© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen.

Von

Dr. **Alfred Burgerstein.**

II. Theil.

(Vorgelegt in der Versammlung am 5. Juni 1889.)

Einleitung.

Der erste Theil dieser „Materialien" ist im XXXVII. Bande, Jahrgang 1887, der Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien (S. 691—782) abgedruckt[1]) und enthält ein chronologisch geordnetes Verzeichniss der einschlägigen Literatur. Von 226 der dort angeführten 236 Publicationen wurde eine kurze Inhaltsangabe mitgetheilt. Gleichzeitig sind viele Zeitschriften (mit Nennung von Band, Jahrgang und Seite) citirt, welche ein Referat der betreffenden Abhandlung enthalten.

Der zweite, hier vorliegende Theil umfasst eine möglichst concis gehaltene, sachlich geordnete, theilweise kritisch besprochene Zusammenstellung der wichtigeren über die Transpiration der Pflanzen gemachten Beobachtungen und ausgesprochenen Ansichten. Die nach den Autornamen in eckigen Klammern stehenden Zahlen correspondiren mit der Nummer der betreffenden Abhandlung im ersten Theile der „Materialien", auf welchen, zur Vermeidung von Wiederholungen, hier vielfach verwiesen wird, wie sich überhaupt beide Theile gegenseitig ergänzen. In einem Anhange habe ich eine ganz kurze historische Skizze des Gegenstandes gegeben.

In der Zeit zwischen dem Abschlusse der Manuscripte des ersten und zweiten Theiles (Mai 1887 bis Mai 1889) sind, soviel mir bekannt, die folgenden Schriften veröffentlicht worden, deren Inhalt sich entweder ganz oder zum grossen Theile mit der Transpiration beschäftigt:

237. **Molisch** H., Untersuchungen über Laubfall (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien; mathem.-naturw. Classe; Bd. XCIII, 1886, S. 148).

[1]) Die Separat-Abdrücke sind bei A. Hölder, Verlagsbuchhandlung in Wien, in Commission.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

— Diese Abhandlung hätte schon im ersten Theile der „Materialien" citirt werden sollen. — [Ref. B. C. Bl., 27, 1886, 318.]

238. **Wiesner** J., Grundversuche über den Einfluss der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien; mathem.-naturw. Classe; Bd. XCVI, 1887, S. 182). [Ref. B. C. Bl., 32, 1887, 382; 35, 1888, 262.]

239. **Volkens** G., Die Flora der egyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen, Berlin (Bornträger), 1887, 4, 156 S., 18 Taf.

240. **Henslow** G., Transpiration as a function of living protoplasm; II. Transpiration and III. Evaporation in a saturated atmosphere (Journal of Linnean Society; Botany; Tom. XXIV, 1887 [88]). [Ref. B. C. Bl., 38, 1889, 452.]

241. **Cuboni** G., La traspirazione e l' assimilazione nelle foglie trattate con latte di calce (Malpighia, Tom. I, 1887, p. 295).

242. **Wiesner** J., Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung (Bot. Ztg., Bd. XLVII, 1889). [Ref. B. C. Bl., 38, 1889, 595.]

243. **Jumelle** H., Assimilation et transpiration chlorophylliennes (Revue générale de Botanique, Vol. I, 1889).

244. **Eberdt** O., Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äusseren Bedingungen, Marburg (Elwert), 1889, 8, 97 S., 2 Taf. [Ref. B. C. Bl., 39, 1889.]

Dass diese „Materialien", wie ich schon im ersten Theile bemerkt habe, einem jeden Botaniker behufs rascher Orientierung in der Transpirations-Literatur willkommen und nützlich sein können, wird durch die vor Kurzem erschienene Publication von Eberdt [siehe Nr. 244] bestätigt, der in der Einleitung zu seinem Buche die naive Bemerkung macht, dasselbe enthalte mit Ausnahme der Arbeiten über den Einfluss der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Bodens Alles, was bis jetzt über den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen geschrieben worden ist, während ihm mindestens zwei Dritttheile der einschlägigen Arbeiten unbekannt geblieben sind, unter anderen auch der erste Theil der „Materialien", der, wie eingangs bemerkt, anno 1887 erschienen ist.

I. Capitel. Die Abgabe des Wassers durch die Pflanze verschieden definirt. Beantwortung der Frage, ob die Transpiration ein physiologischer oder ein physikalischer Process sei. Uebersicht der Methoden, welche zur Bestimmung der Transpirationsgrösse bisher in Anwendung kamen; ihre Vortheile und Mängel.

Unter der Transpiration der Gewächse versteht man gemeiniglich den Austritt von Wasser in Gasform[1]) aus der Pflanze. Diese Definition ist, streng

[1]) Senebier [14] spricht die Vermuthung aus, dass das Wasser nicht als Gas, sondern in Form kleinster Tröpfchen aus der Pflanze trete.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

genommen, nicht präcis, da auch die Ausscheidung von flüssigem Wasser aus den Spaltöffnungen und Wasserspalten, oder die Guttation, wie ich diese Erscheinung nenne, offenbar ein Transpirationsphänomen ist. Die Annahme, dass die exhalirte Materie vielleicht in keinem Falle chemisch reines Wasser sei, dürfte kaum bezweifelt werden. Du Hamel [7] und Senebier [14] bezeichneten als unmerkliche Ausdünstung („transpiration insensible") jenen Vorgang, den wir gegenwärtig Transpiration nennen; als merkliche Ausdünstung („transpiration sensible") die Ausscheidung von Wassertropfen, Harz, den Honigthau etc. De Candolle [29] nannte *a)* den Gewichtsverlust, den an der Luft liegende spaltöffnungsfreie Pflanzentheile (Wurzeln, Knollen, Samen) erleiden, den unmerklichen Abgang („déperdition insensible"); die mit spaltöffnungsführenden Hautgeweben versehenen Pflanzen unterliegen ausserdem noch *b)* der wässerigen Ausbauchung („exhalation aqueuse"). Barthélemy [101] unterscheidet drei Arten der „exhalation aqueuse": *a)* Die „exhalation insensible" = Cuticularverdunstung; *b)* die „exhalation (émission) brusque de gaz saturés" = Stomatarverdunstung, welche besonders bei sehr günstigen Transpirationsbedingungen in Erscheinung tritt, und *c)* die „exsudation" (suintement) = Tropfenausscheidung. Man kann in der That diese drei Formen der Transpiration unterscheiden; einen wesentlichen Unterschied zwischen denselben gibt es jedoch gewiss nicht.

Die Ausdrücke „cuticulare" und „stomatäre" Transpiration (der Blätter) wurden zuerst von Hoehnel [153] gebraucht. Richtiger sind jedenfalls die von Wiesner [238] vorgeschlagenen Namen: „epidermoidale" und „intercellulare" Transpiration. Denn die Schliesszellen der Spaltöffnungen transpiriren auch, die Transpiration der Spaltöffnungen bildet aber einen Theil der Verdunstung der Epidermis. Dieser Hautverdunstung stellt sich die Transpiration des Mesophylls entgegen, dessen Intercellularen mit den Spaltöffnungen communiciren. Sind letztere geschlossen, oder sind die Athemhöhlen, wie Schwendener [192] beobachtete, durch eine der Thyllenbildung ähnliche Sprossung verstopft, so hört die intercellulare Transpiration auf; die Schliesszellen der Spaltöffnungen können aber weiter verdunsten.

Van Tieghem [231] zieht den Begriff Transpiration enger als es bisher usuell war. Er bezeichnet nämlich als Transpiration die Wasserabgabe chlorophyllloser Wesen, resp. chlorophyllfreier Organe. Sie steigert sich mit der Zunahme der Lichtintensität, ist aber nicht an die Mitwirkung des Lichtes gebunden. Wird ein chlorophyllführendes Gewebe hinreichend belichtet, so kommt zu der „Transpiration" noch die „Chlorovaporisation" (Chlorotranspiration) hinzu. Letztere ist in den „Chloroleucites" localisirt und findet nur im Lichte starker Helligkeit statt. Kurz gesagt: Die Transpiration im Sinne Van Tieghem's ist gleich der Respiration eine „fonction protoplasmique", die Chlorovaporisation ist gleich der Kohlenstoff-Assimilation eine „fonction phytochlorophyllienne". Nun ist aber die „Transpiration" nicht ausschliesslich eine Function des Protoplasmas, da auch Zellen, die kein Plasma führen, im Sinne Van Tieghem's transpiriren. Die Bezeichnung „Chlorovaporisation" stellte Van Tieghem auf Grund der Untersuchungen von Wiesner [127] über den Umsatz des vom

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Chlorophyll absorbirten Lichtes in Wärme auf. Nun hat aber Wiesner gezeigt, dass nicht nur durch die Lichtabsorption des Chlorophylls, sondern auch anderer Farbstoffe (Etiolin, Anthokyan etc.) eine Erwärmung der Gewebe und in letzter Consequenz eine Steigerung der Transpiration im Lichte eintritt. Es wäre daher statt der Bezeichnung „Chlorovaporisation" ein allgemeinerer Ausdruck zweckmässiger. Auch absorbirt selbst das im Protoplasma enthaltene Wasser Lichtstrahlen und setzt sie in Wärme um, worauf mich Professor Wiesner aufmerksam machte. Man könnte somit noch eine dritte Art „Vaporisation" unterscheiden, eine — horribile dictu — „Protoplasmavaporisation".

Vielfach wurde die Frage aufgeworfen und discutirt, ob die Transpiration ein „physiologischer" oder ein „rein physikalischer" Process sei. Als ein „physiologischer" Process wurde sie erklärt von Dutrochet [32], Hartig [66], Dehérain [80], Wiesner [127], Hoehnel [166], Bonnier [205], Sorauer (citirt von Volkens [215]), Kohl [230]. Als eine „rein physikalische" Erscheinung wurde dagegen die Transpiration aufgefasst von De Candolle [29], Schleiden (Grundzüge etc.), Nägeli [62], Unger [64], Baranetzky [94], Eder [111], Masure [176], Tschaplowitz [194], Volkens [215], Van Tieghem [231].

Die richtige Antwort auf die Frage, ob „physiologisch" oder „physikalisch", findet sich in einer Abhandlung von Nägeli [62], in der es beiläufig heisst: Da alle physiologischen Processe den physikalisch-chemischen (mechanischen) Gesetzen unterworfen sind, so muss auch die Transpiration nach diesen Gesetzen vor sich gehen. Ob aber alle diese, die Transpiration bedingenden und beeinflussenden physikalischen Gesetze auch bekannt sind, ist eine andere Frage, die mit nein beantwortet werden muss.

Daraus ergibt sich aber, dass man die Transpiration ebenso gut als einen physiologischen wie als einen physikalischen Process bezeichnen kann.

Die verschiedenen Versuchsmethoden, welche bisher zur Bestimmung der Transpirationsgrösse in Anwendung gebracht wurden, lassen sich in folgende vier Kategorien einreihen:

1. Directe Wägung der Pflanze (des Pflanzentheiles), beziehungsweise des das Versuchsobject enthaltenden Apparates am Beginne des Versuches und nach einer bestimmten Zeit. 2. Aufsammlung und Wägung, resp. volumetrische Messung des von der Pflanze in einem geschlossenen Raume abgegebenen und condensirten Wasserdunstes. 3. Ermittlung der Gewichtszunahme von wasserabsorbirenden, mit dem Versuchsobjecte eingeschlossenen Substanzen (conc. $H_2 So_4$, ausgeglühtes $Ca Cl_2$).[1]) 4. Bestimmung des von der Pflanze (dem Pflanzentheile) aufgenommenen Wassers.

Die erste Methode, welche je nach dem Versuchsmateriale und dem Versuchszwecke verschiedene Modificationen zulässt, liefert die genauesten Resultate. Den natürlichen Verhältnissen am nächsten kommt man durch Verwen-

[1]) Die Anwendung von Aetzkalk oder Aetzkali ist wegen der Kohlensäure-Absorption nicht empfehlenswerth.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dung von gesunden, gut entwickelten, unverletzten Topfpflanzen. Um brauchbare Zahlen zu bekommen, dürfen 1. die Pflanzen nicht kurz vor Beginn des Versuches z. B. aus dem Freilande in die zur Verwendung kommenden Töpfe, resp. die dieselben vertretenden Gefässe versetzt werden, da hiebei gerade die feinsten (wasseraufnehmenden) Wurzelfasern abgerissen werden; 2. müssen die Pflanzen vor stärkeren Erschütterungen geschützt werden; 3. darf die Versuchszeit nicht zu lange dauern. Zur Effectuirung der zweitgenannten Bedingung ist es am zweckmässigsten, die Versuchsobjecte auf der Waage zu belassen; bei einer grösseren Versuchsreihe dürfte man allerdings oft kaum die nöthige Anzahl brauchbarer Waagen zur Verfügung haben; in diesem Falle stelle man die Objecte in möglichster Nähe der Waage auf; bei vorsichtiger Manipulation wird man keine nennenswerthen Fehler bekommen. Die Ansicht von Baranetzky [94], dass auch die (ruhig vorgenommene) Uebertragung der Pflanze auf die Waage (wie überhaupt die geringste Erschütterung) schon eine „erhebliche" Fehlerquelle involvirt, ist nach den Beobachtungen von Wiesner [127] und Eberdt [244] nicht richtig. Was den drittgenannten Punkt betrifft, so ist zu bedenken, dass durch den nothwendigen hermetischen Verschluss der Töpfe[1]) die für das Gedeihen der Pflanze so wichtige Durchlüftung des Bodens verhindert wird, ferner dass es bei längerer Versuchszeit kaum möglich ist, den Wassergehalt des Bodens constant zu erhalten, und endlich, dass sich die Grösse der verdunstenden Oberfläche der Pflanze von Tag zu Tag ändert. Auch bei Verwendung von Pflanzen, deren Wurzeln sich in gut verschlossenen, mit Nährstofflösung gefüllten Gefässen befinden, kann man in vielen Fällen ganz befriedigende Resultate erzielen.

Die zweite Methode, von mehreren Physiologen, wie Guettard, Senebier, Du Hamel, Unger, Dehérain angewendet, liefert nur grobe Resultate, da sich die Pflanze fortwährend in einer nahezu dunstgesättigten Atmosphäre befindet. Um halbwegs grössere Mengen von liquidem Wasser zu erhalten, muss die umgebende Luft grossen Temperaturschwankungen ausgesetzt sein. Bei längerem Lichtabschluss wirkt auch der grössere Kohlensäuregehalt der eingeschlossenen Luft störend.

Die dritte Methode hat im Gegensatze zur zweiten den Nachtheil, dass sich die Pflanze in einer zu trockenen Luft befindet. Ist der ganze Apparat mit Berücksichtigung der hiebei nöthigen Bedingungen hergestellt, so kann man in bestimmten Fällen zufriedenstellende Resultate erhalten.

Bei Anwendung der vierten Methode erfährt man nicht die Menge des abgegebenen (transpirirten), sondern jene des aufgenommenen Wassers. Dauert die Versuchszeit mindestens einige Tage, hat die Pflanze unverletzte Wurzeln, normales Aussehen, gesunden Turgor, befindet sie sich gleichzeitig unter günstigen Vegetationsverhältnissen und gleichbleibenden (etwa mittleren) Transpirations-

[1]) Bei Versuchen mit nicht verschlossenen Töpfen ist der Gewichtsverlust eines mit Erde gefüllten Topfes ohne Pflanze aus mehreren Gründen nicht gleich der Bodenverdunstung des die Pflanze enthaltenden Topfes.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bedingungen, so werden Wasseraufnahme durch die Wurzeln und Wasserabgabe durch die oberirdischen Organe einander ziemlich gleich sein, wie dies z. B. von Eberdt [244] constatirt wurde. Aendert man aber, um den Einfluss des Lichtes, der Temperatur, der Luft- oder Bodentemperatur, irgend eines Nährstoffes etc. kennen zu lernen, einen der äusseren Factoren während des Versuches, und sind die einzelnen Beobachtungsphasen jedesmal sehr kurze, etwa nur wenige Minuten (wie bei Kohl, Eberdt), so hat man niemals die Garantie, dass die direct beobachtete Aenderung der Wasseraufnahme mit einer qualitativ und quantitativ gleichen Aenderung der Transpiration verbunden ist. Dass bei Aenderung der äusseren Bedingungen keine Parallelität zwischen Wasseraufnahme und Abgabe besteht, haben die Beobachtungen von Unger [64], Barthélemy [102], Nobbe [212], Vesque [214], Eberdt [244] u. A. gelehrt. In gewissen Fällen können die Differenzen sehr bedeutend sein. Bringt man z. B., um den Einfluss hoher Temperatur oder intensiven Lichtes zu prüfen, eine zartblätterige Topfpflanze in einen sehr luftwarmen Raum oder in directes Sonnenlicht, so wird die Wasserabgabe durch die transpirirenden Organe grösser sein als die Wasseraufnahme durch die Wurzeln; dasselbe wird eintreten, wenn man bei derselben Pflanze, behufs Ermittlung des Einflusses der Bodentemperatur auf die Verdunstung, die Topferde stark abkühlt. Umgekehrt wird nach reichlicher Wasserzufuhr zu einem relativ trocken gewordenen Boden anfangs die Suction die Transpiration übertreffen. Der einfachste Apparat zur gleichzeitigen Bestimmung der Wasseraufnahme und Abgabe ist ein graduirtes, mit Wasser oder Nährstofflösung gefülltes Gefäss, in welchem die Versuchspflanze am Wurzelhalse luftdicht befestigt wird. Die Wasserabsorption wird volumetrisch, die Wasseremission durch Wägung des Apparates sammt Pflanze ermittelt. Auf diesem einfachen Principe beruhen die Apparate, mit denen Burnett [28] und Vesque [160] experimentirten, ebenso jener, den Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie (1. Aufl., I, S. 135) beschreibt und abbildet. Krutizky [154] hat gleichfalls die „Beschreibung eines zur Bestimmung der von den Pflanzen aufgenommenen und verdunsteten Wassermenge dienenden Apparates“ sammt Abbildung veröffentlicht. Obgleich das Experimentiren mit demselben viel umständlicher sein dürfte, als mit dem Pfeffer'schen, so hat er wieder den Vortheil, dass er selbstregistrirend eingerichtet werden kann. Einen originellen und wie mir scheint brauchbaren Apparat hat Vesque [160] zusammengestellt. Derselbe hat die Form einer gleicharmigen Waage; den Waagebalken bildet eine Glasröhre, welche einerseits mit einem die Pflanze tragenden Cylindergefäss, andererseits mit einem oder zwei Sauggefässen in Verbindung steht. Die Gefässe vertreten auch gleichzeitig die Waagschalen. Das Ganze ist mit Wasser gefüllt. Betreffs der näheren Beschreibung, Abbildung und Gebrauchsanweisung des Apparates muss auf das Original verwiesen werden. Soviel steht jedenfalls fest, dass es in jenen Fällen, in denen es sich um die Gewinnung exacter Resultate handelt (insbesondere bei sehr kurzer Versuchszeit), nicht erlaubt ist, die von der Pflanze aufgenommene (direct ermittelte) Wassermenge als das Mass der Transpiration zu betrachten, wie es z. B. bei den diesbezüglichen Versuchen von Kohl

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

[230] und Eberdt [244], oder bei den werthlosen Experimenten von Miquel [33] und Eder [111] geschehen ist.

Bei den bisherigen Betrachtungen war die Verwendung normaler, bewurzelter Pflanzen vorausgesetzt. Wählt man statt letzterer abgeschnittene, beblätterte Sprosse, so kann man nur dann befriedigende Resultate bekommen, wenn es 1. auf den Erhalt von relativen Zahlen ankommt, wenn man 2. die Zweige unter Wasser, respective Nährstofflösung abschneidet[1]) und wenn 3. die Versuchszeit jedesmal kurz ist, da ein abgeschnittener Zweig in der Regel ein langsam absterbender Pflanzentheil ist.[2]) In noch höherem Grade gilt das Gesagte für abgeschnittene Blätter. Die Versuchszeit darf hier (abgesehen von stark succulenten Gewächsen) eine Stunde nicht übersteigen. Bei Pflanzen mit rasch welkendem Laub ist die Verwendung einzelner Blätter zu vermeiden.

Bei vergleichenden Versuchen sollte die Reduction der unmittelbar gefundenen Transpirationswerthe eigentlich auf die gleiche Grösse der inneren Oberfläche der Pflanzen (Intercellularen, incl. Athemhöhle) erfolgen. Da dies unmöglich ist, so nimmt man die Umrechnung auf die äussere Oberfläche vor, deren Grössenbestimmung bei Blättern mit ebener Epidermis auf verschiedene Weise leicht ausgeführt werden kann. Dies ist jedoch nur erlaubt, wenn man mit nahezu gleich alten Blättern desselben Individuums oder derselben Species arbeitet. Bei Blättern, welche im Alter, in der Dicke, im äusseren Aussehen, im anatomischen Bau sehr differiren, bekommt man keine reinen Resultate sowohl bei der Reduction auf gleiche Aussenoberfläche, als auch auf gleiches Lebendgewicht. „Wenn zwei Blätter", bemerkt richtig Hoehnel [166], „mit gleichen Spreiten gleich viel transpiriren, so wird doch — wenn das eine Blatt doppelt so dick und schwer ist als das andere — die auf das Gewicht bezogene Transpirationsgrösse bei dem einen nur halb so gross ausfallen als bei dem anderen". Man erhält demnach verlässlichere Zahlen, wenn man bei den Berechnungen das Trockengewicht statt des Frischgewichtes zu Grunde legt.

Ueber die Methoden für specielle Untersuchungen, z. B. über die relative Verdunstungsgrösse der beiden Blattseiten, über den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes etc. wird später gesprochen werden.

2. Capitel. Transpiration der Wurzeln. Einfluss der Wurzelentwicklung und des Wurzeldruckes auf die Transpiration. Ausscheidung von Wassertropfen aus den Blättern (Guttation). Grosse Zahl von Beobachtungen über den Gegenstand. Einfluss äusserer Bedingungen auf die Guttation. Quantität und Qualität der ausgeschiedenen Flüssigkeit.

Ueber die Transpiration von Wurzeln ist mir nur eine Beobachtung von Sachs [60] bekannt geworden; dieser Forscher gibt an, dass die Wurzeln

[1]) Mit Rücksicht auf die Beobachtungen von De Vries [109] und v. Hoehnel [136] (vgl. Mat., I).

[2]) Schon Hales fand, dass sich die Wasseraufnahme durch die Schnittfläche lebender Zweige von Tag zu Tag vermindert.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

von Kameliensteckling en während vier Tagen in einem mit Wasserdunst (nahezu) gesättigten Raum 0·465 *g* Wasser verloren.

Was den Einfluss der Wurzelentwickelung betrifft, so lässt sich daraus, dass eine Pflanze mit grösserer Wurzeloberfläche auch eine grössere Wassermenge aufzunehmen im Stande ist, als ein Individuum derselben Species mit kleinerer Wurzeloberfläche, schliessen, dass auch die Transpiration im ersteren Falle eine grössere sein wird als im letzteren. Thatsächlich fand Sorauer [178]: „Ein bedeutender Wurzelapparat erhöht unter sonst gleichen Umständen die Verdunstung einer Blattfläche gegenüber einer gleichgrossen Fläche, zu der ein geringer Wurzelkörper gehört". (Die Versuche wurden mit *Vitis, Mahonia, Prunus* gemacht.) In einer anderen Abhandlung bemerkt Sorauer [158]: „Wurzelkranke Pflanzen können unter denselben Umständen wochenlang nur die Hälfte ihrer früheren Verdunstungsmenge liefern".

Sachs [59] stellte die Thatsache fest, dass zartblättrige, warmklimatische Pflanzen bei Temperaturen von wenigen Graden ober Null trotz bedeutender Bodenfeuchtigkeit welken, und zwar desshalb, weil bei jenen niederen Wärmegraden die oberirdischen Theile noch merklich transpiriren, die Wurzelthätigkeit jedoch in so hohem Grade verringert wird, dass sie nicht im Stande ist, den Wasserverlust der transpirirenden Theile zu ersetzen (cfr. Mat., I).

Dass der Wurzeldruck einen bedeutenden Einfluss auf die Transpiration ausüben muss, ist nach dem, was man über Wurzelkraft, Saftausfluss, Saftsteigen etc. weiss, selbstverständlich.[1]) Diese Voraussetzung wurde durch directe Versuche von Wiesner [88] bestätigt, welcher fand, dass die Transpiration von unter Quecksilberdruck im Wasser stehenden, abgeschnittenen Zweigen *(Maclura, Berberis, Buxus)* grösser war, als ohne Druck. Diese Steigerung der Wasserabgabe infolge der künstlichen Druckkraft war bei sommergrünen Laubhölzern bedeutender als bei wintergrünen. Zu demselben Resultat kam später Boussingault [147]. Bei beblätterten, im Wasser stehenden Zweigen *(Vitis, Morus, Aesculus, Castanea, Abies)* erhöhte sich bei Anwendung eines hydrostatischen Druckes einer 1—2 *m* hohen Wassersäule die Transpiration bedeutend, bisweilen auf das Dreifache. Auch hat Sachs darauf hingewiesen, dass im Wasser stehende, welkwerdende Sprosse durch Wassereinpressung mittelst Quecksilberdruck wieder frisch gemacht werden können. Mit allen diesen Thatsachen scheint die Angabe von Böhm [65] im Widerspruch zu stehen, welcher fand, dass bewurzelte und nicht bewurzelte Weidenzweige unter einem „grossen" Quecksilberdruck nicht mehr transpirirten, als „unter gewöhnlichen Verhältnissen". Als Curiosum mag erwähnt werden, dass Reinitzer [187] in bewurzelte Sprosse eine Nährstofflösung mittelst Quecksilberdruck einpresste.

Eine Erscheinung, welche mit dem Wurzeldruck und der Transpiration in engem Zusammenhange steht, ist die Ausscheidung von Wassertropfen aus unverletzten Pflanzentheilen, oder die Guttation, wie ich dies der Kürze

[1]) Eine Aufzählung der Publicationen über Wurzeldruck liegt ausserhalb des Rahmens dieser „Materialien".

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

des Ausdruckes halber nennen will. Ausgeschlossen bleiben die liquiden Ausscheidungen in Nectarien,[1]) in gewissen insectenfressenden Pflanzen, sowie das „Bluten" oder „Thränen".

Die Guttation tritt ein, wenn durch Wurzeldruck mehr Wasser in die Pflanze gepresst wird, als gleichzeitig die transpirirenden Organe nach aussen in Gasform abzugeben im Stande sind; es wird dann der Ueberschuss als liquides Wasser an gewissen Stellen der Blätter hervorgepresst. Dass die Guttation eine Function des Wurzeldruckes ist, folgt daraus, dass 1. die Erscheinung z. B. bei Gramineenkeimlingen, wo sie allgemein auftritt, unterbleibt, wenn man, wie ich beobachtet habe, die Pflänzchen oberhalb des Samenkornes abschneidet, mit der Schnittfläche in Wasser oder feuchte Erde steckt und im dunstgesättigten Raume belässt, und 2. dass man durch Einpressung von Wasser in die Schnittfläche beblätterter Sprosse oder durch Erwärmung der Wurzeln (Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882) das Hervortreten von Tropfen an bestimmten Stellen der Blätter hervorrufen kann, wie die zahlreichen Versuche von Langer [169] und Moll [177] gelehrt haben. (Cfr. auch De Bary in Bot. Ztg., 1869, S. 883 und Prantl in Flora, 1872, S. 381.)

Die Beobachtungen über diesen Gegenstand sind sehr zahlreich und reichen weit zurück. Die Guttation haben beobachtet: Muntingh [1] bei *Arum Colocasia;* Muschembroek [3] bei *Papaver;* Mariotte [4] bei Melonenpflanzen; Miller (cfr. Hales, Du Hamel) bei *Musa Sapientum;* Ruysch bei *Arum Colocasia;* Commelyn (cfr. Flora, 1842, Beibl. I, S. 3) bei *Calla aethiopica* L.; Guettard (Mém. de l'Acad., 1751) bei *Hordeum, Panicum* und anderen Pflanzen; Bjerkander [8] bei *Fragaria vesca, Equisetum fluviatile* und anderen Pflanzen; Prevost (cfr. Senebier, Phys. vég., III, p. 87) an der Spitze von Gramineenblättern, an den Blattzähnen verschiedener Pflanzen; Gersten (ibid., p. 91) an den Blatthaaren von *Urtica;* Mirbel (Elem. phys., I, p. 201) an den Blatträndern von *Tropaeolum, Brassica, Papaver;* Treviranus (Zeitschr. für Physiologie, III, S. 75) bei Blüthenähren von *Amomum, Maranta, Ludolfia;* Treviranus [17] und Moldenhawer [18] bei Weinblättern; Sprengel [19] und Meyen (Pflanzenphysiologie, II, S. 508) an jungen Gramineenblättern; Habenicht [23] bei *Calla aethiopica;* Trinchinetti [31] ohne bestimmte Angabe; Schmidt [27] bei *Arum Colocasia;* Graf [34] bei *Impatiens, Brassica, Papaver, Escholtzia, Mimulus, Fuchsia, Rosa, Chelidonium* und Gramineen; Gärtner [36] bei *Calla aethiopica* und *Canna*-Arten; Hartig [41] an noch geschlossenen Knospen junger Hainbuchen; Hartig [42] an jungen Exemplaren von *Taraxacum officinale;* Mettenius [44] an der Blattspitze von *Arum peltatum* und mehreren exotischen Farnen; Joo [50] an den Blattspitzen von *Poa annua* und *Silene Armeria;* Unger [52] bei *Calla aethiopica;* Duchartre [55] und Musset [71] bei *Colocasia esculenta;* Sachs [61] bei

[1]) Bekanntlich ist die Wasserausscheidung in Nectarien eine Folge osmotischer Saugung. Durch denselben Process dürfte das Hervortreten von Wassertröpfchen an den Fruchthyphen niederer Pilze *(Pilobolus, Mucor, Penicillium)* veranlasst werden (vgl. De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze etc., S. 228).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Gramineen, *Sonchus, Fumaria, Alchemilla;* Williamson (cfr. Sachs, Pflanzenphysiol., S. 237) bei *Amomum Cerumbet;* Sperk [83] und de la Rue [84] bei Aroideen; Rosanoff [75, 76] bei Aroideen, Filicineen, *Tropaeolum, Coleus;* De Bary (Bot. Ztg., 1869, S. 883) bei *Fuchsia globosa* (Quecksilberdruck); Barthélemy [101] an Blattspitzen von *Bambusa mitis;* Ramey [107] bei *Amorphophallus Rivieri;* Robert [114] an Blattspitzen von *Triticum* und bei Equisetaceen; Ernst [121] bei *Caliandra Samam;* Langer [169] bei *Caladium rotundifolium* und vielen anderen Pflanzen; Moll [177, 188] und Sachs (Vorles. über Pflanzenphys.) an abgeschnittenen Sprossen zahlreicher Pflanzen (mittelst Quecksilberdruck); Volkens [204] bei *Calla palustris* und 150 anderen Pflanzen (zu 36 Familien gehörend); Gardiner [207] bei *Hordeum, Fuchsia* und *Saxifraga*-Arten; Kraus [220] bei *Vitis, Rubus* und *Brassica*-Arten; Joly [234] bei *Calla aethiopica* und *Agapanthus.*

Unter den genannten Autoren haben sich namentlich Graf [34], Gärtner [36], Hartig [42], Unger [52], Duchartre [55], Musset [71], Langer [169], Moll [177] und Volkens [204] eingehender mit dem Gegenstande beschäftigt (cfr. Mat., I).

Die Stellen des Hervortretens der Wassertropfen sind in der Regel die Blattspitzen, die Blattrandzähne und Blatthaare. Häufig sind die betreffenden Stellen durch Färbung, Anschwellung oder andere Eigenthümlichkeiten äusserlich kenntlich. Auch finden sich die sogenannten Wasserspalten (Wasserporen) meist an der Spitze oder am Rande der Blätter. Es ist indess das Vorkommen von Wasserspalten auch bei günstigen Guttationsbedingungen nicht nothwendig mit Tropfenausscheidung verbunden, ebenso wie auch liquide Wassersecretion an solchen Epidermistheilen beobachtet wurde, an denen sich keine typischen Wasserspalten vorfanden. Beispiele hiefür findet man namentlich bei Langer [169], der sich eingehender mit dem Studium dieser Verhältnisse beschäftigt hat. Derselbe Autor fand, wie auch schon Rosanoff [75] und de la Rue [84], dass als Ausscheidungsstellen von Wassertropfen Oeffnungen erscheinen, die alle Uebergänge zwischen typischen Wasserspalten (De Bary, vgl. Anatomie, §. 8) und gewöhnlichen Spaltöffnungen (Luftspalten) bilden. Dies stimmt auch mit den Beobachtungen von Moll [177], der angibt, dass von 44 guttirenden Pflanzen 22 (50 Procent!) regelmässige Ausscheidung an Stellen des Blattrandes zeigten, die keine Wasserporen trugen. Er bezeichnet allgemein die Austrittstellen für Wasser als Emissorien.

Da die Guttation dann eintritt, wenn in die turgescente Pflanze mehr Wasser durch Pressung eintritt, als in derselben Zeit durch Transpiration abgegeben werden kann, so ist es klar, dass alle jene äusseren Bedingungen, welche die Transpiration stark herabsetzen, ohne gleichzeitig den Wurzeldruck in nennenswerthem Grade zu vermindern, die Erscheinung der Guttation befördern. In der That wurde dieselbe (bei bewurzelten Pflanzen) in der Regel während der Nacht, am Morgen, an feuchtkalten Tagen, oder nach Ueberdecken der Pflanze mit einem Glassturz constatirt. Bezüglich der Aroideen, über welche die meisten Beobachtungen gesammelt wurden, differiren indess die Angaben der Autoren.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bei *Calla aethiopica* (Zimmertopfpflanze) gibt Gärtner [36] an: Die Ausscheidung begann gegen Mittag, war von 2—5 Uhr Nachmittag am stärksten, verminderte sich am Abend und während der Nacht, und war bei Tagesanbruch nicht sichtbar. Sonnenlicht wirkte hemmend; erhöhte Lufttemperatur hatte keinen auffallenden Einfluss. Nach Messungen von Unger [52] war bei derselben Aroidee die Ausscheidung bei Nacht grösser als bei Tage. Volkens [204] konnte bei *Calla palustris* durch Ueberdecken einer Glasglocke jederzeit Tropfenausscheidungen hervorrufen. Das Licht war hiebei ohne Belang.

Bei *Colocasia* beobachtete Muntingh [1] Tropfenausscheidung an warmen Sommertagen von 6 Uhr Abends bis 8 Uhr Morgens. Schmidt [27] gibt von derselben Pflanze an, dass die Erscheinung Tag und Nacht vor sich ging; bei Tage wurde etwas mehr abgesondert. Duchartre [55] dagegen sah bei seinen (im Freien?) stehenden) *Colocasia*-Versuchspflanzen die Guttation in trockener Luft vom Abend bis zum Morgen; bei feuchtem Wetter setzte sie sich auch während des Tages fort. Durch Erhöhung der Bodenfeuchtigkeit und geringer Erniedrigung der Lufttemperatur wurde die Guttation begünstigt, dagegen sistirt, wenn die Pflanzen von der Sonne beschienen wurden. Musset [71] wiederum beobachtete eine heftige Wasserejaculation bei *Colocasia* zwischen 6—8 Uhr Morgens (vgl. Mat., I). Ramey [107] sah eine Topfpflanze von *Amorphophallus Rivieri* (in einem trockenen Zimmer) bei starker Bodenfeuchtigkeit Tag und Nacht Wassertropfen ausscheiden.

Die Menge der durch Guttation ausgeschiedenen Flüssigkeit hängt von der specifischen Natur und Individualität der Pflanze, von dem Alter der Blätter, sowie von äusseren Umständen ab, welche den Wurzeldruck und die Transpiration beeinflussen. Bestimmte Zahlen sind fast nur für Aroideen gewonnen worden, so von Habenicht [23], Unger [52], Duchartre [55], Musset [71] u. A. Während Volkens [204] bei *Calla palustris* (ein Blatt?) im besten Falle 3—4 Tropfen in 12 Stunden bekam, zählte Musset [71] bei einem Blatte von *Colocasia esculenta* 85 Tröpfchen in der Minute. Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie) erhielt aus den Blättern von *Alchemilla*- und *Vitis*-Sprossen bei Wasserimpression mittelst Quecksilberdruck in 8—10 Tagen einige hundert Cubikcentimeter Guttationswasser. Interessant ist auch die Angabe von Williamson (cfr. Sachs, Pflanzenphysiol., 1. Aufl., S. 237), der aus einer Blattspitze von *Amomum Cerumbet* während einer Nacht eine halbe Pinte (ca. 284 cm^3) Wasser ausfliessen sah.

Was die Qualität der ausgeschiedenen Flüssigkeit betrifft, so ist zu bemerken, dass alle Beobachter (Treviranus, Schmidt, Gärtner, Unger, Hartig, Langer, Gardiner) nach dem Abdampfen einen festen Rückstand bekamen, in welchem mehrfach Calciumcarbonat gefunden wurde. Nur Schmidt [27] erklärt die secernirte Flüssigkeit bei *Arum Colocasia* auf Grund einer gemachten Untersuchung für chemisch reines Wasser, während Unger [52] 0·056 Procent fester Bestandtheile fand. Bei *Calla aethiopica* wurden in dem abgetropften Wasser von dem letztgenannten Forscher 0·0068, von Gärtner [36] 0·026 Procent fester Stoffe gefunden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass möglicherweise einer der älteren Beobachter Thautropfen für durch Wurzeldruck hervorgepresste Flüssigkeitstropfen gehalten hat. Auch ist zu beachten, dass Wasser an der Aussenseite der Stengel, Blattstiele und Blattrippen capillar gehoben werden und an der Blattspitze zum Abtropfen kommen kann (cfr. Arendt in Flora, 1843, S. 152).

3. Capitel. Transpiration oberirdischer Stammtheile; Permeabilität des Periderms für Wasserdampf. Durchlässigkeit und physiologische Bedeutung der Lenticellen. Wasserabgabe von Knollen und Zwiebeln.

Th. Hartig [66] bestimmte die Wasserabgabe von unbelaubten Zweigspitzen verschiedener Holzgewächse in einem nahezu dunstgesättigten Raum (cfr. Mat., I). Nach der Grösse des Wasserverlustes ordneten sich die Versuchspflanzen: *Alnus; Quercus; Robinia; Fagus; Juglans, Betula; Tilia, Acer, Fraxinus, Pyrus; Aesculus; Ulmus, Salix* (Speciesnamen werden nicht genannt). Ein anderesmal prüfte Hartig [197] die Wasserabgabe einjähriger Baumzweige (cfr. Mat., I). Bei normalem Wassergehalte, d. h. in den ersten Tagen des Versuches stellte sich die Reihenfolge der Zweigarten von der geringsten Verdunstungsgeschwindigkeit an gerechnet: Birke, Eiche, Rothbuche, Hainbuche, Schwarzkiefer, gemeine Kiefer, Fichte.

Knop [68] bestimmte den Wasserverlust von blattlosen Birnbaum- und *Corylus*-Zweigen, *Juncus*-Halmen und Kleestengeln. Die Versuchszeit betrug 10—70 Minuten.

Eder [111] ermittelte bei ein- bis dreijährigen, 10—12 *cm* langen Zweigstücken, die er langsam austrocknen liess, durch wiederholtes Abwägen den successiven Wasserverlust. Die Resultate dieser mühevollen, jedoch geringwerthigen Arbeit füllen 36 Druckseiten des Originals mit Zahlentabellen.

Wiesner und Pacher [115] untersuchten die Transpiration entlaubter Zweige und Stammstücke von *Aesculus Hippocastanum*. Es ergab sich unter Anderem, dass die Grösse der Wasserabgabe im umgekehrten Verhältniss zu dem Alter der Zweige stand, dass Periderm und Borke auch bei geschlossenen Lenticellen für Wasser permeabel sind, dass die jüngsten Zweige durch das Periderm gegen Wasserverlust besser geschützt sind als ältere (dreijährige), endlich dass die Blattnarben der Verdunstung einen geringeren Widerstand entgegensetzen als das benachbarte Periderm. In einer späteren Abhandlung zeigte Wiesner [171], dass die Permeabilität der Peridermzellwand für Flüssigkeits- und Gasmoleküle vom Wassergehalte der Wand abhängig ist. Im imbibirten (jugendlichen) Zustande dringen Flüssigkeitsmoleküle durch dieselbe hindurch und in Gasform nach aussen; bei Eintrocknung der Korkzellwand (im Alter) wird sie aber für Gase impermeabel.

Ich komme nun auf die Lenticellen zu sprechen. Stahl [100] hielt auf Grund seiner Versuche (Durchpressen von Luft mittelst Quecksilberdruck) die Lenticellen im Winter für geschlossen, trotzdem er mit Anwendung eines sehr grossen Druckes einzelne Luftblasen aus denselben hervortreten sah (*Tilia*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

parvifolia, Crataegus coccinea), während im Sommer schon bei geringem Druck ziemlich viel Luft hindurchging. „Die Lenticellen", sagt Stahl, „verhalten sich, was ihre physiologische Bedeutung betrifft, zu dem Periderm, wie die Spaltöffnungen zur Epidermis". Costerus [110], der die Stahl'schen Versuche wiederholte, fand wie dieser die Lenticellen im Sommer offen; im Winter trat jedoch z. B. bei *Sambucus nigra* bei künstlicher Druckkraft ebenfalls Luft aus den Rindenporen; bei *Ampelopsis hederacea* fehlt die winterliche Verschlussschichte. Auch Wiesner [171] gibt an, dass bei *Sambucus* die Lenticellen (am Stamme) im Winter offen sind.

G. Haberlandt [112] fand die Lenticellen der von ihm untersuchten Pflanzen (mit Ausnahme von *Sambucus*) im April und Mai bei 200 *mm* Quecksilberdruck verschlossen. Mitte Juni waren sie bei *Acer, Aesculus, Morus, Gleditschia* offen, dagegen bei *Tilia, Ligustrum* und *Robinia* noch immer geschlossen. Ob überhaupt ein Oeffnen bei den letztgenannten Pflanzen erfolgt, wird nicht angegeben. Derselbe Autor hat auch den Einfluss der Lenticellen auf die Transpiration geprüft. Es zeigten peridermbesitzende Zweige, deren Lenticellen mit Asphaltlack verschlossen wurden, eine langsamere Wasserabgabe als solche mit nicht verklebten Lenticellen bei gleichgrosser transpirirender Oberfläche. Mit lenticellenbesitzenden, jedoch peridermfreien Zweigen wurden keine vergleichenden Versuche gemacht. Da sich jedoch G. Haberlandt dachte, dass peridermlose (grüne) Zweige ohne Lenticellen zu stark transpiriren könnten, so kommt er zu folgendem Resumé: „Die Lenticellen sind Regulatoren der Transpiration, welche an grünen, peridermlosen Zweigen die Wasserverdunstung local vermindern, an peridermbesitzenden dieselbe local erhöhen".

Am genauesten hat Klebahn [199, 209] die Lenticellen experimentell studirt. Auf Grund von Druck-, Diffusions- und Transpirationsversuchen kam er zu folgenden Resultaten: 1. Die Lenticellen sind auch im Winter offen (dies wurde bei mehr als 70 Pflanzen constatirt). 2. Die Durchlässigkeit für Luft ist nur bei manchen Pflanzen *(Aesculus, Cornus alba)* im Sommer eine viel leichtere als im Winter. Bei *Alnus glutinosa* sind die Lenticellen im Sommer nur wenig durchlässiger, bei *Betula papyracea, Ampelopsis, Cornus stolonifera, Prunus Padus* nicht mehr durchlässiger als im Winter. Klebahn zeigte auch, dass von einem gewissen Alter an, welches dem Auftreten des Periderms lange vorhergeht, die Lenticellen nicht nur für Luft durchlässig sind, sondern auch die Transpiration erhöhen. Es ist daher die Ansicht G. Haberlandt's, dass sich durch die Lenticellen junger Zweige niemals Luft pressen lasse, und dass die Lenticellen an peridermlosen Zweigen die Transpiration local vermindern, unrichtig. Ebenso ist die Meinung Haberlandt's, dass da, wo ein anderes Schutzmittel, z. B. ein Haarkleid vorhanden ist, die Lenticellenbildung zu unterbleiben scheint, falsch, da Klebahn eine Menge von Pflanzen anführt, die trotz des dichten Haarkleides der Epidermis Lenticellen bilden. Endlich prüfte Zahlbruckner [244] nach den Methoden von Stahl und Wiesner den Zustand der Lenticellen im Winter und fand dieselben in allen Fällen — bei manchen Pflanzen leichter, bei anderen schwerer — für Luft passirbar. Es wird ferner

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

für mehrere Holzgewächse angegeben, in welchem Stadium ihrer Entwickelung derselben ein „völliges Geöffnetsein" der Lenticellen im Frühjahr eintritt etc. (vgl. Mat., I).

Ueber die Transpiration unterirdischer Stämme liegen nur spärliche Angaben vor. Nach Nägeli [62] waren Kartoffeln, frostfrei aufbewahrt, nach ca. 400 Tagen lufttrocken. Knop [68] fand bei Kartoffeln und Zwiebeln während 20 Minuten keine Gewichtsverminderung. Schleh [108] bestimmte die dreitägige Wasserabgabe von sechs Kartoffeln, deren Knospen mit Talk verschmiert waren. Van Tieghem und Bonnier [182] ermittelten den Gewichtsverlust der Knollen von *Ullucus tuberosus, Oxalis crenata, Solanum tuberosum*, ferner von Tulpen- und Hyacinthenzwiebeln. Eder [111] bereicherte die Wissenschaft mit der Thatsache, dass geschälte Kartoffeln sehr rasch, ungeschälte dagegen sehr langsam austrocknen.

4. Capitel. Transpiration der Blätter. Durchlässigkeit der Epidermis. Verminderung der Verdunstungsgrösse infolge Wandverdickung, Mehrschichtigkeit und Cuticularisirung der Oberhaut; Wasserabgabe lederartiger und dünnhäutiger Blätter. Wachsüberzüge, Behaarung, Einlagerung von Krystallen. Einfluss der Zahl, Lage, Spaltengrösse und morphologischer Eigenthümlichkeiten der Spaltöffnungen auf die Transpiration. Relative Verdunstungsgrösse der beiden Blattseiten. Intercellularsystem. Wassergehalt der Blätter, Zellinhalt. Langsame Verdunstung succulenter Gewächse.

Da die Laubblätter[1]) in Folge ihrer grossen Zahl, ihrer bedeutenden Flächenentwickelung und ihres Reichthums an Spaltöffnungen den wichtigsten Einfluss auf die Gesammttranspiration der Pflanze ausüben, so ist es begreiflich, dass gerade über die Verdunstungsverhältnisse dieser Organe die meisten Untersuchungen vorliegen.

Einen gewissen, und nicht den geringsten Einfluss auf die Transpiration des Blattes haben die Epidermiszellen. Dass die cuticularisirten, verkorkten oder wachsführenden Epidermiszellwände der Landpflanzen imbibitionsfähig und für Wasser durchlässig sind, lehrten die Versuche von Garreau [38], Unger [64], Merget [157] und Kohl [230], welche die Grösse der Wasserabgabe spaltöffnungsfreier Blattseiten experimentell direct constatirten, ebenso die Versuche von N. J. C. Müller [85], Hofmeister, Zacharias u. A. Die Angabe von Eder [111], dass cuticularisirte, spaltöffnungsfreie Epidermen für Wasser impermeabel seien, ist falsch.

Es ist klar, dass eine einschichtige Epidermis mit dünnwandigen und schwach cuticularisirten Aussenwänden dem Durchgang des Wasserdampfes einen geringeren Widerstand entgegensetzen wird als eine mehrschichtige, dickwandige und stark cuticularisirte Oberhaut. Es ist bekannt, dass submerse Wasserpflanzen

[1]) Unter „Blätter" verstehe ich in diesem und den folgenden Capiteln, wo nicht anders angegeben, die Laubblätter.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

eine sehr dünne, wachs- und harzfreie Cuticula besitzen und in trockener Luft in kürzester Zeit verwelken und vertrocknen.

Das andere Extrem bilden die Pflanzen der regenarmen tropischen Klimate mit stark verdickten und cuticularisirten Aussenwänden der Epidermiszellen, wofür Tschirch [181], Johow [208], Volkens [215], Fleischer [218] u. A. Beispiele anführen. Da solche Blätter, welche stark verdickte und cuticularisirte Epidermiswände haben, in der Regel ein derbes, lederartiges Aussehen, häufig auch eine glatte, glänzende, das Licht reflectirende Oberfläche oder Wachsauflagerungen besitzen, so erklärt sich daraus die lang bekannte Thatsache, dass Pflanzen mit (dicken) „lederartigen" Blättern eine relativ geringe Transpiration aufweisen, gegenüber Pflanzen mit dünnen, zarten Phyllomen. Es lehrten dies directe Versuche von Hales [5], Guettard [6], Senebier [14], Neuffer [25], Sachs [46], Eder [111], Schirmer [236].

Dass die so häufig vorkommenden Wachsüberzüge die Transpiration herabsetzen, ist gleichfalls lange bekannt und durch zahlreiche directe Versuche bewiesen worden, bei denen die Verdunstungsgrösse eines intacten Blattes mit der eines solchen verglichen wurde, bei welchem der Wachsüberzug durch Abwischen oder Abwaschen entfernt worden war: Garreau [38] *Centranthus ruber, Syringa vulgaris, Sedum verticillatum, Iris florentina;* Unger [64] *Saxifraga ligulata;* Fr. Haberlandt [134] *Brassica*-Arten; Sorauer [179] *Pyrus Malus* (Früchte); Tschirch [181] *Eucalyptus globulus.* Die Versuche von Eder [111], bei denen bei zwei „Apfellamellen" das Wachs durch zweitägiges Einlegen in Benzin, resp. durch kochenden Alcohol entfernt wurde, sind nichts werth.

Bezüglich der Frage, welchen Einfluss die Haare auf die Transpiration ausüben, sind die Meinungen der Autoren nicht übereinstimmend. Unger [64] schliesst aus dem Vergleich der Transpirationsgrösse eines *Polygonum lapathifolium* mit der eines *Verbascum Thapsus*, dass durch dichte Behaarung die Transpiration herabgesetzt wird. Fleischer [218] bemerkt, dass man zwischen saftführenden und luftführenden Haaren zu unterscheiden habe. Die ersteren erhöhen die Transpiration, die letzteren erniedrigen sie, insoferne als sie den Luftwechsel verzögern und die Wirkung der Insolation vermindern. Dieselbe Ansicht bezüglich des Einflusses lebender und todter Haare auf die Transpiration spricht auch Volkens [232] aus. Es scheint daher, dass nur ganz junge Haare mit noch wenig cuticularisirter Oberhaut infolge der Oberflächenvergrösserung des Blattes die Verdunstung erhöhen; ältere Haare werden aber, besonders wenn sie sehr dicht stehen, die Transpiration herabsetzen; es ergibt sich dieser Schluss aus der Thatsache, dass Pflanzen, welche heisse und regenarme Landstriche bewohnen, vielfach dicht behaart sind, worauf bereits Schrank [12] im vorigen Jahrhunderte hingewiesen hat. Auch hat Vesque (Ann. sc. nat., 6. ser., XII) durch Culturversuche bewiesen, dass mit der Zunahme der Trockenheit des äusseren Mediums die Haarbekleidung sich steigert.

Tschirch [181] hält dafür, dass unter anderen auch die in der Epidermis der *Mesembryanthemum*-Arten eingelagerten Krystalle von Kalkoxalat die Verdunstungsgrösse dieser Pflanzen herabsetzen, und Volkens [216] fand durch

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Experimente, dass die bei Plumbagineen (*Limonastrum* etc.) vorkommenden epidermoidalen Kalkablagerungen eine ähnliche physiologische Bedeutung für den Wasserbedarf der Pflanze haben, wie die Wachsauflagerungen.

Ich komme nun zu dem wichtigsten Theil dieses Capitels, nämlich zu den Beziehungen der Spaltöffnungen zur Transpiration. Von dem anatomischen Bau der Spaltöffnungen werde ich nur sehr wenig gelegentlich hervorheben; bezüglich ihrer physiologischen Bedeutung sei im Allgemeinen bemerkt, dass sie von Hedwig im Jahre 1793 als „Ausdünstungsöffnungen" erkannt wurden, und dass Dutrochet, Unger, Sachs, Merget u. A. experimentell nachgewiesen haben, dass die Spaltöffnungen die Organe des Gasaustausches sind.

Selbstverständlich wird die Zahl[1]) der Spaltöffnungen ihren Einfluss auf die Transpiration haben müssen in der Weise, dass ein sehr spaltöffnungsreiches Blatt mehr Wasser durch Transpiration emittiren kann als ein spaltöffnungsarmes. Aber ganz falsch wäre die Annahme, dass (unter gleichen äusseren Bedingungen) eine directe Proportionalität zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und der Transpirationsgrösse zweier Blätter besteht. Dies ist nicht einmal bei Blättern desselben Individuums der Fall, da neben der Zahl der Stomata noch eine ganze Reihe anderer Factoren, wie Verschiedenheiten in der Grösse, im anatomischen Bau (Vorhof, Hinterhof, Athemhöhle, Cuticularleisten), in der Lage und besonders in der Weite der Centralspalte hier von Einfluss sind. Es ist endlich nicht darauf zu vergessen, dass die Blätter (wie auch andere Pflanzentheile) durch die spaltöffnungsfreien Theile der Oberhaut Wasser verlieren.

Bezüglich der Vertheilung der Spaltöffnungen ist an die bekannte Erscheinung zu erinnern, dass bei dorsiventral gebauten Blättern die Oberseite in der Regel relativ nur wenige oder gar keine Spaltöffnungen führt, während die Unterseite deren oft mehrere Hundert auf der kleinen Fläche eines Quadratmillimeters besitzt. Mit diesem grossen Unterschied der Spaltöffnungszahl sind noch andere Eigenthümlichkeiten der Dorsiventralität verbunden, welche die Transpiration zu beeinflussen vermögen. Besonders ist es die Ausbildung des Mesophylls, welches in der oberen Blatthälfte ein dichtgefügtes Pallisadengewebe, in der unteren ein lockeres, von grossen Intercellularen durchsetztes Schwammparenchym bildet. Da im letzteren auch die wasserzuführenden Gefässbündel verlaufen, so wird es leicht begreiflich, dass die Wasserabgabe durch die Unterseite grösser ist als durch die Oberseite der Blätter. Diese Thatsache wurde zu wiederholtenmalen experimentell constatirt. Die Versuche der älteren Forscher haben wegen der von denselben angewandten Methode geringen Werth. Um nämlich die Verdunstung einer Blattseite auszuschliessen, bestrichen Guettard [6], Duhamel [7] und Bonnet (Recherches sur l'usage des feuilles etc., 1754) diese Blattseite mit einem weingeistigen Lack (Firniss), wodurch die Blätter begreiflicherweise beschädigt wurden. Dasselbe gilt von den Versuchen von Mer (Bull. de la Soc. Bot. de France, XXV, 1878), welcher einen Copallack verwen-

[1]) Ueber die Zahl der Spaltöffnungen vgl. die Tabellen von Kroker, Thomson, Lindley, Sprengel, Kieser, Garreau, Unger, Morren, Weiss u. A.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dete. Bei Epheublättern war der Wasserverlust $2^1/_2$mal so gross, wenn die Oberseite lackirt war, als im umgekehrten Falle (Unterseite). Durch eine sehr primitive Methode fand Knight [16], dass die Unterseite eines Weinblattes bedeutend stärker transpirirt als die Oberseite. Wurde nämlich die Unterseite auf eine Glasplatte gelegt, so sammelten sich auf letzterer bald Wassertropfen in reichlicher Menge; wurde hingegen das Blatt mit der Oberseite aufgelegt, so zeigte sich nicht die geringste Feuchtigkeit.

Genauere und ausgedehntere Versuche über die Transpiration der beiden Blattseiten wurden von Garreau, Barthélemy und Merget durchgeführt. Garreau [38] bediente sich eines Apparates, der in Sachs, Experimental-Physiologie, S. 227, sowie in Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, S. 144, abgebildet und beschrieben ist; ich verweise desshalb auf diese leicht zugänglichen Quellen. Das Resultat der mit circa 25 Pflanzen gemachten Untersuchung war, dass die Blätter durch die Unterseite meist zweimal, seltener drei- bis viermal oder darüber mehr Wasser verloren als gleichzeitig durch die Oberseite. Bei *Althaea officinalis* war die Transpiration der beiden Blattseiten gleich. Garreau fand zugleich, dass eine directe Proportionalität zwischen Spaltöffnungszahl und Transpirationsgrösse nicht besteht, was nach dem früher Gesagten leicht erklärlich ist. Barthélemy [102] berechnete auf Grund von mit Hilfe der Garreau'schen Methode erhaltenen Zahlen das Transpirationsverhältniss der Ober- und Unterseite bei *Cissus quinquefolia* 1 : 3, bei *Tropaeolum majus* 1 : 2, bei *Atropa Belladona* 4 : 5. Auch er constatirte, dass die Menge des von einer Blattseite evaporirten Wassers unabhängig ist von der Zahl der Spaltöffnungen.

Unger [64] bediente sich zur Ermittlung der relativen Transpirationsgrösse der beiden Blattseiten kleiner Glastrichter, die er mittelst eines Kittes an die beiden Seiten des Blattes befestigte. In jedem der beiden Trichter befand sich auf einem Uhrglas eine gewogene Menge von Chlorcalcium. Die Gewichtszunahme des letzteren ergab direct die evaporirte Wassermenge. Es ist dies im Wesentlichen die Garreau'sche Methode. Die an 11 Pflanzenarten gewonnenen Zahlen (vgl. Mat., I) ergaben: *a)* die Unterseite transpirirte reichlicher als die Oberseite; die grösste Differenz zeigte sich bei lederartigen, die geringste bei membranösen Blättern; *b)* die Transpirationsgrösse war der Zahl der Spaltöffnungen nicht proportionirt; *c)* auch durch die spaltöffnungsfreie Epidermis wurde Wasserdampf emittirt.

Nach den Untersuchungen von Boussingault [147], dessen Versuchsmethode, die Blätter einseitig mit Unschlitt zu beschmieren, keineswegs empfehlenswerth ist, verhielt sich die Transpiration der Blattoberseite zu jener der Unterseite bei vielen Pflanzen im Mittel wie 1 : 2·4, bei anderen wie 1 : 4·3. Mac Nab [93] fand bei Blättern von *Prunus Laurocerasus* die Wasserabgabe der Unterseite zwölfmal so gross als jene der Oberseite.

Merget [157] verwendete Papiere, die mit einer Mischung von Eisen- und Palladiumchlorür imprägnirt waren, und die er auf die Blätter der Versuchspflanzen applicirte. Die Papiere sind im trockenen Zustande gelblichweiss; durch Aufnahme von Feuchtigkeit werden sie dunkler und können endlich ganz

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schwarz werden. Das Resumé der vielen nach dieser originellen Methode ausgeführten Versuche ist folgendes: Blätter, welche Spaltöffnungen nur auf der Unterseite haben, transpiriren in einem sehr frühen Stadium, in welchem die Stomata noch nicht entwickelt sind, auf beiden Blattseiten gleich viel; in dem Masse, in welchem sich dann die Spaltöffnungen entwickeln und functioniren, vergrössert sich die Evaporation der Unterseite rapid. Blätter, die Spaltöffnungen beiderseits haben, geben mehr Wasser durch die untere als durch die obere Seite ab; nur Blätter monocotyler Pflanzen zeigten zuweilen ein umgekehrtes Verhalten.

Trotz der Verschiedenheit der Methode und der naturgemässen Verschiedenheit des Exponenten, der das Verhältniss der Transpirationsgrösse beider Blattseiten ausdrückt, haben die bisher genannten Autoren übereinstimmend gefunden, dass ein gleichzeitig durch beide Blattflächen transpirirendes Blatt durch die Unterseite mehr Wasser abgibt als durch die Oberseite. Dagegen nahm Sprengel [19] an, dass die Blattoberseite desshalb mehr ausdünsten müsse, da sie den Lichtstrahlen viel mehr ausgesetzt ist als die Blattunterseite. Auch Dehérain [79], welcher Kornblätter einseitig mit Collodium bestrich und in einem nahezu dunstgesättigten Raume beliess, fand (durch Wägung), dass die Oberseite mehr Wasser abgab als die Unterseite. Zu seinen Versuchen ist jedoch dreierlei zu bemerken: 1. war die von Dehérain angewendete Methode nicht exact; 2. ist an der Richtigkeit des Resultates desshalb zu zweifeln, da Kornblätter an der Unterseite eine grössere Zahl von Spaltöffnungen haben als an der Oberseite; 3. war es Dehérain darum zu thun, dieses Resultat zu erhalten, da er, wie wir im 9. Capitel (Einfluss des Lichtes) sehen werden, à tout prix beweisen wollte, dass zwischen Transpiration und Kohlensäurezerlegung (die Sauerstoffabgabe soll gleichfalls hauptsächlich durch die Oberseite der Blätter erfolgen) eine enge „liaison“ besteht.

Ich habe früher die Versuche von Unger [64] erwähnt. Eine interessante Erscheinung, die der genannte Forscher gelegentlich dieser Versuche fand, ist folgende: Sammelt man durch einen luftdichten Abschluss nur auf einer Blattseite den abgegebenen Wasserdunst und lässt das Blatt auf der anderen Seite ungehindert transpiriren, so geht fast alles Wasser durch die freie Seite davon, und die andere gibt nur ein Minimum, selbst wenn es die Unterseite ist (Versuch mit *Brassica Rapa*). Anschliessend daran reproducire ich die Beobachtung von Comes [149], welcher zeigte, dass die Wassermenge, welche ein Blatt durch beide Seiten gleichzeitig verdunstet, kleiner ist als die Summe der Quoten, die jede Fläche für sich abgibt; im letzteren Falle transpirirt die Unterseite stärker als die obere (Versuche mit *Arum* und *Magnolia*).

Die Hauptresultate, die man aus den vielen eben mitgetheilten Beobachtungen über die relative Transpirationsgrösse dorsiventraler Blätter ableiten kann, wären die folgenden: 1. Die spaltöffnungsreichere Unterseite emittirt mehr — mit Ausschluss extremer Fälle etwa 2—3mal so viel — Wasser als die Oberseite. 2. Das Verhältniss der Transpirationsgrösse der beiden Blattseiten ist nicht gleich dem Verhältniss der Spaltöffnungszahl der beiden Blattseiten.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

3. Auch durch spaltöffnungsfreie Epidermen wird Wasser abgegeben. 4. Kann das Wasser nur durch eine Blattseite (*a*) entweichen, so transpirirt dieselbe viel mehr, als wenn gleichzeitig auch die andere Blattseite (*b*) ungehindert verdunsten kann; es übernimmt jene Seite (*a*) gleichsam vicariirend den Antheil der letzteren (*b*).

Von wesentlichem Einfluss auf die Transpiration ist die Grösse der Spaltöffnung (Centralspalte), oder ob (wie man zu sagen pflegt) die Stomata geschlossen, halbgeöffnet oder ganz geöffnet sind. Die älteren Autoren haben einzelne Beobachtungen über den Gegenstand gesammelt, ohne dieselben zu erklären. So gibt Banks (A short account of the causes etc., 1805) an, dass die Spaltöffnungen bei trockenem Wetter geschlossen, bei feuchtem geöffnet sind. Amici [22] fand im Allgemeinen, dass die „Poren" im Lichte und ebenso wenn die Pflanze trocken ist, geöffnet, dagegen während der Nacht und wenn die Pflanze benetzt ist, geschlossen sind. Moldenhawer [18] sah die Spaltöffnungen des Weisskohls an regnerischen Tagen oder in thauigen Nächten geschlossen, dagegen geöffnet, wenn die trocken gewordenen Blätter des Morgens von der Sonne beschienen wurden.

Unger [43] sagt zwar in seiner Anatomie und Physiologie der Pflanzen, S. 334: „Theils aus directen Versuchen, theils aus anatomischen Gründen lässt sich folgern, dass weder ein periodisches, noch überhaupt ein Oeffnen und Schliessen der Spalte bei den Spaltöffnungen stattfindet"; doch hat er später [51, 64] auf Grund eigener Versuche, sowie der v. Mohl'schen Beobachtungen diese Meinung gänzlich geändert.

Auf den anatomischen Bau und den Mechanismus des Spaltöffnungsapparates, auf die Turgoränderungen der Schliess- und der benachbarten Epidermiszellen infolge Einflusses äusserer Agentien und auf die durch diese Verhältnisse bedingten Erscheinungen der Erweiterung und Verengerung der Stomataspalten werde ich hier nicht eingehen, da sich diese complicirten Dinge in wenigen Worten und ohne Abbildungen nicht darstellen lassen. Ich begnüge mich daher mit der Bemerkung, dass über diesen Gegenstand die Untersuchungen von Mohl [45] grundlegend waren, und dass dieselben in den wesentlichen Punkten durch eine sehr exacte Arbeit von Schwendener [192], sowie durch Versuche von Unger [51, 64] und Czech [82] bestätigt wurden. Ich verweise auf die Originalarbeiten oder auf die Auszüge derselben in Sachs (Lehrbuch der Botanik), Pfeffer (Pflanzenphysiologie, I, S. 99) und Haberlandt (in Schenk, Handbuch der Botanik, II, S. 681 ff.).

Bezüglich des Einflusses des Lichtes auf den Zustand der Spaltöffnungen stimmen die Beobachtungen darin überein, dass die Spaltöffnungen der grünen Blätter im Lichte, resp. in den hellen Tagesstunden, also zur Zeit der lebhaftesten Transpiration geöffnet, während der Nacht hingegen geschlossen sind. Ob in letzterem Falle der Verschluss immer ein luftdichter ist, kann nicht mit Bestimmtheit bejaht werden. Die Angaben von Moldenhawer [18] und Amici [22] habe ich bereits referirt. Mohl [45] und Unger [64] constatirten bei vielen Pflanzen (ersterer besonders bei Liliaceen, letzterer bei

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Melampyrum, Impatiens, Ajuga, Galium, Viola, Lilium etc.) Folgendes: Des Morgens waren die Spaltöffnungen verschlossen, Vormittags begannen sie sich zu öffnen, und in den ersten Nachmittagsstunden waren sie vollständig geöffnet; hierauf begann die Schliessung, die beim Eintritt der Nacht eine vollständige war. Dass sich die Spaltöffnungen im Lichte öffnen, im Dunkeln schliessen, wurde von Czech [82], Schwendener [192] und Kohl [230] bestätigt. Der zweitgenannte Forscher sah die Spaltöffnungen an den Blättern von *Amaryllis formosissima* nach ein- bis zweistündiger Sonnenexposition stets geöffnet, nach zwei- bis dreistündigem Verweilen im Dunklen ausnahmslos geschlossen. Dieselbe Wirkung brachte eine plötzlich hergestellte Abnahme der Lichtintensität überhaupt (Sonnenlicht oder diffuses Licht) hervor. Die Angabe von N. J. C. Müller (Pringsheim, Jahrb., VIII, S. 75 ff.), dass ähnlich dem Lichte auch die Wärme wirkt, konnte Schwendener [192] nicht bestätigen. Im dunklen, feuchten Raum und unter Wasser blieben die Spaltöffnungen selbst bei bedeutender Temperaturerhöhung geschlossen. „Ich schliesse daraus", sagt Schwendener, „dass die Wärme für sich allein innerhalb der gewöhnlichen Temperaturschwankungen ein Oeffnen der Spalte nicht bewirkt". Zu demselben Resultate wie Schwendener gelangte auch Kohl [230] auf Grund eigener Versuche. Dagegen gelang es Eberdt [244] durch Näherung eines berussten, auf 25—30° C. erwärmten Blechstückes, ebenso durch einen sehr feuchten, 30° warmen Luftstrom bei Blättern von *Trianaea bogotensis* in einigen Secunden eine vollständige Apertur der Spaltöffnungen zu erzielen.

Morren (Bull. de l'Acad. royal des Sciences etc. de Belgique, 2e sér., Vol. XVI, 1863) glaubt auf Grund der von ihm gemachten Beobachtung, dass schädliche Gase (SO_2) bei Tag und Nacht von den Blättern absorbirt wurden, die Aufnahme aber nur durch die Spaltöffnungen erfolgen könne, annehmen zu müssen, dass letztere auch im Finstern offen bleiben. In der That scheinen bei den Blättern mancher Pflanzen die Stomata auch bei längerem Verweilen im lichtlosen Raum geöffnet zu sein. Wiesner [127] gibt dies für *Hartwegia commosa*,[1]) Langer [169] für *Crassula spathulata* an. Umgekehrt führt Czech [82] die Blätter einer panachirten *Aspidistra* an, deren Spaltöffnungen auch im Sonnenlichte geschlossen blieben.

Nicht übereinstimmend sind die Beobachtungen über die Spaltöffnungen der Maisblätter. Mohl [45] fand dieselben geöffnet, nachdem die Pflanzen von 10 Uhr Vormittags bis 2 Uhr Nachmittags der Sonne ausgesetzt waren. Ebenso beobachtete Kohl [230] ein Oeffnen der Spaltöffnungen nicht nur im directen Sonnenlichte, sondern auch im diffusen Lichte und gibt in mehreren Figuren die Ansichten einiger solcher geöffneter Spaltöffnungen vom Maisblatt. Hingegen

[1]) Dagegen fand Kohl [230] bei *Hartwegia commosa* nach zwölfstündigem Verweilen der Pflanze im Finstern fast alle Spalten an den Blattspaltöffnungen geschlossen. Dieser Befund stimmt jedenfalls zu der Beobachtung von Wiesner, dass *Hartwegia* im Finstern nur wenig transpirirt. Die (nach Langer) im Dunklen offen gebliebenen Spaltöffnungen bei *Crassula* dürften Wasserspalten gewesen sein.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sah Wiesner [127] die Spaltöffnungen auch dann geschlossen, wenn die Pflanzen längere Zeit der Sonne ausgesetzt waren.

Die bisher mitgetheilten Daten bezogen sich auf die Spaltöffnungen grüner Blätter. Anders verhält sich die Sache bei chlorophylllosen Blättern (Perianthien) oder bei Blättern mit chlorophyllfreien Schliesszellen. Schon Czech [82] fand die Spaltöffnungen nichtgrüner Perigone immer geschlossen; ebenso jene an den nichtgrünen Streifen panachirter *Aspidistra*-Blätter. Kohl [230], der sich genauer mit dem Gegenstande beschäftigte, lieferte den Nachweis, dass chlorophyllarme und etiolinhaltige Schliesszellen sich im Lichte nur träge und unbedeutend öffnen, chlorophyllfreie Schliesszellen aber, wie jene an den weissgestreiften Blättern von *Evonymus japonicus* oder an den corollinischen Kelchblättern von *Clerodendron Balfouri*, die Bewegungsfähigkeit ganz eingebüsst zu haben scheinen.

Einen Einfluss auf die Transpiration muss auch die Grösse und Vertheilung der Intercellularen ausüben. Es ist klar, dass ein stark entwickeltes Intercellularsystem in Folge der dadurch gebildeten grossen freien Oberfläche der wasserabgebenden Zellwände eine stärkere Wasserverdunstung ermöglicht. Diese wird jedoch nur dann statthaben, wenn die Spaltöffnungen offen und die äusseren Transpirationsbedingungen günstig sind; im entgegengesetzten Falle wird sich in den Intercellularen Wasserdampf ansammeln, und ist derselbe längere Zeit am Austritte gehindert, dann bilden die Intercellularen mit Wasserdampf gesättigte Räume und die innere Verdunstung wird sistirt. Es wurde schon im ersten Capitel darauf hingewiesen, dass es bei der Beurtheilung der Transpiration eines Organes (Blattes) nicht auf die Grösse der äusseren, sondern auf die der inneren Oberfläche ankommt. Sachs (Experm. Physiologie) hat zuerst auf diesen Umstand hingewiesen, und nimmt für einen concreten Fall *(Helianthus)* an, dass die gesammte Fläche des Intercellularsystems mindestens zehnmal so gross ist als die der Cuticula derselben Pflanze. Unger [64] versuchte bei verschiedenen Pflanzen das Volumen der Intercellularräume des Schwammparenchyms zu berechnen.

Ein weiteres Moment, welches die Transpiration der Pflanze beeinflusst, ist der Zellinhalt. Zunächst ist zu bemerken, dass Blätter mit sehr wasserreichen, jedoch an Salzen, Eiweisskörpern oder Celluloseschleim armen Zellsäften relativ viel Wasser abzugeben im Stande sind. Neuffer [25], der den 24stündigen Wasserverlust und gleichzeitig den anfänglichen Wassergehalt zahlreicher abgeschnittener Blätter bestimmte, fand, dass die Geschwindigkeit der Ausdunstung der Blätter nicht proportional war dem Wassergehalte derselben, was leicht verständlich ist, wenn man weiss, dass neben dem Wassergehalte der Zellen noch andere Zellinhaltskörper auf die Transpiration von Einfluss sind. Was das Chlorophyll betrifft, so gibt schon Guettard [6] an, dass vergeilte Pflanzen weniger ausdunsten als solche mit grünem Laube. Ebenso fanden Merget [157] und Sorauer [178], dass die Wasserdampfexhalation mit dem Chlorophyllgehalte der Gewebe wächst. Wiesner [127] lieferte den experimentellen Nachweiss, dass unter sonst gleichen Umständen das Licht bei grünen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Pflanzen weitaus stärker auf die Transpiration einwirkt als bei etiolirten, und dass bei im Lichte ergrünenden Pflanzen mit der Zunahme der Chlorophyllmenge die Transpiration sich vergrössert. Kohl [230] bestimmte mit Hilfe des Garreau'schen Apparates die Transpiration eines normalen und die eines chlorotischen Blattes derselben Pflanze. Für eine 24stündige Versuchszeit ergab sich das Verhältniss der Wasserabgabe (der spaltöffnungsfreien Oberseite) des grünen Blattes zum weissen: bei *Funkia ovata* wie 76 : 51, bei *Tradescantia zebrina* wie 41 : 28. Diese beiden Verhältnisse haben nahezu denselben Exponenten. Ich werde auf die Beziehungen des Chlorophylls zur Transpiration im 9. Capitel ausführlicher zurückkommen und constatire einstweilen nur die Uebereinstimmung der eben mitgetheilten Beobachtungen.

Betreffs anderer Zellinhaltsstoffe wird von verschiedenen Autoren (Tschirch, Volkens, Fleischmann, Warming) angegeben, dass stark salzhältige Zellsäfte (Chenopodeen, Salsolaceen), ferner schleimreiche (Crassulaceen, Cacteen) und gerbstofführende (Epidermis der überwinternden Laubblätter) die Transpiration herabsetzen. Die überaus langsame Wasserabgabe succulenter Gewächse ist lange bekannt und wurde oft direct erwiesen, so von Guettard [6], Senebier [14], Neuffer [25], De Candolle [29], Garreau [38], Unger [64], Wiesner [195], Fleischer [218], Henslow [229] u. A. Diese langsame Wasserabgabe der succulenten Gewächse selbst unter günstigen Transpirationsbedingungen erklärt sich aber nicht wie Unger (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, IX, 1852) glaubt, „vermöge der festen und derben Beschaffenheit der Epidermis", oder wie De Candolle meint, wegen der geringen Anzahl von Spaltöffnungen, sondern durch das Zusammenwirken einer Anzahl von Organisations-Eigenthümlichkeiten. Dahin gehören vornehmlich 1. die colloiden Substanzen der Zellen, welche das Wasser mit grosser Kraft zurückhalten, 2. die geringe Oberflächenentwicklung der Pflanzen, 3. die schwache Ausbildung des Wurzelkörpers und Gefässbündelsystems, 4. Wachsüberzüge.

5. Capitel. Transpiration der Blätter (Fortsetzung). Einfluss der Stellung, Zahl, Form und Grösse der Blätter auf die Gesammtverdunstung der Pflanze. Aenderung der Verdunstungsgrösse mit der Alterszunahme des Blattes. Wirkung einer theilweisen Entlaubung auf die Verdunstungsthätigkeit der restirenden Blätter. Beziehungen zwischen Transpiration und Laubfall. Wasserverlust welkender unbenetzter und benetzt gewesener Blätter.

Da das Licht einen sehr bedeutenden Einfluss auf die Transpiration ausübt, und daher die Grösse der Verdunstung unter Anderem auch abhängig ist von dem Winkel, unter dem die Lichtstrahlen die Blätter treffen, dieser Winkel aber wieder bestimmt wird einerseits durch die Höhe der Sonne, andererseits durch die Spreitenstellung der Blätter, so ist es klar, dass die überaus starke Wirkung intensiven Sonnenlichtes sehr vermindert werden muss, wenn die Blattspreiten steil nach auf- oder abwärts gerichtet sind, oder sich in der Richtung der Lichtstrahlen ausbreiten. Die Blätter vieler Gewächse schützen sich durch

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Aenderungen der Lage (Tag- und Nachtstellung), durch Biegungen und Faltungen der Lamina vor einer allzustarken Transpiration im Sonnenlichte, worüber ich noch im 19. Capitel detaillirter sprechen werde.

Es ist selbstverständlich, dass ceteris paribus die Transpiration der Pflanze mit Zunahme der Oberflächengrösse der Blätter steigen muss. Tschaplowitz [141] hat auch durch directe Versuche constatirt, dass die Verdunstung mit der Grösse der verdunstenden Blattfläche steigt und fällt.

Bezüglich der Blattform ist zu bemerken, dass bei breiten und dünnen Blättern das Verhältniss der Oberfläche zum Volumen ungleich grösser ist, als bei schmalen und dicken Blättern. Ich habe schon im ersten Capitel darauf hingewiesen, dass man diesen Umstand bei der Reducirung absoluter Transpirationswerthe auf gleiche Einheit zu beachten hat. Ich führe noch die Thatsache an, dass die Blätter einer im Schatten stehenden Pflanze dünner sind, als die eines an einem sonnigen Standort erwachsenen Individuums derselben Species. Wir erkennen hier wieder ein Schutzmittel der Pflanze gegen einen zu grossen Wasserverlust im intensiven Lichte.

Mehrere Forscher interessirten sich für die Frage, wie sich die Transpiration eines Blattes mit seiner Evolution ändert. Die ersten, allerdings nicht exacten Versuche stellte Guettard [6] an. Um zu erfahren, ob junge oder alte Blätter mehr transpiriren, bestimmte er die Wasserabgabe eines Mandelzweiges im April und die eines anderen Zweiges derselben Pflanze im September. Letzterer transpirirte (reducirt auf gleiches Blattgewicht) etwas mehr als ersterer. Fleischmann [72] fand, dass alte Hopfenblätter (abgeschnitten und an der Luft hängend) bei gleichen Flächen und sonst gleichen Verhältnissen im Mittel 2·5 mal so viel Wasser verloren, als die jungen; bei den letzteren nahm die Verdunstungsgrösse rascher ab als bei den alten. Auch Schirmer [236] gibt an, dass junge Blätter *(Coleus?)* weniger verdunsten als alte derselben Pflanze. Alle diese Resultate lehren nicht viel, denn keiner der drei genannten Autoren hätte die Frage beantworten können: In welchem Entwicklungsstadium, in welchem Lebensmonat darf man ein Blatt noch „jung“ nennen, oder wann muss man es schon als „alt“ bezeichnen? Etwas bestimmter ist die Mittheilung Dehérain's [79], dessen Versuche in der Mehrzahl der Fälle ergaben, dass junge, eben entwickelte Weizenblätter mehr transpiriren als ältere. Dies würde mit der Beobachtung von Fr. Haberlandt [123] stimmen, dass bei Weizen-, Roggen- und Gerstenblättern die Zahl der Spaltöffnungen pro Quadrat-Millimeter mit dem Alter des Blattes abnimmt. Krutitzky [175] fand (im Allgemeinen), dass, je älter ein Spross wird, desto weniger die einzelnen Blätter verdunsten. Womit und wie die betreffenden Versuche gemacht wurden, ist mir nicht bekannt geworden. Tschaplowitz [194] gelangte auf Grund von vier mit *Phaseolus* und *Pisum* ausgeführten Versuchsreihen (cfr. Mat., I) zu dem Ergebniss, dass die relative, d. h. auf die Flächeneinheit bezogene Verdunstungsgrösse vom jüngsten Blatte (Maximum) zum ältesten continuirlich abnahm. Resumiren wir: Drei Autoren (Guettard, Fleischmann, Schirmer) geben an, dass ältere Blätter mehr transpiriren als jüngere; drei andere (Dehérain,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Krutitzky und Tschaplowitz) fanden das Gegentheil davon. Man könnte vielleicht zur Erklärung dieser Differenz Folgendes anführen: 1. hat nicht jeder der citirten Autoren mit derselben Pflanze experimentirt, und es wäre immerhin nicht unmöglich, dass sich bezüglich der in Rede stehenden Erscheinung nicht alle Pflanzen gleich verhalten; 2. waren die Versuchsmethoden verschieden; 3. wurden die erhaltenen Transpirationswerthe nicht auf dieselbe Einheit reducirt. Ich brauche indess auf eine nähere Discussion dieser Punkte nicht einzugehen, da ich gleich drei andere Forscher nennen werde, deren Versuche zu Resultaten führten, welche weder untereinander, noch mit denen der drei erstgenannten, noch mit denen der drei zuletzt genannten Autoren übereinstimmen.

Zunächst fand N. J. C. Müller [139], indem er gleichzeitig die Transpiration von sechs verschiedenalterigen Blättern eines Rebzweiges, von denen jedes mit dem Blattstiel in ein mit Wasser gefülltes Reagensglas eintauchte, bestimmte, „dass die Verdunstungsgrösse mit der Evolution des Blattes sinkt, um später wieder zu wachsen". Es betrug nämlich die 24stündige Wasserabgabe vom jüngsten Blatte zum ältesten pro 100 cm^2 Blattfläche: 12·1, 9·8, 3·5, 2·5, 1·8, 2·8 cm^3. „Es beruht dies zum Theil darin, dass die Membranen der freien Aussenfläche sich immer mehr verstopfen (?). Bald kommt aber das Blatt in die Phase, wo die innere Oberfläche und die Spalten der Epidermis eine Rolle spielen: Die Verdunstungsgrösse steigt".

Hoehnel [153] suchte die Abhängigkeit der Transpirationsgrösse von dem Entwicklungszustand des Blattes nach zwei Methoden zu ermitteln. Die erste deckt sich im Wesentlichen mit der Müller'schen, bei der zweiten kam Chlorcalcium und Luftaspiration zur Verwendung. Es ergab sich (nach Umrechnung auf gleiche Blattfläche), „dass die jüngsten Blätter ein Transpirationsmaximum repräsentiren, dass während der Entwickelung des Blattes die Verdunstungsgrösse anfänglich fällt, um dann wieder zu steigen und im völlig entwickelten Blatte ein zweites, niedrigeres Maximum zu erreichen, von wo aus wieder ein langsames Fallen[1]) beginnt". Beispielsweise betrug die Transpiration pro zehn Stunden und 100 cm^2 Blattoberfläche bei *Tilia parvifolia* vom jüngsten Blatte angefangen: 135, 102, 96, 104, 118, 115, 94. Der Verfasser gibt folgende Erklärung: Anfangs ist nur „cuticuläre" Transpiration; diese wird immer geringer; wo sie schon sehr gering ist und die „stomatäre" eben beginnt, liegt das Minimum der Verdunstung; nun steigt die stomatäre Transpiration immer mehr und erreicht im vollkommen entwickelten Blatte das Maximum, welches aber nicht das Maximum des jugendlichen Cuticularstadiums erreicht. Das Sinken der Transpirationscurve vom zweiten Maximum hat der Verfasser nicht erklärt, übrigens auch, wie ich in der Fussnote erwähnte, nicht immer beobachtet.

Vesque [126] hatte schon 1876 auf experimentellem Wege an einem *Helianthus*-Spross gefunden, dass der Einfluss, den die Transpiration der einzelnen Blätter auf die Absorption des Wassers durch die Stammschnittfläche

---

[1]) Das Fallen vom zweiten Maximum trat nicht immer ein; z. B. *Pelargonium tomentosum*: 213, 119, 90, 105, 105, 112. Ebenso bei *Ulmus campestris*.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ausübt, nicht proportionirt war der Blattflächengrösse (cfr. Mat., I). Der Autor sprach sich damals dahin aus, dass hier noch andere Umstände von Einfluss sein müssen, und zwar in erster Linie das Alter der Blätter. In einer späteren Untersuchung fand Vesque [214] bei in Nährstofflösung cultivirten Bohnenkeimlingen: Die 24stündige Transpirationsmenge, ausgedrückt in Procenten der Trockensubstanz, stieg in den ersten 14 Tagen bis zu einem Maximum und nahm dann wieder ab. Die Versuchsdauer betrug 56 Tage.

Es dürfte daher der Gang der Transpiration eines Blattes folgender sein: Bei ganz jungen Blättern sind die Intercellularen und der Spaltöffnungsapparat wenig entwickelt; die äusseren Epidermiszellen sind dünn und wenig cuticularisirt: die Transpiration ist relativ stark; die Zellwand und Cuticula verdicken sich bald, die Transpiration sinkt. Diese Phase ist kurz. Mit der fortschreitenden Ausbildung des wasserzuleitenden Gefässbündelsystems, des Wasserdampf aufnehmenden Intercellularsystems, mit der Vermehrung der Zahl der Spaltöffnungen, mit der Zunahme der Chlorophyllmenge etc. steigert sich die Transpiration bis zum völlig erwachsenen Blatte, und dieses Maximum dürfte unter gleichbleibenden äusseren Bedingungen einen ziemlich stationären Werth haben bis zu dem Zeitpunkte, wo das Blatt abzusterben beginnt.

Interessant ist die Thatsache, dass bei einer theilweisen Entlaubung einer Pflanze (eines Sprosses) die restirende Blattfläche eine erhöhte Verdunstungsthätigkeit entwickelt. Dies fanden übereinstimmend Hartig [152] bei einer fünfjährigen Fichtentopfpflanze (cfr. Mat., I), Sorauer [202] bei jungen Kürbistopfpflanzen (cfr. Mat., I) und Kohl [230] bei *Helianthus annuus*, *Nicotiana latissima* und anderen Gewächsen, die er nicht anführt. Seine Versuchsmethode war folgende: „Ich benutzte meist Pflanzen mit oppositen Blättern (*Helianthus*, *Nicotiana?*) und entfernte immer je eines aus den Blattpaaren, wodurch die mühevolle und mit Ungenauigkeiten behaftete (?) Berechnung der Blattoberflächen gespart wurde“.

Offenbar muss bei theilweiser Entlaubung einer Pflanze in die restirenden Blätter eine grössere Wassermenge eintreten, als dies bei denselben Blättern vor der Entfernung der anderen der Fall war.

Die Erscheinung des Laubfalles steht mit der Transpiration in mehrfacher Beziehung. Guettard [6] meinte, der Laubfall werde durch zu starke Transpiration bedingt. Dies ist auch für eine Reihe von Pflanzen, wie Molisch [237] nachgewiesen hat, richtig. Guettard macht folgende Betrachtung: Bei einer Baumgruppe sind manche Individuen der Sonne mehr ausgesetzt als andere. Im Walde sind die Blätter der am Rande stehenden Bäume der Sonne mehr exponirt als die jener, welche sich im Inneren des Waldes befinden. Ebenso werden die Bäume einer von West nach Ost gehenden Allee ungleich belichtet. Wie steht es nun mit dem Laubfall? Verlieren die nach Süd orientirten Bäume früher die Blätter als die nach Nord gerichteten? Während Guettard [6] der Ansicht war, dass eine starke Transpiration zum Blattfall führt, sagt De Candolle [29] das Umgekehrte: Befindet sich eine Pflanze im Dunklen, so geht sie dadurch, dass die Transpiration aufhört und die Einsaugung fortdauert, in einen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

„wassersüchtigen Zustand" über, der das Abfallen der Blätter bedingt. Auch dies ist für gewisse Pflanzen richtig, wie Molisch nachgewiesen hat.

Wiesner [88] fand bei seinen Studien über die herbstliche Entlaubung Folgendes: Wird die Transpiration bei Zweigen unserer einheimischen Holzgewächse, die also ziemlich stark zu transpiriren gewöhnt sind, gehemmt (z. B. im dunstgesättigten Raum), so werfen sie die Blätter in wenigen Tagen ab. Ferner fand der genannte Forscher, dass eine im Beginn des Welkens befindliche *Azalea* nach dem Begiessen rasch ihr Laub abwirft. In Ergänzung dieser Thatsache constatirte Molisch [237], dass solche Gewächse mit fallendem Laub, welche einer grösseren Luftfeuchtigkeit angepasst sind (Warmhauspflanzen), die Blätter im dunstgesättigten Raum monatelang behalten, nach Versetzung in einem trockenen (für zahlreiche Pflanzen hinreichend feuchten) Raum aber die Blätter abwerfen. Nur muss die Steigerung der Transpiration langsam erfolgen, da durch ein zu rasches Welken die Bildung der Trennungsschichte verhindert wird. Solche Pflanzen, welche in feuchter Luft zu leben gewöhnt sind, werfen aber nicht nur in relativ sehr trockener Luft ihre Blätter theilweise oder völlig ab, sondern, wie Molisch zeigte, auch bei ungenügender Wasserzufuhr. Sind Luft- und Bodentrockenheit mit einander gepaart, so tritt der Laubfall noch rascher ein. Molisch macht darauf aufmerksam, dass auch die Schütte junger Kiefern als eine hieher gehörige Erscheinung zu betrachten sei. Richtig bemerkt Frank (Pflanzenkrankheiten in Schenk, Handbuch der Botanik, I, S. 430), dass durch die Frühlingssonne die Nadeln zu einer stärkeren Verdunstung angeregt werden, während die wasseraufsaugende Wurzelthätigkeit in dem noch kalten Boden nahezu sistirt ist. Aehnliche Ursachen sind nach der Ansicht von Molisch [237] bei der herbstlichen Entlaubung der Holzgewächse, wenn auch in geringerem Grade, im Spiele.

Da Abschluss des Lichtes die Transpiration stark herabsetzt, so ist es von vorneherein wahrscheinlich, dass bei solchen Gewächsen, bei denen durch starke oder gänzliche Hemmung der Verdunstung die Ablösung der Blätter bewirkt wird, dasselbe auch durch Lichtentziehung veranlasst wird. In der That lieferte Molisch [237] durch zahlreiche Versuche den Nachweis, dass Dunkelheit von grossem Einfluss auf den Blattfall ist. Sehr empfindlich in dieser Beziehung zeigten sich stark transpirirende, weichblätterige Gewächse, äusserst wenig empfindlich die schwach transpirirenden, immergrünen Coniferen *(Pinus silvestris, Taxus)*. Nebenbei sei erwähnt, dass bei einem Versuche von Vöchting (Organbildung im Pflanzenreiche, 1878, I, S. 232) der Blattabfall bei *Heterocentrum diversifolium* im Dunklen früher eintrat als im Lichte. Ferner fand Molisch, dass auch bei Ausschluss der Transpiration der Laubfall im Finstern früher eintritt als im Lichte *(Lantana, Goldfussia)*, so dass also der Lichtabschluss noch in anderer Weise als durch Hemmung der Transpiration den Laubfall beeinflusst. Dadurch wurde eine, wie es scheint ganz unbekannte Beobachtung, welche Mé-ese [9] anno 1776 machte, bestätigt. Dieser nahm zwei Zweige von *Daphnis*, stellte sie mit der Schnittfläche in je ein mit Wasser gefülltes Gefäss und bedeckte jedes mit einem Glassturz. Der eine Zweig wurde dem Lichte

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ausgesetzt, der andere mittelst eines Cartons verdunkelt. Nach drei Wochen waren bei dem ersteren nur zwei, bei dem verdunkelten alle Blätter abgefallen.

Friedrich Haberlandt [133] hatte die interessante Beobachtung gemacht, dass in Wasser eingetaucht gewesene Blätter *(Beta, Soja, Helianthus, Cannabis, Morus* etc.) an der Luft rascher austrocknen, also schneller transpiriren als solche, bei denen die Wassersubmersion unterblieb. Auch (durch vier Stunden) künstlich beregnetes Wiesengras trocknete rascher aus als bei trockener Witterung geschnittenes. Der Verfasser erklärt die Erscheinung in der Weise, dass durch die Benetzung oder Submersion die imbibitionsfähige Oberhaut der Blätter mit Wasser durchtränkt, und die Wasserleitung aus den inneren, Zellsaft führenden Zellen der Blätter nach aussen hergestellt wird. Diese Beobachtung Haberlandt's, dass benetzt gewesene und abgetrocknete Blätter rascher welken als unbenetzt gebliebene unter denselben Bedingungen, wurde von Detmer (Ueber die Aufnahme des Wassers etc. in Wollny, Forschungen a. d. Gebiet d. Agriculturphysik, I, 1878) bestätigt. Desgleichen von Böhm (Ueber die Aufnahme von Wasser und Kalksalzen etc. in Nobbe, Landw. Vers.-Stationen, Bd. XX, 1877), welcher fand, dass welk gewesene, unter Wasser aber wieder turgescent gewordene Blätter (*Syringa)* an der Luft früher welken als frisch abgeschnittene, und zwar wie er sagt, „in Folge der molecularen Umlagerung des Protoplasma". Wiesner [195] hat die Haberlandt'schen Beobachtungen ebenfalls bestätigt, zugleich auch dessen Versuche erweitert und modificirt. So z. B. constatirte Wiesner, dass untertaucht gewesene, mit der Pflanze in organischer Verbindung stehende Blätter oder Sprosse in der Luft nicht welken, wenn ihnen genügend Wasser von unten zugeleitet wird. Daraus folgt, dass die Benetzung der Blätter deren Transpiration und Wasserleitung befördert. Die verstärkte Transpiration (das raschere Welken) benetzt gewesener Sprosse erklärt der Autor dadurch, dass durch die Wasseraufnahme die Membranen quellen, die Micellarinterstitien sich vergrössern, wodurch die Wasserwege erweitert und die Transpirationswiderstände vermindert werden. Endlich hat auch Kohl [230] Versuche über den Gegenstand gemacht. Von zwölf bewurzelten Exemplaren von *Mercurialis* wurden sechs mit dem beblätterten Theil in Wasser getaucht (wie lange, wird nicht gesagt), die sechs anderen nicht, und nach Entfernung des „überflüssigen" Wassers alle zwölf in grösserer Entfernung von einander aufgestellt. „Es ergab sich, dass die sechs benetzten Exemplare beträchtlich später welkten als die sechs unbenetzten". Da also Kohl das Gegentheil davon fand, was Haberlandt, Detmer, Böhm und Wiesner übereinstimmend beobachtet haben, so kann ich mir das Resultat der Kohl'schen Versuche nur auf die Weise erklären, dass die Submersion des Laubes der *Mercurialis*-Zweige nur von sehr kurzer Dauer war, und dass die Zweige dann nur unvollkommen abgetrocknet wurden, so dass sie in Folge einer sie umgebenden feuchten Luftschichte vor dem Wasserverlust besser geschützt waren als die nicht eingetauchten (bekanntlich leicht welkenden) Vergleichspflanzen. Weitere Versuche hat Kohl [230] mit bewurzelten *Mercurialis*-Pflanzen mit dem Sachs'schen „Transpirationsapparat" gemacht. Es ergab sich, dass die „Transpiration" sowohl nach der

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Benetzung (mittelst eines Pinsels) als auch dann noch, als die Blätter für das Auge bereits trocken erschienen, geringer war als vor der Benetzung. Dagegen ist zu bemerken, dass Kohl von der „Transpiration" der *Mercurialis*-Zweige spricht, während er doch die Absorption ermittelte, zwischen diesen beiden Functionen aber eine so genaue Proportionalität wie sie für die vom Autor nach Secunden gemessenen Zeitintervalle nothwendig wäre, nicht besteht. Aber selbst wenn Kohl die Transpiration ermittelt hätte, wären seine Versuche nicht vergleichbar mit jenen der vier oben genannten Forscher, weil die Versuchsbedingungen beiderseits ganz verschieden waren.

6. Capitel. Transpiration der Blüthen.

Die Zahl der Arbeiten über die Transpiration von Blüthen, beziehungsweise Inflorescenzen ist eine geringe.

Guettard [6] fand, dass Blüthen von *Datura, Papaver somniferum, Spiraea* sp. weniger transpirirten als die Laubblätter derselben Pflanzen, bezogen auf gleiches Gewicht. Wesentlich dasselbe beobachtete auch Senebier [14, IV. Bd.]. Neuffer [25] bestimmte für die Blumenblätter mehrerer Pflanzen *(Helianthus annuus, Oenothera biennis, Alcea rosea, Mirabilis Jalappa)* den 24stündigen Wasserverlust, ausgedrückt in Procenten des ursprünglichen Wassergehaltes. Gleichzeitig wurden analoge Versuche mit den Laubblättern gemacht. Aus der Gegenüberstellung der Zahlen lässt sich ein allgemeines Gesetz nicht ableiten. Kraus [221] ermittelte die Wasserabgabe von unaufgeblühten, aufgeblühten (warmen) und verblühten Keulen von *Arum italicum* und *Arum maculatum*. (Methode und Resultate siehe in Mat., I.)

Eine inhaltsreiche, exact ausgeführte Arbeit hat Wiesner [195] veröffentlicht. Dieselbe handelt über die Wasserabgabe der Blüthen im Vergleiche zu jener des zugehörigen Laubes; über den Eintritt des Welkens abgelöster Blüthen und solcher, die an laubtragenden, abgeschnittenen Sprossen stehen; über das Welken benetzter Blüthen u. A. m. Der wesentliche Inhalt wurde bereits in Mat., I, mitgetheilt.

7. Capitel. Transpiration von Früchten.

Die Versuche, welche über diesen Gegenstand angestellt wurden, sind sehr dürftig und mangelhaft.

Hales [5] constatirte die langsame Wasserabgabe eines Apfels, ebenso Guettard [6] die von Weintrauben und Kürbissen. Ein von Nägeli [62] gemachter Vergleichsversuch mit neun Aepfeln lehrte nichts, da während der Versuchszeit sechs Aepfel verfaulten; ebenso je ein Versuch von Knop [68] mit einer Birne und Weintraube, da die Versuchszeit nur 10, respective 20 Minuten dauerte. Just [106] verglich, um „den Widerstand, den die Hautgebilde der Verdunstung entgegensetzen", kennen zu lernen, die Wasserabgabe geschälter und ungeschälter Aepfel, die verschiedenen Temperaturen (bis 97°!) ausgesetzt wurden. (Die Ergebnisse cfr. Mat., I.) Eder [111] beobachtete, dass ungeschälte Aepfel viel langsamer verdunsten als geschälte, und Boussingault lieferte den

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nachweis, dass nicht nur Aepfel, sondern auch Zwetschken diese Erscheinung zeigen. Sorauer [179] fand experimentell, dass eine gestielte — unreife —, mit wachsarmer Epidermis versehene Wintergoldparmäne mehr Wasser verlor, als in derselben Zeit beziehungsweise eine ungestielte — reife —, wachsreichere.

Alex. Müller [73] zeigte in einer grösseren Abhandlung, dass die Cerealien ihren Wassergehalt verschieden schnell verlieren, und zwar in aufsteigender Reihe: Erbse, Gerste, Weizen, Roggen, Hafer. Ferner: Je grösser der Wassergehalt des Getreides ist, um so grösser ist der Wasserverlust in der Zeiteinheit, und je mehr sich die Trocknung dem wasserfreien Zustande nähert, um so langsamer schreitet sie vor.

8. Capitel. Einfluss des Lichtes auf die Transpiration. Einfluss des Lichtes überhaupt, ohne Rücksicht auf die Wirksamkeit der Strahlen verschiedener Brechbarkeit. Grosse Zahl von Beobachtern. Nachwirkung des Lichtes.

Ich gebe im Folgenden eine kurze Uebersicht der zahlreichen Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes auf die Transpiration, deren Ergebniss sich in folgende zwei Sätze zusammenfassen lässt: 1. Ceteris paribus transpirirt die Pflanze im Lichte mehr als bei Abschluss desselben; 2. die Transpiration steigert sich mit der Zunahme der Lichtintensität.

Schon Hales [5] hatte die Beobachtung gemacht, dass seine Versuchspflanzen bei Tage einen beträchtlichen Gewichtsverlust erfuhren, während der Nacht hingegen nur wenig Wasser verloren, bei Thaubildung sogar eine Gewichtszunahme zeigten. — Dieses Ergebniss führte Guettard [6] auf den Gedanken, zu untersuchen, ob nicht die Wirkung der Sonne den so auffallenden Unterschied in der Tages- und Nachttranspiration hervorrufe. Er verschloss je einen beblätterten Zweig *(Dulcamara, Hyssopus)*, ohne denselben von der Stammpflanze abzutrennen, in einen Glaskolben. Der eine (*a*) wurde dem directen Sonnenlichte ausgesetzt, der zweite (*b*) stand im Schatten eines von vier Pfählen getragenen Tuches, der dritte (*c*) wurde mit einem Tuche vollständig umhüllt. Die Menge des transpirirten, condensirten, aus den Glasballonen abgezapften, gewogenen und auf das Lebendgewicht der Zweige umgerechneten Wassers war bei *a* am grössten, in *b* bedeutend kleiner, in *c* am kleinsten (cfr. Mat., I). Guettard schliesst, dass die erhöhte Tagestranspiration eine unmittelbare Wirkung des Lichtes sei. Es muss jedoch bemerkt werden, dass sich die Pflanzen 6—11 Tage ununterbrochen in den Ballons befanden, somit wiederholten Schwankungen des Lichtes, der Temperatur und Luftfeuchtigkeit ausgesetzt waren. — Méese [9] verschloss verschiedene Pflanzen in Glasröhren, von denen er mehrere dem Lichte exponirte, andere wieder verdunkelte. In den belichteten hatte sich eine grössere Menge Wasser condensirt als in den verdunkelten. — Senebier [14] verschloss nach Guettard'scher Methode (die ihn jedoch nach eigenem Geständniss nicht befriedigte) je einen Himbeerzweig, dessen Schnittfläche in Wasser tauchte, in einen Glasballon. In einem Zeitraum von zwei Tagen war die Wasserabgabe im Lichte etwa sechsmal so gross als die Wasser-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

aufnahme; im Finstern dagegen ist es zu keiner Condensation des Wassers gekommen, woraus übrigens nicht folgt, wie Senebier glaubte, dass in letzterem Falle die Transpiration gleich Null war. Senebier schreibt dem Lichte einen grossen Einfluss auf die Transpiration zu. Ebenso De Candolle [29], der indess über diesen Gegenstand eigene Versuche nicht mittheilt.

Daubeny [30] hat eine Reihe von Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Transpiration publicirt. Die Versuchspflanzen befanden sich in rechteckigen Zinkgefässen, an deren Vorderseite Gläser eingeschoben werden konnten. Die Transpirationsgrösse wurde durch die Gewichtszunahme einer bestimmten Menge concentrirter Schwefelsäure gemessen. Durch Subtraction der Wasserabgabe im Finstern von jener im Lichte (!), berechnete er jenen Transpirationswerth, der allein auf Rechnung der Lichtwirkung kommen sollte. Es ergab sich, dass sich die Verdunstungsgrösse mit der Zunahme der Lichtintensität erhöhte. Ob der Autor auch auf die Temperatur Rücksicht nahm?

Die Versuche von Miquel [33], den Einfluss des Lichtes „tout à fait isolée du calorique" auf die Transpiration zu ergründen, sind aus mehreren Gründen nichts werth, wie ich in meiner kleinen Schrift „Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration" (Wien, 1876, Selbstverlag) ausführlich dargethan habe.

Unger [64] applicirte, um den Unterschied der Tages- und Nachttranspiration kennen zu lernen, auf beiden Seiten des Blattes einer im freien Grunde stehenden Pflanze *(Helianthus, Brassica)* einen Trichter, der mit einer Messröhre verbunden war. In letzterer sammelte sich das evaporirte und condensirte Wasser, welches nach je zwei Stunden gewogen wurde. Das Maximum der Transpiration fiel auf die Tagesstunden von 12—2 Uhr, der Eintritt des Minimums erfolgte zur Nachtzeit, in welcher sich gar kein Wasser in den Messröhren condensirt hatte.

Dehérain [79] kam auf Grund von Versuchen, bei denen ein gewogenes, in einer Glasröhre eingeschlossenes Weizen-, resp. Kornblatt nach einander in Sonnenlicht, diffuses Licht und völlige Finsterniss gebracht wurde (vgl. Mat., I), zu der Ueberzeugung, dass die bedeutende Verdunstung im Lichte auf der leuchtenden und nicht auf der wärmenden Kraft des Lichtes beruhe, ein Satz, der, wie wir im nächsten Capitel sehen werden, gerade umzukehren ist. Auch Risler [92], der nach drei verschiedenen Methoden (cfr. Mat., I) mit zahlreichen Pflanzen experimentirte, kommt zu dem Schluss, dass das Licht unabhängig von der Wärme eine directe (beschleunigende) Wirkung auf die Transpiration ausübt.

Um trotz der Aenderung der Lichtstärke eine möglichst constante Temperatur zu erhalten, stellte Baranetzky [94] Versuche an, bei denen Licht und Finsterniss rasch (in 15—30 Minuten) gewechselt wurden. Es ergab sich, dass die Transpiration im Lichte in der Regel grösser war als im Finstern, und dass die Werthe um so mehr von einander differirten, je intensiver die Beleuchtung war. Es wurden jedoch bei mehrmaligem, in kurzen Perioden erfolgendem Wechsel der Beleuchtung die Unterschiede immer kleiner und hörten zuletzt

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ganz auf, oder es traten unregelmässige Schwankungen ein, bei denen manchmal im Finstern mehr transpirirt wurde, als im Lichte. Unbegreiflich ist mir, wie Baranetzky sagen kann: „Jedenfalls scheint dieser Zustand (grössere Wasserabgabe im Finstern) mit dem Alter der Blätter in erster Linie zusammenzuhängen", da er in derselben Abhandlung den Beweis liefert, dass dies unrichtig ist. Verzeihlich ist es dem russischen Naturforscher, wenn er meint: „unempfindlich gegen Licht" — was übrigens nicht wahr ist — „zeigten sich durchschnittlich die Blätter, welche schon ‚ganz entwickelt', aber noch nicht ‚ganz ausgewachsen' waren."

Eder [111] bestimmte (gleich Miquel [33]), von der falschen Ansicht ausgehend, dass die Wasseraufnahme und Abgabe (notabene bei abgeschnittenen Blättern) in einem directen Verhältnisse stehen, die Wasseraufnahme durch Schnittflächen. Desshalb, sowie auch weil die Versuche eine Menge von Fehlerquellen enthalten (siehe darüber meine Kritik in Oesterr. botan. Zeitschr., 1876, Nr. 7), können die Resultate ignorirt werden.

Barthélemy [101, 102] fand zwar auch (nach der Methode von Garreau), dass eine Pflanze im Sonnenlichte, resp. bei Tage mehr Wasser verliert als im Schatten, resp. während der Nacht. „Bei constanter Temperatur kann es aber vorkommen, dass die Pflanze bei Nacht mehr Wasserdampf ausgibt als bei Tage, besonders wenn sie sich im Zustand sehr rascher Entwickelung befindet". Verfasser erklärt diese Erscheinung, die er oft beobachtete, dadurch, dass bei Tage in Folge von Assimilationsvorgängen Wasser in der Pflanze zurückgehalten wird.

Th. Hartig [124] machte die Erfahrung, dass eine Topfpflanze von *Retinispora epileuca,* in einem ungeheizten Zimmer (Temperatur 10·6° R.) an einem Südfenster stehend, eine bedeutend grössere Wassermenge verlor als in einem geheizten Zimmer (Temperatur 17·5° R.) an einem Nordfenster; es müsse daher der Effect im ersten Falle der Lichtwirkung zugeschrieben werden.

Wiesner [127] stellte je drei Maispflänzchen *a)* im Finsteren, *b)* im Gaslicht,[1]) *c)* im hellen diffusen Tageslicht, *d)* im Sonnenlicht auf. Bei einer Temperatur von 24·3—25·8° C. und einem fast gleichen Dunstdruck betrug die Transpiration pro Stunde in Milligramm: $a = 17$; $b = 23$; $c = 66$; $d = 192$.

Detmer [129] stellte Topfpflanzen von *Cucurbita Melopepo* und beblätterte Zweige von *Aesculus Hippocastanum* (entsprechend adjustirt) abwechselnd je eine halbe Stunde vor ein verdunkeltes *(D)* und nicht verdunkeltes, durch diffuses Tageslicht *(L)* beleuchtetes Fenster. Die Transpiration betrug bei constanter Temperatur und Feuchtigkeit bei *Cucurbita:* $D = 68$, $L = 97$, $D = 70$, $L = 95$, $D = 66$, $L = 74$ *cg.*

Comes [149, 165, 172], auf dessen Untersuchungen wir im folgenden Capitel zurückkommen werden, fand, dass die Transpiration im diffusen Lichte stärker war als im Dunklen (bei nahezu gleicher Temperatur und Luftfeuchtigkeit), und dass die Wirkung des Lichtes sich im Verhältniss zu dessen Intensität steigerte.

---

[1]) Leuchtkraft gleich 6·5 Walrathkerzen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Hartig [152] zieht aus seinen Versuchen den Schluss, dass das Licht einen von der Wärme unabhängigen Einfluss auf die Blatttranspiration ausübt. „Es sind Fälle vorgekommen, in denen bei unveränderter Wärme der Zimmerluft die stündliche Verdunstung von 2·6 *g* in den Vormittagsstunden auf 1 *g* zur Nachtzeit herabsank."

Miss Twitschel [189] fand durch Versuche nach Dehérain'scher Methode, die ich der Verfasserin nicht empfohlen hätte, den Wasserverlust eines Blattes von *Dactylis glomerata* im Sonnenlichte viel grösser als im Dunklen. Analog verhielt sich ein mit Wasser imbibirter Fichtenholzspan, woraus Twitschel schliesst, dass die Ursache der verstärkten Transpiration in der Sonne nicht das Licht sei, sondern „some accompaniment of it" (cfr. Mat., I).

Zahlreiche von Leclerc [200, 210] durchgeführte Experimente mit in Nährstofflösungen gezogenen Getreidepflänzchen ergaben: *a)* Sowohl in sehr trockener wie auch in sehr feuchter Luft war die Transpiration im diffusen Lichte stärker als im Dunklen (cfr. Mat., I); *b)* die Transpiration ist nach der Ansicht des Autors unabhängig vom Lichte (sic!); wenn die Verdunstung in der Sonne activer ist als im Schatten, so rührt dies von den Wärmestrahlen her, welche die Gewebe erwärmen, zum anderen Theile auch von der Assimilationsthätigkeit im Lichte.

Nach den Untersuchungen von Kohl [230] wird durch Licht nicht nur die stomatäre (epidermoidale), sondern auch die cuticuläre (intercellulare) Transpiration begünstigt.

Schirmer [236] beliess eine *Coleus*-Topfpflanze abwechselnd durch je eine Viertelstunde in diffusem Lichte und im Finsteren; bei einer zweiten Versuchsreihe wurden *Coleus*-Pflanzen im Sonnenlichte und im diffusen Lichte exponirt. Schirmer fand hiebei, dass die Pflanzen nicht nur in directer Sonne, sondern auch im Finsteren eine grössere Gewichtsverminderung erfuhren als im diffusen Lichte. Dieses Ergebniss ist ebenso unbegreiflich, wie die Erklärung desselben von Seite des Autors.

Den mächtigen Einfluss des Lichtes auf die Transpiration zeigten auch die Versuchsergebnisse von Boussingault [147], Baudrimont [162], Sorauer [178], Hoehnel [184], Nobbe [186], Hellriegel [198], Henslow [229], Van Tieghem [231] und Eberdt [244].

Nicht nur bei chlorophyllhältigen, auch bei chlorophyllfreien Pflanzen ist die Transpiration im Lichte stärker als bei Abschluss desselben. Wiesner constatirte dies bei etiolirten Maispflanzen, Bonnier und Mangin [196, 205] bei mehreren Hymenomyceten, Henslow [240] bei einem (nicht näher bezeichneten) Hutpilz und etiolirten Sprossen von *Nasturtium Armoracia?* (seakale).

Ich erwähne noch, dass Dehérain [183] gelegentlich der Pariser Weltausstellung (1881) einige Versuche mit elektrischem Lichte anstellte. Bei Maisblättern, die nach seiner Methode (cfr. Cap. 1) in Glasröhren eingeschlossen dem elektrischen Lichte einer Bogenlampe (von leider nicht angegebener Lichtstärke) exponirt wurden, betrug die Transpirationsgrösse nur etwa ein Fünftel

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

jenes Wasserquantums, welches die Pflanzen in gleicher Zeit bei directer Sonnenexposition abgegeben hatten.

Glocker gibt in seinem Buche: „Versuch über die Wirkungen des Lichtes auf die Gewächse" (Breslau, 1820) an, dass nach den Versuchen von Méese [9] die Ausdünstung durch das Mondlicht befördert wird (l. c., S. 110). Diese Angabe ist nicht genau. Méese verschloss Blätter von *Valeriana Phu* in zwei Glasröhren, die er, und zwar die eine frei, die andere mit einem Carton verdeckt, dem Mondlicht aussetzte. Nach einigen Stunden zeigte sich in beiden Röhren eine hinreichend grosse Feuchtigkeitsmenge. „Dadurch erstaunt", bemerkt Méese hiezu, „bildete ich mir ein, dass die durch das Licht verursachte Transpiration sich noch einige Zeit fortsetzen könne, nachdem das Licht verschwunden ist". Wir erkennen in diesem Satze die erste Andeutung einer Nachwirkung des Lichtes, die, wie später mehrfach beobachtet wurde, thatsächlich existirt.

Wiesner [127] constatirte durch eine Reihe von Experimenten: 1. Eine aus dem Finsteren in's Licht gebrachte Pflanze zeigt anfänglich eine stärkere Transpiration als später und erreicht schliesslich einen stationären Werth (unter sonst constant bleibenden äusseren Bedingungen). 2. Eine aus dem Licht in's Dunkle gebrachte Pflanze zeigt gleichfalls anfangs stärkere Transpiration als später; auch hier stellt sich bald ein stationärer Werth ein. 3. Im Wesentlichen analog verhält sich eine Pflanze, welche aus einer bestimmten Helligkeit in eine grössere oder kleinere gebracht wird.

Baranetzky [94] fand durch Versuche, bei denen Licht und Finsterniss in kurzen Perioden (30 Minuten) gewechselt wurde, dass, wenn man die Transpiration für jede Hälfte der Periode bestimmt, die belichtete Pflanze anfangs mehr Wasser abgibt als später, nach der Verdunklung aber anfangs weniger transpirirt als nachher.

Kohl [230], welcher mit Hilfe eines eigenen Apparates[1]) die Zeit mass, welche zur Absorption einer 5 *mm* langen capillaren Wassersäule nöthig war, fand Nachstehendes: Beim Uebergang von Hell in Dunkel war die Absorption (vom Autor gleich der Transpiration gesetzt) anfangs grösser als später, d. h. die Absorption fiel continuirlich; beim Uebergang von Dunkel in Hell war die Absorption anfangs (aber nur für ganz kurze Zeit) kleiner als früher; dann wurde sie immer grösser.

Eberdt [244] stellte analoge Versuche mit dem Kohl'schen „Transpirationsapparate" an (*Asclepias incarnata, Asclepias cornuti* etc.). Bezüglich des Transpirationsganges beim Uebergang aus (diffusem) Licht in's Finstere bestätigt er die Wiesner'schen Resultate. Wurde jedoch die verdunkelte Pflanze belichtet, so stieg die „Transpiration" (recte Wasseraufnahme), und zwar anfangs schwächer, später mehr und erreichte endlich einen fast stationären Werth.

Vergleicht man die Resultate der vier letztgenannten Forscher, so findet man, dass bezüglich der Transpiration beim Uebergang von Licht zur Dunkelheit Wiesner, Kohl und Eberdt, bezüglich jener beim Uebergang von Dunkel-

[1]) Seite 62 des Originals beschrieben und abgebildet.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

heit zum Lichte Baranetzky und Kohl übereinstimmen. Da in keinem der beiden Fälle alle vier Autoren übereinstimmen, Kohl und Eberdt de facto die Absorption und nicht die Transpiration ermittelten, so scheint es mir zugleich mit Rücksicht auf die Beobachtungen der folgenden Autoren (Barthélemy und Bonnier etc.) wünschenswerth zu sein, die Frage der Nachwirkung des Lichtes auf die Transpiration beim Uebergang von Dunkel zum Lichte durch neue Versuche zu prüfen.

Barthélemy [101] gibt Folgendes an: Wird eine Pflanze nach mehrstündiger Sonnenexposition in den Schatten gestellt, so transpirirt sie anfangs noch sehr stark und kommt, indem dann die Verdunstung abnimmt, langsam auf ihr „regime". Dies stimmt mit den Beobachtungen von Bonnier und Mangin [205] überein: Bringt man einen Pilz aus dem Licht in Dunkelheit, so ist eine Nachwirkung des Lichtes auf die Transpiration bemerkbar, indem letztere erst allmälig auf den der Dunkelheit entsprechenden Werth gelangt.

9. Capitel. Einfluss des Lichtes auf die Transpiration (Fortsetzung). Einfluss des Lichtes verschiedener Brechbarkeit auf die Transpiration. Grundlegende Versuche Wiesner's, sowie dessen Erklärung der Lichtwirkung auf die Transpiration.

Ueber den relativen Einfluss, welchen Lichtstrahlen bestimmter Brechbarkeit (des Sonnenspectrums) auf die Transpiration auszuüben vermögen, sind die Beobachtungen und Ansichten der Physiologen nicht übereinstimmend. Die ersten diesbezüglichen Versuche wurden von Daubeny [30] veröffentlicht. Die (leider nicht genannten) Pflanzen befanden sich in rechteckigen Zinkkästen, deren Vorderseite eine farbige Glasscheibe oder ein mit Farbstofflösung gefülltes Glasgefäss bildete. Wie es scheint, hat der Autor die gefärbten Gläser und Flüssigkeiten spectroskopisch auf ihre Transmission und Absorption nicht geprüft. Im Allgemeinen wurde hinter orangegelbem Glas mehr Wasser abgegeben als unter rothem oder grünem; in manchen Fällen jedoch verursachte blaues und purpurrothes (purple) Glas eine stärkere Transpiration als gelbes oder selbst farbloses („transparent").

Risler [92] stellte seine Versuchspflanzen unter farbige Glasglocken; ihre Wirkung auf die Transpiration war in absteigender Reihe für *Pisum sativum* folgende: *a)* für 100 cm^2 Blattoberfläche: weiss (farblos?), blau, gelb, violett, roth, grün; *b)* für 100 *g* Lebendgewicht: weiss, gelb, violett, blau, roth, grün. Es wirkten also am stärksten die gelben und blauen, am schwächsten die rothen und grünen Glocken, wobei aber zu bemerken ist, dass die beiden erstgenannten Glocken nach der Angabe von Risler fast alle Lichtstrahlen transmittirten.

Dehérain [79],[1]) dessen Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Theile des Spectrums einerseits auf die Wasserverdunstung, andererseits auf die Kohlensäurezerlegung der Pflanze ich im ersten Theile der „Materialien" aus-

[1]) Im I. Theile der „Materialien" soll es im Citat statt Tom. XVII heissen: Tom. XII.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

führlicher referirt habe, fand, dass dieselben Lichtstrahlen, nämlich die gelben und rothen, welche für die Kohlensäurezerlegung am wirksamsten waren, auch auf die Transpiration am kräftigsten einwirkten. Er kam zu der Ansicht, dass die grosse Transpiration im Lichte auf der leuchtenden und nicht auf der wärmenden Kraft des Lichtes beruhe. Noch in demselben Jahre (1869) erschienen zwei andere Publicationen dieses Autors. In der einen gibt Dehérain [81] ohne Mittheilung eines Details an, dass neue Versuche, die er anstellte, gleichfalls lehrten, dass bei gleichbleibender Intensität des Lichtes die rothen und gelben Strahlen die Kohlensäurezerlegung mehr begünstigen als die blauen und violetten, und dass sich derselbe Accord zwischen Kohlensäurezerlegung und Wasserverdunstung ergab, den er schon früher [79] constatirt hatte. In der zweiten Abhandlung kommt Dehérain [80] zu demselben Resultate und betont, dass seine Ergebnisse und Anschauungen bekräftigt werden einerseits durch die Beobachtungen Guettard's, wornach die Oberseite der Blätter die grössere Wassermenge evaporirt, andererseits durch die Resultate Boussingault's, nach denen gleichfalls die Oberseite der Blätter die grössere Menge von Kohlensäure zerlegt. Dehérain war daher um so überzeugter von der „liaison" der beiden genannten Processe. Dabei ist nur zu bemerken, dass die Resultate dieser zwei von Dehérain angeführten Gewährsmänner den thatsächlichen Verhältnissen gerade entgegengesetzt sind, wodurch die Dehérain'sche Theorie bedeutend erschüttert wird. Ganz unhaltbar aber ist sie geworden durch die von Wiesner [127] constatirten und von Comes [149, 165, 172] und Henslow [229] vollinhaltlich bestätigten Thatsachen. Da das Wesentliche der Untersuchungen der genannten drei Forscher bereits im ersten Theile der „Materialien" mitgetheilt wurde, so kann ich mich hier auf einen Vergleich der Hauptresultate beschränken. Zunächst hat Wiesner [127] durch Versuche *a)* im objectiven Spectrum und *b)* mit doppelwandigen, mit bestimmten, spectroskopisch geprüften Flüssigkeiten gefüllten Glasglocken gefunden, dass die gelben (und beiderseits benachbarten) Strahlen für die Transpiration im Lichte weniger leisten als die blauen und (in zweiter Linie) die rothen. Da nun gerade die Strahlengattungen blau (breiter Absorptionsstreifen VI) und roth (intensiver Absorptionsstreifen I) im Chlorophyllspectrum absorbirt erscheinen, so prüfte Wiesner weiter, ob nicht besonders diese vom Chlorophyll absorbirten Lichtstrahlen die Transpiration ganz besonders erhöhen. Die Versuchsergebnisse bestätigten die Richtigkeit dieser Voraussetzung. So war beispielsweise die normal sehr starke Transpiration unter der blauen Glasglocke (Kupferoxydammoniaksulfat) weitaus schwächer in einem Lichte, welches bereits eine (die wirksamen Strahlen absorbirende) weingeistige Chlorophylllösung passirt hatte. Damit war dargethan, dass nicht, wie Dehérain [79] glaubt, die gelben Strahlen (welche die grösste kohlensäurezerlegende Kraft besitzen) die Transpiration am meisten begünstigen, sondern die blauen, welche im Chlorophyllspectrum die ausgedehnteste Absorption erfahren. Da nun nach den Experimenten Wiesner's überhaupt die dem Bereich der Chlorophyll-Absorptionsstreifen angehörigen Lichtstrahlen die Transpiration (im Lichte) am meisten begünstigen, so ist die Annahme Wiesner's

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

berechtigt, dass die Absorption des Chlorophylls einen Umsatz von Licht in Wärme bedeutet, in Folge dessen sich die Spannkraft der Wasserdämpfe und die relative Luftfeuchtigkeit in den Intercellularen steigert, wodurch eine Erhöhung der Verdunstung eintreten muss. Es ist also auch der zweite Satz von Dehérain [79], dass die Lichtwirkung bei der Transpiration auf der leuchtenden und nicht auf der wärmenden Kraft des Lichtes beruhe, gerade umzukehren; denn nach den Untersuchungen Wiesner's wirkt das Licht eben dadurch, dass es in Wärme umgesetzt wird. Durch diese Erkenntniss ist aber die verstärkte Transpiration im Lichte nicht nur bestätigt, sondern auch erklärt.

Wiesner kam also zu Resultaten, die denen Dehérain's [79] gerade entgegengesetzt waren. Dennoch versuchte Dehérain [120] die Uebereinstimmung mit Wiesner und gleichzeitig die Richtigkeit der eigenen Ansichten durch folgenden Kunstgriff zu beweisen. Er sagt: Es zeigte Timirjaseff, dass jene Lichtstrahlen, welche die grösste kohlensäurezerlegende Kraft haben, gleichzeitig reich sind an Wärme und vom Chlorophyll absorbirt werden. Nun erhöhen nach Wiesner die vom Chlorophyll absorbirten Strahlen die Transspiration ganz besonders; nach Timirjaseff befördern sie die Zerlegung der Kohlensäure. Hatte ich (Dehérain) also nicht Recht, wenn ich sagte: „qu'il existe entre évaporation et décomposition de l'acide carbonique une liaison"? — Wenn ich nun bemerke, dass nach Timirjaseff die rothen (bekanntlich am meisten wärmenden) Strahlen am kräftigsten auf die Kohlensäurezerlegung, nach Wiesner die blauen (sogenannten chemischen Strahlen) am stärksten auf die Transpiration wirken, und nach Dehérain die gelben (am meisten leuchtenden) Strahlen beide Processe am wirksamsten beeinflussen, so brauche ich einen weiteren Commentar zu dieser angeblichen „liaison" nicht beizufügen.

Nun speculirte Dehérain weiter: Wenn dieselben Lichtstrahlen die Kohlensäurezerlegung und Transpiration besonders beeinflussen, dann muss letztere im Lichte ceteris paribus in einer an Kohlensäure reichen Luft geringer sein als in gewöhnlicher Luft. Er stellte desshalb neue Versuche [150, 151] an, welche ergaben, dass die Transpiration (von in Glasröhren eingeschlossenen Gramineenblättern) in einer 4—6 % CO_2 enthaltenden Luft in der Sonne thatsächlich kleiner, oft nur halb so gross war als in normaler oder kohlensäurefreier Luft. Aber abgesehen von den Fehlerquellen, auf welche Sorauer [178] und Kohl [230] hingewiesen haben, ist und bleibt die Ansicht Dehérain's, dass die Strahlen, welche die grösste kohlensäurezerlegende Kraft haben, auch die Transpiration am meisten befördern, falsch, weil es erwiesen ist, dass die Transpiration am meisten durch die blauen Strahlen befördert wird, welche für die Kohlensäurezerlegung sehr wenig leisten, während in vollem Gegensatz zu Dehérain die gelben Strahlen für die Verdunstung von relativ sehr geringem Einfluss sind.

Im Anschluss an die Kohlensäureversuche Dehérain's sind analoge Experimente zweier anderer Autoren zu nennen, nämlich jene von Sorauer, welche pro, und jene von Kohl, welche contra Dehérain sprechen. Sorauer [178]

© Zool.-Bot.-Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

beobachtete, dass Rapspflanzen in einer Luft, welcher die Kohlensäure mittelst Kalilauge entzogen war, sowohl pro cm^2 Oberfläche, als auch pro Gramm Trockensubstanz mehr transpirirten als in Luft mit normalem Kohlensäuregehalte. Sorauer sucht dies dadurch zu erklären, dass die Verdunstungsgrösse derselben Blattfläche auch gesteigert wird, wenn andere Ernährungsmängel sich einstellen. Kohl [230] führte mit seinem „Transpirationsapparat" eine Reihe von Versuchen durch, bei denen einer und derselben unter einer Glasglocke stehenden Pflanze bei gleichbleibender Beleuchtung, Temperatur und Feuchtigkeit abwechselnd gewöhnliche Luft, kohlensäurefreie Luft und reine Kohlensäure in vollkommen trockenem Zustande zugeführt wurden. Es machte sich sowohl bei gänzlichem Kohlensäuremangel und noch mehr in reiner Kohlensäure eine bedeutende Verzögerung der Transpiration (de facto Wasseraufnahme) bemerkbar. Kohl schreibt desshalb der Assimilationsthätigkeit (resp. dem Chlorophyllgehalte) einen Einfluss auf die Transpirationsenergie zu. In welcher Weise er sich diesen Einfluss vorstellt, werde ich weiter unten anführen.

Es wurde ferner von Wiesner [127] gezeigt, dass auch anders als grün gefärbte Pflanzentheile, wie z. B. Perianthien, in Folge von Lichtabsorption eine Steigerung der Transpiration erfahren.

Comes [149, 165, 172] hat die Versuche Wiesner's wiederholt, theilweise erweitert und dessen Erklärung der Lichtwirkung auf die Transpiration verificirt. Zunächst bestätigte Comes, dass die Transpiration im blauen Lichte viel energischer erfolgt als im gelben; ein noch geringerer Wasserverlust als in letzterem erfolgte in einem Lichte, welches bereits eine Chlorophylllösung passirt hatte. Gelbe Blüthen transpirirten mehr im blauen Lichte als im gelben; blaue Blüthen verhielten sich gerade umgekehrt. Allgemein gesprochen: Diejenigen Lichtstrahlen, welche von den betreffenden Organen absorbirt werden, leisten in Folge des Umsatzes in Wärme für die Transpiration weit mehr als die nicht absorbirten.

Nach den Versuchen von Baudrimont [162], deren Detail der Verfasser leider verschweigt, wurde im Allgemeinen hinter rothem und grünem Glase die schwächste, hinter farblosem und gelbem Glase die stärkste Evaporation beobachtet. Wahrscheinlich wurden die Gläser spectroskopisch nicht geprüft; entweder liess das grüne und gelbe Glas die meisten Lichtstrahlen durchtreten, dann sind die Resultate unbrauchbar; oder es absorbirten die beiden Gläser die stärker brechbaren Strahlen des Spectrums, dann sind die Resultate in gelb und grün falsch, ergo auch unbrauchbar. Verfasser wirft auch die Frage auf, ob der Einfluss des Lichtes auf die Transpiration nicht auf einem Umsatz in Wärme beruhe. Diese Annahme liess er aber wieder fallen, da sie die (natürlich von ihm) gefundenen „Thatsachen" nicht erklären konnte.

Nach Versuchen von Nobbe [186] war die Transpiration von jungen Erlen im gelben Lichte (neutrales chromsaures Kali) stärker als im blauen (schwefelsaures Kupferoxydammoniak) (cfr. Mat., I). War auch die Transparenz der Lösungen dieselbe?

Hellriegel [198] verwendete bei seinen Untersuchungen Glocken aus färbigem Glas. Die blauen Glocken absorbirten fast das ganze Orange und

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

etwa die Hälfte von Gelb, die gelben Glocken fast das ganze Violett und etwa die Hälfte von Blau. Da ich die Details bereits im ersten Theil der „Materialien" referirt habe, so wiederhole ich nur das Schlussresultat: Die Transpiration war im blauen Lichte stärker als im gelben.

Eine Reihe ausgedehnter und exacter Untersuchungen über den Gegenstand hat Henslow [229] gemacht. Er bediente sich farbiger Gläser, die er genau spectroskopisch geprüft hatte, insbesondere mit Rücksicht auf die Absorptionsstreifen des Chlorophylls (cfr. Mat., I). Er fand die Maxima der Transpiration in jenen Theilen des Spectrums, in welchem die stärksten (strongest) Absorptionsbänder des Chlorophylls liegen. Er stimmt auch darin Wiesner bei, dass die Absorption im Chlorophyll einen Umsatz von Licht in Wärme bedeutet, wodurch die Transpiration im Lichte erhöht wird. In einer zweiten Arbeit untersuchte Henslow [240], indem er sich derselben Gläser bediente, den Einfluss verschiedener Lichtstrahlen auf die Transpiration von Hutpilzen *(Boletus?)* und etiolirten Trieben von Meerkohlrhizomen (seakale); auch bei diesen Pflanzen waren die Maxima der Wasserabgabe in weissem (vollem), violettem und rothem Lichte, die Minima in gelbem Lichte und in völliger Dunkelheit. Auch durch Erhöhung der Lufttemperatur wurde die Verdunstung gesteigert. Da die Versuchsobjecte kein Chlorophyll enthielten, so ist — sagt Verfasser — die Erhöhung der Transpiration in beiden Fällen „a function of living colourless protoplasm". Wenn eine etiolirte Pflanze ergrünt, so wird diese Function bedeutend verstärkt durch die Fähigkeit des Chlorophylls, bestimmte Lichtstrahlen zu absorbiren und in Folge von Umsatz von Licht in Wärme die Temperatur und Tension der Wasserdämpfe in den Intercellularen zu erhöhen, wodurch die Transpiration beschleunigt wird. Henslow unterscheidet also ähnlich wie Tieghem [231] — doch unabhängig von diesem — eine Protoplasma- und eine Chlorophyll-Transpiration. Hiebei ist nur zu bemerken, dass das Plasma in etiolirten Pflanzen nicht farblos ist, dass das Protoplasma als solches, sowie auch das Wasser und verschiedene Farbstoffe desselben Lichtstrahlen absorbiren und in Wärme umsetzen, und dass nach den Untersuchungen Wiesner's sich auch die verstärkte Transpiration von chlorophyllfreien Pflanzen oder Pflanzentheilen im Lichte durch den Wärmeumsatz der absorbirten Lichtstrahlen erklärt.

In welcher Weise das Licht auf die Transpiration wirkt, mit anderen Worten, wodurch sich die verstärkte Transpiration im Lichte erklärt, wurde durch die grundlegenden Versuche von Wiesner [127] und die von diesem Forscher aufgestellte und begründete Theorie verständlich.

Sorauer [178] findet es nun fraglich, ob das vom Chlorophyll absorbirte und in Wärme umgesetzte Licht sogleich eine innere Erwärmung der Gewebe hervorruft, infolge derer sich die Spannung der Wasserdämpfe und damit auch die Transpiration steigert. Es scheint Sorauer annehmbarer, wenn die Pflanze das Licht mehr ausnützt, und zwar vorerst zu chemischer Arbeit, die in ihren Endphasen Wärme erzeugende Oxydationsprocesse darstellt; diese Wärme ist es erst, welche auf die Transpiration wirkt und diesen Process in absolut feuchtem Raum ermöglicht. Sorauer deducirt also: Durch die Lichtabsorption wird die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Assimilation gesteigert; beide Processe gehen nach Timirjaseff parallel; durch die gesteigerte Neubildung organischer Substanz wird Material für die sich daran knüpfenden Oxydationsprocesse gewonnen; durch die Oxydation wird Wärme erzeugt, welche wieder durch Erhöhung der Dampfspannung in den Intercellularen die Transpiration steigert.[1])

Gegen die Richtigkeit dieser Theorie ist Folgendes einzuwenden: 1. Nach den gewiss richtigen Beobachtungen von Wiesner [127], Comes [165], Hellriegel [198] und Henslow [229] erfolgt das Maximum der Transpiration in den blauen und violetten Strahlen; diese leisten aber gerade für die Assimilation sehr wenig, da für diesen Process nach Timirjaseff die rothen, nach den Untersuchungen von Daubeny, Hunt, Dehérain, Sachs, Prillieux, Pfeffer die gelben Strahlen am wirksamsten sind. 2. Nach den Untersuchungen von Wiesner [127], Comes [165, 172], Bonnier-Mangin [196, 205] und Henslow [240] findet auch bei chlorophyllfreien Geweben (etiolirte Laubsprosse, etiolirte Keimlinge, verschiedenfärbige Perianthien, Pilze) Lichtabsorption und verstärkte Transpiration im Lichte statt, in welchen Fällen man doch nicht von einer Neubildung organischer Substanz durch Assimilation sprechen kann. Auch in diesen Fällen sind es, wie nachgewiesen wurde, nur die absorbirten Lichtstrahlen, welche durch Umsatz in Wärme die Transpiration erhöhen.

Auch Kohl [230] ist mit der Wiesner'schen Erklärung der Lichtwirkung auf die Transpiration nicht einverstanden. Er bezeichnet die Wiesner'schen Methoden als nicht richtige (sic!) und führt verschiedene Mängel derselben an; trotzdem nimmt er, ohne auch nur einen einzigen diesbezüglichen Transpirationsversuch gemacht zu haben, die Wiesner'schen Resultate als Basis für seine Theorie, was unlogisch ist, da er eben, zwar nicht nach eigenem Urtheil, aber unter Berufung auf Reinke die Wiesner'schen Methoden verwirft und dadurch implicite auch die Exactheit der Versuchsergebnisse nicht anerkennt. Kohl speculirte folgendermassen: Aus den Versuchen von Wiesner ergibt sich ein Transpirationsmaximum in Roth und ein zweites in Blau, welche Stellen mit denen der Assimilationsmaxima von Engelmann und Reinke so ziemlich zusammenfallen. Da man nun nach Engelmann annehmen muss, dass die Energie der absorbirten Lichtstrahlen zur Spaltung der Kohlensäure im Chloro-

[1]) In meiner kleinen Schrift: „Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transspiration etc." [119], habe ich auch die Resultate der Dehérain'schen Arbeit [79] mitgetheilt. Hiebei hat sich in einer Tabellenüberschrift leider ein Fehler eingeschlichen; es muss nämlich dort (S. 6) statt „Kohlensäure ausgehaucht ....", richtig heissen: „Kohlensäure zerlegt". Dass dies ein Lapsus calami ist, ergibt sich schon daraus, dass ich erstens die Dehérain'sche Abhandlung richtig citirte (Sur l'évaporation de l'eau et la décomposition de l'acide carbonique etc.), und zweitens aus meinem jener Tabelle vorangehenden und auf dieselbe sich beziehenden Text, wo von Kohlensäure-Zerlegung gesprochen wird. Sorauer [178] hat nun jene Tabelle sammt dem Lapsus abgedruckt, ohne letzteren erkannt zu haben; daraus erklärt es sich auch, wenn er (S. 131) sagt, dass in den Dehérain'schen Versuchsreihen „mit der höchsten Kohlensäureabgabe auch die höchste Verdunstung verbunden ist", und dass man hiedurch auf die Vermuthung parallel gehender Oxydationsprocesse in der Pflanze hingewiesen wird. Auf diese, vermeintlich von Dehérain gefundene Parallelität baut Sorauer seine Theorie auf, während Dehérain, wie schon bemerkt, die Menge der zerlegten Kohlensäure bestimmt hat.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

phyllkorn vollständig verbraucht wird, also nichts übrig bleiben würde für einen Umsatz von Licht in Wärme, und da bei der Spaltung Wärme auch nicht entwickelt werden kann, so ist es nothwendig, sich nach einer anderen Wärmequelle umzusehen, und diese findet Kohl in der Bildung chemischer Verbindungen in Folge der Assimilation und der dazu gehörigen Athmung. Wie man sieht, deckt sich diese Theorie mit jener von Sorauer [178], die, wie ich annehme, seinerzeit Kohl nicht bekannt war, da er Sorauer mit keinem Worte erwähnt. Wie würde nun Kohl erklären, dass Blüthen mit gelben Perianthien im blauen Lichte stärker transpiriren als im gelben, solche mit blauen Petalen im gelben Lichte mehr als im blauen? oder dass Pilze sich ceteris paribus im Lichte verschiedener Brechbarkeit verschieden verhalten bezüglich der Transpirationsgrösse? Wie man sieht, sind alle Einwände gegen die Wiesner'sche Erklärung der verstärkten Transpiration im Lichte hinfällig.

Dass die dunklen Wärmestrahlen einen nicht unbedeutenden, und zwar beschleunigenden Einfluss auf die Transpiration ausüben, wurde übereinstimmend gezeigt von Daubeny [30], Vesque [126], Wiesner [127], Henslow [229] und Eberdt [244]. Der letztgenannte Autor hat übrigens den Einfluss der dunklen Wärmestrahlen nicht auf die Transpiration, sondern de facto auf die Wasseraufnahme durch die Wurzeln ermittelt.

10. Capitel. Einfluss der Lufttemperatur auf die Transpiration. Verdunstung bei niederen Temperaturgraden. Rascher Wasserverlust durch Frost getödteter Pflanzentheile.

Schon die alten Physiologen Mariotte [4], Hales [5], Guettard [6], Senebier [14] beobachteten an warmen Tagen eine besonders reichliche Verdunstung der Versuchspflanzen.

Dass bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen eine Erhöhung der Lufttemperatur eine Steigerung der Transpiration zur Folge haben muss, ist leicht begreiflich, da erstens mit Zunahme der Luftwärme auch die relative Lufttrockenheit zunimmt und zweitens durch die gleichzeitige Erwärmung der Pflanze die Tension der Wasserdämpfe in den Intercellularen sich erhöht. Es kann noch hinzugefügt werden, dass durch die Erwärmung der Pflanze bis zum Optimum die Stoffwechselprocesse mit grösserer Energie sich vollziehen, was nicht ohne Einfluss auf die Menge der Wasserdunstbildung bleiben kann. Es stimmen auch die Beobachtungen von Dutrochet [32], Alex. Müller [73], Wiesner [88], Risler [92], Eder [111], Briem [128], Fr. Haberlandt [134], Comes [149], Masure [176], Tschaplowitz [194], Hellriegel [198], Leclerc [200+210], Bonnier [205], Kohl [230], Henslow [240], Eberdt [244] u. A. darin überein, dass sich die Transpirationsthätigkeit mit Erhöhung der Lufttemperatur steigert, mit Erniedrigung derselben verringert. Senebier [14] und Miquel [33] schreiben allerdings der Luftwärme nur einen geringen Einfluss auf die Transpiration zu; ebenso De Candolle [29] auf die „exhalation aqueuse" (Wasserdunstabgabe durch Spaltöffnungen). Doch sind die Versuche der drei

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

genannten Autoren sehr mangelhaft gewesen. Meyen (Pflanzenphysiologie, II, S. 96) bemerkt sogar: „Nicht die Wärme, sondern die Grade der Trockenheit bestimmen die Ausdünstung der Pflanzen". Es ist allerdings richtig, dass die Transpiration in einer zwar sehr warmen, jedoch auch sehr feuchten Luft gering sein wird; aber dasselbe ist der Fall in einer zwar recht trockenen und gleichzeitig sehr kalten Luft. Dass von dem Ergebnisse, zu dem Dehérain [80] gekommen ist: Die Wirkung der Sonnenstrahlen auf die Transpiration beruhe nicht auf der wärmenden, sondern auf der leuchtenden Kraft des Lichtes, gerade das Gegentheil richtig ist, wurde schon im vorigen Capitel gezeigt.

Alexander Müller [73] fand für Getreidekörner, dass die Trocknungsgeschwindigkeit mit erhöhter Temperatur in einem grösseren Verhältniss zunimmt, als das der Temperatursteigerung.

Von Wiesner [88] durchgeführte Versuche ergaben, dass durch Herabsetzung der Temperatur die Gewächse mit raschem Blattfall eine relativ weitaus stärkere Verminderung der Verdunstung erfahren, als Pflanzen mit trägem Laubfall.

Just [106] ermittelte die Wasserabgabe von Aepfeln innerhalb weiter Temperaturgrenzen. Bei den durch 96 Stunden fortgesetzten Versuchen wurde der grösste Wasserverlust bei 46° C. beobachtet; von da an bis 97° C. fiel die Verdunstungsgrösse mit steigender Temperatur.

Tschaplowitz [141] wollte experimentell zeigen, dass die strahlende Wärme für die Transpiration mehr leistet, als die „zugeleitete", vergass aber, die Einzeltemperaturen zu notiren. Ich gehe auf das Detail der Versuche nicht ein; ebenso nicht auf jene Weber's [223], bei denen die Transpiration abgeschnittener, unversehrter Sprosse mit der Verdunstung solcher verglichen wurde, deren untere, entrindete Stengelpartie vorher scharf gedörrt wurde (cfr. Mat., I).

Der Curiosität halber citire ich noch ein Resultat von Guppenberger [122]: „Hohe Temperatur scheint bei zarten Kräutern die Transpiration zu hemmen, bei stärkeren Kräutern und bei Holzgewächsen zu fördern".

Dass auch bei Wärmegraden unter Null Wasserdampf abgegeben wird, wurde von Burgerstein [109 1/2] für beblätterte *Taxus*-Zweige (bis zu einer Temperatur von — 10·7° C.), von Wiesner und Pacher [115] für blattlose, peridermbesitzende Zweigstücke von *Aesculus*, *Quercus* und *Taxus* (bis zu einer Temperatur von — 13° C.) constatirt.

Mohl [37] fand, dass Pflanzentheile (Blätter, Caulome), welche durch eine 24 Stunden dauernde Frostwirkung von — 4 bis — 9° C. getödtet wurden, nach Uebertragung in ein geheiztes Zimmer viel rascher Wasser verloren als die nicht erfrorenen Vergleichsobjecte. Mohl erklärt diese leicht zu verificirende Erscheinung dadurch, dass durch das Erfrieren entweder eine physikalische Aenderung in der Zellwand oder eine chemische Veränderung in den Zellinhalten hervorgerufen wird.

Im Wesentlichen zu demselben Resultate gelangten Nägeli [62] durch analoge Versuche mit Aepfeln und Kartoffeln (cfr. Mat., I) und Fleischer [218] durch Vergleich der Geschwindigkeit des Austrocknens erfrorener und lebender

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Blätter derselben Pflanzen. Beide Forscher haben die Erscheinung auch richtig erklärt.

Bezüglich des Einflusses von Temperaturen von 4 bis 5° C. ober Null auf die Transpiration zartblätteriger Pflanzen ist noch auf die Beobachtungen von Sachs [59] aufmerksam zu machen, welche im 2. Capitel (S. 406), sowie in Mat., I (S. 709) bereits referirt wurden.

II. Capitel. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Transpiration. Möglichkeit der Wasserabgabe der Pflanze im dunstgesättigten Raume und unter Wasser.

Es ist eine längst bekannte Thatsache, dass der hygrometrische Zustand der Luft einen grossen Einfluss auf die Verdunstung ausübt. Demzufolge ist es klar, dass unter sonst gleichen Umständen der Austritt des Wasserdampfes aus der Pflanze um so lebhafter vor sich gehen wird, je trockener die Luft ist. Schon die alten Physiologen, Hales [5], Guettard [6], wussten, dass die Pflanzen bei feuchtem Wetter, insbesonders in thauigen Nächten, sehr wenig Wasser verlieren. Die Verringerung der Transpiration bei Zunahme der relativen Luftfeuchtigkeit haben experimentell beobachtet: Miquel [33], Fleischmann [72], Eder [111], Briem [128], Haberlandt [134], Anders [145], Masure [176], Tschaplowitz [194], Hellriegel [198], Leclerc [200, 210], Bonnier und Mangin [205] (Letztere für die Fruchtkörper verschiedener Hymenomyceten) und Eberdt [244]. Merkwürdiger Weise konnte Risler [92] keine Aenderung der Transpiration mit veränderter Luftfeuchtigkeit constatiren.

Specielle und ausführlichere Versuche über den Gegenstand wurden von Unger [64], Sorauer [158], Hellriegel [198] und Leclerc [200, 210] ausgeführt.

Unger [64] fand das Verhältniss der Transpirationsgrösse in freier Luft zu der in einer (durch einen Glascylinder abgesperrten) Luft von 91·5 % Feuchtigkeitsgehalt bei *Ricinus communis* gleich 10·4 : 1, bei *Ranunculus polyanthemos* gleich 4·6 : 1, beides reducirt auf gleiche Blattfläche. Doch war die Temperatur der freien und der Cylinderluft nicht dieselbe.

Hellriegel [198] verwendete Gerstenpflanzen, die in mit Erde gefüllten Gefässen cultivirt wurden. Die oberirdischen Organe waren mit einem 120 *cm* hohen Glassturz bedeckt, von dessen oberem Theile ein Verbindungsrohr zu einer Büchse ging, auf der ein 66 *cm* hoher Rauchfang aufgesetzt war. In der Büchse befand sich eine brennende Petroleumlampe, welche als Aspirator diente. Durch den Apparat wurde sehr feuchte, resp. sehr trockene Luft aspirirt. Die Transpiration war hiebei um 30—50 % niedriger, resp. höher als das Mass der „mittleren Verdunstungsenergie".

Bezüglich der Versuche von Sorauer [158] und Leclerc [200] und deren Resultate verweise ich auf das im ersten Theile der „Materialien" Gesagte und füge hier noch bei, dass Sorauer [158] eine Nachwirkung der Luftfeuchtigkeit constatirte. Dieselbe war bei den Versuchspflanzen (Apfel- und Birnensämlinge), die nach je sechs Tagen miteinander vertauscht wurden, indem die in

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

feuchter Luft befindlichen in trockene Luft kamen und umgekehrt, am ersten Tage nach dem Wechsel deutlich erkennbar.

Als ein Curiosum erscheint das Versuchsergebniss von Guppenberger [122]: „Eine geringe Luftfeuchtigkeit befördert die Transpiration sehr; grosse dagegen scheint sie wenig oder nicht zu hemmen".

Ueber den Begriff des von Tschaplowitz [203] aufgestellten „Transpirationsoptimums" siehe im ersten Theile der „Materialien".

Die Frage, ob eine lebende Pflanze in einem dunstgesättigten Raume noch Wasserdampf abzugeben vermag, wurde zu wiederholtenmalen aufgeworfen, experimentell geprüft und beantwortet. Mit „ja" von Sachs [53, 60], Duchartre [54], Unger [64], Hartig [66] (für unbelaubte Zweigspitzen), Knop [68], Dehérain [79, 80], Prillieux (Compt. rend. de l'Acad. des Scienc., Paris, Vol. LXXI, 1870), Hellriegel [90], Wiesner [127], Van Tieghem und Bonnier [182] (für Knollen und Zwiebeln); mit „nein" von Böhm [65], Eder [111], Leclerc [200]. Also 11 Stimmen pro, 3 contra. Experimentell ist die Frage nur durch sehr rigoros auszuführende Versuche zu lösen, da die abgegebenen Wassermengen jedenfalls nur sehr kleine sein können, diese kleinen Mengen sich aber aus dem Wasserverluste während der Uebertragung der Pflanze von der Wage in den feuchten Raum und aus diesem wieder auf die Wage, sowie während der Manipulation der zweimaligen Wägung ergeben können. Ferner ist zu beachten, dass man die Luft in einem grösseren Raum für längere Zeit in einem absolut dunstgesättigten Zustand nicht erhalten kann. Diese letztere Fehlerquelle trat thatsächlich bei den Versuchen von Duchartre [54], Unger [64 und Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. in Wien, Bd. IX, 1852], Prillieux (l. c.), Hartig [66], Van Tieghem und Bonnier [182] ein. Wenn man aber nach Dehérain's [71] Methode abgeschnittene Blätter in Glasröhren einschliesst und diese der Sonne exponirt, so ist es begreiflich, dass man einen reichlichen Beschlag von Wassertropfen an den Innenwänden der Glasröhren erhält.

Es hat zuerst Sachs [53] darauf hingewiesen, und später auch Knop [68] sich dahin ausgesprochen, dass eine lebende Pflanze auch in einer mit Wasserdampf vollkommen gesättigten Atmosphäre noch etwas Wasser verlieren kann, und zwar in Folge der durch Oxydationsprocesse gebildeten Wärme, wodurch die Tension des in den Intercellularen enthaltenen Wasserdampfes erhöht wird. Sachs [53] hat sogar auf diese Thatsache eine Methode gegründet, durch die Menge des in einer dunstgesättigten Luft abgegebenen Wasserdampfes die Quantität der Eigenwärme der Pflanze zu messen (cfr. Mat., I).

Es wurde von Wiesner [127] gezeigt (vgl. Cap. 9), dass die Lichtabsorption im Chlorophyll (oder einem anderen Pflanzenfarbstoff) einen Umsatz von Licht in Wärme bedeutet. In Consequenz dieser Thatsache spricht er die Ueberzeugung aus, dass im Lichte auch in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre Transpiration stattfinden kann. Derselbe Autor theilt auch einige unter den genannten Verhältnissen bei Maispflanzen gefundene Zahlen mit.

Prüfen wir noch die drei früher genannten Contrastimmen. Die Behauptung Eder's [111]: „In einem absolut feuchten Raum ist die Transpiration

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

auch bei intensiver Beleuchtung gleich Null", ist einfach falsch. Auf seine Versuche einzugehen, unterlasse ich.

Leclerc [200, 210] stellte einschlägige Versuche nach zwei verschiedenen Methoden an. Bei der ersten befanden sich gewogene (bewurzelte) Haferpflanzen eine Stunde lang in einem Raum, der mit Wasserdampf gewiss gesättigt war, da es sogar zu einer Condensation des Wasserdampfes kam. Nachher wurden die Pflanzen nach „sorgfältiger Abtrocknung" wieder gewogen. Da sich hiebei eine Gewichtsvermehrung (offenbar in Folge der unvollständigen Abtrocknung) constatiren liess, so schliesst der Verfasser: „la plante dans une atmosphère saturée ne transpire pas". Dass seine Experimente zu diesem Schlusse nicht berechtigten, ist einleuchtend. Bei der zweiten Methode wurden einjährige Rosskastanienpflanzen (mit den Wurzeln in einer Nährstofflösung) in einem vom Verfasser näher beschriebenen Apparat einem feinen Regen ausgesetzt und die Absorption an einem Capillarrohr beobachtet. Da sich in letzterem die Wassersäule verlängerte, statt sich zu verkürzen, so schliesst Leclerc, dass keine Transpiration stattgefunden habe. Es ist klar, dass auch dieser Versuch die in Rede stehende Frage nicht beantwortet.

Böhm [65] fand durch Versuche mit beblätterten Weidenzweigen die Transpiration im dunstgesättigten Raum gleich Null, und kommt zu der Folgerung: „Damit entfällt die Annahme einer Wärmequelle in der Pflanze". Die Versuche fanden offenbar bei einer schwachen Beleuchtung statt.

Mit Rücksicht auf die Thatsache, dass in der lebenden Pflanze fortwährend Oxydationsprocesse stattfinden, dass beim Durchgang des Lichtes durch die Gewebe ein Theil desselben in Wärme umgesetzt wird, dass, wie Vesque [126] fand, die dunklen Wärmestrahlen in gesättigter Luft sogar energisch auf die Transpiration wirken, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass in einem mit Wasserdunst gesättigtem Raume nicht nur Transpiration stattfinden kann, sondern unter Umständen, z. B. im Lichte, stattfinden muss.

Im Anschluss theile ich noch die mir aus der Literatur bekannt gewordenen Ansichten über eine eventuelle Transpiration unter Wasser mit. Hales glaubte, dass Pflanzen auch unter Wasser transpiriren. Unger [43] kommt auf Grund einiger Experimente gleichfalls zu dem Schluss, dass bei submersen bewurzelten Pflanzen eine der Verdunstung entsprechende Ausscheidung von Wasser durch die Blätter statthat. Ebenso gelangte Duchartre [54] zu dem Resultate, dass Sprosse bewurzelter Pflanzen unter Wasser transpiriren, da eine Gewichtsverminderung eintrat. Dieselbe erklärt sich jedoch durch die Wasserentziehung seitens der Luftblätter; vgl. Wiesner [242]. Fr. Haberlandt [123] sagt: „Submerse Wasserpflanzen transpiriren offenbar nicht".

12. Capitel. Einfluss der Luftbewegung auf die Transpiration. Erschütterungen.

Da durch Luftbewegung die rein physikalische Verdunstung befördert wird, so ist es von vornherein klar, dass in Folge der durch Lufterneuerung herbeigeführten Fortschaffung der gebildeten Dünste auch die Transpiration

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erhöht werden muss. Ich citire zunächst die Aussprüche mehrerer Autoren, die entweder nur sehr wenige oder gar keine diesbezüglichen Versuche gemacht haben.

Senebier [14]: „Warme Winde begünstigen die Transpiration". — Plenk [15]: „Sehr stark ist die Transpiration bei warmem Wind". — Unger [43]: „Einen sehr untergeordneten Einfluss besitzt die Bewegung der Luft". — Risler [92]: „Je n'ai pu constater aucune variation de la transpiration avec l'agitation de l'air". — Eder [111]: „Durch Luftbewegung wird die Transpiration gesteigert". — Anders [145]: „Die Luftbewegung hat einen Einfluss auf die Transpiration; einen grösseren bei klarem als bei bewölktem Himmel". — Hartig [152]: „Dass die Bewegung der Luft einen wesentlichen Einfluss auf die Verdunstungsmenge der Blätter in freier Luft ausübt, ist keinem Zweifel unterworfen". — Hellriegel [198], der eine Anzahl specieller Versuche mit dem früher (S. 440) skizzirten Apparat durchführte (die Versuche fanden mit Gerstenpflänzchen statt), sagt: „Die wenigen Zahlen dürften als genügend angesehen werden, um zu beweisen, dass die Wasserausgabe der Pflanzen allerdings auch durch die Stärke des Luftzuges mit beeinflusst werde, dass aber dieser Factor den beiden anderen — Wärme und Luftfeuchtigkeit — an Kraft weit nachsteht".

Wie man sieht, war das bisher über den Einfluss der Luftbewegung Ermittelte äusserst dürftig. Ausgedehnte und exacte Experimente über den Gegenstand, die als grundlegend bezeichnet werden müssen, wurden von Wiesner [238] durchgeführt. Dieser Forscher bediente sich eines mittelst eines Schmid'schen Wassermotors um eine verticale Achse sich drehenden Rotationsapparates, den er in den Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch., Bd. 98, 1884, S. 295, ausführlich beschrieben hatte. Wiesner fasst die Hauptergebnisse seiner Untersuchungen wie folgt zusammen: 1. Luftbewegungen, welche der in der Umgebung von Wien herrschenden mittleren Windgeschwindigkeit entsprechen (beiläufig 3 *m* in der Secunde), üben auf transpirirende Pflanzentheile eine beträchtliche Wirkung aus. 2. Setzt man die Transpirationsgrösse eines Organs für bestimmte Zeit und Bedingungen und ruhende Luft gleich 1, so kann die Förderung durch die Luftbewegung nach den bisher angestellten Versuchen bis auf 20 steigen, und die Herabsetzung bis auf 0·65 sinken. 3. Die grösste Wirkung erzielt ein Luftstrom, welcher senkrecht auf das transpirirende Organ auffällt. 4. Eine Herabsetzung der Transpiration tritt ein, wenn durch raschen und vollständigen Verschluss der Spaltöffnungen in Folge des Windes die ganze intercellulare Transpiration aufgehoben wird und die epidermoidale Transpiration nur eine geringe ist *(Saxifraga sarmentosa)*. 5. Sehr stark ist die Förderung der Transpiration durch die Verdunstung, wenn die Spaltöffnungen der betreffenden Organe selbst im Winde offen bleiben *(Hydrangea hortensis)*. 6. Bei sehr starker epidermoidaler Transpiration kann selbst dann eine beträchtliche Förderung der Transpiration eintreten, wenn die Spaltöffnungen sich rasch schliessen *(Adiantum Capillus Veneris)*. 7. Die durch den Wind hervorgerufene Schliessung der Spaltöffnungen wird durch Herabsetzung des Turgors der Schliesszellen in Folge starker Verdunstung der letzteren bewerkstelligt. Bezüglich des weiteren Details,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sowie der Methoden dieser wichtigen Untersuchung müssen wir auf das Original verweisen.

Angeregt durch die Wiesner'schen Untersuchungen hat Eberdt [244] Versuche über den Einfluss des Windes auf die Transpiration angestellt. Derselbe liess auf seine Versuchspflanzen *(Asclepias, Eupatorium)* eine mit verschiedenen Gebläsen hervorgebrachte Luftbewegung einwirken. Die Windgeschwindigkeiten betrugen 2, 3, 5, 6 *m* per Secunde. Die Pflanzentheile waren entweder frei beweglich oder fixirt. Es wurde die Methode der „Messung" und die der „Wägung" angewendet. Dass „die auf Grund der Methode der Messung und die auf Grund der Methode der Wägung erhaltenen Resultate gegenseitig nicht genau übereinstimmen", ist leicht begreiflich, da eben durch die erste Methode die Grösse der Wasseraufnahme, durch die zweite Methode jene der Wasserabgabe ermittelt wurde. Die durch Wägung erhaltenen Resultate (denn diese allein sind zu berücksichtigen) waren folgende: Im Winde wurde mehr transpirirt als in Ruhe. Bei Fixirung war die Wirkung eines gleich starken Luftstromes etwas geringer als wenn die Pflanze frei beweglich war, somit zu der Windwirkung noch Schüttelbewegung hinzukam. Die geringeren Windgeschwindigkeiten übten auf die Transpiration der Pflanzen die verhältnissmässig grösste Wirkung aus, was darin seinen Grund hat, dass die Erhöhung der Transpiration im Winde auf dem stetig wechselnden (sich verringernden) Feuchtigkeitsgehalt der Luft beruht.

Bezüglich des Einflusses von Erschütterungen auf die Transpiration hat zunächst Baranetzky [94] einige Beobachtungen gesammelt und veröffentlicht. Wird eine Pflanze (*Aesculus*-Zweig) plötzlich erschüttert, so erleidet sie einen relativ sehr starken Wasserverlust. Erfolgt unmittelbar darauf ein zweiter Stoss, so ist der Gewichtsverlust viel kleiner, und nach dem dritten Stoss ergibt sich gewöhnlich keine oder eine nur unbedeutende Gewichtsverminderung. Baranetzky stellte nun die (nicht bewiesene) Ansicht auf, dass die Stösse auf rein mechanische Weise wirken: „Die leisesten mechanischen Erschütterungen sind schon im Stande, die Spannungen im Inneren der Pflanze derart zu ändern, dass die Spaltöffnungen theilweise geschlossen werden und die Transpiration dadurch vermindert wird". Nach den früher mitgetheilten exacten Beobachtungen von Wiesner [238] sind diese von Baranetzky aufgestellten Sätze wenigstens in jener Allgemeinheit falsch.

Kohl [230] hat mit Hilfe seines „Transpirationsapparates" gefunden, dass sowohl nach ganz kurzer als auch nach länger andauernder Erschütterung immer eine Acceleration der Verdunstung (recte Wasserabsorption) eintrat; darauf erfolgte aber (contra Baranetzky) nicht eine Erniedrigung der „Transpiration", sondern letztere stellte sich entweder plötzlich oder allmälig auf dieselbe Höhe, die sie vor der Erschütterung hatte.

Eberdt [244] bediente sich des in Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I, S. 135 abgebildeten einfachen Apparates, mit Hilfe dessen man entweder die Wasseraufnahme oder die Wasserabgabe oder beides gleichzeitig bestimmen kann. Leider bestimmte Eberdt nicht die Transpiration, sondern die Wasseraufnahme durch die Wurzeln. Die Ergebnisse der mit *Mercurialis, Asclepias* und *Malope*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ausgeführten Versuche fasst der Autor in folgende Sätze zusammen: 1. Die Erschütterungen wirken nicht als Stösse auf die Pflanze ein, sondern durch die in ihrer Folge auftretenden Veränderungen der das transpirirende Organ umgebenden Atmosphäre. Aus diesem Grunde sind die den Erschütterungen zugeschriebenen Wirkungen eigentlich Folgen der Wirkung des Windes. 2. Sehr schwache Erschütterungen üben auf die „Transpiration" der Pflanzen keinen Einfluss aus. 3. In Folge dauernder Erschütterung tritt immer eine Acceleration der Verdunstung ein.

Aus den Untersuchungen von Wiesner, Kohl und Eberdt ergibt sich somit die Unrichtigkeit fast aller Beobachtungen von Baranetzky.

Bei Versuchen, welche Schirmer [236] anstellte, wurden Zweige *(Rhamnus, Cydonia, Syringa)* in Intervallen von 15 Minuten gewogen. 5 Minuten nach der Wägung erfolgte eine Erschütterung der Zweige: „Während der Erschütterungspausen war die Transpiration grösser als während der Ruhepausen". Was indess der Verfasser damit meint: „Sowohl Ruhe- als Erschütterungspausen rufen im Inneren der Pflanze moleculare Störungen hervor", weiss ich nicht.

13. Capitel. Einfluss des Luftdruckes auf die Transpiration.

Dass der Austritt des Wasserdampfes aus der Pflanze um so leichter stattfinden wird, je kleiner der äussere Luftdruck ist, leuchtet von selbst ein. Directe Versuche über diesen Gegenstand sind nicht angestellt worden; ich habe in der Literatur nur die folgenden zwei Angaben gefunden: Sprengel [19] theilt mit, dass Alpenpflanzen wegen der dünneren Luftschichten stärker verdunsten und dadurch gewürzhafter werden. Reinitzer [187] sagt, dass in bedeutenden Höhen über dem Meere die Transpiration in Folge des schwächeren Luftdruckes sehr befördert wird, und meint, dass desshalb dort die Bäume langsamer wachsen (!!).

Schliesslich sei erwähnt, dass Risler [92] mehrmals eine Steigerung der Transpiration beim Herannahen eines Gewitters bemerkte.

14. Capitel. Einfluss des Wassergehaltes und der Temperatur des Bodens auf die Transpiration.

Bei einem grösseren Wassergehalte des Bodens kann offenbar eine grössere Wassermenge durch die Wurzeln in die Pflanze eintreten und daher auch durch die Blätter austreten, als bei einem geringen Wassergehalte. Schon Hales [5] beobachtete bei der Sonnenblume, dass dieselbe mehr transpirirte, wenn der Boden reichlicher begossen wurde. Auch Risler [92] fand, dass sich die Transpiration nach Bewässerung des Bodens vermehrte, und in dem Masse als der Wassergehalt des Bodens abnahm, sich verminderte. Ebenso ergab sich aus den zahlreichen Versuchen Fittbogen's [98] (cfr. Mat., I), dass im Allgemeinen die Transpiration mit der Zunahme der Bodenfeuchtigkeit stieg. Der Ansicht dieser Autoren ist die der beiden folgenden gerade entgegengesetzt. Guettard [6] gibt nämlich an, dass in trockenem Boden stehende Pflanzen mehr transpiriren

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

als in feuchtem, und Sprengel [19] sagt: „Gewiss dunsten Pflanzen in feuchtem Boden weniger aus als in trockenem".

Es kommt indessen, worauf Sachs [57] zuerst aufmerksam gemacht hat, nicht darauf an, wie viel Wasser eine bestimmte Bodenart aufnehmen kann, oder wie gross der jeweilige Wassergehalt des Bodens ist, sondern wie viel die Pflanze von dem vorhandenen Wasser aufzunehmen vermag, welches bekanntlich von den verschiedenen Bodenarten mit ungleicher Kraft festgehalten wird. Diese Kraft müssen die aufsaugenden Wurzelzellen überwinden. Sachs [57] verglich die Transpirationsgrösse von Tabakpflanzen, die in Lehmboden, beziehungsweise in grobkörnigem Sand eingewurzelt waren; im Lehm ergab sich eine gleichförmigere und stärkere Wasserabgabe als im Sande.

Mehrere Autoren suchten jenen Feuchtigkeitsgrad des Bodens zu ermitteln, bei welchem die Wurzeln nicht mehr so viel Flüssigkeit aufnehmen können, um den durch Transpiration herbeigeführten Wasserverlust zu decken. Nach Versuchen von Heinrich [105] welkten in einem Torfboden Gerstenpflanzen bei einem Wassergehalte von 47·7, Roggenpflanzen bei 53·4 % des trockenen Bodens. In Kalkboden welkten Maispflanzen bei 8·6, Saubohnen bei 12·7 % Bodenfeuchtigkeit. Ad. Mayer (in Fühling's Landw. Zeitung, 24. Bd., 1875) beobachtete das Welken von Erbsenpflanzen in Sägespähnen bei 33·3, Mergel 4·7, Sand 1·3 % Bodenfeuchtigkeit. Nach den Untersuchungen von Liebenberg [125] erfolgte das Welken von Bohnenpflanzen bei folgender Feuchtigkeit des Bodens (in Vol.-Proc.): Lehm 10·02, Mergel 6·9, grober Diluvialsand 1·2. — Hellriegel's [198] Versuche mit Bohnen, Erbsen, Lupinen etc. ergaben, dass in Gartenerde (bei starker Sonnenhitze) erst eine Feuchtigkeit, die etwa 35 % der wasserhaltenden Kraft des Bodens gleichkommt, den Wasserbedarf der Pflanze wirksam zu decken vermag.

Fittbogen [98] constatirte durch ausgedehnte Versuchsreihen (cfr. Mat., I) eine um so grössere Zunahme der organischen und unorganischen Pflanzenmasse im Verhältnisse zum evaporirten Wasser, je mehr der Wassergehalt des Bodens abnahm. Sorauer [178] verglich die Transpiration von Kirsch- und Weinsämlingen in Sand- und Wassercultur (wässerige Nährstofflösung), reducirt auf die gebildete Trockensubstanz. Es ergab sich, dass unter sonst gleichen Bedingungen die Sandpflanzen weniger Wasser zur Production von einem Gramm Trockensubstanz benöthigten als die Wasserpflanzen.

Ueber die Beziehungen der Bodentemperatur zur Transpiration ist mir nur eine einzige Beobachtung von Sachs [57] bekannt geworden. Derselbe fand (bei Tabakpflanzen), dass Erhöhung der Bodentemperatur die Transpiration beschleunigte. Diese Acceleration der Verdunstung erklärt sich offenbar in Folge der durch die Erhöhung der Bodentemperatur veranlassten gesteigerten Thätigkeit des Wurzeldruckes.

Ueber den Einfluss der Bodentemperatur (Bodenwasser-Temperatur) auf die Wasseraufnahme durch die Wurzeln haben Vesque [159], Kohl [235] und Eberdt [244] Versuche veröffentlicht.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

15. Capitel. Einfluss chemischer Stoffe auf die Transpiration. Säuren, Alkalien, Nährsalze, schädliche Substanzen.

Um zu erfahren, in welcher Weise bestimmte, der Pflanze in gelöstem Zustande gebotene Stoffe die Transpiration beeinflussen, wurden viele Versuche gemacht. Ich fasse zunächst die Versuchsergebnisse von Senebier [14], Sachs [57, 58], Nobbe und Siegert [69], Burgerstein [118, 148] und Sorauer [180, 193] zusammen und verweise bezüglich der Details auf die Excerpte im ersten Theile der „Materialien".

Uebereinstimmend beobachteten Senebier [14], Sachs [57, 58] und ich [118], dass angesäuertes Wasser die Transpiration gegenüber destillirtem Wasser erhöht. Ebenso fanden Sachs und ich übereinstimmend, dass schwach alkalisches Wasser die Transpiration herabsetzt. Ueber den Einfluss von Salzen sind jedoch die Beobachtungen und Ansichten widersprechend. Nach Senebier [14] bewirkten wässerige Lösungen einzelner Salze ($Na_2 SO_4$, KNO_3, $C_4 H_4 K_2 O_6$) eine Acceleration, nach Sachs [57] (bei Mais- und Kürbispflanzen Lösungen von $[NH_4]_2 SO_4$ und $Na Cl$) eine Retardation der Transpiration. Die beiden genannten Autoren haben aber so wenige Versuche gemacht, dass die Resultate nur von geringem Werthe sind. Zahlreiche, verschieden modificirte Versuchsreihen wurden von mir [118, 148] durchgeführt und ergaben im Wesentlichen: In Lösungen einzelner Nährsalze ist die Transpiration im Vergleiche zum destillirten Wasser um so grösser, je höher der Salzgehalt der Lösung ist, bis sie bei einer bestimmten Concentration (beim Mais etwa bei 0·25 %) das Maximum erreicht, und zwar ist letzteres bei alkalischen Salzen bei einer niedrigeren (bei Mais etwa 0·1 %), bei sauer reagirenden bei einer höheren Concentration (bei Mais ca. 0·5 %) der Fall als bei neutralen Nährstoffen. Bei grösserem Salzgehalt der Lösung nimmt die Transpiration ab, wird der im destillirten Wasser gleich und endlich geringer als in letzterem. Dann ist aber der Salzgehalt der Lösung in der Regel ein so grosser, dass er als ein für die Pflanze ungünstiger bezeichnet werden muss. Bei Anwendung von Nährsalzgemischen (Nährstofflösungen) fand stets eine geringere Transpiration statt als unter gleichen Verhältnissen im destillirten Wasser. In Lösungen von Salzen, welche für die Assimilation belanglos sind, ergab sich kein bestimmtes allgemeines Gesetz.

Nobbe und Siegert [69] fanden dagegen für Nährstofflösungen einen ähnlichen Gang der Transpiration, wie ich ihn für einzelne Nährsalze constatirt habe; es sind jedoch die von den genannten Autoren erhaltenen Zahlen so eigenthümlich, dass ich wenigstens in diesem Falle die Versuche wiederholt hätte. So betrug z. B. für Chilegerste (eine der beiden Versuchspflanzen) die transpirirte Wassermenge in cm^3 bei destillirtem Wasser 290, bei einer 0·05 %igen Nährstofflösung aber 4580, also das Sechzehnfache (!). Von 0·5 bis 1 ‰ steigt die Transpiration, von da bis 2 ‰ fällt sie; von da zu 3 ‰ steigt sie wieder, um bei höherer Concentration abermals zu fallen. (Gewiss merkwürdig!)

Sorauer [178] fand, dass die Transpiration von Pflanzen, deren Wurzeln eine complete Nährstofflösung aufnehmen können, dieselbe Steigerung, bezie-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

hungsweise Hemmung zeigt je nach dem Concentrationsgrade der Lösung, wie ich dies für einzelne Nährsalze constatirt habe. Er erklärt die Incongruenz seiner und meiner Resultate dadurch, dass der Concentrationsgrad, bei welchem Lösungen mehrerer Nährstoffsalze sich wie einzelne Nährsalze verhalten, niedriger ist, als diejenigen waren, die ich verwendete. In derselben Abhandlung spricht Sorauer [178] von der Beobachtung, dass die Verdunstungsgrösse gesteigert wird, wenn Ernährungsmängel sich einstellen, wenn z. B. die Pflanze aus einer Nährlösung in destillirtes Wasser oder in eine zu schwach concentrirte Lösung versetzt wird. In einer zweiten Abhandlung theilt Sorauer [180] mit, dass die Transpiration von Mahaleb- und Kirschsämlingen (berechnet auf gleiches Trockensubstanzgewicht) in einer Nährstofflösung von 0·05 % höher war als in einer solchen von 0·5 % Concentration. In einer dritten Abhandlung gibt Sorauer [193] die Resultate zahlreicher Beobachtungsreihen über Getreidepflanzen, denen Nährstofflösungen von 0·5, 2·5, 5 und 10 ‰ Concentration geboten wurden. Es zeigte sich eine stetige Abnahme der Wasseraufnahme und Abgabe bei Herstellung von einem Gramm Trockensubstanz, je concentrirter die Lösung war. Eine vierte Abhandlung Sorauer's [202] enthält gleichfalls viele mühevolle Beobachtungsreihen über Getreidepflanzen, die während acht Wochen in Nährstofflösungen der eben genannten Concentration cultivirt wurden. „Es zeigt sich eine steigende Abnahme der Verdunstung, je concentrirter die Lösung ist, welche den Wurzeln zur Verfügung steht.“ Dieses Resultat stimmt mit dem von mir gefundenen überein.

Hellriegel [198] cultivirte Gerstenpflanzen in gereinigtem Quarzsand, der mit Nährstofflösung begossen und dem eine bestimmte, bei den einzelnen Culturgefässen sinkende Menge von Calciumnitrat zugesetzt wurde. Es ergab sich, dass mit der Abnahme der Stickstoffnahrung sowohl die producirte Trockensubstanzmenge als auch die verdunstete Wassermenge sich verminderte.

Wolf [70] bemerkt: „Schon Brunnenwasser unterhält eine lebhaftere Verdunstung als destillirtes; es scheint, dass in verdünnten Salzlösungen die Wurzelthätigkeit eine grössere ist als im destillirten Wasser“.

Tschaplowitz [194] fand (bei Topfpflanzen von *Pisum* und *Phaseolus*), dass die mit 1·2 % Hornspähne gedüngten Pflanzen weniger verdunsteten als die ungedüngten Individuen.

Ueber den Einfluss von die Pflanze schädigenden Stoffen auf die Transpiration liegen die folgenden Beobachtungen vor:

Schröder [97] fand, dass Luft, welche 0·001—0·005 ihres Volums an Schwefeldioxyd enthält, die Transpiration herabsetzt. Grössere Mengen dieses Gases bewirken eine noch stärkere Depression der Verdunstung. Schon 0·0006 Volumprocente SO_2 stören die Transpiration. Auch Schwefeltrioxyd wirkt schädlich, doch ist bei sehr kleinen Mengen des Gases die Depression der Verdunstung geringer als bei der schwefeligen Säure.

Nobbe, Bässler und Will [212] verabreichten einer zweijährigen Schwarzerle eine Nährstofflösung, die pro Liter $^1/_{3000}$ Arsen enthielt. Sowohl die Wasseraufnahme als Abgabe wurden herabgesetzt. Die Abnahme des Wasserverlustes

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

betrug am ersten Tage 28·2%, am zweiten 62·9%, am dritten Tage (als die Pflanze dem Tode nahe war) 78·8% gegenüber der (vorher ermittelten) Normalverdunstung. Auch bei Maispflanzen stellte sich nach der Vergiftung eine beträchtliche Abnahme der Aufnahme und Abgabe von Wasser ein.

Ich [217] habe bei beblätterten Sprossen verschiedener Pflanzen constatirt, dass Kampferwasser eine stärkere Transpiration und überhaupt eine lebhaftere Wasserbewegung in der Pflanze hervorruft als destillirtes Wasser. Es gilt dies für jene Zeit, in welcher die die Pflanze schädigende Wirkung des Kampfers äusserlich noch nicht oder nur sehr wenig erkennbar ist.

Cuboni [241] kommt zu dem Schlusse, dass eine Behandlung der Pflanze mit Kalkmilch auf die Transpiration nicht schädlich einwirkt.

16. Capitel. Transpiration in verschiedenen Tageszeiten. Existenz einer von äusseren Verhältnissen unabhängigen Periodicität der Transpiration. Periodicität des Wurzeldruckes.

Da das Licht und die meteorologischen Zustände der Luft einen sehr mächtigen Einfluss auf die Transpiration ausüben, diese Agentien aber fortwährenden Aenderungen unterliegen, so ist es klar, dass erstens die Transpirationsgrösse einer jeden Pflanze im Freien fortwährenden Schwankungen unterworfen sein muss, und dass zweitens die Wasserabgabe einer und derselben Pflanze an verschiedenen Tagen zu derselben Tageszeit einen verschiedenen quantitativen Werth haben wird. Da ferner in den letzten Vormittags- und den ersten Nachmittagsstunden die Lichtstärke, Lufttemperatur und Lufttrockenheit in der Regel den höchsten Grad erreichen, so wird auch in jene Tageszeit das Transpirationsmaximum fallen. Darin stimmen auch alle Beobachtungen überein. Das Maximum der Verdunstung wurde nämlich gefunden:

Von Senebier [14] bei Himbeerzweigen zwischen 12—1 Uhr; von Unger [64] bei *Helianthus* und *Brassica* zwischen 12—2 Uhr; von Hartig [124] bei jungen Bäumchen „in den späteren Vormittagsstunden"; von Comes [165, 172] bei *Cheiranthus Cheiri* zwischen 12—1 Uhr (Brosig [117] fand bei dieser Pflanze das Maximum des Wurzeldruckes zwischen 11—1 Uhr); von Sorauer [178] bei Sämlingen von Apfel, Birne, Kirsche zwischen 9—3 Uhr; von Marcano [211] bei tropischen Pflanzen (in Caracas) zwischen 10—12 Uhr; von Eberdt [244] bei *Asclepias incarnata* zwischen 11—2 Uhr, bei *Eupatorium maculatum* zwischen 11—3 Uhr.

Die Existenz einer periodisch wirkenden, von äusseren Einflüssen unabhängigen Ursache, als deren Folge eine tägliche Zu- und Abnahme der Transpiration sich herausstellt, wurde zuerst von Unger [64] angenommen. Er sagt: „Die Transpiration geht in der That nicht in gleichmässiger Folge vor sich, sondern steigt und fällt trotz aller Nebeneinflüsse in den verschiedenen Stunden des Tages, so dass innerhalb 24 Stunden stets ein Maximum und ein Minimum eintritt". Es ist jedoch zu bemerken, dass Unger seine Versuche an Freilandpflanzen angestellt hat, und die Transpirationsgrösse durch die Menge des

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Condensationswassers bestimmte, welches sich in einem an der Blattunterseite angekitteten Glastrichter bildete. Um aber die eventuelle Existenz einer von äusseren Agentien unabhängigen Periodicität zu ermitteln, dürfen die Pflanzen nicht im Freien und nicht in einem nahezu dunstgesättigten Raume stehen, sondern in einem Laboratorium bei vollkommen gleichen Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen. Mit welcher Rigorosität hier vorgegangen werden muss, geht aus den Worten von Sachs [57] hervor: „Meine in dieser Richtung gemachten Versuche (Topfpflanzen von Tabak und *Brassica oleracea* im Laboratorium) haben den Zweifel, dass eine kleine Temperaturschwankung verbunden mit Feuchtigkeitsänderungen der Luft bei dem periodischen Wechsel der Transpiration mitwirkten, nicht zu beseitigen vermocht. Doch ist die tägliche Periode wahrscheinlich vorhanden, wenigstens leitet die Analogie einer periodischen Bewegung der Blätter oder die Periodicität der Wurzelkraft zu dieser Annahme".

Auch Kohl [230] stimmt, ohne einen Versuch ad hoc gemacht zu haben, für die Existenz einer Periodicität. „Ueberlegungen und bei Gelegenheit anderer Versuche gemachte Erfahrungen führten mich zu der Annahme einer täglichen Periodicität".

Dagegen läugnet Baranetzky [94] das Vorhandensein einer Periodicität. „Wägt man die im Finstern verbleibende Pflanze während der Tageszeit in gleichen Perioden, so findet man eine stetige und regelmässige Abnahme (merkwürdig!) der Transpiration, aber keine Spur einer Periodicität derselben". Endlich sagt, was ich nur nebenbei bemerke, ohne einen Werth darauf zu legen, Eder [111]: „Eine von äusseren Einflüssen unabhängige Periodicität der Transpiration gibt es nicht".

Aus den mitgetheilten Literaturnachweisen ergibt sich, dass weder die Existenz noch die Nichtexistenz einer Periodicität der Transpiration bewiesen ist. Um die Frage zu beantworten, wäre es nothwendig, mindestens zwei verschieden organisirte Pflanzen durch etwa 48 Stunden unter constanten äusseren Bedingungen zu halten und unter Berücksichtigung aller Vorsichten zu wägen. Es müssten gesunde, bewurzelte, sehr langsam wachsende Pflanzen sein; das Culturgefäss, in dem die Pflanze eingewurzelt ist, müsste luftdicht verschlossen sein, die Beobachtungsobjecte fortwährend auf der Wage stehen, und die Wägungen innerhalb zweier Tage und Nächte stündlich möglichst rasch und präcise vorgenommen werden; die Versuche müssten in einem ruhigen, ungeheizten, grösseren Raume stattfinden, der von einem schwachen Lichte von constanter Helligkeit beleuchtet wäre, also am besten in einem von einer unter constantem Druck brennenden Gasflamme erhellten Dunkelzimmer. In die Vornahme der Wägungen dürften sich mindestens zwei Personen theilen.

Nach Schluss meines Manuscriptes, resp. obiger Zeilen wurde ich mit der Abhandlung von Eberdt [244] bekannt. Derselbe widmet darin der „Periodicität der Transpiration" ein besonderes Capitel und hat auch eigene Versuche ad hoc angestellt. Die Versuchspflanzen (Wasserculturen von *Asclepias incarnata*) befanden sich in einem dunklen Zimmer. Bei zwei (von vier) Versuchsreihen wurde der Kohl'sche „Transpirationsapparat" verwendet. In Folge Aspi-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ration von trockener Luft unter die Glasglocke war die relative Luftfeuchtigkeit constant 10%. Ebenso waren die Temperatur des Wassers, in welches die Wurzeln tauchten (17·5—17·8° C.) und die Lufttemperatur (17·3—18° C.) fast constant. Es betrug die Wasseraufnahme nach je einer Stunde von 12 Uhr Nachts bis 12 Uhr Nachts in Hundertstel cm^3: 15, 17, 19, 21, 23, 26, 29, 35, 42, 49, 54, 58, 61, 59, 55, 50, 45, 41, 35, 29, 25, 20, 15, 13. Aus den mühevollen Beobachtungen Eberdt's ergibt sich also die Existenz einer Periodicität in der Wasseraufnahme durch die Wurzeln. Da nun unter den genannten Versuchsbedingungen des Verfassers sich eine beiläufige Parallelität zwischen Einnahme und Ausgabe des Wassers seitens der Pflanze annehmen lässt, da ferner gewisse Erscheinungen, die Eberdt bei anderen Versuchen (S. 12 ff. des Originals) constatirte, bei denen auch die Wasserabgabe ermittelt wurde, sich durch die Annahme einer Periodicität erklären lassen, so muss mit einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Periodicität der Transpiration existirt.

Wie zuerst von Hofmeister (Flora, 1862) erkannt und später von Baranetzky (Naturforsch. Gesellschaft, Halle, XIII, 1873), von Brosig [117] und Detmer [129] bestätigt wurde, macht sich bei decapitirten Pflanzen unter constanten Bedingungen eine tägliche Periodicität im Ausflusse des Blutungssaftes bemerkbar. Das Maximum des Ausflusses wurde allerdings bei den einzelnen Pflanzen zu verschiedenen Zeiten gefunden, in der Regel jedoch lag es in der Zeit der letzten Vormittags- und der ersten Nachmittagsstunden. Es fällt diese Zeit mit jener zusammen, in welcher die S. 449 genannten Autoren das Maximum der Transpiration beobachteten. Die Ursache der Periodicität des Blutungsdruckes ist zwar in verschiedener Weise zu erklären versucht, in ihrem wahren Wesen jedoch bisher noch nicht erkannt worden.

17. Capitel. Absolute Transpirationsgrösse einzelner Pflanzen. Wasserverbrauch ganzer Wälder, Felder, Wiesen.

Um die absolute Transpirationsgrösse einer Pflanze während eines bestimmten Zeitraumes kennen zu lernen, ist es nothwendig, die Menge des abgegebenen Wassers an einem vollständigen, bewurzelten und unverletzten Exemplare durch die Waage zu ermitteln. Dagegen ist es unstatthaft, die Transpiration eines Sprosses oder gar eines einzigen Blattes zu bestimmen, und durch einfache Multiplication die Verdunstungsgrösse der ganzen Pflanze zu berechnen. Die hiedurch entstehenden Fehler werden noch vervielfältigt, wenn man die Verdunstungsgrösse nur für kurze Zeit, etwa einige Stunden, feststellt und dann für mehrere Tage, Wochen oder Monate umrechnet.

Ich beschränke mich in diesem Capitel auf eine kurze Notirung jener Versuche, durch welche die Transpirationsgrösse normaler, bewurzelter Pflanzen während einer längeren Beobachtungszeit ermittelt wurde. Experimente mit einzelnen Pflanzentheilen bleiben ausgeschlossen. Bei den betreffenden Untersuchungen befanden sich die Pflanzen entweder in mit Erde (Bodencultur) oder

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

mit Sand (Sandcultur) gefüllten Töpfen oder in eine Nährstofflösung (Wassercultur) enthaltenden Gefässen. Behufs Kürzung des Textes werde ich mich für die genannten drei Culturmethoden der Abbreviaturen: B.-C., S.-C., W.-C. bedienen.

Betreffs der Details verweise ich auf die im ersten Theile dieser „Materialien" mitgetheilten Referate.

Woodward [2] bestimmte für mehrere Pflanzen *(Mentha, Solanum, Lathyris)*, die in mit Regen-, Brunnen- und Themsewasser gefüllten Gefässen standen, die während 77 Tagen abgegebene Wassermenge. Hales [5] ermittelte die Transpiration einer Sonnenblume, einer Kohlpflanze, eines Weinstockes, eines Apfel- und eines Citronenbaumes (B.-C.); Miller jene einer Musa, Aloe, Tomate; Martino [10] die einer Maispflanze, Kohlpflanze, Sonnenblume, eines Maulbeerbäumchens. Gilbert und Lawes [39] bestimmten die Transpirationsgrösse verschiedener Culturpflanzen innerhalb 172 Tagen, eingetheilt in sieben Perioden (B.-C.). Knop [56] theilt Zahlen über die 24tägige Verdunstung einer Zwergbohne (W.-C.) mit. Hartig [63] ermittelte die Transpiration von 6—8 *m* hohen vollbelaubten Holzpflanzen (W.-C.), Unger [64] die einer im Freien stehenden *Digitalis purpurea* innerhalb 31 Tagen, Vogel [86] jene von Cerealien in 70 Tagen. Risler [92] berechnete die Verdunstungsgrösse verschiedener Culturgewächse und einiger Bäume: Apfel, Eiche, Tanne, Nussbaum (B.-C.). Fittbogen [98, 104] bestimmte in zwei, zeitlich von einander getrennten Untersuchungen die Transpiration einer Haferpflanze von der Keimung bis zur Fruchtreife (B.-C.), ferner die Transpiration von Gerstenpflanzen vom 12. Mai bis 16. Juli in fünf verschiedenen Perioden (S.-C.). Barthélemy beobachtete die Wasserabgabe bei *Opuntia, Ficus, Hortensia.* Fr. Haberlandt [123] constatirte die Transpirationsgrösse von Cerealien in drei verschiedenen Entwicklungsstadien (W.-C.), und in einer zweiten Arbeit [134] jene von 30 verschiedenen Culturpflanzen (B.-C.). Farsky [130] ermittelte die Wasserverdunstung bei Korn, Gerste und Erbse von der Keimung bis zur Fruchtreife (W.-C.); Tschaplowitz [141] bei Erbsenpflanzen (W.-C.), ferner bei *Gossypium, Philodendron* und *Caladium* (B.-C.), Anders [145] bei *Calla, Pelargonium, Hydrangea, Camellia, Lantana, Dracaena* (B.-C.). Hoehnel [166, 174, 184] veröffentlichte die Resultate ausgedehnter Versuche über den Wasserverbrauch der forstlich wichtigeren Holzgewächse (5—6jährige Bäumchen) während der ganzen Vegetationszeit (B.-C.). Nobbe [186] bestimmte den Wasserverbrauch einer zweijährigen Erle innerhalb 90 Tagen (W.-C.). Von Sorauer [188, 193] wurden zwei einschlägige Arbeiten publicirt: die eine bezieht sich auf die Verdunstungsgrösse junger Hopfenpflanzen vom 5. Juli bis 31. August (S.-C. + W.-C.), die andere auf die Transpiration von Gerste, Korn, Weizen, Hafer von der Keimung bis vor Ausbildung der Aehre (W.-C. bei verschiedener Concentration). Hellriegel [198] berichtet über die Transpiration von Gerstenpflanzen (S.-C.), Leclerc [200] über die einer Maispflanze (W.-C. + B.-C.).

Verschiedene Autoren haben es versucht, aus der bei einer oder wenigen Pflanzen gefundenen Transpirationsgrösse die Wasserabgabe ganzer Wiesen, Felder oder Wälder zu berechnen. Die gewonnenen Zahlen schliessen aber so

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

viele und grobe Fehler ein (vgl. hierüber z. B. Hoehnel [166], der auf diese Fehler aufmerksam macht), dass ich die Ziffern der Resultate nicht reproducire. Es berechneten die Wasserverdunstung:

Hales [5] für 9000 Hopfenpflanzen auf einer Fläche von 750 Quadrat-Klaftern (2700 m^2) pro 12 Tagesstunden; S. Martino [10] für einen Nussbaum mit 20.000 Blättern pro Tag; Watson (cit. Unger, Exantheme, S. 55) für einen Morgen[1]) Wiesenland pro 24 Stunden; Neuffer [25] für eine *Quercus Robur* mit 1000 Blättern pro 24 Stunden; Schübler (cit. Schleiden, Grundzüge, S. 610) für einen Quadratfuss (0·1 m^2) mit *Poa annua* bewachsenen Boden per einen Sommertag; Schmidt (cit. ibid.) für einen mit Hafer und Klee angebauten Morgen vom 12. April bis 19. August; Unger [43] für *Isatis tinctoria, Digitalis, Helianthus, Brassica, Vitis* per 1600 Quadratfuss (5750 m^2) und 153 Tage; Th. Hartig [63] für einen Morgen tausendstämmigen Holzbestand, aus Erle, Haine, Buche, Eiche, Birke, Aspe, Kiefer, Lärche, Fichte in gleicher Stückzahl zusammengesetzt, pro Tag; Fleischmann [72] für 1600 Hopfenpflanzen pro Juli; Vogel [86] für einen Morgen Hafer, Weizen, Roggen, Gerste pro 70 Tage, sowie für je einen Morgen Eichen- und Fichtenwald (vierjährige Pflanzen) per fünf Monate; Pfaff [87] für eine Eiche mit 700.000 Blättern vom 18. Mai bis 24. October; Hellriegel [90] für einen Morgen Gerstenfeld während der ganzen Vegetationszeit; Riesler [92] für verschiedene Culturfelder, Wiesen und Wälder; Briem [116, 128] für 1000 Zuckerrüben auf einem Ar vom 1. Juli bis 31. August, sowie für ein Ar Roggenpflanzen in je fünf Tagen in den Monaten April, Mai, Juni; Fr. Haberlandt [123] für je eine Million Roggen, Weizen, Gerste, Haferpflanzen auf einem Hectar während der ganzen Vegetationszeit; Anders [145] für einen 500stämmigen Ulmenwald (bei Cambridge) pro 12 Stunden; Hartig [152] für 100.000 fünfjährige Stämme auf $^1/_4$ Hectar pro Tag; Hellriegel [198] für einen Hectar Gerstenfeld während der Vegetationszeit.

18. Capitel. Vergleich zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser bei derselben Pflanze. Bilanz zwischen dem Wasserverbrauch der Vegetation und der Regenmenge.

Mehrere Physiologen haben die Wasseraufnahme und Wasserabgabe gleichzeitig beobachtet, und zwar: Dutrochet [24, 32] bei beblätterten, mit der Schnittfläche in Wasser stehenden Sprossen von *Mercurialis annua;* Unger [64] bei bewurzelten, in Wasser stehenden Exemplaren von *Polygonum lapathifolium* (durch 16 Tage); Barthélemy [102] bei bewurzelten „Fusain"-Pflanzen (9 Tage); Nobbe, Baessler und Will [212] bei einer zweijährigen, in Nährstofflösung cultivirten Schwarzerle (24 Stunden); Vesque [214] bei Bohnenpflanzen in einer Nährstofflösung (3·5 ‰) (56 Tage); Eberdt [244] bei bewurzelten, in Wasser tauchenden Pflanzen von *Asclepias incarnata* und *Eupatorium maculatum*

[1]) Das Feldmass „Morgen" wurde in verschiedenen deutschen Staaten verschieden gross angenommen. Der gebräuchlichste war der preussische Morgen = 25·5 Ar.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(ca. 24 Stunden). Vesque [160] publicirte auch die Resultate zahlreicher Versuche, durch welche bei einer Bohnenpflanze das Verhältniss der Absorption und Transpiration unter verschiedenen Bedingungen ermittelt wurde. In allen genannten Fällen war die von den Wurzeln (resp. der Schnittfläche) absorbirte Wassermenge etwas grösser als die durch die oberirdischen Organe abgegebene Quantität.

Mehrere Autoren wollten ergründen, ob unter natürlichen Verhältnissen das den Pflanzen durch die Niederschläge zugeführte Wasser hinreicht, um die Transpiration, resp. das Wasserbedürfniss der Pflanzen zu decken.

Plenk [15] meinte, der Sommerregen könne das nöthige Wasser nicht geben; es müssen die Niederschläge des Winters dazu beitragen. Vogel [86] hat ausgerechnet, aber nicht bewiesen, dass die Regenmenge einer Vegetationsperiode geringer ist als die Menge des durch die Pflanzen verdunsteten Wassers. Pfaff [87] fand, dass die Transpirationsgrösse einer Eiche von Mai bis October 8·3mal grösser war, als die Regenmenge, welche der von der Baumkrone eingenommenen Fläche entsprach. Seine Versuche und Berechnungen sind allerdings wenig werth. Auch Hellriegel [90] kam zu dem Resultat, dass zur Production einer Mittelernte von *Hordeum vulgare* der durchschnittliche Regen nicht ausreicht, und dass für das Wasserbedürfniss der Pflanze die Winterfeuchtigkeit des Bodens beitragen muss. Endlich fand Wollny [144], der zahlreiche Versuche ausgeführt hat, dass allerdings das Wasserbedürfniss unserer Culturpflanzen grösser ist, als die in unserem Klima durch den Regenfall zugeführte Wassermenge, dass jedoch die Differenz nicht bedeutend ist, und dass das eventuelle Deficit durch die vor Beginn der Vegetationszeit statthabenden Niederschläge gedeckt wird.

Aber wozu alle diese Experimente? Jeder simple Landwirth weiss, dass in unserem Klima, äusserst trockene Jahre abgerechnet, die Niederschläge vollkommen zur Deckung des Wasserbedürfnisses der Pflanzen hinreichen. Dass letzteres der Fall ist, wurde durch directe Versuche verificirt von Unger [43], Hofmann [91], Davy [103]; von Hoehnel [184] für forstliche Holzgewächse und von Wollny [190] für landwirthschaftliche Culturpflanzen.

19. Capitel. Einrichtungen in der Organisation der Pflanze zur Herabsetzung der Transpiration (Schutzmittel): Habituelle Blattlage. — Reduction der Belaubung. — Versteifungen, Faltungen, Einrollung der Blätter. — Variationsbewegungen. — Ausscheidung ätherischer Oele. — Integumente. — Verdickung und Cuticularisirung der äusseren Epidermiswände. — Wachsüberzüge, epidermale Kalkablagerungen. — Behaarung. — Eigenthümlichkeiten des Spaltöffnungsapparates. — Verkleinerung der inneren Verdunstungsoberfläche. — Beschaffenheit des Zellsaftes. — Tiefes Eindringen der Wurzeln. — Starke Entwicklung des Holzkörpers. — Wasserspeicherungsgewebe. — Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzentheile. — Condensirung der Luftfeuchtigkeit durch Secretion hygroskopischer Salze.

In Folge des grossen Einflusses, den die äusseren Agentien auf die Transpiration auszuüben vermögen, sind die Pflanzen der Gefahr ausgesetzt, dass unter

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

gewissen Verhältnissen ihre Wasserausgabe durch die Wassereinnahme nicht gedeckt werden könnte. Diese Gefahr wird gesteigert, wenn sich mit sehr günstigen Bedingungen für die Transpiration sehr ungünstige Verhältnisse für die Wasseraufnahme vereinigen, wie dies besonders bei den Wüstenpflanzen der Fall ist, die einen grossen Theil des Jahres einer bedeutenden Luft- und Bodentrockenheit ausgesetzt sind. Nun finden sich aber natürliche Schutzmittel (Anpassungserscheinungen) mannigfaltiger Art gegen einen zu grossen, die Pflanze schädigenden Wasserverlust. Dieselben lassen sich in zwei Categorien vereinigen, in der Weise, dass die der einen Gruppe die epidermoidale und intercellulare Transpiration herabsetzen, während die der anderen Gruppe für die Wasserversorgung der Pflanze thätig sind. Manche dieser Einrichtungen mögen vielleicht ausschliesslich diesen Zwecken dienen, wie z. B. das Vorkommen schleimiger Zellsäfte oder grosser Wasserspeicherzellen; andere Eigenthümlichkeiten leisten jedoch mehrere Dienste: Durch starke Verdickung und Cuticularisirung der Epidermis wird nicht nur die Verdunstung eingeschränkt, sondern es werden auch mechanische Zwecke erreicht; eine steile Blattlage ist in Folge des kleinen Einfallwinkels der Sonnenstrahlen nicht nur ein Schutzmittel gegen einen allzu starken Wasserverlust, sondern auch gegen die Zerstörung des Chlorophylls. Ueberhaupt bewirken alle jene Einrichtungen, welche die Wirkung hoher Lichtintensitäten auf die Chlorophyllzerstörung verhindern, und die besonders von Wiesner (Festschrift der k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien, 1876) erkannt und beschrieben wurden, auch eine Herabsetzung der Verdunstungsgrösse.

Die in diesem Capitel verzeichneten Beobachtungen wurden fast ausschliesslich in neuester Zeit gemacht; besonders sind die Untersuchungen von Tschirch [181], Johow [208], Volkens [215, 232, 239] und Fleischer [218] hervorzuheben.

A. Einrichtungen, durch welche die Verdunstungsgrösse herabgesetzt wird.

1. Blattlage. Je steiler die Blätter stehen, unter einem desto kleineren Winkel fallen die Sonnenstrahlen bei hohem Sonnenstande ein. Johow [208] zählt eine Reihe von Bäumen des tropischen Amerika auf, welche steil nach aufwärts oder abwärts gestellte Blätter haben. Bei verschiedenen Dicotylen Westindiens kommt eine Profilstellung dadurch zu Stande, dass die beiden Hälften der Lamina mit dem Mittelnerv eine mulden- oder keilförmige Figur bilden. Bekannt sind die schattenarmen Bäume Australiens mit fast vertical gestellten Blättern. Tschirch [181] gibt an, dass *Lactuca*-Arten mit horizontal gestellten Blättern an schattigen Standorten, *Lactuca Scariola* mit vertical stehenden Blättern an trockenen Wegrändern wachsen, und Korschinsky (Botan. Centralbl., XXII, S. 200) beobachtete, dass die Blätter von *Tanacetum vulgare* und *Lactuca Scariola* die Eigenschaft besitzen, unter der Einwirkung starker Sonnenstrahlen eine verticale Lage einzunehmen und sich in der Richtung der Sonnenstrahlen auszubreiten. Auch das Zusammendrängen der Blätter zu einem kugeligen Haufwerk ist ein Schutzmittel (Volkens [239]).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

2. Reduction der Belaubung. Gewächse, welche in einem trockenen Klima leben, haben häufig schmallanzettliche, cylindrische oder zu Dornen umgewandelte Blätter, oder es übernehmen grüne Zweige die Function derselben. Volkens [232, 239] führt Beispiele von Wüstenpflanzen an, die abgesehen von den ersten Entwicklungsstadien ganz oder fast blattlos sind. Bekannt sind die Unterschiede in der Grösse und Dicke der Blätter bei verschiedenen Pflanzen, je nachdem die Individuen sich an schattigen oder sonnigen Standorten entwickeln. Die „Schattenblätter" sind grösser und dünner als die „Sonnenblätter". Johow [208] führt mehrere Fälle an, in denen die Unterschiede der Blätter ausserordentlich gross sind *(Artocarpus Tocouba, Philoxerus vermicularis, Rubus australis).* Eine interessante Reduction der Lamina mit dem Vorschreiten der warmen Jahreszeit zeigt *Spartium scoparium* (cfr. Winkler, Verhandl. d. Ver. d. preuss. Rheinlande u. Westphalens, XXXVII, 1880). Diese Pflanze zeigt an den Frühlingstrieben dreizählige Blätter, welche an den Sommertrieben allmälig kleiner werden und endlich unter Verlust der beiden Seitenblättchen in einfache, fast schuppenartige Blätter übergehen. Die westindische Orchidee *Aëranthes funalis* G. Rchb. besteht beinahe nur aus Wurzeln, die sämmtliche vegetative Functionen verrichten (Pfitzer, Botan. Centralbl., X, 1882; Schimper, ibidem, XVII, 1884). Auch durch den Laubfall sommergrüner Holzpflanzen, sowie durch das jährliche Absterben der oberirdischen Theile perennirender Kräuter wird das Wasserbedürfniss der betreffenden Gewächse für einen Theil des Jahres in hohem Masse vermindert. Molisch [237] machte die Beobachtung, dass Gewächse, welche in feuchter Luft zu leben gewöhnt sind, ihre Blätter theilweise oder complet abwerfen, sobald sie trockener Luft, ungenügender Wasserzufuhr oder beiden zugleich ausgesetzt werden. „Die Pflanze sucht eben in Zeiten der Wassernoth ihre verdunstende Oberfläche durch Abstossen der Blätter möglichst zu verkleinern, um Stengel und Knospen vor völligem Austrocknen zu bewahren."

3. Versteifungen, Faltungen, Einrollungen der Blätter. Bei einer Versteifung der Blätter durch subepidermale Rippen wird das Collabiren der inneren Gewebe bei Wassermangel verhindert (Tschirch [181]). Bei Blättern tropischer Pflanzen kommen eigenthümliche Faltungen der Blattfläche zu Stande (Johow [208]). Viele Steppengräser haben die Fähigkeit, ihre Blätter zu cylindrischen Organen einzurollen. Durch alle drei Erscheinungen wird die Transpiration herabgesetzt.

4. Variationsbewegungen. Bei vielen Papilionaceen, Caesalpinieen, Mimoseen, Oxalideen sind die Blattfiedern des Morgens ausgebreitet, erheben sich bei zunehmender Sonnenhöhe, so dass sie schliesslich fast parallel zum einfallenden Lichte gerichtet sind; im Laufe des Nachmittags tritt wieder die Rückbewegung ein. Dadurch schützen sich die Pflanzen bei möglichster Ausnützung des Lichtes vor starkem Wasserverlust und rascher Chlorophyllzerstörung im intensiven Sonnenlichte. Wie Henslow [219] experimentell zeigte, ist die Schlafstellung (Nyctitropismus) der Blätter auch ein Schutzmittel gegen grosse Transpiration.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

5. Ausscheidung ätherischer Oele. Tyndall hat gezeigt, dass eine Luftschichte, welche mit den Dünsten eines ätherischen Oeles geschwängert ist, eine geringere Diathermansie besitzt als gewöhnliche Luft. Volkens [232] macht darauf aufmerksam, dass eine starke Ausscheidung flüchtiger Oele bei einer Reihe von Wüstenpflanzen vorkommt. Dieselben schützen sich dadurch im Sonnenschein gegen eine zu starke Erwärmung und Wasserabgabe, bei heiterem Nachthimmel gegen grosse Abkühlung.

6. Integumente. Die Knospen sind bekanntlich durch derbe Knospendecken, welche oft harzige Stoffe absondern, gegen Wasserverlust, Kälte und Nässe geschützt. Eine besondere Art von Schutzeinrichtung gegen Verdunstung ist die intrapetiolare Knospenbildung bei *Philadelphus, Platanus* etc., worauf Wiesner [242] zuerst aufmerksam machte. Nach demselben Autor sind auch die Terminalknospen vieler *Acer*-Arten in ähnlicher Weise vor Austrocknung geschützt, da hier die Knospe durch den Blattgrund der beiden obersten Blätter des Sprosses lange Zeit vollständig überdeckt bleibt.

7. Starke Verdickung und Cuticularisirung der äusseren Epidermiswände ist eine bei Pflanzen heisser und regenarmer Erdtheile sehr verbreitete Erscheinung. Beispiele bei Tschirch [181], Johow [208], Volkens [215, 232] u. A. Auch bei den Gewächsen der einheimischen Flora lässt sich eine Beziehung zwischen Standort und Epidermisstructur constatiren. So fand Volkens [215] bei *Rumex Acetosella, Campanula rotundifolia, Viola tricolor, Achillea Millefolium,* dass mit der Zunahme der Trockenheit des Standortes die Verdickung und Cuticularisirung der äusseren Epidermiswände zunahm. Fleischer [218] ist indessen der Ansicht, dass starke Verdickung und Cuticularisirung der Epidermismembran in erster Linie mechanischen Zwecken dienen und als Schutzmittel gegen (cuticulare) Transpiration nur eine nebensächliche Rolle spielen.

8. Dass Wachsauflagerungen die Transpiration herabsetzen, ist mehrfach experimentell nachgewiesen worden (siehe 4. Capitel). Bei Wüstenpflanzen sind Wachsüberzüge der Epidermis sehr häufig. Beispiele bei Volkens [232] u. A. Volkens [216] hat ferner gezeigt, dass die bei den Plumbagineen vorkommenden epidermalen Kalkablagerungen eine ähnliche physiologische Bedeutung haben, wie die Wachsüberzüge, nämlich Verminderung der Verdunstungsgrösse. Tschirch [181] hält auch die Einlagerungen von Kalkoxalat-Krystallen in der Epidermis der *Mesembryanthemum*-Arten für ein Mittel, die Transpiration zu retardiren.

9. Behaarung. Es ist lange bekannt, dass Pflanzen regenarmer und wärmereicher Standorte in der Regel sehr „haarig" sind, und Vesque (Annal. sc. nat., 6. ser., XII) hat gezeigt, dass bei Haare tragenden Pflanzen sich die Haarbedeckung mit der Trockenheit des äusseren Mediums steigert. Nach Fleischer [218] und Volkens [232, 239] hat man zwischen todten (lumenlosen oder luftführenden) und lebenden (Protoplasma oder Zellsaft führenden) Haaren zu unterscheiden. Nur die ersteren sind ein Schutzmittel, indem sie den Luftwechsel verzögern, die Wirkung der Insolation vermindern und dadurch

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die Transpiration herabdrücken. Kommen sie in grosser Menge (als Haarfilz) vor, so sind sie am Tage ein Schutzmittel gegen Transpiration, während der Nacht aber ein die Bildung und Absorption des Thaues fördernder Apparat. Dieses stimmt auch mit den Beobachtungen, die Schimper (Botan. Centralbl., XVII, 1884, S. 192 ff.) an westindischen Bromeliaceen gemacht hat.

10. Eigenthümlichkeiten des Spaltöffnungsapparates. Dass unter sonst gleichen Umständen eine Reduction der Spaltöffnungszahl eine Herabsetzung der Verdunstungsgrösse zur Folge haben wird, ist klar. Czech [82] fand durch vergleichende Zählungen, dass solche Arten, welche nasse Standorte lieben, mehr Spaltöffnungen haben, als verwandte xerophile Arten derselben Gattung. Dasselbe fand Zingeler (Pringsheim, Jahrb., IX, 1873—1874) bezüglich Arten der Gattung *Carex*. Auch zeigte Volkens [215] bei den früher (sub Nr. 7) genannten Pflanzen, dass mit der Zunahme der Trockenheit des Standortes die Zahl der Stomata abnahm. Dagegen bemerkt Weiss (Pringsheim, Jahrb., IV, 1865): „Ich habe die verschiedensten Pflanzen sehr trocken, sehr feucht, sogar vom Anfang an in oder unter Wasser aufgezogen, nie jedoch eine Differenz in der Zahl oder Grösse ihrer Spaltöffnungen gefunden, die nicht noch zwischen die an jeder Pflanze beobachteten Maxima und Minima fiele.“ Diesem Ergebniss widersprechen allerdings die Beobachtungen aller anderer Autoren. — Einen grossen Einfluss auf die Transpiration hat der Umstand, ob die Spaltöffnungen geöffnet oder geschlossen sind. Leitgeb (Mittheil. d. botan. Instituts in Graz, I) kommt, besonders auf die Thatsache gestützt, dass der Spaltenverschluss ausnahmslos erfolgt, sobald die Bodenfeuchtigkeit unter ein gewisses Mass hinabsinkt, zu der Ansicht, die Beweglichkeit der Spaltenapparate hauptsächlich darin zu erblicken, „dass der Pflanze dadurch die Möglichkeit geboten ist, die Transpirationsgrösse unabhängig von der Tageszeit ihrem Wassergehalte anzupassen, und so die Gefahr eines zu weit gehenden Wasserverlustes abzuschwächen“.

Andere Eigenthümlichkeiten des Spaltöffnungsapparates, welche zur Verminderung der Transpiration beitragen, sind: Ausbildung von „Hörnchen“ und die Versenkung der Schliesszellen unter das Niveau der übrigen Epidermiszellen, wodurch ein windstiller Raum unterhalb, resp. oberhalb der Centralspalte geschaffen wird; ist nach Volkens [239] bei Wüstenpflanzen ausserordentlich häufig. — Vorkommen der Spaltöffnungen in Längsrinnen. Steppengräser vereinigen diesen Vortheil mit dem der Einrollungsfähigkeit. Tschirch [181]. — Papillenartige Vorwölbungen der benachbarten Epidermiszellen über die Spaltöffnungen bei *Carices*, die nur auf feuchtem Boden gedeihen. Volkens [232]. — Vorspringende Cuticularleisten im Spaltöffnungsapparate. Tschirch [181], Fleischer [218], Mori (Nuovo Giornale Bot. Ital., XII). — Auskleidung der äusseren Athemhöhle mit Haaren, wodurch ein mit Luft und Wasserdampf erfüllter Raum geschaffen wird.

11. Verkleinerung der inneren Verdunstungsfläche wird effectuirt durch Einschränkung der Intercellularen (besonders im Schwammparenchym). Volkens [215] fand bei den früher (sub Nr. 7) genannten Pflanzen, dass mit

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

der Zunahme der Trockenheit des Standortes die Grösse der Intercellularen in Blatt und Rinde abnahm.

12. Zellsaft. Nach der Ansicht der Autoren sind salzhältige, schleimführende und gerbstoffhältige Zellsäfte im Stande, die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegen Austrocknung zu erhöhen. In der That bevorzugen Gewächse mit salzhältigen Zellsäften trockene Standorte. — Ein schleimiger Zellinhalt vermag das Wasser rasch aufzunehmen und mit grosser Kraft festzuhalten. Dies ist einer der Gründe, wesshalb die succulenten Gewächse eine grosse Bodentrockenheit durch lange Zeit ertragen können. Verschleimte Epidermiszellen kommen bei vielen xerophilen Pflanzen vor. „Solche Zellen sind Reservoire, welche in den Zeiten der Noth durch Abgabe eines Theiles ihres festgehaltenen Wassers ein Austrocknen des Mesophylls verhindern.“ Volkens [232].

Fleischer [218] und Warming (Botan. Gesellsch. in Stockholm, 83) halten die Gerbsäure, welche sich bei fast allen überwinternden Laubblättern besonders in der Epidermis vorfindet, für ein Schutzmittel gegen Austrocknung namentlich im Winter.

B. Einrichtungen, welche für die Wasserversorgung der Pflanze thätig sind.

13. Tiefes Eindringen der Wurzeln in den Boden ermöglicht es einer Reihe von Wüstenpflanzen, Wasser zu erhalten, trotzdem die oberen Bodenschichten eine enorme Hitze und Trockenheit haben. Beispiele bei Volkens [232].

14. Starke Holzentwicklung bei Bäumen mit hohen Stämmen und grosser Laubkrone ist für die Wasserversorgung der Blätter bei rascher Transspiration insoferne von Nutzen, da ein mächtig entwickelter Holzkörper viele „Wasserleitungsröhren“ (Brongiart [26]) und auch viel Reservewasser enthält.

15. Wasserspeicherungsgewebe. Die Untersuchungen von Pfitzer (Pringsheim, Jahrb., VIII, 1865) und Westermayr (Sitzungsb. d. Berliner Akad., 1882) haben gelehrt, dass das Hautgewebe einen Wasserversorgungs-Apparat für das Assimilationsgewebe bildet. Nach Johow [208] ist eine fast durchgreifende Structureigenthümlichkeit der Laubblätter tropischer Bäume die mächtige, succulente Ausbildung des Hautgewebes (cfr. Botan. Centralbl., XIX, S. 356). Nach Volkens [232] ist bei vielen Wüstenpflanzen entweder die Epidermis zur Wasserspeicherung adaptirt, oder es functionirt ein im Inneren des Blattes, resp. Achsentheiles gelegenes Gewebe als Wasserreservoir. Zum ersten Falle gehören die blasenartigen Ausstülpungen bei *Mesembryanthemum-, Aizoon-, Cynodon-, Eragrostis-* und *Panicum*-Arten, ferner die Haare mit Wasserblasen bei *Atriplex leucocladum* u. a. Bezüglich der inneren Gewebe der Wasserspeicherung ist der gewöhnliche Modus bei den Pflanzen der Wüste der, dass sich das Assimilationsgewebe zwischen die beiden Systeme, die der Wasserspeicherung dienen — dem inneren und der Epidermis —, in Form eines ringsum geschlossenen Mantels einschiebt. Das innere Wassergewebe communicirt direct mit den Gefässbündeln; an dieser Communication betheiligt sich auch die Epidermis dort, wo sie zur Wasserversorgung dient (cfr. Volkens [239]).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Auch die „Reservoirs vasiformes“ Vesque = Speichertracheiden Heinricher dienen der Wasserversorgung.

Bei Pflanzen mit unterirdischen Caulomen befinden sich die Wasserspeicherorgane in letzteren. Bei den einheimischen wintergrünen Holzgewächsen ist ein Wassergewebe nicht vorhanden. Im entgegengesetzten Falle würde die Pflanze durch das Gefrieren des Reservewassers im Winter Schaden leiden. Bei den succulenten Pflanzen entziehen bei dauerndem Wassermangel die oberen Blätter das Wasser den unteren; während also die letzteren langsam vertrocknen, kann sich der Terminaltheil lange am Leben erhalten. Duchartre [47], Prillieux (Compt. rend. de l'Acad., 1870), Meschajeff [201].

16. Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzentheile. Bei einer grossen Zahl von Wüstenpflanzen sind zwei Bedingungen erfüllt: Es ist 1. das Eindringen des Wassers in das Innere der Pflanze ermöglicht und 2. ein Gewebe vorhanden, welches das aufgenommene Wasser festhält. In allen Fällen wird die Aufnahme durch turgescenzlose Haare, die nur an den basalen Partien einen geformten Inhalt haben, effectuirt. Beispiele bei Volkens [232, 239]. — Beobachtungen und Versuche von Schimper (Botan. Centralbl., XVII, 1884) an westindischen Bromeliaceen lehrten, dass die Einsaugung von Thau- und Regenwasser, welches sich in den löffelartigen Blattbasen dieser Pflanzen sammelt, für letztere unentbehrlich ist, da die Wurzeln entweder gar kein Wasser oder nur sehr kleine Mengen desselben aufnehmen können. Derselbe Autor beschreibt interessante Anpassungen an die Aufnahme von Regen und Thau bei *Tillandsia bulbosa* und anderen Epiphyten Westindiens.

17. Condensirung der Luftfeuchtigkeit durch Secretion hygroskopischer Salze. Nach den Beobachtungen von Volkens [239] scheiden verschiedene Wüstenpflanzen *(Reaumuria hirtella, Tamarix mannifera* und *articulata, Frankenia pulverulenta* etc.) mittelst epidermaler Drüsen ein hygroskopisches Salzgemisch aus, welches die Fähigkeit haben soll, den atmosphärischen Wasserdampf tropfbar flüssig niederzuschlagen und das so gebildete Wasser durch die oberirdischen Organe aufzunehmen. Der Protoplasma-Inhalt der Drüsenzellen „muss, so lange bei genügender Durchfeuchtung des Bodens Secretion stattfindet, einer ganz oder fast concentrirten Salzlösung Durchtritt gewähren, später aber, wo die Absorption alleinige Function der Drüsen wird, nur reines Wasser von aussen nach innen passiren lassen“. Schon der berühmte Afrikaforscher F. G. Rohlfs, von Volkens „Reisender“ titulirt, vermuthete Wasseraufnahme aus der Luft bei der Tamariske und *Statice aphylla,* und sagt von letzterer, dass es vielleicht der Salzgehalt der Pflanze ist, der es erklärt, dass ihre Zweige voll mit grossen Wassertropfen bedeckt sind, während andere Pflanzen ganz trocken sind. — Marloth (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. V, 1887) bekämpft mit Recht die nicht bewiesene, sondern nur hypothetische Annahme von Volkens, dass das Protoplasma der Salzdrüsen bei *Reaumuria hirtella, Tamarix articulata* u. a. der auf den Blättern ausgeschiedenen, resp. gebildeten hochprocentigen Salzlösung reines Wasser entziehen kann, und dass dadurch die Pflanzen einen Theil ihres Wasserbedarfes decken,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

resp. sich vor dem Vertrocknen schützen. In der That sollte man auf Grund anderer Erscheinungen eine Passirung des Wassers von innen nach aussen vermuthen. Nach Marloth ziehen die Pflanzen aus der Salzkruste folgende drei Vortheile: 1. Die weisse Farbe verringert die Insolationswirkung der Sonnenstrahlen; 2. die poröse Salzschichte hält als schlechter Wärmeleiter die Einwirkung der umgebenden heissen Luft ab und vermindert die Transpiration; 3. die während der Nacht von der Salzdecke aufgenommene Feuchtigkeit bewirkt, dass die Blätter am Morgen einige Zeit lang kühler bleiben als die sie umgebende Luft.

20. Capitel. Transpiration der Kryptogamen.

Neuffer [25] bestimmte die Wasserabgabe abgeschnittener, freiliegender Sprosse von *Equisetum hiemale* und *Polypodium cambricum;* Knop [68] jene von *Ramalina fraxinea*, *Boletus* sp. und *Agaricus* sp. für 1—24 Stunden. Bonnier und Mangin [196, 205] stellten viele Versuche mit lebenden, mit dem Mycel verbundenen Fruchtkörpern von *Polyporus*, *Trametes* und *Agaricus* sp. an. Unter sonst gleichen Bedingungen wurde die Transpiration durch Erhöhung der Lufttemperatur und Lufttrockenheit gesteigert; sie war im diffusen Lichte stärker als im dunklen; junge Individuen verloren mehr Wasser als alte derselben Art.

Oltmanns [213] experimentirte mit *Mnium undulatum* und *Polytrichum gracile* und fand die Wasserabgabe bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 94—96% natürlich sehr gering. Die Versuche, welche in einem Keller stattfanden, sind nicht viel werth. Der Verfasser selbst sagt: „Die Zahlen sind desshalb nicht genau, weil die Moose gleichzeitig Wasser aus der Luft absorbirten". G. Haberlandt [228] bestimmte die Transpiration einzelner Exemplare von *Mnium undulatum* und *Polytrichum juniperinum.* Selbe war bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 89—92% relativ „sehr ausgiebig" (cfr. Mat., I).

Henslow [240] setzte Pilze *(Boletus?)*, die in kleinen, hermetisch verschlossenen Töpfen eingesetzt waren, Lichtstrahlen verschiedener Brechbarkeit aus und fand bezüglich der Transpiration dieselben Gesetze, die er (übereinstimmend mit Wiesner und Comes) bei chlorophyllhältigen Gewächsen beobachtet hatte. Die stärkste Wasserabgabe erfolgte nämlich in violettem und rothem, die schwächste in gelbem Lichte. Erhöhung der Lufttemperatur steigerte die Transpiration im Licht und im Dunkel.

Goebeler [227] constatirte, dass die abgestorbenen Trichome, welche den Stammscheitel vieler Farne fast ganz einhüllen, diesen vor übermässigem Wasserverlust schützen. Es geschieht dies durch ihre gedrängte Stellung, durch Cuticularisirung und Verdickung ihrer Wände, durch Drüsen, welche schleim-, wachs- oder harzartige Stoffe absondern; durch den Gehalt der Trichomzellen an Gerbstoff etc.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Anhang.

In den folgenden Zeilen gebe ich eine kurze historische Skizze des Gegenstandes.

Die ersten, sicher nachweisbaren Versuche wurden gegen Ende des siebzehnten Jahrhunderts gemacht. Der bekannte Physiker Mariotte, sowie Woodward ermittelten die Grösse der Wasserabgabe bei einzelnen Pflanzen. Unter den Naturforschern des achtzehnten Jahrhunderts waren es namentlich der englische Pfarrer St. Hales und die Franzosen Guettard, Méese und Senebier, welche eine grosse Zahl von experimentellen Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen ausführten, die den Ausgangspunkt der meisten späteren Untersuchungen bildeten. Stephen Hales kann als der Begründer der Pflanzenphysiologie bezeichnet werden. Durch die grosse Zahl seiner Versuche und Entdeckungen, durch die Anwendung streng physikalischer Methode, durch die Gründlichkeit und Gewissenhaftigkeit seiner Beobachtungen wurde er ein Vorbild für alle seine Nachfolger. Die, wie man annimmt, von Grew (1672) entdeckten Spaltöffnungen, wurden 1793 von Hedwig als die „Ausdünstungsöffnungen" (pori exhalantes) erkannt.

Unter den Arbeiten der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts sind besonders jene von Daubeny und Garreau beachtenswerth. Der Erstgenannte stellte die ersten Versuche über den Einfluss verschiedenfarbiger Lichtstrahlen auf die Transpiration an, während Garreau unter Anderem die Beziehungen zwischen Zahl und Vertheilung der Spaltöffnungen einerseits und Verdunstungsgrösse andererseits zu ermitteln versuchte. Vom Jahre 1850 nahm, wie auf allen Gebieten der physiologischen Botanik, auch die Zahl der Arbeiten über die Transpiration der Pflanzen von Decennium zu Decennium zu. In hohem Grade fördernd wirkten das Inslebentreten wissenschaftlicher Anstalten (botanische Institute, physiologische Laboratorien, landwirthschaftliche Versuchsstationen), die Fortschritte in der Leichtigkeit des Ideenaustausches, die Verbesserung technischer Hilfsmittel. Wichtigere Beiträge zu einzelnen Theilen der Transpirationslehre haben geliefert:

Guttation: Langer, Moll, Volkens. — Wasserverlust unbelaubter Zweige: Th. Hartig. — Lenticellen: Stahl, Klebahn. — Einfluss der Blattorganisation: Garreau, Unger, Sachs, Wiesner, Fr. Haberlandt, Hoehnel, Merget, Vesque. — Spaltöffnungen: Mohl, Unger, Schwendener, Kohl. — Beziehungen der Transpiration zum Laubfall: Wiesner, Molisch. — Transpiration der Blüthen: Wiesner. — Einfluss des Lichtes: Dehérain, Wiesner, Comes, Hellriegel, Henslow. — Einfluss der dunklen Wärmestrahlen: Wiesner, Henslow, Vesque. — Einfluss der Lufttemperatur: Hellriegel,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tschaplowitz. — Einfluss der Luftfeuchtigkeit: Sorauer, Hellriegel, Leclerc, Tschaplowitz. — Einfluss der Luftbewegung: Wiesner, Eberdt. — Einfluss der Nährstoffe: Sachs, Burgerstein, Nobbe, Sorauer. — Einfluss der Bodentemperatur: Sachs. — Einfluss des Bodenwassers: Hellriegel. — Periodicität der Transpiration: Eberdt. — Schutzeinrichtungen: Tschirch, Johow, Volkens.

Die physiologische Bedeutung der Transpiration, ihr Einfluss auf die Saftbewegung und Substanzproduction, ihre Beziehungen zum Laubfall, ihre Einwirkung auf die Ausbildung und Formveränderung von Organen und Geweben habe ich fast ganz unberücksichtigt gelassen. Vielleicht werde ich dieses, wie ich glaube wichtige Capitel der Transpirationslehre, über welches bereits eine Reihe von Arbeiten vorliegt (Fittbogen, Tschaplowitz, Sorauer, Wiesner, Kohl etc.), zum Gegenstande einer eigenen Abhandlung wählen.

Zum Schlusse muss ich noch bemerken, dass in neuerer Zeit der Abusus einzureissen beginnt, die Menge des von der Pflanze aufgenommenen Wassers zu bestimmen und die erhaltenen Zahlen als Transpiration, resp. als das Mass der Verdunstungsgrösse zu proclamiren. So hat die von Baranetzky gemachte Behauptung (deren Unrichtigkeit zuerst Wiesner, dann Eberdt dargethan haben), dass schon die leisesten Erschütterungen die Pflanze derart afficiren, dass dadurch erhebliche Fehlerquellen entstehen, Eder veranlasst, die Bestimmung der Transpiration durch Wägung als ungenau zu verwerfen, und die Transpiration durch die Absorption zu messen. Seine Experimente haben indess kaum historisches Interesse. Auch Kohl und Eberdt bedienten sich bei ihren sonst sorgfältigen Untersuchungen in der Regel der Methode der Messung. Ich hoffe, dass die Methode der Wägung, die allein sichere Resultate garantirt, und die früher fast allgemein verwendet wurde, in Zukunft ihre Berechtigung behaupten wird.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Inhaltsübersicht.

		Seite
Einleitung		399
1. Capitel.	Begriffsbestimmung. Methodisches	400
2. „	Transpiration der Wurzeln. Wurzeldruck. Guttation	405
3. „	Transpiration von Stammtheilen. Lenticellen	410
4. „	Transpiration der Blätter	412
5. „	„ „ „ (Fortsetzung)	420
6. „	Transpiration der Blüthen	426
7. „	Transpiration der Früchte	426
8. „	Einfluss des Lichtes auf die Transpiration	427
9. „	„ „ „ „ „ „ (Fortsetzung)	432
10. „	Einfluss der Lufttemperatur auf die Transpiration	438
11. „	Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Transpiration	440
12. „	Einfluss der Luftbewegung auf die Transpiration	442
13. „	Einfluss des Luftdruckes auf die Transpiration	445
14. „	Einfluss des Wassergehaltes und der Temperatur des Bodens auf die Transpiration	445
15. „	Einfluss chemischer Stoffe auf die Transpiration	447
16. „	Transpiration in verschiedenen Tageszeiten. Periodicität	449
17. „	Absolute Transpiration einzelner Pflanzen	451
18. „	Vergleich zwischen Aufnahme und Abgabe von Wasser. Bilanz zwischen Wasserverbrauch und Regenmenge	453
19. „	Schutzmittel gegen starke Transpiration	454
20. „	Transpiration der Kryptogamen	461
Anhang:	Historische Skizze	462