Besonderheit individuell gebunden oder ist sie gesetzmässig, und, falls letzteres zutrifft, bei welcher Spaltenweite findet die Durchbiegung der Transpirationskurven statt?

Tabelle 5.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 61). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die Wasserabgabe der gesamten Pflanze. Barometer meist 707—715 mm.

Physiologisches Sättigungsdefizit mm	Dunkelheit mg/h.	1.00 cal/cm ² /h. mg/h.	3.94 cal/cm ² /h. mg/h.	8.19 cal/cm ² /h. mg/h.	13.5 cal/cm ² /h. mg/h.	Lufttemperatur °C	Relative Feuchtigkeit %
0.9	456	503	543	621	703	30.3	96
2.0	640	711	771	950	1,002	30.0	92
3.1	889	962	1159	1,453	1,732	30.1	88
4.5	1318	1496	1784	2,855	2,995	29.9	83
7.6	2106	2536	2791	3,879	4,996	29.9	72
8.0	2393	2657	3002	4,007	4,941	30.1	71
8.7	2411	2740	3051	4,201	5,482	30.0	68
10.3	2653	3034	3569	5,287	6,347	30.3	63
11.0	2705	2938	3784	5,383	6,905	30.1	60
11.9	2856	3241	4156	6,041	6,957	29.9	57
13.0	2912	3413	4499	6,589	7,915	30.0	53
13.4	2948	3518	4523	6,534	8,006	30.0	52
13.9	2998	3546	4189	6,321	7,961	30.1	50
15.3	2946	3567	4482	7,123	9,212	30.1	45
18.4	2993	3570	4525	9,033	10,526	30.3	35
19.8	3162	3763	4561	8,977	11,477	30.3	30
21.2	3006	3775	4529	9,191	12,001	30.2	25
23.6	3284	3923	4756	9,804	12,493	30.2	16
24.7	3355	4038	4824	9,788	12,516	30.1	12
25.8	3319	4065	4917	10,431	13,251	30.3	9
26.4	3508	4187	4936	9,983	12,574	30.3	7
26.8	3391	4089	4873	10,156	12,759	30.2	5

Auf diese Frage sollte die Versuchspflanze Nr. 61 eine Antwort geben. Sie besass eine Blattfläche, einfach gerechnet, von 45.47 dm². Ihre Transpiration wurde zunächst (Tab. 5) bei einer Lufttemperatur von 30.3° C und einer relativen Feuchtigkeit von 96 % und einer Lichtmenge von 13.5 cal/cm²/h. während etwa 3 h. photographiert; dann wurde die Lichtmenge auf 8.19 cal/cm²/h. heruntergeschaltet, und die Transpiration wurde wieder während etwa 3 h. photographiert; dann wurde die Lichtmenge auf 3.94 cal/cm²/h. herabgesetzt, und die Transpiration wurde wieder photographiert; sodann wurde die Lichtstärke auf 1.0 cal/cm²/h. vermindert, und die Transpiration wurde wiederum photographiert; und endlich wurde die Transpiration im Dunkeln photographiert (kutikulare plus Rindentranspiration). Nacht für Nacht wurde dieses Verfahren bei abnehmender Luftfeuchtigkeit wiederholt und wurde also eine neue Zeile der Tab. 5 gewonnen.

Um den Arbeitsgang und die Berechnungsweise zu verdeutlichen, haben wir die Bruttoergebnisse, umgerechnet auf je 1 h., in Abb. 7 graphisch dargestellt. Wir sehen: die Versuchswerte strahlen, mit

einigen Störungen, regelmässig fächerförmig auseinander. Die Gesamttranspiration der ganzen Pflanze nimmt bis zu $3.9 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. langsam, dann rascher zu und erreicht bei $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. den etwa vierfachen Wert, der für Dunkelheit ausgewiesen wurde.

Wir rechnen nun für Dunkelheit und für die verschiedenen Lichtintensitäten die Transpiration je dm^2 Blattfläche aus (Tab. 6; Abb. 8).

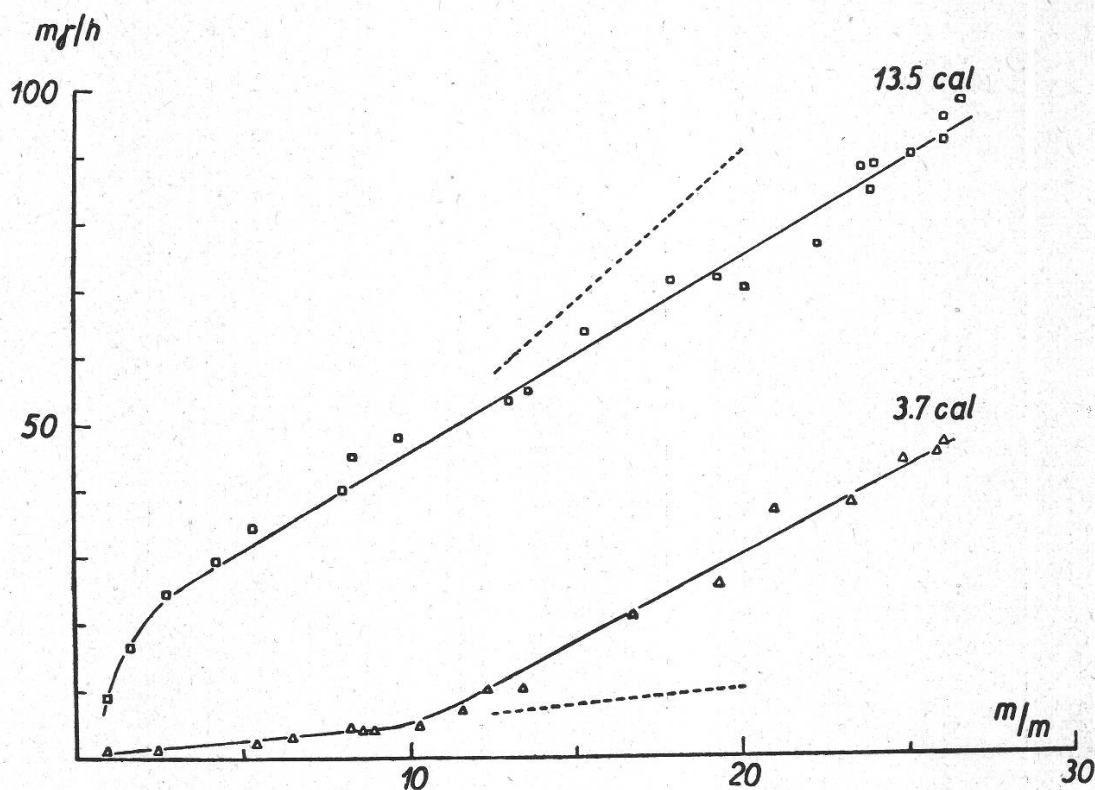


Abbildung 6.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 58). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung (Tab. 3 und 4).

Dreiecke: Wasserdampfabgabe je Stunde, wenn die Spalten etwa 0.5μ weit offen sind.

Quadrate: Wasserdampfabgabe je Stunde, wenn die Spalten nahezu 1μ weit offen sind.

Die kutikulare Transpiration je dm^2 steigt bis auf rund 30 mg/h ; sie bewegt sich also in der üblichen Grössenordnung. Die Unstetigkeit des Kurvenverlaufs, auf die wir im Anschluss an Abb. 5 hingewiesen haben, ist auch in Abb. 8 andeutungsweise vorhanden.

Falls nun eine geringe Lichtmenge auf die Blätter einwirkt ($1.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$), so öffnen sich die Spalten um einen geringen Betrag. Wie viele Spalten sich gleichmässig um diesen kleinen Betrag öffnen oder wie viele Spalten geschlossen bleiben und wie wenige sich, im Gegensatz dazu, etwas stärker öffnen, kann bei diesen kleinen Ausmassen nicht entschieden werden. Jedenfalls steigt, in der Summierung

Tabelle 6.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 61). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die kutikulare und, bei verschiedenen Lichtstärken, auf die stomatäre Transpiration. (Auswertung von Tabelle 5.)

Physiologisches Sättigungsdefizit	Kutikulare Transpiration je dm ² Blatt-oberfläche	Lichtmenge 1.00 cal/cm ² /h.		Lichtmenge 3.94 cal/cm ² /h.		Lichtmenge 8.19 cal/cm ² /h.		Lichtmenge 13.5 cal/cm ² /h.	
		stomatäre Transpiration je dm ² Blatt-fläche	Wasser-abgabe je Spalt-öffnung	stomatäre Transpiration je dm ² Blatt-fläche	Wasser-abgabe je Spalt-öffnung	stomatäre Transpiration je dm ² Blatt-fläche	Wasser-abgabe je Spalt-öffnung	stomatäre Transpiration je dm ² Blatt-fläche	Wasser-abgabe je Spalt-öffnung
mm	mg/h.	mg/h.	mγ/h.	mg/h.	mγ/h.	mg/h.	mγ/h.	mg/h.	mγ/h.
0.9	4.9	1.0	0.4	1.9	0.7	3.6	1.4	5.4	2.1
2.0	6.7	1.6	0.6	2.9	1.1	6.8	2.6	8.0	3.0
3.1	9.1	1.2	0.4	5.9	2.3	12.4	4.8	18.5	7.1
4.5	13.5	3.9	1.5	10.2	3.9	33.8	13.0	36.9	14.1
7.6	21.6	9.5	3.6	15.1	5.8	39.0	14.9	63.6	24.3
8.0	24.7	5.8	2.2	13.4	5.1	35.5	13.6	56.0	21.5
8.7	24.7	7.2	2.8	14.1	5.4	39.4	15.1	67.5	25.9
10.3	27.1	8.4	3.2	20.1	7.7	57.9	22.2	81.2	31.1
11.0	27.5	5.1	2.0	23.7	9.1	58.9	22.6	92.4	35.4
11.9	29.0	8.5	3.2	28.6	11.0	70.0	26.8	90.2	34.6
13.0	29.3	11.0	4.2	34.9	13.4	80.9	31.0	110.0	42.2
13.4	29.7	12.5	4.8	34.6	13.3	78.9	30.2	111.2	42.6
13.9	30.0	12.1	4.6	26.2	10.0	73.1	28.0	109.2	41.8
15.3	29.0	13.7	5.2	33.8	12.9	91.9	35.2	137.8	52.8
18.4	28.4	12.7	4.9	33.7	12.9	132.8	50.9	165.7	63.5
19.8	29.9	13.2	5.1	30.8	11.8	127.9	49.0	182.9	70.1
21.2	27.9	16.9	6.5	33.5	12.8	136.0	52.1	197.8	75.8
23.6	30.1	14.1	5.4	32.4	12.4	143.4	54.9	202.5	77.6
24.7	30.5	15.0	5.8	32.3	12.4	141.5	54.2	201.5	77.2
25.8	29.8	16.4	6.3	35.1	13.5	156.4	59.9	218.4	83.7
26.4	31.8	14.9	5.7	31.4	12.0	142.4	54.6	199.4	76.4
26.8	30.4	15.4	5.9	32.6	12.5	148.8	57.0	206.0	78.9

von Millionen von Spaltöffnungen, die stomatäre Transpiration ganz schwach, jedoch regelmässig, an (liegende Kreuze der Abb. 8); sie beträgt etwa einen Drittel bis die Hälfte der kutikularen Transpiration. Die Unstetheit des Kurvenverlaufes bis hinauf zu einem S. D. von 12 mm ist auch hier wieder zu erkennen.

Steigt die Lichtmenge weiter (auf 3.9 cal/cm²/h.), so wächst die durchschnittliche stomatäre Transpiration ungefähr auf das Ausmass der kutikularen Transpiration (Dreiecke der Abb. 8). Die Unstetheit des Kurvenverlaufes ist stark betont. Die Einzelwerte streuen in einem verhältnismässig breiten Band; der Grund dieser starken Streuung wird

wohl darin liegen, dass wir uns mit $3.9 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ im Bereich des steil aufsteigenden Kurvenabschnittes der Abb. 3 und 4 befinden.

In ihrem absoluten Ausmass erreicht die Kurve der stomatären Transpiration bei $3.9 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ nur etwa einen Viertel des Betrages, der in Abb. 5 (Versuchspflanze Nr. 58) für dieselbe Flächeneinheit unter ungefähr denselben Versuchsbedingungen ausgewiesen wurde. Die Ur-

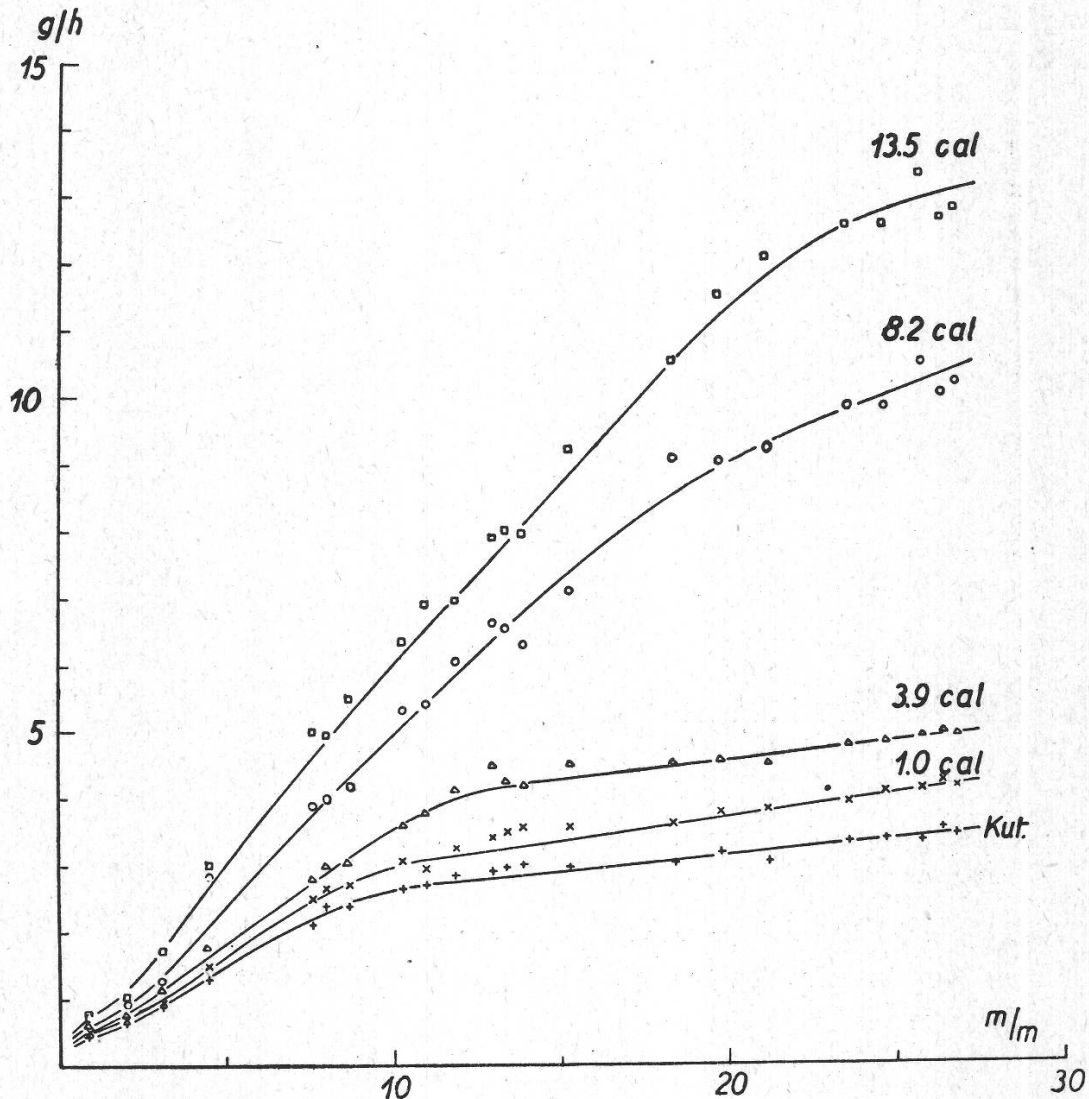


Abbildung 7.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 61). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die Wasserdampfabgabe der gesamten Pflanze (Urwerte der Tab. 5).

Stehende Kreuze: Dunkelheit. Kutikulare plus Rindentranspiration.
Liegende Kreuze: Gesamttranspiration bei einer Lichtmenge von $1.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$

Dreiecke: Gesamttranspiration bei $3.94 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$

Kreise: Gesamttranspiration bei $8.19 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$

Quadrate: Gesamttranspiration bei $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$

sache kann nicht in der unterschiedlichen Zahl der Spaltöffnungen liegen; denn die Wasserdampfabgabe *je Spaltöffnung* (Abb. 9) beträgt ebenfalls nur etwa einen Viertel des für die Versuchspflanze Nr. 58 ausgewiesenen Betrages (Abb. 6). Wir möchten die Depression vielmehr folgendermassen erklären. Zunächst bewegen wir uns, wie soeben erwähnt, mit der Lichtmenge von 3.7—3.9 cal/cm²/h. in dem steil anstei-

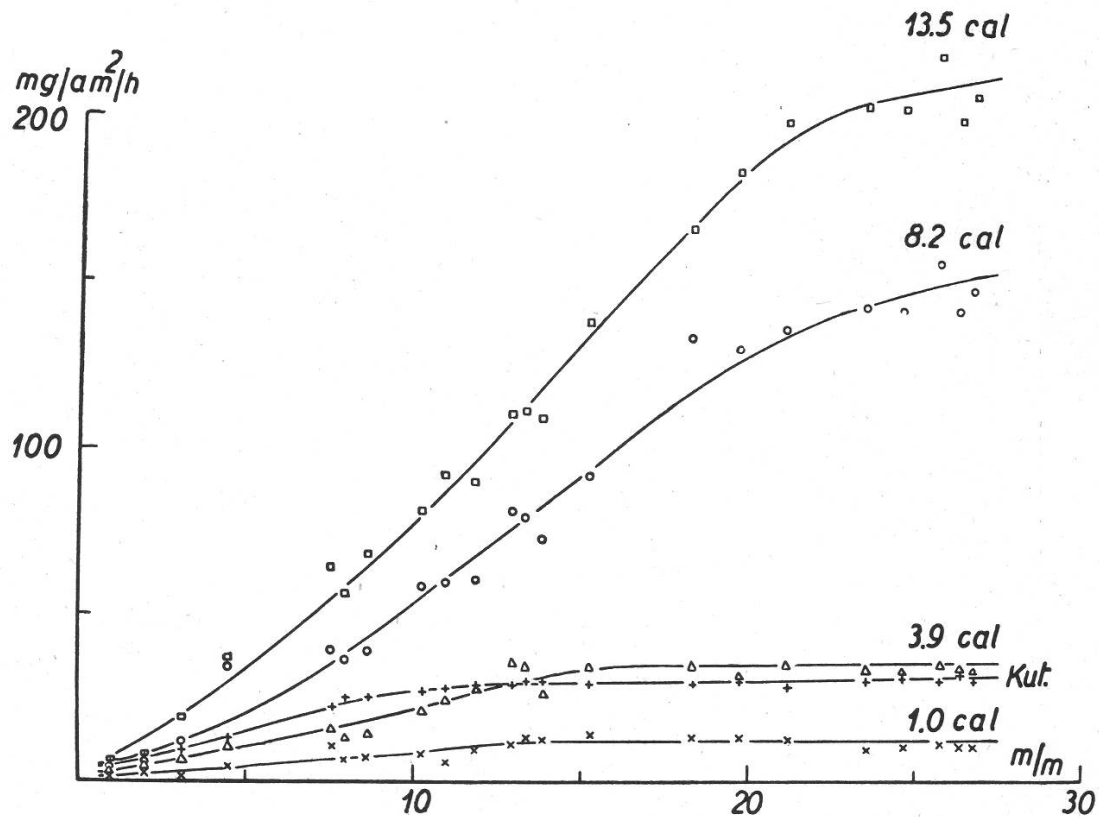


Abbildung 8.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 61). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die kutikulare und die stomatäre Transpiration (Tab. 6).

Stehende Kreuze : Kutikulare Transpiration.

Liegende Kreuze : Stomatäre Transpiration bei einer Lichtmenge von 1.0 cal/cm²/h.

Dreiecke : Stomatäre Transpiration bei 3.94 cal/cm²/h.

Kreise : Stomatäre Transpiration bei 8.19 cal/cm²/h.

Quadrate : Stomatäre Transpiration bei 13.5 cal/cm²/h.

genden Kurvenabschnitt der Abb. 3 und 4; in Abb. 3 werden bei 3 cal/cm²/h. ungefähr 14 m Wasserdampf je Spaltöffnung und je Stunde abgegeben, bei 4 cal/cm²/h. deren 33, also mehr als das Doppelte; zweifelsohne kommen in diesem labilen Bereich auch individuelle Besonderheiten vor, z. B. dass beim einen Individuum die Transpirationskurve etwas früher, beim andern etwas später ansteigt, wie dies bei den Abb. 3 und 4 tatsächlich auch der Fall ist; auf diese Weise können mühelos Divergenzen um den doppelten Betrag entstehen. In zweiter

Linie möchten wir eine Ursache der Depression der in Frage stehenden Transpirationskurve in der unterschiedlichen Versuchsanordnung suchen; bei Tab. 3 trat die Versuchspflanze frisch und unverbraucht bei der Belichtungsstärke von $3.7 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$. in den Versuch ein; bei Tab. 5 hatte sie dagegen schon mindestens 6 h. im Versuch gearbeitet, und da ist es denkbar, dass dadurch ihre Reaktionsfähigkeit etwas verschoben

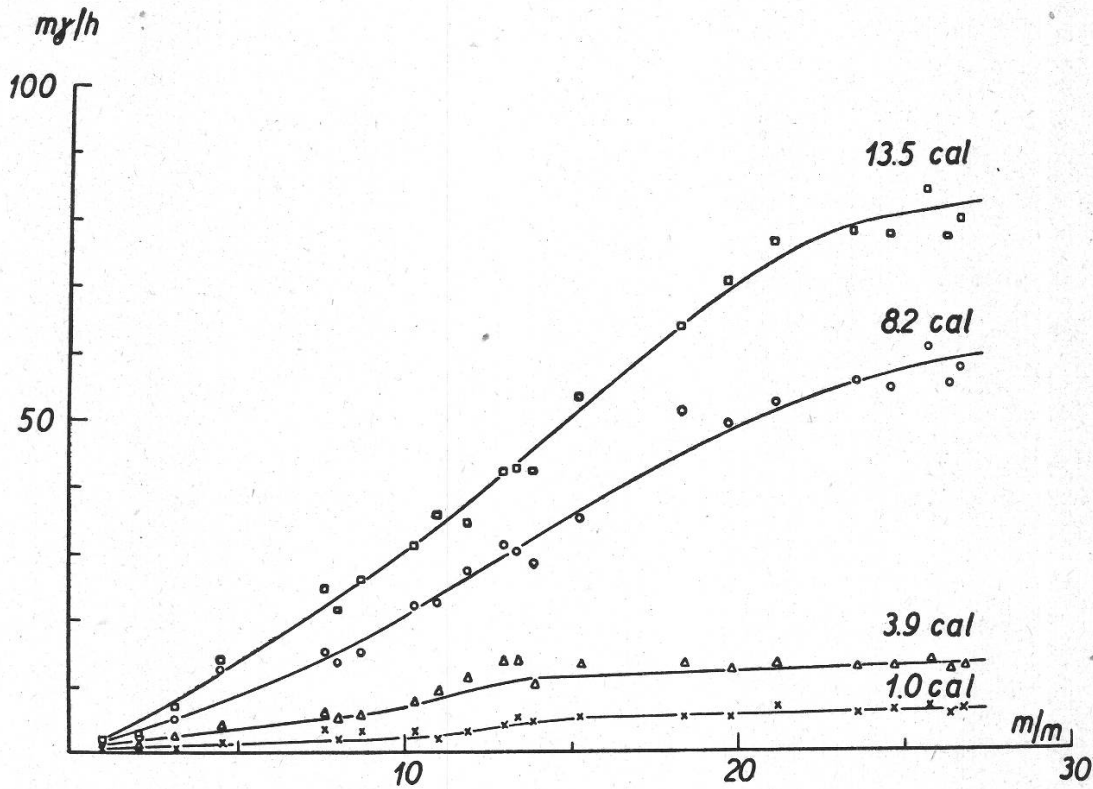


Abbildung 9.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 61). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung (Tab. 6).

- Liegende Kreuze : Lichtmenge $1.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$.
- Dreiecke : Lichtmenge $3.94 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$.
- Kreise : Lichtmenge $8.19 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$.
- Quadrate : Lichtmenge $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h}$.

wurde. Diese Wenn und Aber mögen ein Beispiel sein für die Schwierigkeiten, mit denen man bei Transpirationsanalysen zu kämpfen hat : ein bestimmtes Individuum liefert unter bestimmten Versuchsbedingungen konstante Werte, und man ist deshalb geneigt zu glauben, diese seien nun « objektiv richtig »; und doch erhält man bei einer geringfügigen Änderung der Versuchsbedingungen mit derselben Regelmässigkeit neue Werte, die einige Male grösser oder kleiner sein können als die ursprünglichen Beträge. Man wird deshalb bei allen Deutungsversuchen diesen grossen natürlichen Schwankungsbereich im Auge behalten müssen.

Der Vergleich der stomatären Transpirationskurve von $3.9 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ in Abb. 8 mit der Kurve von $3.7 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ in Abb. 5 könnte nun, wenn die Versuchsgruppe der Tab. 5 tragfähig wäre, eine Antwort auf die Frage geben, ob der zur x-Achse konvexe Kurvenverlauf in Abb. 5 allgemeingültig oder ob er individuell gebunden sei; und es würde scheinen, er sei eine individuelle Zufälligkeit; denn die Kurve von $3.9 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ in Abb. 8 lässt keine Ansätze für einen konvexen Kurvenverlauf erkennen. Diese Schlussfolgerung ist jedoch nicht zulässig, weil, wie wir gleich sehen werden, die Versuchspflanze durch die Art der Durchführung der Versuche überanstrengt war.

Wird die Lichtmenge auf $8.2 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ erhöht, so steigt die stomatäre Transpiration auf rund den doppelten Betrag an (Kreise der Abb. 8). Die Kurve ist anfänglich unstet und verläuft sodann, bis zu einem S. D. von rund 20 mm, nahezu geradlinig; dann biegt sie leicht nach unten um; dasselbe ist der Fall bei der Lichtmenge von $13.5 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$, wo die Kurve bei einem S. D. von etwa 22 mm ebenfalls nach unten abbiegt. Wir vermuten, dass bei beiden Kurven diese Umbiegung vorwiegend versuchstechnisch bedingt ist; das Ausmass der Transpiration hängt ja stark von den Nährstoff-, insbesondere Kohlehydratvorräten der Bäumchen ab; nach mehr als zweiwöchentlicher Anspannung im Versuch, mit nur kurzer Tagesruhe, geriet unsere Versuchspflanze Nr. 61 offenbar in einen Erschöpfungszustand, in welchem sie die durch die niedrige Luftfeuchtigkeit bedingten grossen Transpirationsleistungen (bis 13 g/h.) nicht mehr zu schaffen vermochte.

Wegen dieser vielen Einschränkungen kann die Versuchsgruppe der Tab. 5 nicht zur unmittelbaren Beantwortung der Frage nach dem Einfluss des S. D. auf die stomatäre Transpiration von *Quercus Robur* beitragen; wir besprachen sie dennoch ausführlich, um den Kollegen diesen Umweg zu ersparen; wir haben monatelang zahlreiche Versuchsgruppen unnütz durchgeführt, ehe wir die Unzulänglichkeit der Methode erkannten: nur die einfache Versuchsanordnung der Tab. 3 und 4 führt zum gewünschten Ergebnis.

Somit blieb, um die auf S. 67 gestellte Frage zu beantworten, nichts anderes übrig, als mit einer neuen Pflanze (Nr. 67) die Versuchsanordnung der Tab. 3 und 4 zu wiederholen, und zwar in drei Gruppen, eine erste Serie $3.72 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ - Dunkelheit, nachher eine zweite Serie $7.0 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ - Dunkelheit, und sodann eine dritte Serie $14.3 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$ - Dunkelheit. Zur Schonung der Versuchspflanze wurden für die einzelnen Serien entsprechend weniger Punkte ausgemessen. Wir geben mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum nur das Endergebnis wieder (Abb. 10).

Die Abb. 6 und 10 stimmen in der Grössenordnung der Transpiration der einzelnen Spaltöffnung gut miteinander überein. Bei einem S. D.

von 26 mm und einer Lichtmenge von 3.7 cal/cm²/h. erzeugt die Abb. 6 eine stündliche Wasserdampfabgabe von rund 45 mg, die Abb. 10 von rund 55 mg, bei einer Lichtmenge von 13.5 cal/cm²/h. erzeugt die Abb. 6 bei einem S. D. von 26 mm rund 92 mg, die Abb. 10 bei 14.3 cal/cm²/h. rund 128 mg. Ferner ist der allgemeine Kurvenverlauf der Abb. 6 und 9 a ähnlich. In beiden steigt die Transpirationskurve bei 3.7 cal/cm²/h.

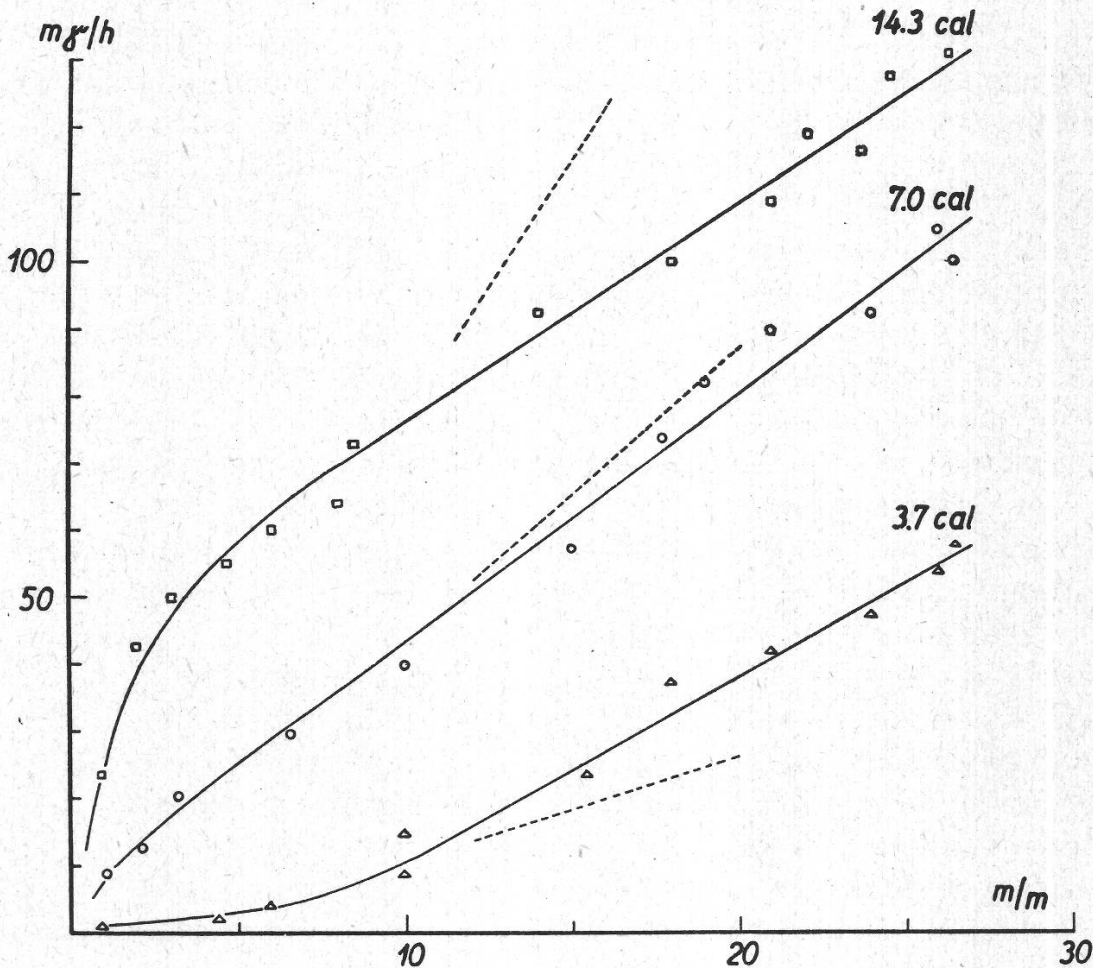


Abbildung 10.

Quercus Robur L. (Versuchspflanze Nr. 67). Der Einfluss des Sättigungsdefizites auf die Wasserdampfabgabe der einzelnen Spaltöffnung.

Dreiecke : Lichtmenge 3.72 cal/cm²/h.

Kreise : Lichtmenge 7.0 cal/cm²/h.

Quadrate : Lichtmenge 14.3 cal/cm²/h.

erst langsam, dann steiler an; in beiden verläuft die Transpirationskurve bei einer Belichtung von 13.5 bzw. 14.3 cal/cm²/h. gerade umgekehrt; und in beiden Abbildungen ist die Steilheit des Anstieges des geraden Kurvenstückes ähnlich. In Abb. 10 verläuft die Transpirationskurve bei einer Lichtmenge von 7.0 cal/cm²/h. nahezu geradlinig; die Durchbiegung des (zur x-Achse) konvexen Kurvenverlaufes bei 3.7 cal zum konkaven Typus bei 13.5 cal erfolgt somit in der Umgebung von 7.0 cal/cm²/h.

Diese weitgehende Übereinstimmung der Abb. 6 und 10 lässt vermuten, dass ihnen eine Gesetzmässigkeit zugrunde liegt; dagegen weisen die Einzelheiten ihres Kurvenverlaufes verschiedene Unklarheiten auf; so lässt es sich auf Grund des Gleitungswiderstandes der Spaltöffnungswände verstehen, dass bei den S. D. von 0 bis 10 mm die Kurve « 3.7 » konvex zur x-Achse ansteigt: die Spaltöffnungen sind ja durchschnittlich nur etwa 0.5μ weit offen, also rund zehnmal die mittlere freie Weglänge der Wasserdampfmolekel; die äussere Reibung wird offenbar bei geringem Druckgefälle nur ungenügend überwunden, und der Transpirationsstrom wird deshalb durch die äussere Reibung zunächst wesentlich gebremst. Warum sich aber bei einer Spaltenweite von 1μ (13.5 bzw. $14.3 \text{ cal/cm}^2/\text{h.}$) die Transpiration anfänglich übersteigert, lässt sich nicht ohne weiteres einsehen; man könnte zwar an den kleinen physiologischen Überdruck denken, auf den wir im Anschluss an die Abb. 3 und 4 hingewiesen haben; doch bleibt zu beachten, dass es sich dort nur um stündliche Leistungen von höchstens $10 \text{ m}\gamma$ handelte, während in Abb. 6 Leistungen bis $25 \text{ m}\gamma$ und in Abb. 10 bis $50 \text{ m}\gamma$ in Frage kommen, also Leistungen von der Grössenordnung, wie sie in Abb. 3 und 4 erst am Schlusse des Versuches erreicht wurden.

Etwas klarer scheinen die Verhältnisse für die Kurvenstücke von 10 mm an aufwärts zu liegen. Sie verlaufen in Abb. 6 und 10 alle ungefähr geradlinig; dies stimmt überein mit dem linearen Charakter des Ausdruckes $p_1 - p_2$ in Gleichung 1. Ferner ordnen sich die Abweichungen ihrer Steigungswinkel sinngemäss ein. Nehmen wir einmal an, dass bei einem Druckgefälle von 10 mm Hg der Gleitungswiderstand der Spaltöffnungswände gegenüber dem Druckgefälle in den Hintergrund zu treten beginnt. Die Kurve 3.7 erreicht in Abb. 6 bei S. D. 10 mm die Ordinate von $5 \text{ m}\gamma$; bei S. D. 20 mm sollte sie demnach $10 \text{ m}\gamma$ aufweisen (das Kurvenstück ist gestrichelt eingezeichnet); die wirkliche Transpirationskurve verläuft also etwas steiler als auf Grund der Zunahme des Druckgefälles zu erwarten wäre, und zwar offenbar deshalb, weil der Gleitungswiderstand, den wir in unsern Gleichungen 1 (2) absichtlich nicht berücksichtigt haben, eine immer kleinere Rolle spielt. Die Kurve 13.5 erreicht bei einem Druckgefälle von 10 mm den Punkt $45.5 \text{ m}\gamma$; bei einem Druckgefälle von 20 mm sollte sie demnach den Punkt $91 \text{ m}\gamma$ schneiden; die tatsächliche Transpirationskurve verläuft somit gegenüber der Erwartung (gestrichelt eingezeichnet) etwas zu tief, was mit der allgemeinen Depression der Transpiration bei grossen Leistungen zusammenhängen mag, von der wir im Anschluss an die Abb. 3 und 4 gesprochen haben. Die gleichen Gesichtspunkte gelten für die Abb. 10; hier nimmt die Kurve 7.0 eine überraschend gute Mittelstellung ein. Wir dürfen somit sagen, dass die Transpirationskurven der Abb. 6 und 10 sowohl bei den niedern Druckgefällen (weniger als 1 cm Hg) als bei den höhern Druckgefällen (über 1 cm Hg) einiger-

massen sinnvoll verlaufen, bzw. dass für jede Eigentümlichkeit ihres Verlaufes eine Erklärung, die im Bereich des Möglichen liegt, gegeben werden kann.

Zum Schluss möchten wir uns fragen, ob auf Grund der Abb. 6 und 10 etwas über den in der Atemhöhle mutmasslicherweise vorhandenen physiologischen Überdruck ausgesagt werden kann. Wir müssen dabei ausschliesslich auf die weitgeöffneten Spalten abstellen (Kurve 13.5 der Abb. 6, Kurve 14.3 der Abb. 10); bei den schmäleren Spalten wird ja, bei geringem Druckgefälle, das Bild durch den Reibungswiderstand völlig verwischt.

Unsere Überlegung auf S. 59 war die, dass ein derartiger Überdruck gefordert werden muss, um den anfänglich (bei geringer Spaltenweite) überhöhten Anstieg der Transpirationskurven in Abb. 3 und 4 zu erklären. Falls nun ein solcher Überdruck wirklich besteht, so muss er sich, bei voller Spaltöffnungsweite, dann geltend machen, wenn die Aussenluft nahezu mit Wasserdampf gesättigt ist; bei diesen geringen Dampfdruckgefällen müsste die stomatare Transpiration ebenfalls überhöht sein.

Tab. 4 beziffert die stündliche Durchschnittsleistung der Spalten von *Quercus Robur* Nr. 58 bei einer relativen Feuchtigkeit der Aussenluft von 96% und einem physiologischen S. D. von 0.9 mm auf 9.0 μ y. Abb. 10 kommt bei der Versuchspflanze Nr. 67 unter denselben Voraussetzungen auf 23.5 μ y; das Mittel beträgt somit rund 16 μ y. Die Spalten standen durchschnittlich 1 μ weit offen. Den Wert von p_1 in Gleichung 1 möchten wir zu 98% einsetzen; denn die 100prozentige Wasserdampfsättigung, die wir sonst der Einfachheit halber verwenden, ist physikalisch gar nicht möglich: sie besteht nur unendlich nahe einer Wasseroberfläche.

Unter dieser Voraussetzung erhalten wir nach Gleichung 1 (2) eine stündliche Leistung von 19.9 μ y. Die tatsächliche Leistung der Spaltöffnungen ist somit, praktisch gesprochen, bei den hohen Luftfeuchtigkeiten ungefähr gleich gross wie sie auf Grund der Spaltöffnungsdimensionen sein sollte, *falls keine Wandreibung bestände. Es muss also tatsächlich in Dunkelheit und im diffusen Licht in der Atemhöhle ein physiologischer Dampfüberdruck bestehen, ungefähr von der Grössenordnung der Gleitungsreibung der Spaltöffnungswände.* Dies wird der Grund sein, warum die stomatare Transpiration auch im Nebel nicht stillesteht. Über die absolute Grösse dieses Dampfüberdruckes vermögen wir jedoch auf Grund der Abb. 6 und 10 nichts auszusagen.

Wir können immerhin die folgende Überlegung anstellen. Der Leistungskoeffizient für halboffene Spalten von *Quercus Robur* beträgt rund 0.2: sie leisten wegen der Struktureigentümlichkeiten, Reibungsverluste usw. nur rund einen Fünftel dessen, was auf Grund der Aus-

masse möglich wäre. Wenn also bei nahezu geschlossenen Spalten, d. h. bei submikroskopischen Spaltöffnungsweiten, der Leistungskoeffizient auf 1 ansteigt, so muss der Dampfüberdruck im Blattinnern mindestens fünfmal grösser sein als, bei normalem Druck, der Sättigung bei Blatt-Temperatur entspricht. Setzen wir die Unterkühlung der Blätter zu 0.2°C an, so herrscht bei 30°C und Normaldruck in ihren Atemhöhlen ein Wasserdampfdruck von 31.5 mm Hg. Der fünffache Betrag (157.5 mm) entspricht dem Sättigungsdruck des Wasserdampfes bei 61°C . Der für geschlossene Stomata zu fordernde Dampfüberdruck wäre somit gleich gross, wie wenn das Blatt auf 61°C erwärmt würde. Derartige Überdrucke liegen zweifelsohne im Bereich des Vorstellbaren. Ob jedoch diese Überlegungen richtig sind, muss erst die Zukunft lehren.

Zitierte Literatur.

- Brown H. T. and Escombe F. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. (Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B., **193**, 223—291.)
- Gabrielsen E. K. 1935. Die Kohlensäureassimilation der Laubblätter in verschiedenen Spektralgebieten. (Planta, **23**, 474—478.)
- Gäumann E. und Jaag O. 1936. Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. (Ber. schweiz. bot. Ges., **45**, 411—518.)
- Huber Br. 1930. Untersuchungen über die Gesetze der Porenverdunstung. (Zschr. f. Bot., **23**, 839—890.)
- Knudsen M. 1934. The kinetic theory of gases. Methuen, London, 64 S.
- Lamb H. 1907. Lehrbuch der Hydrodynamik. Teubner Leipzig, 788 S.
- Manegold E. 1937. Über Kapillarsysteme, XIX/4. Die Durchlässigkeit kanal-, gerüst- und netzartiger Kapillarsysteme für Flüssigkeiten und Gase. (Kolloidzeitschrift, **81**, 164—179.)
- Voss J. 1936. Über den Einfluss verschiedener Licht- und Strahlenarten auf die Entwicklung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. (Angewandte Bot., **18**, 43—75.)

Anmerkung während der Korrektur. Nach Ablieferung des Manuskriptes wurden wir auf die Arbeit von R. E. H. Rasmussen, Über die Strömung von Gasen in engen Kanälen (Annalen der Physik, 5. Folge, 1937, Bd. 29, 665—697), aufmerksam gemacht. Rasmussen hat die Strömung verschiedener Gase durch Kanäle von verschiedener Form quantitativ untersucht. Ist die mittlere Weglänge der Gasmolekel klein, verglichen mit dem Durchmesser des Rohres, so gelten, wie oben angenommen, die Gesetze der Laminarströmung. Stimmt die mittlere Weglänge ungefähr mit der Spaltweite überein, so durchläuft die Effusion ein Minimum; dieses ist ungefähr gleich dem aus Knudsens Formel für die Molekularströmung berechneten Wert. Ist die Spaltweite wesentlich kleiner als die mittlere Weglänge, so nimmt die Strömung wieder zu und erreicht schliesslich einen konstanten Wert. — Für die rechnerische Behandlung der stomatären Transpiration dürfte, wegen der Adsorptionserscheinungen an den feuchten Membranen, nur der Bereich der Laminarströmung in Betracht fallen.