Beiträge zur Physik der Transpiration.

Von **O. Renner.**

(Mit 25 Abbildungen im Text.)

Die im folgenden mitgeteilten Studien gingen aus von dem Problem der eingesenkten Spaltöffnungen. Nach Abschluß dieser Untersuchung stellte sich die Notwendigkeit heraus, einzelne Ergebnisse der denkwürdigen Arbeiten zu prüfen, in denen Brown und Escombe die Grundlagen für alle exakte Transpirationsforschung geschaffen haben. So sollten eigentlich zunächst die Elemente der Transpiration des Laubblattes ohne die Komplikation, wie sie in den eingesenkten Spaltöffnungen auftritt, dargestellt werden. Die Behandlung der modifizierten Spaltöffnungsapparate führt aber auf bequeme Weise in den Kreis der Vorstellungen ein, die noch keineswegs Gemeingut der Physiologen geworden zu sein scheinen, und deshalb soll der Stoff in der Anordnung gegeben werden, wie er sich bei der Bearbeitung geordnet hat.

Bei der Deutung anatomischer Daten wird durchweg die Rede nur davon sein, wie die gegebenen Einrichtungen nach bekannten physikalischen Gesetzen notwendig wirken müssen. Worauf es mit einem Moment der Gestaltung „abgesehen" ist, scheint mir kein Problem, weil die Frage sich außerhalb jeder möglichen Erfahrung bewegt. Auch müßte mit der Zulassung der Fragestellung die Möglichkeit supponiert werden, daß mit der Bildung eines morphologischen Elements eine Leistung „angestrebt" sei, die das Organ zu verwirklichen aus physikalischen Gründen nicht imstande ist. Und damit wäre der unfruchtbarsten Phantasterei Tür und Tor geöffnet.

Meinem Vetter Dr. H. Degenhart möchte ich auch an dieser Stelle danken für die Bereitwilligkeit, mit der er mir in mathematischen Fragen seinen Rat geliehen hat.

1. Orientierung über die xerophilen Spaltöffnungsapparate.

Seitdem Pfitzer (1870) erkannt hat, in welcher Weise durch die Einsenkung der Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis und durch die Auskleidung der tiefen Atemhöhle mit einer Cuticula („Schutzzellen" der Restionaceen) die Transpiration beeinflußt wird, ist in der Literatur von diesen Einrichtungen viel die Rede, und zwar wie von Dingen, deren physikalische Bedeutung durchaus klar liegt. Und doch zeigt die Darstellung dieser Verhältnisse, wo sie einigermaßen ausführlich gegeben ist, meistens, daß die physikalischen Bedingungen der xerophil ausgestatteten Spaltöffnungsapparate nicht ganz richtig erfaßt sind.

Von den eingesenkten Spaltöffnungen, die zunächst behandelt werden sollen, schreibt Pfitzer (pag. 571): „Es scheint mir klar, daß die Verdunstung stärker sein muß, wenn die Zwischenzellräume durch die Stomata unmittelbar mit der Atmosphäre in Berührung stehen, als wenn zwischen beide noch ein verhältnismäßig umfangreicher, nach außen nur mit einer engen Längsspalte sich öffnender Raum eingeschaltet ist. Der letztere wird fortdauernd mit feuchter Luft erfüllt sein und dadurch der Einfluß, den plötzliche große Trockenheit der Atmosphäre auf das blattgrünführende Gewebe äußern könnte, gemildert werden. Während das aus freiliegenden Spaltöffnungen austretende Wassergas sogleich sich in der Masse der umgebenden Luft verteilt und der Pflanze als Gas keinen Nutzen mehr bringen kann, wird es bei den genannten Restionaceen in den bedeckten Vorhöfen lange festgehalten und hindert durch seine Anwesenheit weiteren Verlust.“ (Daß bei den Restionaceen, von denen Pfitzer spricht, die äußeren Vorräume der Spaltöffnungen zu Längsrinnen zusammenfließen, ist nicht von Belang.) Pfitzer ist demnach der Meinung, daß die Einsenkung der Spaltöffnungen unter allen Umständen, nicht nur bei gewissen Bewegungszuständen der umgebenden Luft, auf die Diffusion deprimierend wirkt. Die späteren Autoren seit Tschirch (1881, pag. 175) betonen demgegenüber meistens einseitig das Prinzip des „windstillen Raumes“. Volkens z. B. (1887, pag. 49) spricht, wogegen nichts einzuwenden ist, zuerst von der „Tendenz, die Verdunstung im allgemeinen und die der Schließzellen insbesondere dadurch zu beschränken, daß der trockenen atmosphärischen Luft der Zutritt zur Zentralspalte gehindert und um sie her, speziell also dort, wo die Membran der Schließzellen am dünnsten ist, ein dauernd dampfgesättigter Raum geschaffen werde.“ Der hier ausgesprochene, merkwürdigerweise nirgends sonst in der Literatur aufgenommene Gedanke, daß die cuticulare Transpiration der Schließzellen selbst beeinflußt werden muß, drängt sich bei genauerer Betrachtung des Problems auf; wir werden später darauf zurückkommen. Aber die Präzisierung seiner Auffassung gibt Volkens mit den anschließenden Worten: „Über bzw. unter der Zentralspalte Windstille herstellen, das ist es, worauf in letzter Instanz alles ankommt.“ (Für den Raum unter der Zentralspalte, d. h. für die Atemhöhle, um diesen Punkt gleich zu erledigen, kann das von vornherein nicht zutreffen, weil hier immer Windstille herrscht.) Ebenso sieht Haberlandt (1904, pag. 408) die Bedeutung der Einsenkung darin, daß sich „über der Spaltöffnung ein mit Wasserdampf erfüllter Hohlraum“ befindet, „worin sozusagen Windstille herrscht, wenn über die Blattfläche ein Luftstrom hinstreicht.“ Sogar Brown und

Escombe, die das Problem der eingesenkten Spaltöffnung nur in einer Anmerkung (1900, pag. 276) streifen, weisen nur auf diese Form der Beeinflussung hin. Burgerstein, der Monograph der Transpiration (1904, pag. 211) verzichtet ganz darauf, die Deutung der Einsenkung als eines Transpirationsschutzes zu motivieren, ebenso Holtermann (1909, pag. 91).

Tatsächlich ist Pfitzer mit seiner allgemeineren Fassung im Recht. Auch in stiller Luft muß die Diffusionskapazität einer eingesenkten Spaltöffnung gegenüber der einer gewöhnlichen vermindert sein. Und die Wirkung der Einsenkung bei Wind ist damit nicht erschöpft, daß über der Spalte Ruhe hergestellt wird. In diesem Sinn spricht sich, als der einzige nach Pfitzer, Pfeffer aus (1897, pag. 177), indem er die Verhältnisse knapp und klar darstellt durch den Satz: „Es ist einleuchtend, daß die Einsenkung der Spaltöffnungen, insbesondere wenn ein Vorhof mit engem Ausführungsgang hinzukommt, die der Bewegung von Gasen und Dämpfen entgegenstehenden Widerstände steigert."

Wenn wir die Ausgabe von Wasserdampf aus dem Blatt als einen Diffusionsvorgang betrachten, wie es seit langem geschieht, so ist die Menge des durch die Spalte strömenden Dampfes unter anderem direkt proportional dem Diffusionsgefälle. Das Diffusionsgefälle ist einerseits abhängig von der Differenz zwischen dem Partialdruck des Wasserdampfs in den Interzellularen und der Dampfspannung in der umgebenden Atmosphäre und andererseits von der Entfernung zwischen den Punkten maximaler und minimaler Spannung. Ist die Temperatur in allen Teilen des Systems die gleiche, so ist die Dichtigkeit, das spezifische Gewicht des Dampfes proportional seiner Spannung. Bei wechselnder Temperatur hat aber der wärmere Dampf bei gleicher Dichtigkeit höhere Spannung, und diese letztere ist für die Diffusionsbewegung maßgebend.

Die Fig. 1 stellt diese Beziehung graphisch dar. An der Öffnung A der zylindrischen Röhre hat der Dampf den Druck p_2, an der Mündung B bzw. C den geringeren Druck p. Innerhalb der Diffusionsröhre nimmt der Druck stetig ab. Werden also in dem beigegebenen Koordinatensystem die Drucke auf der Ordinate, die Entfernungen der zugehörigen Punkte von der Öffnung A auf der Abszisse abgetragen, so wird der Druckabfall innerhalb der Röhre, wenn diese die Länge A B hat,

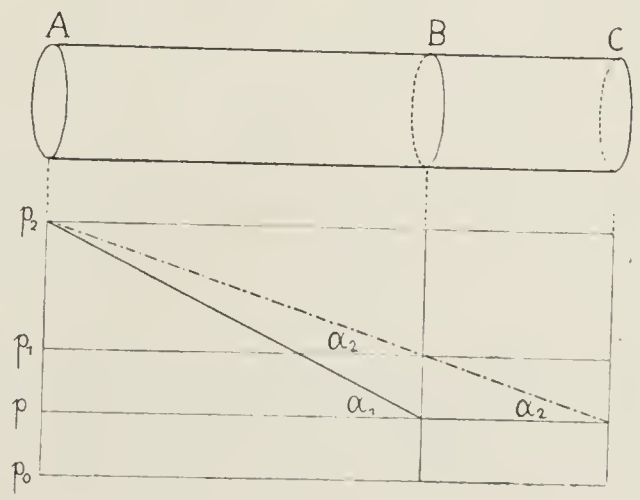

Fig. 1.

durch die ausgezogene Gerade, bei der Länge AC der Röhre durch die gestrichelte Gerade dargestellt. Man sieht, wie der Winkel α und damit das Druckgefälle bei zunehmender Länge der Röhre abnimmt, während die Druckdifferenz $p_2 - p$ unverändert bleibt. Die Geschwindigkeit des Diffusionsstroms und damit die Menge des in der Zeiteinheit die Röhre verlassenden Dampfes ist, Konstanz der Röhrenweite vorausgesetzt, direkt proportional der Tangente des Winkels α; deshalb läßt die Röhre AC bei der Druckdifferenz $p_2 - p$ ebensoviel Dampf durchströmen wie die Länge AB bei der Druckdifferenz $p_2 - p_1$; tatsächlich wird ja durch das Ansetzen des Stückes BC der Druck bei B von p auf p_1 erhöht. Bei konstanter Druckdifferenz $p_2 - p$ ist die Diffusionsgröße umgekehrt proportional der Länge der Röhre.

Bei der gewöhnlichen Spaltöffnung ist die Entfernung zwischen den Punkten maximalen und minimalen Drucks gleich der Länge des Porus, also gleich der Höhe der Schließzellen. Bei der eingesenkten ist diese Entfernung größer, weil zu der Länge des Porus noch die Länge des äußeren Kanals hinzukommt. Das Diffusionsgefälle kann aber nicht einfach in dem Maß abnehmen, wie der Weg um die Länge des äußeren Kanals zunimmt, weil dieser viel weiter ist als der Porus.

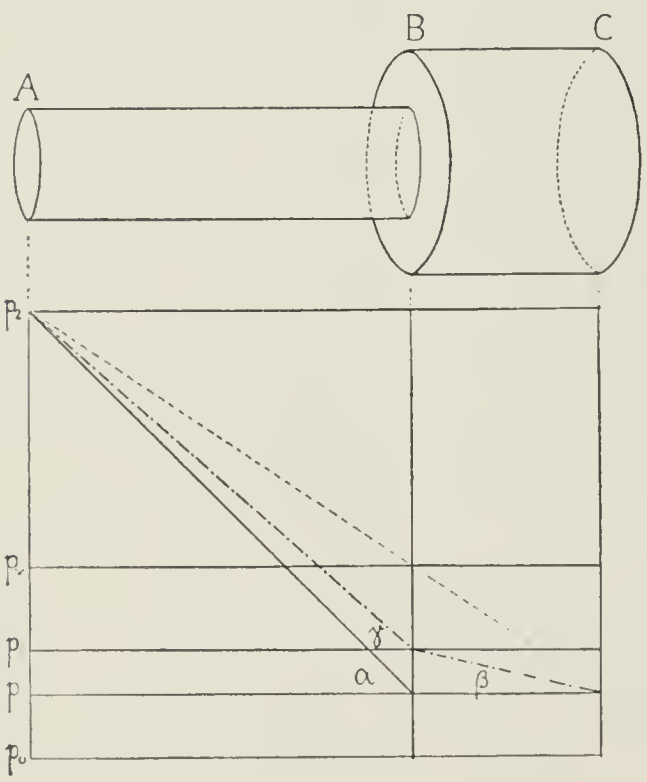

Fig. 2.

Die Fig. 2 gibt wieder eine graphische Erläuterung. Ist die Röhre AB allein vorhanden, so fällt der Druck zwischen A und B von p_2 auf p. Wird nun das Stück BC angesetzt, das einen doppelt so großen Radius hat wie AB, so wird der Druck p erst bei C erreicht, bei B muß er noch höher sein, gleich p_1. Soll der Zustand stationär sein, so kann das Stück BC in der Zeiteinheit nicht mehr Dampf durchlassen als das engere Stück AB. Damit das möglich ist, kann der Druck zwischen A und C nicht stetig von p_2 über p_x auf p fallen, sondern er fällt zwischen A und B rascher, dann zwischen B und C langsamer. Und zwar müssen, wie aus weiter unten gegebenen Ausführungen hervorgeht, die Proportionen gelten:

$$\operatorname{tg}\beta : \operatorname{tg}\gamma = r^2 : R^2 \text{ und}$$

$$\operatorname{tg}\alpha : \operatorname{tg}\gamma = \left(AB + BC \cdot \frac{r^2}{R^2}\right) : AB.$$

wobei r der Radius des engen, R der Radius des weiten Abschnitts ist[1]). Nach diesen Proportionen ist die Fig. 2 konstruiert.

Während demnach die Diffusionsgeschwindigkeit bei der einfachen Röhre A B proportional ist der Tangente von α, ist sie bei dem System A B C proportional der Tangente von γ. Es ist also klar, daß durch die Einsenkung einer Spaltöffnung der Widerstand für den Austritt des Wasserdampfs unter allen Umständen vergrößert und damit die Transpiration herabgesetzt wird.

Ebenso wie die Einsenkung muß natürlich die Emporwölbung eines Walles um die Spaltöffnung wirken. Haberlandt ist aber der Meinung, auch durch Erweiterung des Vorhofs der Spaltöffnung komme eine ähnliche Wirkung zustande, wie durch die Einsenkung des ganzen Apparats. Tatsächlich ist der Effekt der umgekehrte, weil bei gleicher Länge der wenn auch nur stellenweise weitere Kanal einen geringeren Widerstand bietet als der engere. Z. B. wird die Spaltöffnung der nach Haberlandt besser geschützten Oberseite des Blattes von Plantago maior (pag. 411, Fig. 170) mehr transpirieren als die der Unterseite. Ebenso besteht die xerophile Ausstattung des Spaltöffnungsapparates von Cypripedium venustum (Haberlandt, pag. 908, Fig. 166) nicht in der Erweiterung des Vorhofes, wie Haberlandt meint, sondern in der Verlängerung des Porus durch die mächtig entwickelten Außenleisten. Die Diffusion wäre in noch viel höherem Maße deprimiert, wenn diese Leisten dicker wären und nur einen schmalen Spalt anstatt des weiten Vorhofs zwischen sich ließen.

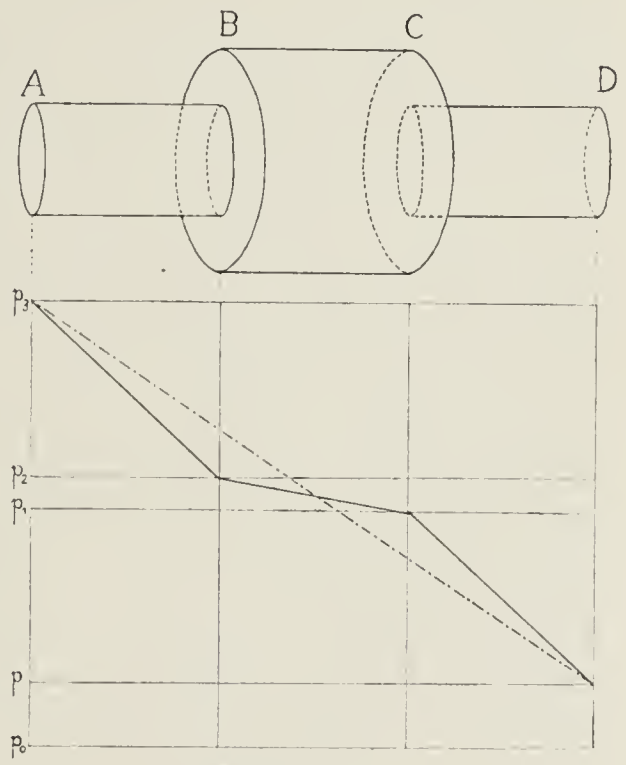

Fig. 3.

Der Fall von Plantago ist in dem Diagramm Fig. 3 veranschaulicht. Hätte die Röhre AD überall den gleichen kleinen Radius r, so würde der Druck zwischen A und D stetig von p_3 auf p fallen, was durch die gestrichelte Gerade dargestellt ist. Ist aber auf der Strecke B C der Radius $R = 2\,r$ anstatt r, so wird das Gefälle ungleichmäßig. In dem ersten Abschnitt rascher Abfall von p_3 auf p_2, in dem weiten Mittel-

1) Dabei ist die Bildung der „Kuppe“ (vgl. unten pag. 465) an der Grenze zwischen der engen und der weiten Röhre der Einfachheit wegen vernachlässigt.

stück langsamerer Abfall von p_2 auf p_1, in dem Endabschnitt wieder das gleiche Gefälle wie im ersten Teil. Fassen wir also z. B. den Endabschnitt CD ins Auge, so finden wir in dem dreigliederigen Röhrensystem das Gefälle zwischen C und D steiler als in der durchweg gleich weiten Röhre. Die Diffusionskapazität des ganzen Systems ist demnach größer als die der einfachen engen Röhre.

Mit der Längsschnittform des Porus, die in den geschilderten Einzelfällen von Haberlandt nicht ganz richtig gedeutet wird, hat sich schon früher Schwendener beschäftigt, ohne zu einem abschließenden Urteil zu kommen. Er schreibt (1881, pag. 861): „Völlig unerklärt bleibt die eigentümliche Querschnittform der Verdickungsleisten, ich meine speziell . . . . die Hörnchen des Querschnittes. Daß der nächstliegende Zweck dieser rätselhaften Formen in der Herstellung von Hohlräumen, des Vor- und Hinterhofs, liegt, welche auch in geschlossenem Zustand Luft führen, ist wohl nicht zu bezweifeln; aber wozu diese Luft?“ Dieses Fragezeichen läßt Schwendener stehen[1]). Doch weist er darauf hin, daß große Vorhöfe dieselbe physiologische Bedeutung haben müssen wie die „äußeren Atemhöhlen“, die von benachbarten Epidermiszellen über den eigentlichen Spaltöffnungen gebildet werden, mit anderen Worten, daß die Bildung großer Vorhöfe dieselbe Bedeutung hat wie die Einsenkung der Schließzellen.

Nach den eben bei der Besprechung von Plantago gegebenen Ausführungen liegen die physikalischen Konsequenzen der Porusform klar. Die Diffusionskapazität einer Spaltöffnung ist nicht gleich der einer geradwandigen Röhre von einem Querschnitt gleich der Weite der Zentralspalte, sondern größer. Sie ist das auch dann, wenn Eisodial- und Opisthialöffnung nicht weiter sind als die Zentralspalte; weil die weiten Räume des Vor- und Hinterhofs der Diffusion einen, auf die Längeneinheit bezogen, geringeren Widerstand entgegensetzen als die genannten engeren Teile des Porus. Wenn irgendwo, an der Zentralspalte, an der Eisodial- oder an der Opisthialöffnung, vollkommen dichter Schluß eintritt, ist die Sistierung der stomataren Diffusion vollständig. Die Öffnungsweite an den drei genannten Stellen braucht aber nur einen geringen Betrag zu erreichen, um schon eine verhältnismäßig bedeutende Größe der Diffusionskapazität des ganzen Apparates zu gewährleisten. Wenn aber, wie es ja häufig der Fall ist, Eisodial- und Opisthialöffnung bei vollkommenem Schluß der Zentralspalte weit geöffnet bleiben, so genügt vollends eine unbedeutende Öffnungsweite der Zentralspalte, um eine beträchtliche Transpiration zu erlauben.

1) Ebenso Holtermann, 1909, pag. 89.

Es liegen also hier Einrichtungen vor, die eine Steigerung der Transpiration über ein Mindestmaß gestatten, das durch einen geringen Mehraufwand von Membransubstanz oder durch eine unbedeutende Vergrößerung des Lumens der Schließzellen leicht festzuhalten wäre. Solche Wirkungen konnten natürlich leicht übersehen werden von Forschern, die einmal von der physiologischen Nutzlosigkeit der Transpiration überzeugt sind und zweitens jedes Detail der Gestaltung mit äußerster Konsequenz sub specie opportuni betrachten.

Daß die in Frage stehenden Einrichtungen durch Begünstigung des Gaswechsels, vor allem der Aufnahme von CO_2, der Pflanze nützen können, ist nicht von der Hand zu weisen. Und was den Spaltenschluß betrifft, so müssen wir wohl annehmen, daß dieser bei der gegebenen Form der Schließzellen vollständiger hergestellt werden kann, als wenn die Schließzellen sich mit ganzer Fläche aneinander legen würden. In diesem angenommenen Fall könnte es leicht eintreten, daß die wenig elastischen Partien am Außen- oder Innenrand, die einen vollkommenen Schluß herzustellen nicht imstande wären, aufeinander treffen würden, noch bevor die wirksamsten Teile, die an das Zellumen grenzenden Mittelzonen der Membranen, sich aufeinander gelegt hätten.

Im Vorübergehen sei hier noch auf einen Fall hingewiesen, der zu unserem Thema einige Beziehung hat. Bei Besprechung der Atemöffnungen von Fegatella conica schreibt Haberlandt (pag. 414): „Die unmittelbar unter der Atemöffnung gelegenen Zellen sind zu farblosen, schnabelartigen Fortsätzen ausgezogen, deren Funktion noch unbekannt ist. Wenn Kamerling diese Zellen als „Verdunstungsapparate“ bezeichnet, so ist dies bloß eine diskutierbare Vermutung.“ Nun hat Kamerling (1897, pag. 47) exakt nachgewiesen, daß in diesen „Schnabelzellen“ energische Transpiration stattfindet. Daß die Transpiration an den langen Zellen mit ihrer bedeutenden Oberfläche stärker ausfallen muß, als sie an kurzen, abgerundeten Zellen wäre, wie bei anderen Marchantiaceen, läßt sich nicht bezweifeln. Es wird deshalb auch nicht leicht jemand bestreiten können, daß die physiologische Anatomie wenige so gut begründete Lehrsätze hat wie diese Kamerlingsche Deutung; falls mit dem Wort Verdunstungsapparat nur die schlichte Feststellung der Tatsache, der Transpirationssteigerung, gegeben werden soll, ohne jedes Urteil über die Zweckmäßigkeit; die würde ja von jedem geleugnet, der in der Transpiration ein notwendiges Übel sieht.

Ebenso steht es mit einer Bemerkung von Volkens. Er teilt mit (1887, pag. 51), daß bei der Wüstenpflanze Echinopus spinosus die Blätter teilweise dicht filzig behaart sind und daß die Spaltöffnungen

auf den kahlen Teilen der Lamina „ziemlich tief eingesenkt, die übrigen unter dem Haarfilz auf einem Ringwall über das Niveau der Fläche hervorragend“ erscheinen; das letztere kommt bekanntlich bei stark behaarten Blättern nicht selten vor. Diese Beobachtung erfährt folgende Interpretation: „Bisher sind emporgezogene Spaltöffnungen hauptsächlich von Schattenpflanzen beschrieben worden und hat man gemeint, die Einrichtung ziele auf eine Erhöhung der Transpiration. Halte ich es nun für wenig wahrscheinlich, daß irgend einer Pflanze überhaupt an ausgiebiger Verdunstung etwas gelegen sein sollte, geschweige denn, daß besondere anatomische Strukturen dafür geschaffen würden, so zeigt es sich an dem Vorkommen jener Stomata auch bei Wüstenpflanzen, wie wenig Berechtigung obige Annahme haben kann. Vielleicht ist es das Lichtbedürfnis der Schließzellen, welches unter Umständen ihre bessere Exponierung verlangt.“

Das ist ein klassisches Beispiel für eine sehr beliebte Betrachtungsweise, zu der sich die vorliegende Studie schon in der Einleitung ausdrücklich in Gegensatz stellt. Die Frage nach dem Wozu spielt mitunter nicht die Rolle eines Wegweisers zur Auffindung des Wie, sondern sie versperrt den geraden Blick auf das Gegebene, das Phänomen. Das erste Ziel einer Forschungsrichtung, die den Namen physiologisch nicht mit Unrecht tragen will, ist die Aufdeckung der physiologischen, alias physikalischen (im weitesten Sinn) Zusammenhänge. Ist dann das Phänomen klar gelegt, dann kann natürlich auch die Zweckmäßigkeit diskutiert werden; doch pflegen wir das nicht mehr Physiologie, sondern Ökologie zu nennen.

Nun ist in unserem Fall eine transpirationsfördernde Wirkung der Emporhebung absolut sicher; in Rinnen oder Krypten oder unter einer dichten Haardecke liegende Stomata transpirieren um so weniger, je weiter sie von der freien Atmosphäre entfernt sind. Werden die Stomata also der Oberfläche näher gerückt, so werden die Hindernisse, die der Dampfbewegung entgegenstehen, vermindert. Ob die Pflanze von diesem merkwürdigen Kompromiß, erst Tieflegung und dann Hochhebung, einen Nutzen hat, ist schwer einzusehen, oder wie Haberlandt sich ausdrückt (pag. 417), es „läßt sich kaum ein plausibler Grund dafür angeben“. Benecke (1892, Sp. 570/71) spricht die Hypothese aus, „daß die hohe Lage der Schließzellen ... eine mechanische Bedeutung hat für das Spiel der Spaltöffnung“, doch sagt er das „mit allem Vorbehalt“.

Außerdem ist daran zu denken, daß die Aufnahme von Kohlensäure ins Blatt durch Modifikationen der Oberflächengestaltung im selben

Sinn beeinflußt wird wie die Dampfabgabe (vgl. unten p. 539); aber die Hebung der Schließzellen kann die Assimilation doch kaum fördern, weil die Sockel, auf denen die Stomata sitzen, keine chlorophyllführenden Zellen einzuschließen pflegen. Die einzige bis jetzt sicher bekannte Leistung — daß noch eine andere aufgefunden wird, ist natürlich nicht ausgeschlossen — bleibt also die Beförderung der Transpiration. Daß das unter allen Umständen nutzlos ist, wie Schwendener und seine Schule wollen, ist noch keineswegs ausgemacht. Aber wenn auch, so bleibt die Tatsache der Transpirationssteigerung bestehen. Und wir bemühen uns doch, die Daseinsbedingungen einer Pflanze in ihrer Gesamtheit, nicht eine Auswahl der günstigen, kennen zu lernen.

Bei gewissen Restionaceen vom Kap hat Pfitzer (1870) beobachtet, daß die Atemhöhlen lange, seitlich vollkommen geschlossene, nur im unteren Teil durch Interzellularen nach innen sich öffnende Räume darstellen und daß die Wände, die die Atemhöhlen begrenzen, eine deutliche Cuticula besitzen (Figuren vgl. unten p. 532). Die Deutung, die Pfitzer dieser Einrichtung gegeben hat, ist ebenso wie die für die eingesenkten Spaltöffnungen einwandfrei, wenn sie auch den springenden Punkt nicht klar hervorhebt. Pfitzer schreibt (pag. 580): Die Cuticularisierung der Atemhöhle „muß zur Folge haben, daß die Seitenwände der Atemhöhle selbst irgend erhebliche Mengen von Wasser nicht verdunsten können. . . . Es ist zwar sicher, daß die verdunstende Fläche von den Wandungen aller Zwischenzellräumen einer Pflanze gebildet wird, und diese Größe wird durch das Vorhandensein der Schutzzellen nicht so sehr bedeutend vermindert. . . . Wohl aber wird durch den beschriebenen Bau der Umfang der Öffnung wesentlich verkleinert, durch welche die Zwischenzellräume mit der Atemhöhle und der Atmosphäre in Verbindung stehen."

Während z. B. Tschirch, Haberlandt, Burgerstein sich auf eine Motivierung der Bezeichnung „Schutzzellen" gar nicht einlassen, ersetzt Gilg (1891), der die anatomischen Verhältnisse der Restionaceen an umfangreicherem Material studiert hat, die Pfitzer'sche Auffassung durch eine wahrscheinlich nicht zutreffende Deutung. Er ignoriert nämlich das wesentlichste Moment, die Wirkung der Cuticularisierung der „Schutzzellen", die er allerdings „schwach cuticularisiert" nennt (pag. 563), und meint (pag. 565): „Bei dem Passieren dieser widerstandsfähigen, wasserreichen Zellen kann sich die atmosphärische Luft, welche ja auch hier nur allmählich zuströmen kann, mit Wasserdämpfen sättigen, so daß sie ihre austrocknende und dadurch schädigende Wirkung auf die grünen Zellen verliert", und ganz ähnlich an verschiedenen

anderen Stellen (pag. 564, 566). Gilg glaubt demnach, daß die Transpiration im ganzen durch die Schutzzellen nicht vermindert wird. Das ist aber bei der Beschaffenheit der betreffenden Zellmembranen nicht wahrscheinlich. Und eine Vergrößerung des Abstandes zwischen dem Chlorophyllparenchym und der ganz trockenen Außenluft wird auch so erreicht. Die „Schutzzellen" verdienen ihren Namen also wohl deshalb, weil sie cuticularisierte Wände haben und selbst, nehmen wir der Einfachheit wegen an, gar nicht transpirieren. Die Atemhöhle wird nur auf ihrem Grund, da wo ihre Spalten sich gegen das transpirierende Assimilationsgewebe öffnen, gesättigten Dampf enthalten, unter den Schließzellen wird die Spannung des Dampfs schon geringer sein. Der Dampf, der vom Grund nach außen strömt, hat also zunächst den Widerstand des langen Kanals der Atemhöhle und dann erst den des Porus zu überwinden, und infolgedessen muß die Wasserabgabe des ganzen Organs geringer ausfallen als wenn die Atemhöhlen normal gebildet wären.

Sehr wenig überzeugend ist auch die Darstellung, die Volkens (1887, pag. 50) von ähnlichen Einrichtungen bei afrikanischen Gramineen gibt. Man findet hier nämlich „vielfach die Spaltöffnungen nicht direkt über den assimilierenden Zellen gelagert", sondern über einem „farblosen Gewebe dünnwandiger Zellen, die einander mittelst kleiner, aber zahlreicher Ausbuchtungen berühren." Alle Gase müssen so „ein Gewirr äußerst feiner Interzellularkanälchen . . . . passieren, ihre Bewegung also wird verlangsamt, die feuchte Binnenluft im schnellen Entweichen, die trockene Luft der Atmosphäre im schnellen Zutritt gehemmt." Und die ganze Einrichtung soll „bedeutungsvoll für eine Herabsetzung der stomatären Transpiration" sein.

Nun leuchtet aber ein, daß die Diffusion des Wasserdampfs um kein Haar anders ausfallen würde, wenn dieses Gewebe unter den Atemhöhlen Chlorophyll besäße. Durch ein Gewirr äußerst feiner Kanälchen bewegen sich die Gase bzw. Dämpfe ja überall im Chlorophyllparenchym. Anders wäre es, wenn die Membranen des fraglichen Gewebes selber nicht transpirieren würden. Das ist aber nicht wahrscheinlich. Denn soviel ich bei Sporobolus spicatus sehen kann, nehmen die Wände der farblosen Zellen bei der Behandlung mit Chlorzinkjod keinen anderen Farbton an als die Membranen der Palissaden. Das farblose Gewebe ist demnach kaum etwas anderes als ein Wassergewebe, worauf Volkens selbst hinweist. Daß es Interzellularen besitzt, was Volkens als für ein Wassergewebe auffallend hervorhebt, ist nur eine

notwendige Konsequenz der Lage dieses Gewebes zwischen den Spaltöffnungen und dem Assimilationssystem.

Während also für diese Gramineen das Vorkommen von Einrichtungen, die mit den Schutzzellen der Restionaceen funktionelle Verwandtschaft haben, in Abrede gestellt werden muß, finden sich vollkommen übereinstimmende Strukturen bei den Cactaceen. Vöchting (1873, pag. 381) hat zum erstenmal darauf hingewiesen, daß bei vielen Cacteen die Atemhöhlen in ihrem äußeren Teil von auffallend dickwandigen Hypodermzellen begrenzt sind. Und, was für unsere Betrachtung wichtig ist, er bemerkt dazu: „Die Cuticula . . . . überzieht die Atemhöhle im Bereich des Hypoderma; an den Wänden der diese auskleidenden parenchymatischen inneren Zellen hört sie auf.“ Benecke (1892, Sp. 588) hat dann versucht, die biologische Bedeutung dieser Strukturen zu ermitteln und findet eine ihrer Funktionen darin, daß sie „vielleicht... als Schutz gegen allzu starke Wasserdampfabgabe zu dienen“ haben. Demgegenüber bemerkt Westermaier (1899, pag. 70): „Ich glaube nicht, daß Benecke's Vermutung zutrifft . . . denn schroff beim grünen Gewebe hört die Verdickung auch dann auf, wenn nur ein ganz niedriger Ring vorhanden, d. h. ein sehr schmales Wandstück verdickt ist.“

Die Einrichtung wird aber nach dem, was oben für die Restionaceen auseinandergesetzt ist, doch in dem von Benecke angenommenen Sinn wirken. Allerdings weniger infolge der Verdickung der Wand, die alle Autoren bis jetzt allein beschäftigt hat, als infolge der Cuticularisierung. Die mechanische Verstärkung mag die Funktion haben, die Westermaier ihr zuschreibt; er denkt an einen Schutz gegen Verzerrung, der den Schließzellen bei Kollaps des welkenden Hautgewebes gewährleistet werden soll.

Daß die erwähnten Einrichtungen bei Xerophyten eine weite Verbreitung besitzen, daß also die von Pfitzer erkannte, physikalisch notwendige Wirkung dieser Modifikationen des Spaltöffnungsapparats bei vielen Pflanzen ökologisch ausgewertet wird, das ist seit der ersten vergleichenden Zusammenstellung, die Tschirch gegeben hat, oft und oft bestätigt worden. Aber man hat sich bisher mit der prinzipiellen Erkenntnis begnügt, ohne nach der Ausgiebigkeit dieser Schutzmittel, also etwa nach dem quantitativen Verhältnis zwischen den Leistungen einer gewöhnlichen und einer um einen gewissen Betrag eingesenkten Spaltöffnung zu fragen. Diese Lücke in der physiologischen Anatomie des Spaltöffnungsapparats soll durch die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen ausgefüllt werden.

2. Theorie der xerophilen Spaltöffnungen.

Die Gesetze, die für die Ausgabe von Wasserdampf aus dem Blatt durch die Spaltöffnungen gelten, sind von Brown und Escombe (1900)[1]) entwickelt worden im Anschluß an eine Untersuchung, die hauptsächlich den Assimilationsgaswechsel zum Gegenstand hat. Die stomatare Transpiration ist nach den englischen Forschern als ein Vorgang freier statischer Diffusion aufzufassen. Die Menge des durch einen Spaltöffnungsapparat hinausdiffundierenden Wasserdampfes ist hauptsächlich abhängig von den Dimensionen des Spaltöffnungsporus — und zwar direkt proportional der Querschnittsfläche, umgekehrt proportional der Länge — und von der Differenz zwischen der Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen und der Spannung in der umgebenden Atmosphäre; der Koëffizient der Diffusion von Wasserdampf in Luft ändert sich außerdem noch mit der Temperatur, aber unbeträchtlich. Danach wäre die Diffusion durch einen gegebenen Spaltöffnungsapparat zu berechnen nach der Formel

$$\text{Diff.} = k \frac{(p_2 - p_0)\,A}{l},$$

wobei bedeutet: k den Diffusionskoëffizienten; p_2 die Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen, also den Druck des gesättigten Dampfes bei der gegebenen Temperatur, p_0 den Dampfdruck in der umgebenden Luft; l die Länge des Porus, also die Höhe der Schließzellen am Spalt; A die Querschnittsfläche des Porus, wobei dieser als eine geradwandige Röhre von ungefähr elliptischem Querschnitt angenommen ist.

So einfach wäre die Formel, wenn an der inneren Mündung des Porus der Wasserdampf noch seine maximale Spannung hätte; daß an der äußeren Öffnung augenblicklich der minimale Wert p_0 erreicht wird, gilt für mäßig bewegte Luft. Aber an der inneren Grenze des Porus ist in Wirklichkeit die Spannung des Wasserdampfes schon geringer als unmittelbar über den transpirierenden Membranen der Mesophyllzellen. Schon innerhalb der Atemhöhle fällt die Spannung von p_2 auf einen kleineren Wert p_1; der Spannungsunterschied zwischen den Enden des Porus ist also nicht $p_2 - p_0$, sondern $p_1 - p_0$, also das Spannungsgefälle $\frac{p_1 - p_0}{l}$.

Der Druck p_1 ist unbekannt. Setzen wir aber

$$\frac{p_1 - p_0}{l} = \frac{p_2 - p_0}{l + x},$$

1) In Kürze dargestellt bei Dixon (1909).

so heißt das, die Abdrängung des Spannungsmaximums von der inneren Grenze des Porus hat dieselbe Wirkung, wie wenn der Porus nach innen um eine Größe x verlängert würde; an den Grenzen der Röhre von der Länge $(l + x)$ finden sich die bekannten Spannungen p_2 und p_0, das Gefälle im Porus ist also $\frac{p_2 - p_0}{l + x}$. Vorausgesetzt, daß unter dem Stoma eine weite Atemhöhle sich befindet, hat x den Wert $\frac{r\pi}{4}$ oder 0,786 r, wie Brown und Escombe dartun; r bedeutet den Radius eines Kreises, der gleiche Fläche hat, wie die Ellipse des Röhrenquerschnitts. In bewegter Luft ist also die Diffusion durch den Spaltöffnungsapparat

$$\frac{k\,(p_2 - p_0)\,A}{l + \frac{r\pi}{4}}.$$

Die minimale Dampfspannung p_0 wird unmittelbar an der äußeren Mündung des Porus nur dann erreicht, wenn die trockene strömende Luft fortwährend den ausfließenden Wasserdampf wegwischt. Ist aber die Luft auf der Blattoberfläche vollkommen ruhig, so tritt an der Außenseite des Porus dasselbe ein, was innen, in der vor Luftbewegung geschützten Atemhöhle, unter allen Umständen erfolgt: die für die Größe der Diffusion maßgebende minimale Spannung p_0 wird von der äußeren Grenze des Porus abgedrängt, wie die maximale von der inneren. Der Dampf strömt allerdings nicht in Form einer engen Säule heraus, sondern er breitet sich über der Oberfläche des Blattes nach allen Seiten aus [1]). Diese Bildung einer Kuppe (system of shells of egual density) von feuchter Luft über jeder Spaltöffnung hat die Wirkung, daß das Minimum des Dampfdrucks, entsprechend der augenblicklichen Feuchtigkeit der Atmosphäre, erst auf der Fläche einer Halbkugel von beträchtlichem Radius erreicht wird, die den Porus zum Zentrum hat. Der quantitative Einfluß der äußeren Kuppe auf die Größe der Diffusion ist nach Brown und Escombe derselbe wie der der inneren. Die Kuppe wirkt gerade so, wie wenn der Porus nach außen um die Größe $x = \frac{r\pi}{4}$ verlängert wäre und an der Mündung der so verlängerten Röhre die trockene Luft fortwährend ersetzt, der Wasserdampf entfernt würde. In vollkommen ruhiger Luft berechnet sich also die Diffusion nach der Formel

---

1) Dabei ist vorerst angenommen, daß die betrachtete einzelne Spaltöffnung von den benachbarten nicht beeinflußt wird.

$$\frac{k\ (p_2 - p_0)\ A}{l + \frac{r\pi}{2}}.$$

Die Korrektionsgröße $x = \frac{r\pi}{4}$ ist eben zu der Länge des Porus für bewegte Luft einfach, für ruhige Luft doppelt zu addieren.

So weit führen uns Brown und Escombe. Und jetzt kommen wir zu der Frage, deren Lösung versucht werden soll: Wie wird die durch die eigentliche Spaltöffnung erfolgende Diffusion beeinflußt, wenn der aus dem Porus austretende Wasserdampf sich nicht in die freie Luft, sondern vorerst in einen etwas weiteren, von der freien Atmosphäre noch wohl geschiedenen Raum ergießt, wie es bei den eingesenkten Spaltöffnungen der Fall ist?

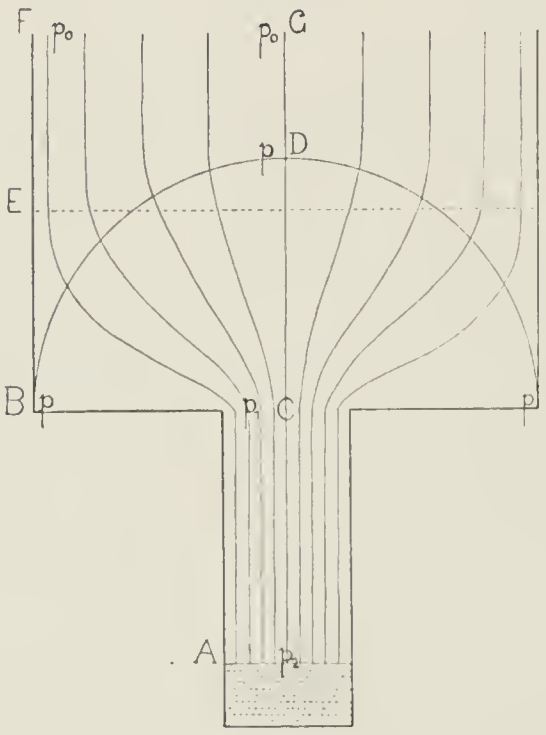

Fig. 4.

Oder in einer Form, daß die Frage dem Experiment zugänglich ist: Wie wird die Diffusionskapazität einer engen Röhre beeinflußt, wenn an die äußere Mündung der engen Röhre eine weitere angesetzt wird, wie der Längsschnitt Fig. 4 darstellt?

Die Röhren seien zylindrisch. Die engere Röhre I habe den Radius r, ihr Boden sei mit Wasser bedeckt, die Entfernung der Wasseroberfläche vom oberen Rand der Röhre sei $AC = l$. Die angesetzte weitere Röhre II habe den Radius $BC = R$ und die Länge $BF = L$.

Denken wir uns zunächst die Röhre I ohne Aufsatz und in bewegter Luft. Die Spannung des Wasserdampfs auf dem Grund der Röhre ist p_2, an der Mündung der Röhre p_0, somit die Diffusion $\frac{k\ (p_2 - p_0)\ r^2\pi}{l}$.

Wird nun der weite Aufsatz II angebracht, so wird die Spannung p_0 bis an den Rand von II hinausgeschoben. An der Mündung von I und auf der ganzen Grundfläche von II herrscht die Spannung p. Das Diffusionsgefälle ist also in I: $\frac{p_2 - p}{l}$, in II: $\frac{p - p_0}{L}$. Durch beide Röhren strömt in der Zeiteinheit gleich viel Dampf, es gilt also die Gleichung:

$$k\ \frac{(p_2 - p)\ r^2\pi}{l} = k\ \frac{(p - p_0)\ R^2\pi}{L}.$$

Daraus berechnet sich der Wert für p gleich $\frac{p_2 \cdot r^2 L}{R^2 l + r^2 L} + \frac{p_0 \cdot R^2 l}{L}$. Wird dieser Wert für p in die Formel $k \frac{(p_2 - p)\, r^2 \pi}{l}$ eingesetzt, so ergibt sich als Maß für die Diffusion: $k \frac{(p_2 - p_0)\, r^2 \pi}{l + \frac{r^2}{R^2} L}$.

Dieselbe Formel läßt sich auch auf einfacherem Wege ableiten. Der Widerstand, den eine Röhre der Diffusion entgegensetzt, ist direkt proportional der Länge, umgekehrt proportional dem Querschnitt. Die Summe der Widerstände der beiden Röhren ist also

$$\frac{l}{r^2 \pi} + \frac{L}{R^2 \pi} = \frac{l + \frac{r^2}{R^2} L}{r^2 \pi}.$$

Und die Diffusion ist umgekehrt proportional dem Widerstand.

In dieser einfachen Weise würde der Widerstand der Aufsatzröhre zu dem der Porusröhre sich addieren, wenn auf dem Grund der weiten Röhre überall dieselbe Spannung p sich fände, also auch an der Mündung der engen Röhre. Das ist aber sicher nicht der Fall. Sondern es bildet sich, geradeso wie in freier Luft, auf dem Grund der Röhre II eine Kuppe von Wasserdampf, d. h. die Flächen gleicher Spannung sind keine Ebenen, sondern gekrümmt. In der Fig. 4 ist angedeutet, wie der Verlauf der Stromlinien ungefähr vorzustellen ist. Und wenn am Rand des Röhrengrundes, bei B, die Spannung p herrscht, so ist sie an der Mündung der Porusröhre, bei C, größer, gleich p_1. In der Mediane der Aufsatzröhre wird die Spannung p erst bei dem Punkt D erreicht sein, der vom Ende der engen Röhre etwa um die Länge des Radius der weiten Röhre entfernt ist. Die Flächen gleicher Spannung sind ja Ellipsoide[1]), doch nähern sie sich in einiger Entfernung von der Mündung immer mehr der Halbkugel. Die Fläche, auf der der Druck p herrscht, wird also annähernd dargestellt durch die Oberfläche einer Halbkugel, die über der Bodenfläche der weiten Röhre errichtet ist. Nach Brown und Escombe erstreckt sich die Wirkung der Kuppenbildung in ruhiger Luft praktisch bis auf eine Entfernung von der Mündung, die etwa gleich dem 10fachen Radius der Mündung ist. Nehmen wir an, dieses Verhältnis sei gegeben, dann bietet der halbkugelige Raum, den wir aus dem weiten Zylinder herausgeschnitten haben, denselben Widerstand wie die Kuppe, die sich in der freien

1) Vgl. Brown und Escombe 1900, oder Dixon.

Luft über der engen Röhre bildet. Bewegte Luft mit dem Dampfdruck p_0 angenommen, hat also der Aufsatz über der Röhre I zunächst die Wirkung, daß die Diffusion so erfolgt, wie in ruhiger Luft, d. h. wie wenn die Röhre I eine Länge von $l + \frac{r\pi}{4}$ hätte, anstatt einer solchen von l.

Dazu kommt aber jetzt noch der Widerstand der weiten Röhre II. Doch nicht der ganzen Röhre von der Länge L und dem Radius R, sondern der Widerstand des Raumes, der nach Abzug der über der Grundfläche errichteten Halbkugel übrig bleibt. Der Widerstand dieses halbkugeligen Raumes ist ja schon als Korrektionsgröße für die Länge der Röhre I in die Rechnung eingeführt. Die Druckdifferenz zwischen der äußeren und der inneren Begrenzung des in Rede stehenden Raumes ist überall $p - p_0$, doch die Länge der Stromlinien verschieden, in der Mediane gleich D G, am Rande länger, gleich B F. Die mittlere Entfernung zwischen der Halbkugel vom Druck p und der Mündung der Röhre II ist, wie mir Dr. Degenhart angibt, $EF = L - \frac{R\pi}{4}$, also das mittlere Gefälle $\frac{p - p_0}{L - \frac{R\pi}{4}}$. Als Weite des Raumes ist überall $R^2\pi$ zu setzen, weil seine Trennung von der halbkugeligen Kuppe nur im Bild existiert.

Die Diffusion durch das ganze System läßt sich also ausdrücken durch

$$\frac{k\ (p - p_0)\ R^2\pi}{L - \frac{R\pi}{4}} \text{ oder durch } \frac{k\ (p_2 - p)\ r^2\pi}{l + \frac{r^2\pi}{4}}.$$

In derselben Weise wie oben auf die Spannungsdifferenz $p_2 - p_0$ und auf die Röhrenweite $r^2\pi$ zurückgeführt, ist die Diffusion proportional dem Ausdruck

$$\frac{k\ (p_2 - p_0)\ r^2\pi}{l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)}.$$

Der Ausdruck unter dem Bruchstrich soll als die „wirksame Länge“ des Systems (effective length bei Brown und Escombe) bezeichnet und in Formeln kurz als λ eingeführt werden. Sind für zwei Systeme die Faktoren des Zählers, nämlich Diffusionskoëffizient, Spannungsdifferenz und Weite der untersten Röhre gleich, und sind λ

und λ_1 die wirksamen Längen, D und D_1 die Diffusionskapazitäten, so gilt die Proportion:

$$D : D_1 = \lambda_1 : \lambda.$$

Für die Zwecke der Untersuchung handelt es sich nur um die Verhältniswerte der Diffusionskapazitäten zweier zu vergleichenden Systeme, in denen die Weite der ersten Röhre gleich ist, und diese Verhältniswerte lassen sich durch Vergleichung der wirksamen Längen gewinnen. Es sollen deshalb im folgenden nur noch die Werte dieser wirksamen Längen λ abgeleitet werden.

In bewegter Luft ist also für das eben betrachtete System

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right).$$

In ruhiger Luft bildet sich über der Röhre II die Kuppe, deren Widerstand gleich $\frac{R\pi}{4 \cdot R^2\pi}$ oder auf r bezogen, $\frac{r^2}{R^2} \cdot \frac{R\pi}{4}$ ist. Es ist also in der Formel dieselbe Korrektionsgröße $\frac{R\pi}{4}$, die von L abgezogen wurde, wieder zu addieren, wodurch sich der einfache Ausdruck

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2} L \text{ ergibt.}$$

Das heißt, in ruhiger Luft addiert sich zu dem Widerstand der Röhre I einfach der Widerstand der Röhre II; die Wirkung der Kuppe über der Mündung der Röhre I bleibt unbeeinflußt. Und zwar wird diese Formel für jedes Verhältnis zwischen R und r gelten, weil sie offenbar auch für den Grenzfall gilt, wo $R = r$ ist.

Denn $1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{r^2}\left(L - \frac{r\pi}{4}\right) = 1 + L.$

Das heißt, der Widerstand der halbkugeligen Dampfkuppe ist für jedes Verhältnis zwischen R und r derselbe, z. B. auch für den Fall, wo $R = r$ ist. Tatsächlich ist die mittlere Länge der parallelen Stromlinien in einer Halbkugel vom Radius r gleich $\frac{r\pi}{4}$, also der Widerstand dieser kleinen, aber dichten Kuppe: $\frac{r\pi}{4\,r^2\pi}$, somit gleich dem von Brown und Escombe für die große ungestörte Kuppe angegebenen Widerstand.

Das zunächst überraschende Ergebnis erklärt sich leicht durch folgende Überlegung. Bei der Kuppenbildung in freier Luft divergieren die Stromlinien sehr stark, es steht also eine sehr ausgedehnte mittlere Querschnittsfläche, wenn ich so sagen darf, zur Verfügung, von

der aber eine bedeutende Länge der Stromlinien untrennbar ist. In einer kleinen Kuppe, wie sie in einem engen Raum sich bildet, sind die Stromlinien kürzer, aber auch viel dichter gedrängt, der verfügbare mittlere Querschnitt kleiner.

In Wirklichkeit hat natürlich die „Kuppe“ gar nicht Halbkugelform, wenn R nicht viel größer ist als r, sondern sie ist abgeplattet. Wenn $R = r$, so ist die Fläche der Kuppe sogar durch eine Ebene ersetzt. Wenn wir also $\frac{r\pi}{4}$ zu 1 addieren und $\frac{R\pi}{4}$ von L subtrahieren, so hat das nur rechnerische Bedeutung, während die in Fig. 4 dargestellten Verhältnisse kaum jemals genau verwirklicht sind.

Wenn $L < \frac{R\pi}{4}$ ist, so wird der Ausdruck $\frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)$ negativ. D. h. der Widerstand eines so niedrigen Aufsatzes ist kleiner als der Widerstand, der durch Kuppenbildung in ruhiger Luft verursacht wird.

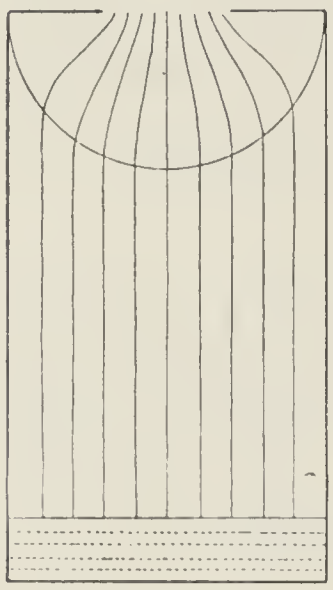

Fig. 5.

Zweiter Fall (Fig. 5). Eine weite Diffusionsröhre ist kombiniert mit einer außen angesetzten engeren, bzw. ist an der äußeren Mündung verschlossen durch ein Diaphragma mit zentraler Durchbohrung.

Die Wirkung eines Diaphragmas mit zahlreichen sehr kleinen Durchbohrungen ist von Brown und Escombe behandelt worden, doch gilt die von ihnen aufgestellte Formel, wie meine Experimente zeigen, nicht für den Fall, wo die Zahl der Durchbohrungen $= 1$ wird und die Weite dieser einzigen Durchbohrung im Vergleich mit der Weite der Röhre verhältnismäßig groß ist.

Der Radius der Diffusionsröhre sei R, die Entfernung der Dampf abgebenden Fläche von der Mündung der Röhre L, der Radius der Durchbohruug im Diaphragma r, die Dicke des Diaphragmas d. Der Widerstand der Röhre ohne Diaphragma ist $\frac{L}{R^2\pi}$. Wird das Diaphragma angebracht, so bildet sich unterhalb desselben die Kuppe, in ruhiger Luft auch oberhalb, und wird noch die Dicke der Platte berücksichtigt, so ergibt sich für den Gesamtwiderstand des Diaphragmas der Ausdruck $\frac{d + \frac{r\pi}{2}}{r^2\pi}$. Der Widerstand des Raumes der inneren Kuppe ist damit, auf r bezogen, in Rechnung gebracht, der Widerstand des von der

weiten Röhre noch übrig bleibenden Raums berechnet sich auf $\frac{L - \frac{R\pi}{4}}{R^2\pi}$, folglich der Widerstand des ganzen Systems auf

$$\frac{L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)}{R^2\pi}.$$

Während in ruhiger Luft die wirksame Länge der Röhre $\lambda = L + \frac{R\pi}{4}$ ist, beträgt also die wirksame Länge des Systems

$$\lambda_1 = L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right).$$

Die Diffusionskapazität des Systems ist demnach, auf die Weite $R^2\pi$ bezogen,

$$D = \frac{R^2\pi}{\lambda_1}.$$

Sie kann aber auch auf die Weite der Durchbohrung im Diaphragma bezogen werden. Wie leicht abzuleiten ist, hat hier die wirksame Länge den Wert

$$\lambda_2 = d + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right),$$

woraus sich für die Diffusionskapazität ergibt:

$$D_1 = \frac{r^2\pi}{\lambda_2}.$$

Und tatsächlich ist $\frac{R^2}{\lambda_1} = \frac{r^2}{\lambda_2}$, also $D = D_1$.

Im Eingang der Untersuchung ist erwähnt, daß Brown und Escombe für den Fall, wo eine enge Diffusionsröhre nach unten in einen weiten dampferfüllten Raum mündet, die wirksame Länge der Röhre:

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4}$$

für die wirksame Länge des ganzen Systems nehmen. Die eben abgeleitete Formel

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)$$

zeigt nun, daß das genau genommen nur dann statthaft ist, wenn $L = \frac{R\pi}{4}$. Ist $L > \frac{R\pi}{4}$, so wird $\lambda > \left(l + \frac{r\pi}{4}\right)$; ist $L < \frac{R\pi}{4}$, so wird auch die Korrektion kleiner als $\frac{r\pi}{4}$.

Dritter Fall (Fig. 6). Der zylindrische Aufsatz ist oben bis auf eine zentrale Durchbohrung vom Radius r_1 geschlossen. Unter diesen Umständen bildet sich im Aufsatz auch hier oben eine Kuppe, ebenso wie im Grund. Der Widerstand der unteren Kuppe ist für jede Weite des Aufsatzes, wie wir wissen, $\frac{r\pi}{4r^2\pi}$, der der oberen Kuppe entsprechend $\frac{r_1\pi}{4r_1^2\pi}$. Damit sind die Widerstände der beiden Halbkugeln über der Grund- und der Deckfläche des Aufsatzzylinders ausgedrückt. Der noch übrig bleibende Raum im Zylinder hat die mittlere Länge $EE_1 = L - \frac{R\pi}{4} - \frac{R\pi}{4} = L - \frac{R\pi}{2}$, seine Weite ist $R^2\pi$, also sein Widerstand $\frac{L - \frac{R\pi}{2}}{R^2\pi}$.

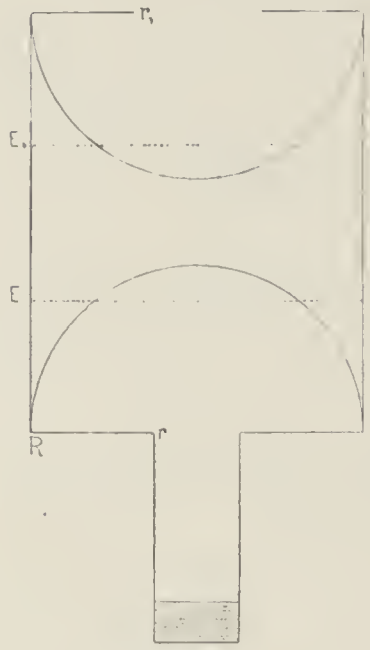

Fig. 6.

Der Widerstand der Durchbohrung im Deckel ist $\frac{d}{r_1^2\pi}$, wenn d die Dicke der Deckplatte darstellt. In ruhiger Luft kommt noch der Widerstand der äußeren Kuppe über dem durchbohrten Deckel gleich $\frac{r_1\pi}{4r_1^2\pi}$ hinzu. Die wirksame Länge des ganzen Systems ist demnach

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{2}\right).$$

Für bewegte Luft, wo die Bildung der äußersten Kuppe unterbleibt, ist

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{4}\right).$$

Zur Probe werde der spezielle Fall betrachtet, wo $R = r_1 = r$. Dafür ergibt sich aus der Formel der erwartete Ausdruck:

$$l + \frac{r\pi}{4} + L - \frac{r\pi}{2} + d + \frac{r\pi}{4} = l + L + d.$$

Ist $L < \frac{R\pi}{2}$, so daß die halbkugeligen Kuppen über der Grundfläche und dem Diaphragma interferieren, so wird der Ausdruck $\frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right)$ negativ.

Vierter Fall (Fig. 7—10). Die zylindrische Röhre ist kombiniert mit einem kegelförmigen Aufsatz.

Unter verschiedenen Formeln, die für den Widerstand eines Kegelstumpfs versuchsweise aufgestellt wurden, kommt den Resultaten der Experimente die am nächsten, in der angenommen ist, daß der Widerstand direkt proportional ist der Länge der Achse und umgekehrt proportional dem Produkt aus den Radien der beiden Grundflächen. Dem Radius beim Zylinder entspricht also beim Kegelstumpf das geometrische Mittel aus den Radien der Grundflächen, $\sqrt{R \cdot R_1}$.

Fall A (Fig. 7). Die breite Grundfläche des Kegels schließt an die enge zylindrische Röhre an, die enge Öffnung des Kegelstumpfs mündet nach außen. Die Länge des Zylinders ist wieder l, sein Radius r; der Radius der Grundfläche des Kegels ist R, der Radius der Außenmündung R_1, die Länge der Kegelachse L.

Über der Grundfläche des konischen Aufsatzes und ebenso unter seiner Mündung ist Kuppenbildung anzunehmen. Diese Kuppen können aber nicht die Form einer Halbkugel haben, sondern müssen abgeplattet

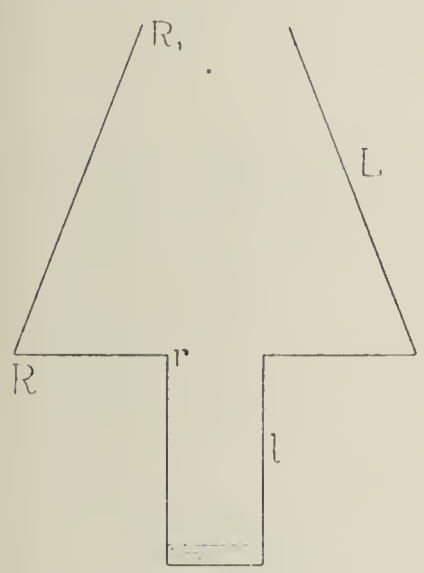

Fig. 7.

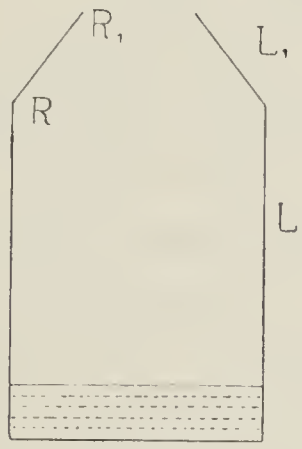

Fig. 8.

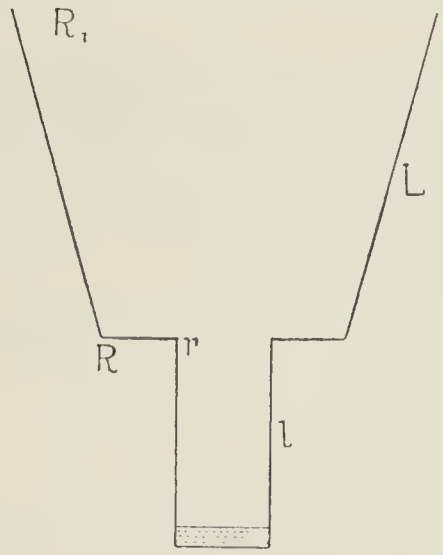

Fig. 9.

sein. Eine genauere Untersuchung verdanke ich Dr. Degenhart. Er nimmt als Radius der Kugel, deren die Kegelwand berührende Haube die untere Kuppe darstellt, $\frac{R}{\sin \alpha}$, als Radius der oberen Kuppe entsprechend $\frac{r^1}{\sin \alpha}$, wenn α der Winkel zwischen der Grundfläche des Kegels und dem Kegelmantel ist. Die Berechnung des zwischen den beiden flachen Kuppen liegenden Raums bietet aber sehr bedeutende Schwierigkeiten. Und anstatt eine immerhin noch recht komplizierte Näherungsformel zu verwenden, berechne ich den Widerstand des Kegelstumpfs als den Widerstand eines Zylinders, dessen Radius gleich dem geometrischen Mittel aus den Radien der Grundflächen des Kegelstumpfs ist. Dazu kommt dann noch die Kuppe über der Außenmündung. Die wirksame Länge des Systems ist dann in ruhiger Luft

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R \cdot R_1} \cdot \left(L - \frac{\pi}{4} \sqrt{R \cdot R_1} \right) + \frac{r^2}{{R_1}^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4}.$$

In bewegter Luft fällt das letzte Glied der Summe weg.

B (Fig. 8). Der aufgesetzte Kegelstumpf hat an seinem unteren, weiteren Ende denselben Radius R wie der Zylinder. Der kleinere Radius der Außenmündung ist R_1, die Länge des konischen Aufsatzes ist L_1. Dann ist in ruhiger Luft

$$\lambda = L + \frac{R^2}{R \cdot R_1} \cdot L_1 + \frac{R^2}{{R_1}^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4},$$

und in bewegter Luft

$$\lambda = L + \frac{R^2}{R \cdot R_1} \cdot L_1.$$

C (Fig. 9). Der Kegelstumpf erweitert sich nach außen. Das untere, engere Ende ist weiter als der Zylinder. In ruhiger Luft ist

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R \cdot R_1} \left(L - \frac{\pi}{4} \sqrt{R R_1} \right) + \frac{r^2}{{R_1}^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4};$$

in bewegter Luft fällt das letzte Glied.

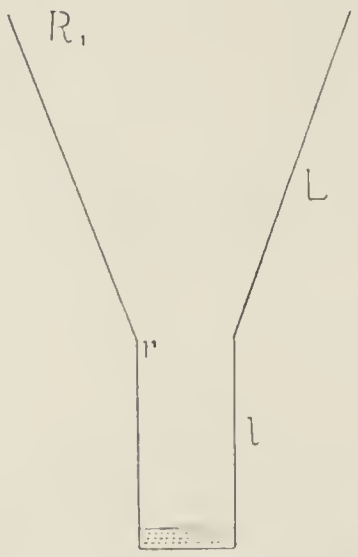

Fig. 10.

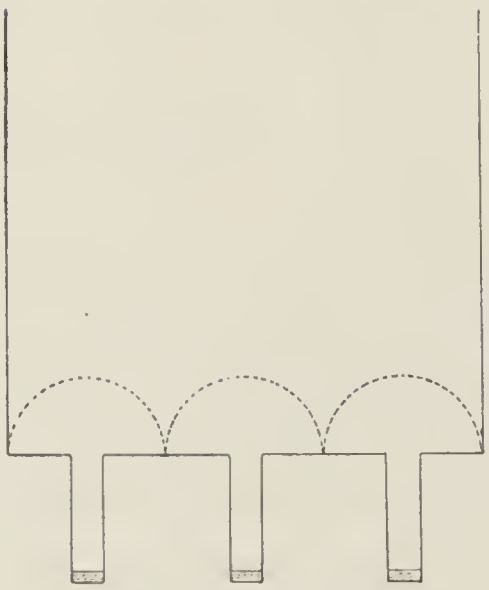
Fig. 11.

D (Fig. 10). Der Kegelstumpf erweitert sich nach außen, und dabei ist R = r, d. h. das System: Zylinder + Kegel hat die Form eines einfachen Trichters. Die Anfänge der Kuppenbildung an der Grenze zwischen Zylinder und Kegel werden vernachlässigt, an der äußeren weiten Mündung des Kegels kann sich nach innen keine Kuppe bilden, es erhält also die wirksame Länge für ruhige Luft den Wert

$$\lambda = 1 + \frac{r^2}{r \cdot R_1} \cdot L + \frac{r^2}{{R_1}^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4}.$$

In bewegter Luft fällt das letzte Glied.

Die Formeln 4A—4D stimmen am ehesten für Kegelformen, die sich dem Zylinder nähern, sie stimmen schlecht für Kegel mit großem Öffnungswinkel.

Fünfter Fall (Fig. 11). Mehrere enge Röhren münden gemeinsam in eine weite Aufsatzröhre, wie etwa bei Nerium zahlreiche Spaltöffnungen in eine Krypte münden.

Nehmen wir eine größere Zahl n von engen Röhren an, die die Länge l und den Radius r haben, dann ist die Diffusion durch den ganzen Röhrenkomplex in bewegter Luft

$$\frac{n \cdot r^2 \pi}{l}.$$

A (Fig. 11). Wird nun auf die Platte, die die Mündungen der Röhren verbindet, eine weite zylindrische Röhre von der Länge L und dem Radius R aufgesetzt, so wird die Diffusionskapazität des Systems, wenn wir an L keine Korrektion für die kleinen Kuppen anbringen, heruntergedrückt auf

$$\frac{n \cdot r^2 \pi}{l + \frac{r\pi}{4} + \frac{n\, r^2}{R^2} \cdot L.}$$

Oder, auf die einzelne enge Röhre bezogen: die wirksame Länge, die ohne den Aufsatz $\lambda = l$ beträgt, steigt durch den Aufsatz auf

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{n\, r^2}{R^2} \cdot L.$$

B. Der Aufsatz hat die Form eines Kegelstumpfes, der sich nach außen verengt. Der Radius der Grundfläche sei R, der der Außenmündung R_1, die Länge L, dann ist der Widerstand des Kegelstumpfes $\frac{L}{R \cdot R_1}$, und die wirksame Länge des ganzen Systems ist

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{n\, r^2}{R \cdot R_1} \cdot L.$$

Für spätere Verweisung seien die Formeln für die verschiedenen Fälle noch einmal zusammen aufgeführt. Bei der Ableitung der Formeln war bis jetzt angenommen, daß der Boden der Diffusionsröhre selbst von der verdampfenden Flüssigkeit bedeckt sei. Bei den Spaltöffnungen und ebenso in den bald zu beschreibenden Experimenten (mit Ausnahme von 6) öffnet sich aber die Röhre vom Radius r nach unten in einen dampferfüllten Raum, so daß sich auch hier die Kuppe bildet. Dieser Faktor ist bei den Formeln 3—7 noch eingeführt, d. h. l ist ersetzt durch $l + \frac{r\pi}{4}$. a ist der Wert für ruhige, b der für bewegte Luft.

1. Einfache Röhre, deren Boden mit Flüssigkeit bedeckt ist.

   a) $\lambda = L + \frac{R\pi}{4}$.

   b) $\lambda = L$.

2. Röhre mit einfach durchbohrtem Diaphragma an der Mündung.

a) $\lambda = L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)$.

b) $\lambda = L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{4}\right)$.

3. Kanal über einer die Flüssigkeit enthaltenden weiten Kammer.

a) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2}$.

b) $\lambda = l + \frac{r\pi}{4}$.

4. Kanal über einer Kammer, mit weitem zylindrischem, oben offenem Aufsatz.

a) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2} \cdot L$.

b) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)$.

5. Kanal über einer Kammer, mit weitem zylindrischem, oben bis auf eine zentrale Öffnung bedecktem Aufsatz.

a) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{2}\right)$.

b) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{4}\right)$.

6. Kanal über einer Kammer, mit einem weiten konischen, nach oben verengten Aufsatz.

a) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}\left(L - \frac{\pi}{4}\sqrt{R \cdot R_1}\right) + \frac{r^2}{r_1} \cdot \frac{\pi}{4}$.

b) $\lambda = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}\left(L - \frac{\pi}{4}\sqrt{R \cdot R_1}\right)$.

7. Kanal über einer Kammer, mit einem konischen, nach außen erweiterten Aufsatz zu einem Trichter verbunden.

a) $\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r}{R} \cdot L + \frac{r^2}{R} \cdot \frac{\pi}{4}$.

b) $\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r}{R} \cdot L$.

3. Experimente zum Problem der eingesenkten Spaltöffnungen.

Um experimentelle Daten für die Prüfung der theoretisch abgeleiteten Formeln zu erhalten, wurden einfache Modelle gewöhnlicher und eingesenkter Spaltöffnungen hergestellt (Fig. 12 u. 13). Auf zwei zylindrische Glasschalen von 68 mm lichtem Durchmesser und 40 mm

Höhe wurden dicht anschließende Deckel aus dünnem Messingblech aufgesetzt, deren überfallender Rand mit geschmolzenem Paraffin oder mit Plastilin gedichtet wurde. Die Deckel hatten in der Mitte eine kreisrunde Öffnung von 10 mm Durchmesser, und hier war eine gleich weite, 36 mm lange Röhre aufgelötet. Die Röhre trug am oberen Ende wieder eine zentral durchbohrte Blechscheibe von 70 mm Durchmesser. Wurden nun in die beiden Glasschalen etwa 40 ccm destill. Wasser eingegossen, so daß das Wasser einige Millimeter hoch den Boden bedeckte, so stellte der Schalenraum bis zum Blechdeckel die Atemhöhle einer Spaltöffnung dar, die Röhre den Porus und die obere Platte die Oberfläche des Blattes. Die beiden Schalen kamen in diesem Zustand, gleich weit von einem mit trockenem Chlorkalzium gefüllten flachen Gefäß entfernt, unter eine 40 cm hohe und 28 cm weite Glas-

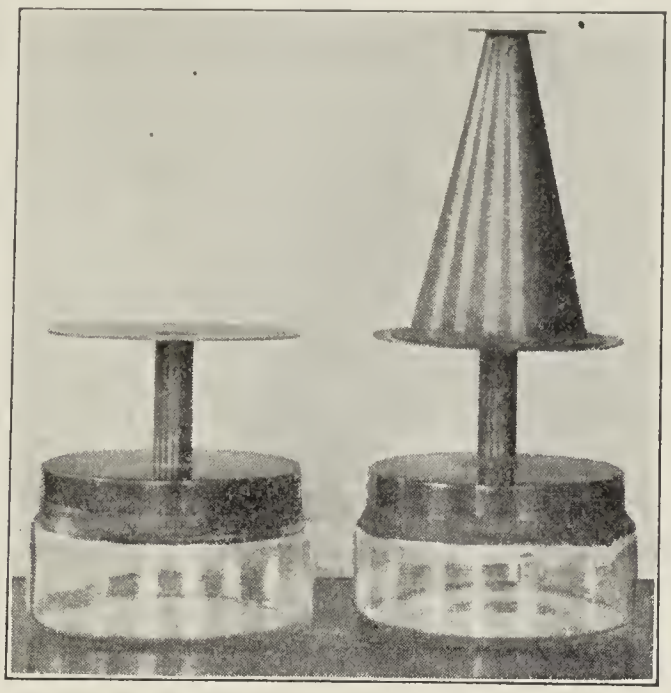

Fig. 12. Die beiden als Modelle dienenden Schalen mit ihren Deckeln, die eine mit dem konischen Aufsatz.

glocke, die mit Plastilin luftdicht auf eine Glasplatte aufgesetzt wurde. In dem trockenen Luftraum fand ziemlich ausgiebige Diffusion von

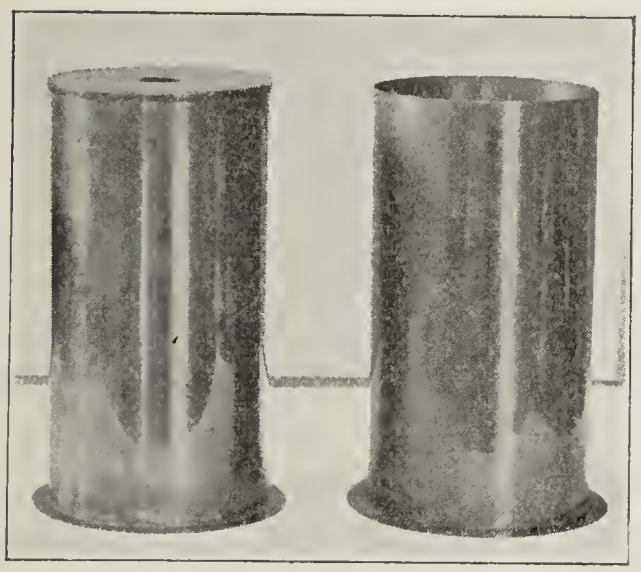

Fig. 13.

Fig. 13 *a*.

Fig. 13. Rechts der zylindrische, oben offene Aufsatz I, links der zylindrische, mit durchbohrtem Deckel versehene Aufsatz II.
Fig. 13 *a*. Zylinderglas mit durchbohrtem Deckel.

Wasserdampf statt, und der Gewichtsverlust der beiden Apparate wurde in Zwischenräumen von 2—3 Tagen mit Hilfe einer Präzisionswage

bestimmt. Durch mehrere Wägungen wurde das Verhältnis der „Transpiration“ der beiden „Spaltöffnungsapparate“ ermittelt, dann wurde das eine Modell in eine „eingesenkte Spaltöffnung“ verwandelt, indem auf die obere Platte Blechhülsen von verschiedener Form luftdicht aufgesetzt wurden.

Aufsatz I (Fig. 13 rechts) ist ein oben offener Zylinder, dessen Radius 26,5 mm, dessen Länge 101 mm.

Aufsatz II (Fig. 13 links) ist ein Zylinder von 26,5 mm Radius, 103 mm Länge, oben mit einem Deckel, der ein zentrales Loch von 5,4 mm Radius besitzt.

Aufsatz III (Fig. 12) hat die Form eines Kegelstumpfs; die Radien der Grundflächen sind 24,5 und 5 mm, die Länge 84 mm.

Der umgebogene Rand der Hülsen wurde direkt auf die obere Platte der Apparate gesetzt und dann eine dünne Plastilinschicht über den Hülsenrand und den vorstehenden Saum der Platte geklebt. Der andere Apparat blieb unverändert, doch wurde er auf einen Untersatz gestellt, so daß die äußeren Mündungen der beiden Modelle wieder in gleiche Höhe und in gleiche Entfernung von dem Chlorkalzium kamen. Wurde jetzt wieder das Verhältnis der Gewichtsverluste bestimmt, so ließ sich durch Vergleichung dieses mit dem vorher erhaltenen Resultat die Depression berechnen, die die Diffusionskapazität des einen Apparates durch das Anbringen des Aufsatzes, also die Spaltöffnung durch die Einsenkung, erlitt. Weil die beiden Apparate jedem Wechsel der äußeren Bedingungen, hauptsächlich der Temperatur, wohl in gleicher Weise unterworfen waren und immer nur das Verhältnis der Diffusionen berücksichtigt wurde, war eine Konstanthaltung der Temperatur überflüssig.

In der Mehrzahl der Versuche wurde anstelle von Wasser absoluter Alkohol verwendet, der rascheren Verdampfung wegen. Die Apparate kamen in einen Schrank oder oben auf einen Schrank zu stehen. Die Blechdeckel wurden ebenso wie die Aufsätze mit Plastilin gedichtet. Ein Vorversuch ergab, daß Plastilin, wie zu erwarten, für Alkoholdampf nicht absolut undurchlässig ist. Ein 28 mm weites, teilweise mit Alkohol gefülltes Zylinderglas wurde mit einer dünnen Plastilindecke verschlossen und verlor trotzdem in 14^h 10 mg an Gewicht, dagegen ohne den Deckel in 14^h 0,5 g. An den Apparaten ist die freie Fläche, die das Plastilin den Alkoholdämpfen bietet, aber so klein, daß der Fehler, besonders weil er beide Apparate ziemlich gleich betrifft, vernachlässigt werden kann.

Für die Kombination einer weiten Röhre mit einem durchbohrten Diaphragma wurden Zylindergläser von 8,5 cm Höhe und 2,8 cm Weite verwendet. Das Diaphragma wurde in der Weise angebracht, daß eine genau schließende, 2 cm lange Blechhülse mit durchbohrtem Deckel (Durchmesser der Durchbohrung 12 mm, Dicke des Blechs 0,3 mm) über die Mündung des Zylinderglases geschoben und mit Plastilin gedichtet wurde (Fig. 13*a*).

In den nun folgenden Tabellen sind nur die Gesamtverluste in verhältnismäßig großen Zeitintervallen eingetragen. Die Wägungen wurden aber in viel kürzeren Intervallen gemacht und das Verhältnis zwischen den Gewichtsverlusten der beiden verglichenen Apparate ziemlich konstant gefunden. So sind z. B. die Zahlen der ersten Kolumne der Tabelle 1 das Resultat von 9, die der zweiten Kolumne von 7 Wägungen.

Versuch 1. Die Apparate mit destilliertem Wasser (und einer Spur Sublimat) beschickt, mit Chlorkalzium unter der Glocke. Am 22. Dez. 1908 auf den Apparat B der oben offene Zylinder I aufgesetzt, am 13. Jan. 1909 wieder abgenommen.

Tabelle 1.

	A und B ohne Aufsatz	A ohne, B mit Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	20. XI. 08—22. XII. 08 und 13. I. 09—18. I. 09	28. XII. 08—13. I. 09
Gesamtverlust von A in g	1,887	0,746
Gesamtverlust von B in g	2,194	0,793
Verhältnis der Verluste, B : A	1,167	1,063

Versuch 2. Die Schalen entleert und neu mit Wasser gefüllt, mit Chlorkalzium unter die Glocke. Am 8. Febr. wird auf den Apparat B der oben mit durchbohrtem Deckel versehene Zylinder II aufgesetzt.

Tabelle 2.

	A und B ohne Aufsatz	A ohne, B mit Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	28. I.—8. II.	9. II.—15. II.
Gesamtverlust von A in g	0,600	0,298
Gesamtverlust von B in g	0,694	0,280
Verhältnis der Verluste, B : A	1,157	0,9396

Versuch 3. Die Blechdeckel mit Plastilin neu aufgedichtet, die Schalen mit absolutem Alkohol beschickt, in einen Holzschrank gestellt. Am 11. März wird auf den Apparat A der oben mit durchbohrtem Deckel versehene Zylinder II aufgesetzt, am 15. März wieder abgenommen, am 17. März neuerdings aufgesetzt, am 20. März wieder abgenommen.

Tabelle 3.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	8. III. — 11. III., 15. III. — 17. III., 20. III. — 21. III.	11. III. — 15. III., 17. III. — 20. III.
Gesamtverlust von A in g	1,033	1,002
Gesamtverlust von B in g	1,047	1,249
Verhältnis der Verluste, A : B	0,987	0,802

Versuch 4. Fortsetzung von Versuch 3. Der Alkohol in den Schalen nicht erneuert, die Apparate auf einen Schrank gestellt. Am 27. März wird auf den Apparat A der oben offene Zylinder I aufgesetzt.

Tabelle 4.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	20. III. — 27. III.	28. III. — 31. III.
Gesamtverlust von A in g	1,305	0,500
Gesamtverlust von B in g	1,316	0,537
Verhältnis der Verluste, A : B	0,992	0,931

Versuch 5. Die Apparate neu gefüllt, mit 20 ccm Alkohol, auf einen Schrank gestellt. Am 8. April wurde auf den Apparat A der Blechkegel mit der Spitze nach oben aufgesetzt, am 13. April wieder abgenommen. Am 15. April der Kegel mit der Spitze nach unten sorgfältig so aufgesetzt, daß die enge Mündung mit der des Zylinders genau zusammenfiel. Am 21. April abgenommen. Am 23. April der Kegel wieder mit der Spitze nach oben aufgesetzt, am 27. April abgenommen, am 30. April mit der Spitze nach unten aufgesetzt, am 4. Mai abgenommen. Am 5. Mai das Experiment abgebrochen.

Der Übersichtlichkeit wegen sind die Ergebnisse in zwei Tabellen zusammengestellt, für die beiden Stellungen des Kegelaufsatzes.

Tabelle 5. Kegelförmiger Aufsatz mit der Spitze nach oben.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	5. IV. — 8. IV. und 21. IV. — 23. IV.	8. IV. — 13. IV. und 23. IV. — 27. IV.
Gesamtverlust von A in g	1,029	1,266
Gesamtverlust von B in g	1,032	1,835
Verhältnis der Verluste, A : B	1,0	0,690

Tabelle 6. Kegelförmiger Aufsatz mit der Spitze nach unten.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	13. IV. — 15. IV., 27. IV. — 30. IV., 4. V. — 5. V.	15. IV. — 21. IV., 30. IV. — 4. V.
Gesamtverlust von A in g	1,283	1,338
Gesamtverlust von B in g	1,285	1,789
Verhältnis der Verluste, A : B	1,0	0,748

Versuch 6. Zwei Zylindergläser je mit 20 ccm absolutem Alkohol gefüllt, auf einen Schrank gestellt. Am 28. April wird der Zylinder B mit dem durchbohrten Diaphragma bedeckt, am 4. Mai wird das Diaphragma wieder abgenommen. Die Entfernung des Alkoholniveaus von der Mündung der Zylinder ist am Anfang des Versuchs 52 mm, am Ende ist sie bei A 63 mm, bei B 60 mm. Das Verhältnis der Verluste B : A wird deshalb von einem Tag zum andern größer. Es sind nur die vergleichbaren Wägungen angegeben.

Tabelle 7.

	A und B ohne Diaphragma		A ohne, B mit Diaphragma	
	a	b	a	b
Intervalle zwischen den Wägungen	27. IV.—28. IV.	4. V.—5. V.	28. IV. Morgen - Abend	3. V.—4. V.
Verlust von A in g	1,462	0,917	0,530	0,685
Verlust von B in g	1,433	0,974	0,362	0,507
Verhältnis der Verluste, B : A	0,980	1,062	0,683	0,740

Tabelle 8.

In der folgenden Tabelle 8 ist dargestellt, wie die wirksamen Längen λ der Diffusionsröhre, nach den oben abgeleiteten Formeln berechnet, durch die Aufsätze vergrößert werden, und wie die Diffusionskapazität der Apparate durch die Aufsätze vermindert wird. Die Dif-

Tabelle 8.

Nr. der Tabelle	1 und 4	2 und 3	5	6	7 a	7 b
Maße der Apparate in mm .	l = 36, r = 5; L = 101, R = 26,5	l = 36, r = 5; L = 103, R = 26,5 $r_1 = 5{,}4$	l = 36, r = 5; L = 84, R = 24,5 $R_1 = 5$	l = 36, r = 5; L = 84, R = 24,5	L = 52, R = 14; r = 6,35, d = 0,3; c = 1 [1])	L = 60, R = 14; r = 6,35, d = 0,3; c = 1 [1])
λ ohne Aufsatz	43,85	43,85	43,85	43,85	62,99	70,99
berechnet n. Formel (pag. 473)	3a	3a	3a	3a	1a	1a
λ mit Aufsatz	47,45	53,56	62,91	57,86	91,93	99,93
berechnet n. Formel (pag. 474)	4a	5a	6a	7a	2a	2a
Verhältnis $\frac{\lambda \text{ ohne Aufsatz}}{\lambda \text{ mit Aufsatz}}$.	0,924	0,819	0,697	0,758	0,685	0,71
Berechnete Depression der Diffusion in Prozent . .	7,6	18,1	30,3	24,2	31.5	29

1) Der Rand des Zylinderglases war nicht ganz gerade abgeschnitten, durch das Aufsetzen des Diaphragmas wurde deshalb der Zylinderraum um 1 mm verlängert. Dieses c = 1 ist also zu L zu addieren.

fusionskapazitäten verhalten sich umgekehrt wie die wirksamen Längen. Ist also λ die wirksame Länge des Apparates ohne Aufsatz, λ_1 die des Apparates mit Aufsatz, und sind D und D_1 die entsprechenden Diffusionskapazitäten, so ist $\lambda : \lambda_1 = D_1 : D$. Die Zahlen in der vorletzten horizontalen Kolumne geben also die Verhältniswerte $D_1 : D$, und daraus ist in der letzten Kolumne die Differenz $D - D_1$ in Prozenten von D berechnet.

Tabelle 9.

Als Apparat I ist der bezeichnet, an dem der Aufsatz angebracht wird. Die beiden ersten horizontalen Kolumnen der Tabelle 9 geben die in den Versuchen 1—6 gewonnenen mittleren Verhältniszahlen, die in den Tabellen 1—7 in den untersten Kolumnen stehen. Die Division des Wertes in der 2. Kolumne durch den entsprechenden Wert in der 1. Kolumne gibt das Verhältnis zwischen der Diffusion des Apparates mit Aufsatz und der Diffusion desselben Apparates ohne Aufsatz; diese Quotienten stehen in der 3. Kolumne. In der 4. Kolumne ist aus den Werten der 3. Kolumne die Verminderung der Diffusion, wie sie im Experiment durch die Aufsätze herbeigeführt wurde, in Prozenten berechnet. In der letzten Kolumne ist dieser beobachteten Depression der nach Tabelle 8 theoretisch abgeleitete Wert gegenübergestellt.

Tabelle 9.

Nr. der Tabelle	1	4	2	3	5	6	7 a	7 b
Gewichtsverlust d. App. I ohne Aufsatz / Gewichtsverlust d. Apparates II	1,167	0,992	1,157	0,987	1,00	1,00	0,980	1,062
Verlust Apparat I mit Aufsatz / Apparat II . . .	1,063	0,931	0,9396	0,802	0,69	0,748	0,683	0,740
Verlust Apparat I mit Aufsatz / Apparat I ohne Aufsatz . . .	0,914	0,939	0,812	0,813	0,69	0,748	0,697	0,697
Beobachtete Depression der Diffusion in Prozent	8,6	6,1	18,8	18,7	31	25,2	30,3	30,3
Berechnete Depression der Diffusion in Prozent (Tabelle 8)	7,6	7,6	18,1	18,1	30,3	24,3	31,5	29

Diskussion der Ergebnisse.

Die Übereinstimmung der experimentellen Daten mit den theoretisch berechneten Werten ist in verschiedenen Fällen nicht sehr nahe. Das ist bei der Ungenauigkeit der Messungen und dem Vorhandensein unregelmäßiger Luftströmungen nicht anders zu erwarten.

Im Versuch 1 konnte innerhalb der Glasglocke über der weiten Aufsatzröhre die Kuppe sich nicht ungestört bilden, und die Diffusion wurde dadurch deprimiert. Im Versuch 4 stand der Apparat frei auf

einem Schrank, und unter solchen Umständen fällt der Widerstand weiter offener Röhren, wie spätere Versuche (vgl. p. 489) ergeben haben, geringer aus als theoretisch zu erwarten. Die Richtung der Abweichung in den Versuchen 1 und 4 ist also erklärlich. Im Versuch 7 entfernen sich die beobachteten Werte nach entgegengesetzten Richtungen gleichweit vom berechneten Wert.

Für zylindrische Röhrenformen kommen die gegebenen Ausdrücke der exakten Fassung vielleicht recht nahe, während die Werte für konische Röhren sicher nur ganz grobe Näherungen darstellen. Durch kompliziertere Formeln (auf einem etwas einfacheren Weg als dem von Dr. Degenhart angegebenen, vgl. pag. 471) wurde eine bedeutend engere Annäherung an den empirisch gefundenen Wert erreicht, aber der anspruchsvolle Buchstabenapparat schien mir in keinem Verhältnis zu der Bedeutung des praktischen Endziels zu stehen.

Jedenfalls dürfen die Versuchsergebnisse dahin interpretiert werden, daß die oben aufgestellten Formeln für unsere praktischen Zwecke genügen.

4. Die Gesetze der Diffusion in ihrer Anwendung auf die stomatare Transpiration.

Bis jetzt sind nur isolierte Diffusionsröhren behandelt worden, die selbständig arbeiten, ohne durch in der Nähe erfolgende Diffusionsvorgänge beeinflußt zu werden. In der Spaltöffnungen führenden Epidermis haben wir aber auf kleinem Raum außerordentlich zahlreiche, sehr enge Röhren vor uns, die zur gleichen Zeit Wasserdampf ausströmen lassen, und es ist nun zu untersuchen, ob diese eng benachbarten Diffusionsröhren nicht in irgend einer Weise aufeinander einwirken.

Nach Brown und Escombe (1900, pag. 276) ist eine gegenseitige Beeinflussung der Spaltöffnungen nicht vorhanden. Die Menge des einer Blattoberfläche durch die Spaltöffnungen entströmenden Dampfes soll, von den physikalischen Außenbedingungen abgesehen, nur von der Zahl der Stomata und den Dimensionen des einzelnen Spaltöffnungsapparates abhängen.

Wenn $C \cdot \frac{r^2\pi}{1+\frac{r\pi}{4}}$ bzw. $C \cdot \frac{r^2\pi}{1+\frac{r\pi}{2}}$ die Werte für die Diffusionskapazität[1]) der einzelnen Spaltöffnung bei bewegter bzw. ruhiger Luft sind, so sind diese Werte nur mit der Zahl der Spaltöffnungen zu

1) C bedeutet eine Konstante.

multiplizieren, wenn wir die Transpirationsgröße eines gegebenen Organs berechnen wollen.

Diese Annahme steht im Widerspruch mit den von Brown und Escombe (1900, pag. 266) entwickelten Formeln für die Diffusion durch multiperforate septa und führt in der Tat zu unmöglichen Konsequenzen, wenn wir die Verhältnisse in ruhiger Luft betrachten.

Die Diffusionskapazität einer einfachen Röhre in ruhiger Luft ist, wie oben dargestellt, ausgedrückt durch

$$C \cdot \frac{R^2\pi}{L + \frac{R\pi}{4}}.$$

Wird nun $L = 0$, so nimmt der Ausdruck den Wert $C \cdot 4R$ an, d. h. die Verdampfungsverluste freier, nicht in Röhren eingeschlossener Wasserflächen sind in ruhiger Luft dem Radius, nicht der Fläche proportional, was eben von der Bildung der Kuppe herrührt. Haben wir also nebeneinander einerseits eine Wasserfläche von 1 qcm Flächeninhalt, andererseits 100 kleine Wasserflächen von je 1 qmm, also in Summa wieder von 1 qcm Inhalt, so werden die kleinen Flächen, vorausgesetzt, daß sie genügend weit voneinander entfernt sind, in der Zeiteinheit miteinander 10mal so viel Dampf abgeben als die zusammenhängende Fläche von 1 qcm. Rücken wir nun die kleinen evaporierenden Flächen immer näher zusammen, bis sie zuletzt keine Zwischenräume mehr zwischen sich lassen und miteinander die Fläche von 1 qcm einnehmen, so wird die Diffusionskapazität stetig bis zu der Evaporationsgröße des zusammenhängenden Quadratzentimeters abnehmen. Daraus geht hervor, daß nahe nebeneinander vor sich gehende Diffusionsprozesse einander in der Weise beeinflussen, daß sie sich gegenseitig verzögern.

Bei der Behandlung der multiperforate septa ist dieser Erscheinung von Brown und Escombe Rechnung getragen (1900, pag. 266). Ist eine weite Röhre von der Länge L und dem Radius R mit einer Platte von der Dicke d bedeckt, die sehr zahlreiche (n), sehr kleine Durchbohrungen vom Radius r besitzt, so ist in ruhiger Luft die Diffusionskapazität des Systems

$$C \cdot \frac{R^2\pi}{R\frac{\pi}{4} + \frac{R^2\pi}{n \cdot r^2\pi}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)}.$$

Wie man sieht, sind für die kleinen Löcher die äußeren wie die inneren Kuppen angenommen, aber dazu, was zunächst nicht einleuchtet, ist auch für die ganze weite Röhre die Bildung der äußeren Kuppe vorausgesetzt. Das wird verständlich, wenn man sich vorstellt, daß die

bedeutenden Mengen von Dampf, die aus den zahlreichen Löchern ausströmen, sich über der Platte nach allen Seiten ausbreiten und, ganz ähnlich wie über der offenen Röhre, eine große zusammenhängende Kuppe bilden. Die Experimente von Brown und Escombe haben die Richtigkeit der Formel unzweideutig dargetan, und zudem läßt sich leicht ausrechnen, daß der durch eine vielfach und fein durchbohrte Platte eingeführte Widerstand geringer ist als der Widerstand der äußeren Kuppe über der weiten Röhre. Käme also diese große Kuppe nicht zur Bildung, so würde durch die Anbringung des durchbohrten Diaphragmas die Diffusion erhöht, was natürlich nicht der Fall sein kann.

Diese Beziehungen haben Brown und Escombe bei der Betrachtung des Laubblattes übersehen[1]). Das Mesophyll ist mit einer zusammenhängenden Wasserfläche zu vergleichen, die Epidermis bildet eine sehr fein durchlöcherte Platte über dieser Fläche, deren Dimensionen in ruhiger Luft eine für die Größe der Diffusion sehr bedeutsame Rolle spielen.

Es sei R der Radius eines kreisförmig gedachten Blattes, n die Zahl der Spaltöffnungen auf je einer Blattseite, r und l der Radius bzw. die Länge des Porus, dann ist die Diffusionskapazität sämtlicher Spalten in absolut ruhiger Luft

$$C \cdot \frac{2\,R^2\pi}{R\frac{\pi}{4} + \frac{R^2\pi}{n \cdot r^2\pi} \cdot \left(l + \frac{r\pi}{2}\right)}.$$

Nach Brown und Escombe wäre anstelle dieses Wertes der Ausdruck

$$C \cdot \frac{2n \cdot r^2\pi}{l + \frac{r\pi}{2}}$$

zu setzen.

Doch läßt sich leicht zeigen, daß nach dieser Formel ein Blatt von 1 qcm Fläche, also 2 qcm Gesamtoberfläche, das 33000 Spaltöffnungen von denselben Dimensionen besäße, wie die von Helianthus annuus,. 13,38 g verdunsten würde in derselben Zeit, in der zwei je 1 qcm große, voneinander getrennte freie Wasserflächen miteinander 4,51 g verdampfen ließen. Transpirationsgrößen, die die Evaporation freier Wasserflächen auch nur erreichten, geschweige denn überträfen, sind noch nie beobachtet worden. Und nach meiner Formel ist die Transpiration des gegebenen Blattes auch geringer als 4,51, nämlich 3,38 g.

1) 1900, pag. 276; 1905, pag. 79; zitiert von Dixon, 1909, pag. 3.

In absolut ruhiger Luft müßte also die Transpiration gleichartiger Blätter den linearen Dimensionen, nicht der Fläche proportional sein, und ein großes Blatt müßte auf der Flächeneinheit deshalb weniger transpirieren als ein kleines. Wie weit diese Folgerung aus den Diffusionsgesetzen praktisch gilt, das soll im folgenden Abschnitt ermittelt werden.

Für bewegte Luft ist die von Brown und Escombe aufgestellte Formel beizubehalten. Wenn wir, wie vorher, von der Blattfläche anstatt von der Gesamtfläche der Durchbohrungen ausgehen, so erhalten wir den Ausdruck

$$C \cdot \frac{2\ R^2\pi}{\frac{R^2\pi}{n \cdot r^2\pi}\left(1 + \frac{r\pi}{4}\right)} = C \cdot \frac{2\ n \cdot r^2\pi}{1 + \frac{r\pi}{4}},$$

d. h. bei genügend stark bewegter Luft kommt die Blattfläche nicht in Betracht.

5. Experimente über Evaporation von freien Wasserflächen.

Es ist im vorausgehenden auseinandergesetzt, daß die ganze Spaltöffnungen führende Blattoberfläche, auch wenn wir von der kutikularen Transpiration absehen, sich in gewissem Sinn wie eine zusammenhängende evaporierende Wasserfläche verhält. Wie groß in absolut ruhiger Luft die Evaporation kleiner Wasserflächen ausfällt, ist nach den Daten von Brown und Escombe leicht zu berechnen. Wie sich aber ausgedehntere Flächen in einer nicht vollkommen ruhigen Atmosphäre verhalten, darüber finde ich keine Angaben. Und Anhaltspunkte dafür brauchen wir für die Beurteilung der Transpiration größerer Blätter.

Wird eine kleine Wasserfläche der Einwirkung ruhiger trockener Luft ausgesetzt, so wird in der allerersten Zeit die Evaporation mit derselben Geschwindigkeit erfolgen, wie wenn die trockene Luft über dem Wasser fortwährend erneuert würde. Aber sehr bald reichert sich die Atmosphäre über dem Wasser mit Dampf an, und wenn die „Kuppe“ sich vollkommen gebildet hat, ist der stationäre Zustand erreicht, in dem die Diffussionsgröße dargestellt wird durch den Ausdruck

$$C \cdot 4R.$$

Durch leichte Luftströmungen kann die Kuppe ganz oder teilweise weggewischt, die Diffusion zeitweilig gesteigert werden. Aber die Kuppe ist über der kleinen Fläche bald wieder hergestellt, und die Diffusion wird in dem, was wir ruhige Luft nennen, den berechneten Betrag nicht weit überschreiten.

Über einer großen Wasserfläche muß es geraume Zeit dauern, bis der regelmäßige Abfall der Dampfspannung, den wir als Kuppenbildung bezeichnet haben, sich einstellt. Und wenn von Zeit zu Zeit auch nur geringfügige Störungen in diesen Vorgang eingreifen, kann der stationäre Zustand vielleicht überhaupt nicht erreicht werden. Es ist also zu erwarten, daß für größere Flächen die Evaporation höher ausfällt, als die Formel $C \cdot 4R$ angibt.

Um absolute Werte anstelle der bis jetzt gegebenen Verhältniswerte zu erhalten, ist es nötig, die Dimensionen der betrachteten Apparate, die Dichtigkeitsdifferenz, die Zeit und den Koëffizienten der Diffussion von Wasserdampf in Luft in Einheiten des C. G. S.-Systems anzugeben.

Der Diffusionskoeffizient bei 0^0 und 760 mm Druck[1]) ist nach Brown und Escombe (1900, pag. 272 und 239) $k = 0{,}230$;

bei t^0 und p mm Druck ist

$$k = 0{,}230 \cdot \left(\frac{273 + t}{273}\right)^2 \cdot \frac{760}{p},$$

also z. B. bei 20^0 und 720 mm Druck

$$k = 0{,}279.$$

Die Potentialdifferenz ϱ ist nach Brown und Escombe, solange die Temperatur überall gleich ist, auszudrücken als die Differenz zwischen dem Gewicht eines Kubikzentimeters des bei der gegebenen Temperatur gesättigten Dampfes (denn über der evaporierenden Fläche wird der Dampf gesättigt sein) und dem Gewicht eines Kubikzentimeters Dampf in der umgebenden Atmosphäre. Es sei z. B. $t = 20^0$ und die relative Luftfeuchtigkeit $F = 60\,\%$. 1 ccm des bei 20^0 gesättigten, $100\,\%$igen Dampfs wiegt 0,0000173 g[2]). Die Differenz zwischen dem spezifischen Gewicht des $100\,\%$igen und dem des $60\,\%$igen Dampfs ist dann gleich dem Gewicht von 1 ccm des $40\,\%$igen Dampfs oder $\varrho = 0{,}00000692$ g.

Wird eine kreisförmige Wasserfläche vom Radius R in vollkommen ruhiger Luft exponiert, so berechnet sich die in Gramm ausgedrückte

---

1) Über die Bedeutung des Luftdruckes vgl. Hann, 1906, pag. 157. Es scheint mir logisch, die Wirkung des Atmosphärendruckes als Beeinflussung des Diffusionskoëffizienten aufzufassen; weder Brown noch Hann äußern sich darüber.

Nachträgliche Anmerkung. O. E. Meyer (in „Die kinetische Theorie der Gase“, 2. Aufl., Breslau 1899) sagt pag. 251 ausdrücklich, „daß der Wert dieses Koëffizienten dem Gesamtdruck der Gase umgekehrt proportional ist, so daß die Mischung in verdünnten Gasen rascher von statten geht“. Dasselbe ausführlicher pag. 270.

2) Nach Kohlrausch, Kleiner Leitfaden der praktischen Physik. Leipzig 1900. Hygrometrische Tabelle pag. 250. Dieser Tabelle sind die Werte für sämtliche Berechnungen entnommen.

Menge Dampf, die in 1 Sekunde in die Luft entweicht, nach der Formel

$$k \cdot \varrho \cdot 4R.$$

Experimente.

Schalen und Zylinder von verschiedenem Durchmesser wurden auf der Wage stehend mit destilliertem Wasser sorgfältig bis zum Rand gefüllt und die Gewichtsverluste in längeren oder kürzeren Intervallen bestimmt. Im ersten Fall wurde die Wage nach jeder Wägung arretiert, im zweiten Fall wurde sie zwischen den Wägungen in leiser Schwingung erhalten. Die Wage stand entweder in einem vor Luftbewegung gut geschützten Dunkelzimmer, das nur zum Zweck der Wägungen betreten wurde, oder gewöhnlich in meinem Arbeitszimmer in der Nähe eines Fensters und einer Tür, die gelegentlich geöffnet wurde; auch Gehen in der Nähe des Apparats wurde nicht vermieden. Die Atmosphäre war demnach in diesem Raume selten ganz ruhig, aber doch in einem Zustande, der im Freien schon die äußerste Bewegungslosigkeit darstellt.

Im folgenden bedeutet R den Radius der kreisförmigen Wasserfläche, t die mittlere Temperatur, F die mittlere relative Luftfeuchtigkeit, die mit einem Haarhygrometer bestimmt wurde. Barometerbeobachtungen zu machen wurde leider versäumt; es wurde deshalb überall der mittlere Druck von 720 mm angenommen. Danach sind also der Diffusionskoëffizient k und der Dichtigkeitsabfall ϱ zu berechnen.

Der Gewichtsverlust der Gefäße ist auf 1 Minute zurückgeführt. In den Berechnungen bedeutet deshalb C so viel wie $k \cdot \varrho \cdot 60$.

Zylinder I: $R = 0{,}55$ cm. $t = 17{,}5°$. $F = 61\,\%$. Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden.

Verlust in 1′: 0,00033 g; 0,00038 g.

Berechnet: $C \cdot 4\,R = 0{,}00021$ g,
$C \cdot 4\,R\pi = 0{,}00066$ g,
$C \cdot R^2\pi = 0{,}000092$ g.

Schale II: $R = 1{,}9$ cm. $t = 19°$. $F = 59\,\%$. Versuchsdauer 9 Stdn.

Verlust in 1′: 0,0025 g; 0,002 g; 0,0016 g.

$C \cdot 4\,R = 0{,}00084$ g,
$C \cdot 4\,R\pi = 0{,}0025$ g,
$C \cdot R^2\pi = 0{,}00127$ g.

Zylinder III: $R = 2{,}325$ cm. $t = 18°$. $F = 61\,\%$. Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden.

Verlust in 1′: 0,0024 g; 0,0023 g; 0,0020 g.

$C \cdot 4\,R\pi = 0{,}0029$ g,
$C \cdot R^2\pi = 0{,}00169$ g.

Schale IV: R = 3,3 cm. t = 17°. F = 60%. Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden.

Verlust in 1′: 0,0042 g; 0,0037 g; 0,0037 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}00396$ g.

$C \cdot R^2\pi = 0{,}00327$ g.

Schale V: R = 4 cm. Im Dunkelzimmer.

a) t = 18°. F = 67%. Versuchsdauer 45 Minuten.

Verlust in 1′: 0,0041 g; 0,0042 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0042$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0042$ g.

b) t = 17°. F = 63%. Versuchsdauer 1 Stunde.

Verlust in 1′: 0,0047 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0043$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0043$ g.

Schale VI: R = 4,55 cm.

a) t = 17°. F = 59%. Versuchsdauer 2 Stunden.

Verlust in 1′: 0,0059 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}00567$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0063$ g.

b) t = 16,5°. F = 61,5%. Versuchsdauer 45 Minuten.

Verlust in 1′: 0,007 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0052$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0058$ g.

c) t = 19°. F = 59%. Versuchsdauer 1 Stunde.

Verlust in 1′ (die Wage schwingt): 0,009 g; 0,008 g.

„ 1′ (die Wage ist arretiert): 0,007 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0065$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0072$ g.

Tabelle 10.

	Beobachtet	Berechnet aus $C \cdot 4\ R$	Berechnet aus $C \cdot 4\ R\pi$	Berechnet aus $C \cdot R^2\pi$
I. R = 0,55	3,6	**2,1**	6,6	0,92
II. R = 1,9	25	8,4	**25**	12,7
III. R = 2,33	24		**29**	16,9
IV. R = 3,3	42		**39,6**	32,7
V. R = 4 a)	41		**42**	**42**
b)	47		**43**	**43**
VI. R = 4,55 a)	59		**56,7**	**63**
b)	70		52	**58**
c)	80		65	**72**

Die Ergebnisse der Versuche sind in der Tabelle 10 zusammengestellt. Aus dieser ist zunächst, wenn auch die in den verschiedenen Versuchen gewonnenen Werte wegen der Verschiedenheit der äußeren Bedingungen nicht genau vergleichbar sind, zu ersehen, daß die Diffusionsgrößen eher dem Radius folgen als der Fläche. Und weiter, daß die absolute Größe der Evaporation bei einer Länge des Radius zwischen 2 und 4 cm sich ungefähr errechnet, wenn der theoretische Ausdruck $C \cdot 4R$ mit π multipliziert wird. Unter 2 cm Radiuslänge kommt $C \cdot 4R$ dem beobachteten Wert näher als dem Wert $C \cdot 4R\pi$, über 4 cm Radius ist nicht nur $C \cdot 4R\pi$, sondern sogar $C \cdot R^2\pi$ kleiner als die im Experiment gefundene Größe. Diese Verschiebung der Diffusionsgröße, die sich immer weiter von $C \cdot 4R$ entfernt, entspricht den Vorstellungen, die oben über die Kuppenbildung bei verschieden großen Flächen entwickelt worden sind. Wird $R > 5$ cm, so wird die Evaporation wohl eine Zeitlang ungefähr dem Wert $C \cdot R^2\pi$ entsprechen, um dann weiter zuzunehmen.

Liegt nun anstatt einer offenen Wasserfläche eine solche vor, über die eine Röhre von der Länge L vorragt, so ist offenbar, weil $4R$ auch geschrieben werden kann:

$$\frac{R^2\pi}{\frac{R\pi}{4}},$$

$C \cdot 4R$ zu ersetzen durch $\dfrac{C \cdot R^2\pi}{L + \frac{R\pi}{4}}$,

$C \cdot 4R\pi$ durch $\dfrac{C \cdot R^2\pi}{L + \frac{R}{4}}$,

$C \cdot R^2\pi$ durch $\dfrac{C \cdot R^2\pi}{L + 1}$.

Zur Prüfung wurden zunächst zwei Glaszylinder von etwa 2,5 cm Radius verschieden hoch mit Wasser gefüllt. Der Unterschied in den Gewichtsverlusten fiel aber viel geringer aus, als nach dem Ausdruck

$$C \cdot \frac{R^2\pi}{L + \frac{R}{4}}$$

zu erwarten war. Bei so bedeutender Weite der Röhre machen sich jedenfalls Luftbewegungen auch innerhalb der Röhre geltend und vermindern den Widerstand der Röhre.

Um diese Schwierigkeit zu beseitigen, wurde eine der Röhren durch ein multiperforate septum verschlossen und dabei nach der von

Brown und Escombe angegebenen Methode verfahren. Ein Stück Kodakfilm wurde über einem in Millimeter quadrierten Papier mit einer abgebrochenen Nadel in regelmäßigen Abständen durchlöchert und mit zähem Canadabalsam auf das mit destilliertem Wasser beschickte Zylinderglas geklebt. Die Dicke des Films und der Durchmesser der Löcher wurden mikrometrisch bestimmt.

Innerer Radius des Zylinders $R = 2,325$ cm. Entfernung zwischen Wasseroberfläche und Zylinderrand $L = 2$ cm. Radius einer Durchbohrung $r = 0{,}030$ cm. Zahl der Löcher $n = 66$. Entfernung der Löcher voneinander 0,5 cm. Dicke des Diaphragmas $d = 0{,}0075$ cm.

Die Diffusion pro Minute ist zu berechnen nach der Formel

$$\frac{R^2 \pi \cdot k \cdot \varrho \cdot 60}{L + \frac{R}{4} + \frac{R^2}{n \cdot r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)}.$$

Versuch a. $t = 18^0$. $F = 61\,\%$. Dauer 2 Stunden.
Verlust in 1′
beobachtet: 0,0003 g; 0,0003 g;
berechnet: 0,000246 g.

Versuch b. $t = 17^0$. $F = 61{,}5\,\%$. Dauer 14 Stunden.
Verlust in 1′
beobachtet: 0,000257 g;
berechnet: 0,000227 g.

Die Übereinstimmung erscheint für unsere Zwecke genügend.

Als praktische Regel ergibt sich aus dem flüchtigen Versuch: Unter solchen äußeren Bedingungen, unter denen wir die Transpiration der Pflanzen im Laboratorium zu messen pflegen, ist der Widerstand der „Kuppe“ über dem Blatt gleich dem einer Röhre von der Länge $\frac{R}{4}$ cm, wenn $R < 4$ cm, und von der Länge 1 cm, wenn $R > 4$ cm. Für bedeutend größere Blätter, die auch kaum einmal im Experiment verwendet werden, fehlen die Daten noch.

6. Experimente über die Transpirationsgröße von Laubblättern.

Der Gewichtsverlust, der wohl mit Wasserabgabe gleich gesetzt werden darf, wurde mit einer Präzisionswage bestimmt. Warum die viel bequemere Potometermethode für genaue Transpirationsmessungen nicht brauchbar ist, ist schon des öfteren erörtert worden. Zur Verwendung kamen abgeschnittene Blätter und beblätterte Stengel, die aus Erlenmeyerkolben destilliertes Wasser saugten; der Hals des Kolbens oder ein die Halsöffnung verengernder durchbohrter Kork wurde mit Watte sorgfältig verschlossen. Die Wägung erfolgte regelmäßig in der

Weise, daß auf der Seite der Pflanze ein Übergewicht gegeben und dann die Zeit bestimmt wurde, die bis zur Wiedererreichung des Gleichgewichts verstrich.

„Wind“ wurde in primitiver Weise durch kräftiges Fächeln mit einem Stück Pappe hergestellt. Zuerst wurde dabei das Kölbchen mit der Pflanze in der einen Hand so festgehalten, daß der Stiel sich im Wattebausch nicht bewegen konnte. Später wurden die Objekte mit Watte oder mit Gummi fest in die enge Durchbohrung eines Korkes eingedichtet, der eine zweite sehr feine, oben mit Watte verstopfte Durchbohrung besaß, und das Kölbchen an der Wage festgebunden, so daß mit einem großen Stück Pappe an langem Stiel sehr kräftiger Wind erzeugt werden konnte, ohne daß der Verschluß sich lockerte. Ein nennenswerter Austritt von Wasserdampf aus dem Kölbchen fand hierbei sicher nicht statt; denn bei sehr geringer Größe der Transpiration war auch die Steigerung, die der Gewichtsverlust durch den Wind erfuhr, absolut genommen sehr gering.

Weil nach der Anwendung von Wind immer einige Zeit verstreicht, bis das Gewicht des Objekts wieder festgestellt ist, wurde der Gewichtsverlust in dieser Zeit aus den Gewichtsverlusten vor und nach der Windbehandlung interpoliert und bei der Berechnung des Windverlustes berücksichtigt.

Weit anschaulicher als durch diese mittelbare Methode der Bestimmung wäre natürlich die Ablesung an einem Potometer, wo bei genügender Enge der Kapillare jedes Milligramm Wasser, das aufgesogen wird, unmittelbar zur Beobachtung kommt. Ein Blatt von Helleborus niger saugte auf dem Potometer in Ruhe 14 mm der Kapillare pro Minute, bei Wind 17 mm, während die Wage eine Steigerung der Transpiration auf mehr als das Doppelte angab. Auch durch die Näherung einer Flamme wurde die Saugung kaum beschleunigt. Bei einem beblätterten Stengel von Hydrangea stieg im Wind die Transpiration ebenfalls von 1 auf 2, die Saugung von 21 auf 24 oder von 1 auf 1,13. Die Saugung folgt also der Transpiration nicht rasch genug, und das Potometer erweist sich als für diese Zwecke durchaus ungeeignet.

Die Versuche wurden entweder in dem schon erwähnten Dunkelzimmer angestellt, oder im diffusen Licht des Arbeitszimmers, oder im direkten Sonnenlicht, das nur durch die Fensterscheibe gegangen war. In keinem Fall sind die Verhältnisse der Energiezufuhr und damit des Dampfdrucks im Blattinnern leicht zu übersehen [1]). Für die Messung

1) Vgl. z. B. Brown und Escombe, 1905, pag. 69, und Blackman und Matthaei, 1905, pag. 406.

der Blattemperatur fehlten die Mittel, und wenn die Temperatur des Blattes immer gleich der der Luft angenommen wurde, dann ist sie sicher für direkte Insolation zu niedrig und für den Aufenthalt im Dunkeln zu hoch angesetzt.

Vor der Wägung, bei längerer Dauer des Versuchs auch am Ende, wurden von den Blättern mit dem Rasiermesser kleine Epidermisstücke abgenommen und nach dem Vorschlag von Lloyd rasch in absolutem Alkohol fixiert. Die Lloyd'sche Methode hat sich bei meinen Untersuchungen als sehr bequem und sehr brauchbar, aber auch als recht gefährlich und einer sorgfältigen Kritik bedürftig erwiesen.

Lloyd selber schlägt vor, die Epidermis wenn möglich abzuziehen; wenn größere Mesophyllteile anhaften, besteht natürlich die Gefahr, daß der Alkohol verdünnt wird und die Schließzellen nicht rasch genug ihre Elastizität verlieren. Tatsächlich fällt sehr häufig auf, daß die Spalten dort, wo die Epidermis vollkommen isoliert vorliegt, weiter geöffnet sind als wo unter ihnen noch Mesophyll anhängt. Das hat auch Lloyd bemerkt und in der angedeuteten Weise erklärt. Aber dieselbe Beobachtung kann man an solchen Epidermisstücken machen, die frisch in Wasser anstatt in absoluten Alkohol gelegt werden.

Am ehesten darf man die Spaltöffnungen noch im natürlichen Zustand zu finden erwarten, wenn man recht dicke Schnitte in Wasser rasch untersucht. Dabei findet man die Spalten bei vielen Pfanzen nie so weit offen, als sie an abgezogenen Epidermisstücken sich darstellen. Das erklärt sich wohl damit, daß beim Abtrennen der Oberhaut vom Mesophyll die Epidermiszellen teilweise, vielleicht größtenteils an der Innenwand Verletzungen erleiden, ihren Turgor einbüßen und damit den, wie leicht einzusehen, nie verletzten Schließzellen Gelegenheit geben, sich auszudehnen. Wie ich nachträglich fand, hat Leitgeb (1886) ähnliches beobachtet und auch die entsprechende Deutung gegeben.

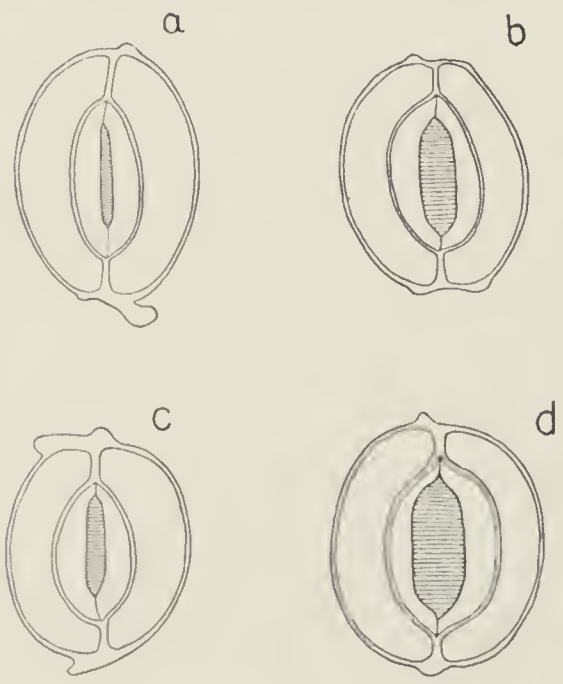

Fig. 14. Spaltöffnungen von Paeonia officinalis.

In Fig. 14 sind in Alkohol fixierte Spaltöffnungen von Paeonia wiedergegeben. Schraffiert ist die Spalte auf der mittleren Höhe der Schließzellen, nach außen erweitert sich die Spalte noch beträchtlich bis zu den in der Figur doppelt konturierten Vorhofleisten. Die Spaltöffnungen *c* und *d* gehörten einem

am Morgen abgenommenen Epidermisstück an, *a* und *b* einem anderen, das Abends abgenommen wurde; *a* und *c* sind die weitesten Spalten von solchen Epidermisteilen, unter denen noch Reste von Mesophyllzellen lagen, *b* und *d* die weitesten Spalten von ganz isolierten, abgezogenen Epidermisstücken. Auf dickeren Flächenschnitten, die in Wasser untersucht wurden, zeigten sich nur die Zustände *a* und *c*, nie *b* bzw. *d*. Dieses weite Klaffen der Spalten kommt also nur beim Abziehen der Epidermis zustande.

Die bei manchen Objekten sehr bequeme Methode des Abziehens der Epidermis darf also nur dann angewandt werden, wenn sich in der Spaltweite kein Unterschied ergibt zwischen abgezogenen Stücken und derberen, in Wasser liegenden Schnitten. Solche Objekte sind aber nach meinen Erfahrungen selten, und man wird deshalb im allgemeinen gut tun, sich an dünne Flächenschnitte zu halten. Absoluter Alkohol fixiert die isolierte Epidermis, wie Lloyd angibt, ausgezeichnet. Aber ich kann versichern, daß die Fixierung der Schließzellen ebenso zuverlässig eintritt, wenn noch Mesophyllzellen oder Teile von solchen anhängen. Von den in Alkohol gelegten Schnitten sind also für die Ermittelung der Spaltweite am besten die Partien zu verwenden, wo die Epidermis nicht ganz isoliert ist, aber doch nur eine dünne Lamelle des Mesophylls darunter liegt.

Anstatt die Schnitte in alkoholischer Eosinlösung zu färben und in Canadabalsam einzubetten, wie Lloyd tut, habe ich vorgezogen, die ungefärbten Schnitte in kleinen Gläschen mit Alkohol aufzuwahren und jeweils für die Untersuchung auf den Objektträger zu bringen.

Die Spalten wurden mit dem Objektiv 8 und dem Okularmikrometer von Leitz gemessen. Weil die Öffnungsweite, wie alle Autoren hervorheben, auf demselben Stückchen Epidermis außerordentlich variiert, wurden meistens zahlreiche Spalten gemessen und der Durchschnitt genommen. Unter Öffnungsweite ist der Porusquerschnitt auf der mittleren Höhe der Schließzellen, also die Fläche der Zentralspalte, verstanden. Für die Berechnung wurde diese Querschnittsfläche als elliptisch angenommen. Wenn l und b die lange und die kurze Achse der Ellipse sind, ist die Fläche $\frac{l \cdot b \cdot \pi}{4}$.

Als Länge des Porus ist die Entfernung zwischen Vorhof- und Hinterhofleiste zu verstehen, wie sie auf medianen Querschnitten sich messen läßt.

Die Blattfläche wurde durch Wägen von Papier bestimmt.

Um die mittlere Zahl der Spaltöffnungen auf der Flächeneinheit des Blattes zu bestimmen, wurde die Fläche des Gesichtsfeldes zweier Objektive ermittelt und die in ein Gesichtsfeld fallenden Stomata an verschiedenen Stellen gezählt.

Der in Gramm ausgedrückte stomatare Wasserverlust eines gegebenen Blattes von mäßiger Größe ist entsprechend der Formel auf pag. 484 für 1 Minute und ruhige Luft zu berechnen als

$$\frac{R^2\pi \cdot k \cdot \varrho \cdot 60}{\frac{R}{4} + \frac{R^2\pi}{N \cdot r^2\pi}\left(1 + \frac{r\pi}{2}\right)} \text{ oder } \frac{R^2\pi \cdot k \cdot \varrho \cdot 60}{\frac{R}{4} + 1 + \frac{\frac{r\pi}{2}}{n \cdot r^2\pi}}.$$

In bewegter Luft kann die Transpiration steigen bis zu

$$\frac{N \cdot r^2\pi \cdot k \cdot \varrho}{1 + \frac{r\pi}{4}}.$$

Dabei bedeutet:

$R^2\pi$ die gesamte Spaltöffnungen führende Oberfläche des Blattes in Quadratzentimetern. Bei amphistomatischen Blättern ist die Blattfläche doppelt zu nehmen, spaltöffnungsfreie Teile, wie Nerven, sind abzuziehen.

N ist die Gesamtzahl der Spaltöffnungen auf dem Blatt.

n ist die Zahl der Spaltöffnungen auf 1 qcm; also $n \cdot R^2\pi = N$.

r ist der Radius der als kreisförmig betrachteten Querschnittsfläche des Spaltes in Zentimetern.

l ist die Länge des Porus in Zentimetern.

Die Bedeutung von k und ϱ ist auf pag. 486 auseinandergesetzt.

Als Barometerstand ist, wie bei den Versuchen mit freien Wasserflächen, immer der von 720 mm angenommen.

Zu der nach den angegebenen Formeln zu berechnenden stomataren Transpiration kommt noch die cuticulare Komponente. Bei Blättern, die nur einerseits Spaltöffnungen tragen, läßt sich die cuticulare Wasserabgabe der von Spalten freien Seite leicht bestimmen, indem man die andere Seite mit Kakaobutter bestreicht. Die gesamte cuticulare Transpiration wurde nicht doppelt, sondern 1 $^1/_2$mal so groß angenommen als die der einen Seite, weil die Cuticula in der Nähe der Spaltöffnungen von einer sehr feuchten Atmosphäre überlagert wird. Für mehrere Fälle, besonders für amphistomatische Blätter, wurde die epidermoidale Kom-

ponente nach den an anderen Objekten gewonnenen Erfahrungen geschätzt und in den Berechnungen interpoliert.

Zunächst ist es wichtig, zu wissen, ob auch bei Blättern die Transpiration nicht der Fläche genau proportional, sondern bei kleinen Blattflächen verhältnismäßig größer ist. Übereinstimmende Resultate sind bei der unkontrollierbaren Ungleichförmigkeit der verglichenen Stücke nicht zu erwarten.

I. Aus zwei großen Blättern von Musa ensete wurden ungefähr quadratische Stücke herausgeschnitten und ohne Wasser mit Draht auf die Wage gehängt, nachdem die Schnittflächen mit Kakaobutter verschlossen waren. Die Stücke transpirierten im Versuch höchstens 25 Minuten lang, so daß kein Vertrocknen eintreten konnte.

Stück A: 344 qcm. B und C Teile davon, B: 26,7 qcm, C: 92 qcm.
„ D: 141 qcm. E ein Teil davon, 44 qcm groß.
„ F: 179 qcm. G ein Teil davon, 65 qcm groß.
„ H: 117 qcm. J aus der Nähe von H, 17 qcm groß.
„ K: 170 qcm. L aus der Nähe von K, 17 qcm groß.

	$\frac{A}{B}$	$\frac{A}{C}$	$\frac{C}{B}$	$\frac{D}{E}$	$\frac{F}{G}$	$\frac{H}{J}$	$\frac{K}{L}$
Verhältnis der Flächen . . .	12,9	3,74	3,45	3,2	2,7	6,8	10
Verhältnis der Transpiration .	8	3,75	2,1	2,4	2,63	4,3	6

II. Ein großes Blatt von Verbascum nigrum wurde unter Beibehaltung der ganzen Breite quadratisch zugeschnitten, so daß ein Stück Mittelrippe als Stiel fungierte, und in ein Kölbchen mit Wasser eingedichtet. Dann wurde aus dem ersten ein viel kleineres Quadrat herausgeschnitten, das auf dem Stiel blieb und ein kurzes Stück Mittelnerv einschloß. Die Wunden wurden mit Kakaobutter verschlossen.

Die Fläche (ohne Mittelnerv) war bei dem ganzen Stück 141 qcm, bei dem Teilstück 29 qcm.

Verhältnis der Flächen: 4,8 : 1,
Verhältnis der Transpiration: 4 : 1.

Die Transpiration scheint demnach tatsächlich nicht genau der Fläche zu folgen, sondern mit zunehmender Größe der Blattfläche verhältnismäßig kleiner zu werden. Für Blätter, die im Verhältnis zur Breite sehr lang sind, ist allerdings anzunehmen, daß hier die Transpiration größer ist als bei rundlichen Blättern von gleichem Flächenausmaß. In den folgenden Berechnungen soll aber bei Radien, die

größer sind als 4 cm, die wirksame Höhe der Kuppe nicht größer als 1 cm eingeführt werden, um den Widerstand ja nicht zu hoch anzusetzen.

1. Nuphar luteum. 4. Sept. 1909. Ein Luftblatt (nicht Schwimmblatt) im Garten unter Wasser abgeschnitten. Blattfläche ohne Nerven 343 qcm. Spaltöffnungen nur oberseits, pro Quadratzentimeter 41000. Mittlere Spaltweite 9,5 : 3 μ. Länge des Porus 15,4 μ. t = 18°. F = 60%. Helles diffuses Licht.

Das Blatt verliert von 9^h 45′—9^h 57′ pro Minute 0,0375 g.

Jetzt wird die Oberseite sorgfältig mit Kakaobutter bestrichen. Transpiration pro Minute:

10^h 9′—11^h 21′ Ruhe: 0,0062 g,
11^h 22′—11^h 24′ Wind: 0,012 g.

Nachmittags (sogar am folgenden Tag) ist das Blatt noch ganz frisch.

2^h 52′—3^h 2′ Ruhe: 0,006 g.
3^h 4′—3^h 6′ Wind: 0,01 g.

Berechnung: Stomatare Tr.: 0,0287 g,
Cuticulare „ 0,009 g,
Gesamte „ 0,0377 g.

2. 4. Sept. 1909. Ein kleineres Blatt ebenso behandelt wie das erste, doch nicht mit Kakaobutter bestrichen. Fläche ohne Nerven 242 qcm. Sonst alles wie vorher.

Das Blatt verliert im hellen, diffusen Licht pro Minute:

11^h 49′—12^h 2′ Ruhe: 0,025 g,
12^h 3′—12^h 5′ Wind: 0,11 g,
12^h 5′—12^h 16′ Ruhe: 0,023 g,
12^h 17′—12^h 19′ Wind: 0,11 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,0063 g (interpoliert nach 1),
Stomatare „ 0,0203 g,
Gesamte „ 0,0266 g.

b) Für Wind. Cuticulare Tr.: 0,013 g (interpoliert),
Stomatare „ 0,128 g,
Gesamte „ 0,141 g.

3. Nuphar luteum. 17. Sept. 1909. Ein Luftblatt, dessen Fläche ohne Nerven 246 qcm. Spaltöffnungen nur oberseits, 43000 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 9 : 4 μ. Länge des Porus 11 μ. t = 18,8°. F = 66%. Diffuses Licht.

Verlust pro Minute:

11^h 23′—11^h 35′ Ruhe: 0,0167 g;
11^h 36′—38′ Wind: 0,083 g;
11^h 38′—46′ Ruhe: 0,0174 g;
11^h 47′—49′ Wind: 0,081 g;
11^h 49′—53′ Ruhe: 0,0167 g.

Dann, nachdem die Oberseite mit Kakaobutter bestrichen ist:

12^h 19′—12^h 25′ Ruhe: 0,0033 g;
12^h 26′—29′ Wind: 0,007 g;
12^h 29′ – 37′ Ruhe: 0,0033 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,005 g;
stomatare „ 0,020 g;
gesamte „ 0,025 g.
b) Für Wind. Cuticulare Tr.: 0,011 g;
stomatare „ 0,21 g:
gesamte „ 0,221 g.

4. Hydrangea hortensis. 6. Sept. 1909. Stengel mit 3 Blattpaaren. Blattfläche ohne Nerven 300 qcm. Spaltöffnungen nur unten, 16500 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 10:3 μ. Länge des Porus 13 μ. $t = 16{,}5°$. $F = 62{,}5\,\%$. Diffuses Licht.

Verlust pro Minute:

4^h 42′—51′ Ruhe: 0,012 g;
4^h 51′—53′ Wind: 0,021 g;
4^h 54′—59′ Ruhe: 0,011 g.

Dann, nachdem die Unterseite der Blätter mit Kakaobutter bestrichen ist:

5^h 17′—37′ Ruhe: 0,0016 g;
5^h 37′—39′ Wind: 0,0028 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,0024 g;
stomatare „ 0,017 g;
gesamte „ 0,0194 g.
b) Für Wind. Cuticulare Tr.: 0,0042 g;
stomatare „ 0,063 g;
gesamte „ 0,0672 g.

5. Aconitum lycoctonum. 27. Juli 1909. Ein beblätterter Stengel im sonnigen Garten geholt, bald ins Dunkelzimmer. Blattfläche 450 qcm; Fläche der Nerven mit Sorgfalt bestimmt, zu $^1/_7$ der gesamten Blatt-

fläche gefunden, also Blattfläche ohne Nerven 386 qcm. Spaltöffnungen nur unten, pro Quadratzentimeter (die Nerven abgerechnet) 8240. Mittlere Spaltweite 12,9 : 6,3 μ. Länge des Porus 13 μ. $t = 21{,}5^0$. $F = 63\,\%$.

Der frische Stengel verliert von $8^h\ 50' - 9^h\ 8'$ pro Minute in Gramm:
0,05; 0,05; 0,044; 0,05; 0,036; 0,044; 0,044; 0,04.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,012 g (interpoliert);
stomatare „ 0,033 g;
gesamte „ 0,045 g.

6. Archangelica officinalis. 5. Juli 1909. Der Mittelteil und ein Seitenteil eines großen, reich zusammengesetzten Blattes in Wasser stehend unter einer Glasglocke so aufgestellt, daß am 6. Juli morgens die Sonne darauf fällt, um Spaltenöffnung zu erzielen. Um 8^h der Mittelteil sorgfältig von dem niedergeschlagenen Wasser befreit und nach der Abnahme von Schnitten im Kölbchen auf der Wage ins Dunkelzimmer. Um 9^h der Seitenteil ebenso behandelt.

Die Nerven wurden in ihrer Gesamtheit auf ein Fünftel der Blattfläche geschätzt. Dann hatten die Spaltöffnungen führenden Teile (der Unterseite, die Oberseite ist ohne Stomata) zusammen bei dem Mittelteil etwa 632 qcm Fläche, bei dem Seitenteil etwa 355 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter (die Nerven abgerechnet) 45000. Mittlere Spaltweite 12 : 3,4 μ. Länge des Porus 11 μ.

$t = 17^0$. $F = 64\,\%$. Dunkel.

Das größere Stück verliert von $8^h\ 19' - 8^h\ 30'$ pro Minute:
0,057; 0,057; 0,055; 0,05; 0,05; 0,05 g.

Berechnung. Kutikulare Tr.: 0,014 g (interpoliert):
stomatare: „ 0,049 g;
gesamte: „ 0,063 g.

7. Archangelica. Das kleinere Stück verliert pro Minute:
$9^h\ 10' - 16'$ Ruhe: 0,033 g; 0,03 g;
$9^h\ 16' - 19'$ Wind: 0,12 g;
$9^h\ 19' - 24'$ Ruhe: 0,033 g; 0,03 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,008 g (interpoliert);
stomatare: „ 0,0274 g;
gesamte: „ 0,0354 g.

b) Für Wind. Cuticulare: „ 0,016 g;
stomatare: „ 0,328 g;
gesamte: „ 0,344 g.

8. Gentiana lutea. 9. Juni 1909. Ein Blatt im sonnigen Garten geholt, der hellen Sonne ausgesetzt. Blattfläche ohne Nerven 119 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter unten 12360, oben 6180. Mittlere Spaltweite oben wie unten 12:3,8 μ. Länge des Porus 17,6 μ.

$t = 25^0$. $F = 52\,^0/_0$.

Das Blatt verliert von $7^h\,56' - 8^h$ pro Minute:

0,043 g; 0,043 g; 0,043 g.

Berechnung.	Cuticulare Tr.:	0,011	g (interpoliert);
	stomatare der Unterseite:	0,0151	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0113	g;
	gesamte:	0,0374	g.

9. Gentiana lutea. 18. Juni 1909. Ein Blatt aus dem sonnigen Garten geholt, der hellen Sonne ausgesetzt. Blattfläche ohne Nerven 186 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter unterseits 7200, oberseits 3090 (nur die funktionstüchtigen gezählt, zahlreiche abgestorben). Mittlere Spaltweite oben wie unten 14,5:5,6 μ. Länge des Porus 17,6 μ.

$t = 22^0$. $F = 55\,^0/_0$.

Das Blatt verliert von $8^h\,41' - 8^h\,46^1/_2'$ pro Minute:

0,06 g.

Berechnung.	Cuticulare Tr.:	0,010	g (interpoliert);
	stomatare der Unterseite:	0,0180	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0123	g;
	gesamte:	0,0303	g.

10. Gentiana lutea. 29. Juni 1909. Ein Blatt aus dem sonnigen Garten. Fläche ohne Nerven 192 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter oberseits 4120, unterseits 8240. Mittlere Spaltweite oberseits 13:2 μ, unten 16,5:4,4 μ. Länge des Porus 18,7 μ.

$t = 19^0$. $F = 60\,^0/_0$. Diffuses Licht.

Das Blatt verliert pro Minute:

$9^h\ 7'$ a. m. — $5^h\ 6'$ p. m. Ruhe: 0,018 g, 0,018 g, 0,017 g.

$5^h\ 6' - 5^h\ 10'$ Wind: 0,044 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe.	Cuticulare Tr.:	0,006	g (interpol.);
	stomatare der Unterseite:	0,0134	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0056	g;
	gesamte:	0,025	g.
b) Für Wind.	Cuticulare Tr.:	0,012	g (interpol.);
	stomatare der Unterseite:	0,0441	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0084	g;
	gesamte:	0,0645	g.

11. Gentiana lutea. 8. Juli 1909. Ein Blatt bei kühlem, windigem Wetter im Garten geholt. Fläche ohne Nerven 154 qcm. Spaltöffnungen oberseits ganz geschlossen. Unterseits mittlere Spaltweite 14,3 : 3,3 μ. Länge des Porus 18,7 μ. Auf 1 qcm 7200 Spalten. $t = 19^0$. $F = 59\,\%$. Diffuses Licht.

Das Blatt verliert pro Minute:

$11^h\ 40'$—$11^h\ 51'$ Ruhe: 0, 0143 g; 0,0143 g;
$11^h\ 51'$—$53'$ Wind: 0,04 g;
$11^h\ 53'$—$12^h\ 2'$ Ruhe: 0,0143 g; 0,0166 g;
$12^h\ 2'$—$12^h\ 4'$ Wind: 0,045 g;
$12^h\ 4'$—$2^h\ 50'$ Ruhe: 0,0166 g; 0,016 g; 0,014 g;
$2^h\ 50'$—$2^h\ 52'$ Wind: 0,046 g.

Berechnung.

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,005 g (interpol.);
stomatare „ 0,0082 g;
gesamte „ 0,0132 g.
b) Für Wind. Cuticulare „ 0,010 g;
stomatare „ 0,022 g;
gesamte „ 0,032 g;

12. Rhododendron hybridum hort. 7. Sept. 1909. Ein kleiner Zweig mit 8 Blättern im sonnigen Garten geholt, zuerst unter einer feucht gehaltenen Glocke der hellen Sonne ausgesetzt, dann im Kölbchen und im hellen diffusen Licht auf die Wage. Blattfläche ohne Nerven 125 qcm. Spaltöffnungen nur unten, pro Quadratzentimeter 20600, sehr klein. Mittlere Spaltweite 5,5 : 1 μ. Länge des Porus 13 μ. $t = 17{,}5^0$. $F = 64\,\%$.

Der Zweig verliert von $11^h\ 19'$—$11^h\ 34'$: 0,02 g, also pro Minute 0,0013 g.

Berechnete stomatare Transpiration:

0,00176 g.

Die cuticulare Komponente ist bei der Dicke der Cuticula wohl zu vernachlässigen.

Die Steigerung des Gewichtsverlustes durch Wind war fast unmerklich, ebenso bei einem zweiten größeren Zweig. Das ist bei dem bedeutenden Widerstand, den die Epidermis mit ihren winzigen Poren bietet, verständlich und bestätigt, daß die cuticulare Transpiration außerordentlich schwach ist.

13. Callisia repens (Commelinacee). 14. Sept. 1909. Ein Stengel mit 7 Blättern. Gesamte Blattfläche 100 qcm, also der Radius eines

Blattes etwa 2 cm, und $\frac{R}{4} = 0{,}5$ cm. Spaltöffnungen nur unten, 1590 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 27,5 : 9 μ. Länge des Porus 16,5 μ. $t = 20^0$. $F = 61\,\%$. Helles diffuses Licht.

Der Stengel verliert von $9^h\ 4'$—$9^h\ 10'$ pro Minute 0,008 g.

Dann, nachdem die Blätter unterseits mit Kakaobutter bestrichen sind, von $9^h\ 21'$—$9^h\ 44'$ pro Minute 0,0014 gr.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,0021 g;
stomatare „ 0,0079 g;
gesamte „ 0,0100 g.

14. Callisia repens. 3. Juni 1909. Ein Stengel mit 8 Blättern aus dem sonnigen Gewächshaus geholt, im Kölbchen auf der Wage der hellen Sonne ausgesetzt. Gesamte Blattfläche 90 qcm, Fläche eines Blattes durchschnittlich etwa 11 qcm, also $\frac{R}{4}$ ungefähr 0,5 cm. Spaltöffnungen nur unten, 1378 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 27,5 μ : 8,8 μ. Länge des Porus 16,5 μ. $t = 25^0$. $F = 52\,\%$.

Die Pflanze verliert von $8^h\ 3'$—$8^h\ 25'$ pro Minute:

0,01 g, 0,0074 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,0025 g (interpol.);
stomatare „ 0,0108 g;
gesamte „ 0,0133 g.

15. Callisia repens. 15. Juli 1909. Zwei Stengel mit 15 Blättern morgens im Dunkelzimmer. Blattfläche im ganzen 180 qcm, also $\frac{R}{4}$ = 0,5 cm. Spaltöffnungen nur unten, pro Quadratzentimeter 1480. Mittlere Spaltweite 26,4 : 6,6 μ. Länge des Porus 17,6 μ. $t = 17^0$. $F = 67\,\%$.

Die Stengel verlieren von $9^h\ 43'$—$10^h\ 11'$ pro Minute:

0,0074 g, 0,0072 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,003 g (interpol.);
stomatare „ 0,0072 g;
gesamte „ 0,0102 g.

16. Callisia repens. 15. Juli 1909. Zwei Stengel mit 17 Blättern am Abend im Dunkelzimmer. Gesamte Blattfläche 209 qcm, also $\frac{R}{4}$ etwa gleich 0,5 cm. Spaltöffnungen nur unten, 1480 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 22 : 2,2 μ. Länge des Porus 17,6 μ. $t = 17^0$. $F = 71{,}5\,\%$.

Die Stengel verlieren von $7^h\ 52'$—$8^h\ 2'$ abends pro Minute:

0,0054 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,003 g (interpol.);
stomatare „ 0,00288 g;
gesamte „ 0,00588 g.

17. Tradescantia viridis. 2. Juni 1909. Ein bewurzelter Stengel mit 13 Blättern im Kölbchen dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Gesamte Blattfläche 64 qcm; Fläche eines Blattes durchschnittlich etwa 5 qcm, also $\frac{R}{4} = 0{,}32$ cm. Spaltöffnungen nur unten, 2120 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 27,5 : 6,6 μ. Länge des Porus 19,8 μ. $t = 22^0$. $F = 56\,\%$.

Die Pflanze verliert von $9^h\ 23'$—$9^h\ 36'$ pro Minute:
0,01 g, 0,009 g, 0,008 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0.002 g (interpol.);
stomatare „ 0,00707 g;
gesamte „ 0,00907 g.

Tabelle 11.

Nr. des Versuchs	Name der Pflanze	Beleuchtung	Transpiration pro Minute in Ruhe		Transpiration pro Minute im Wind	
			beobachtet	berechnet	beobachtet	berechnet
1	Nuphar	Diffuses Licht	0,0375	0,0377	—	—
2	„	„	0,025	0,0266	0,11	0,141
3	„	„	0,0167	0,025	0,083	0,221
4	Hydrangea	„	0,012	0,019	0,021	0,0672
5	Aconitum	Dunkel	0,05	0,045	—	—
6	Archangelica	„	0,057	0,063	—	—
7	„	„	0,033	0,035	0,12	0,344
8	Gentiana	Direkte Sonne	0,043	0,037	—	—
9	„	„	0,06	0,04	—	—
10	„	Diffuses Licht	0,018	0,025	0,044	0,065
11	„	„	0,0143	0,0132	0,045	0,032
12	Rhododendron	„	0,0013	0,0018	—	—
13	Callisia	„	0,008	0,010	—	—
14	„	Direkte Sonne	0,010	0,013	—	—
15	„	Dunkel	0,0074	0,010	—	—
16	„	„	0,0054	0,0059	—	—
17	Tradescantia	Direkte Sonne	0,010	0,009	—	—

Diskussion der Resultate.

Die Ergebnisse der 17 Versuche sind in der Tabelle 11 übersichtlich zusammengestellt. Die Übereinstimmung zwischen beobachteten

und berechneten Werten ist für ruhige Luft überraschend, wenn man die außerordentliche Unsicherheit sämtlicher Messungen an der Pflanze in Rücksicht zieht. Daß im Dunkeln die berechnete Größe nicht erreicht werden kann, ist verständlich, weil die Pflanze hier wohl etwas kälter ist als die Umgebung. Im direkten Sonnenlicht steigt dagegen die Temperatur des Blattes über die der Luft, die berechneten Werte müssen also zu niedrig ausfallen, was die Tabelle im allgemeinen auch zeigt; nur Versuch 14 macht eine Ausnahme. Im diffusen Licht müßten Beobachtung und Berechnung am ehesten zusammenfallen. Im allgemeinen sind aber die berechneten Werte größer als die im Experiment gefundenen, doch höchstens um 50 %.

Bei der Berechnung ist zudem immer angenommen, daß die Kuppen über den einzelnen Spaltöffnungen nicht miteinander interferieren. Das ist nach Brown und Escombe (1900, pag. 267) der Fall, wenn die Entfernung der Poren voneinander mindestens das Zehnfache des Durchmessers beträgt. Diese Bedingung ist aber bei den verwendeten Objekten fast nirgends erfüllt. Die Spaltöffnungen stehen meistens enger. Der berechnete Wert muß also aus diesem Grunde zu hoch ausfallen.

Dem steht gegenüber, daß als einheitlicher Porusquerschnitt die Weite der Zentralspalte angenommen ist. Tatsächlich erweitert sich der Porus von der Zentralspalte nach außen wie nach innen, sein Widerstand ist also geringer, als die Berechnung annimmt.

Genau bestimmen lassen sich die widerstreitenden Wirkungen der beiden Fehlerquellen zunächst nicht, und so müssen wir uns mit der erreichten Annäherung zufrieden geben.

Von den Maßen abgesehen, sind sämtliche Festsetzungen der Berechnungen durch Experimente gesichert, bis auf die Annahme, daß der Raum knapp unter den Spaltöffnungen dampfgesättigt ist. Und zur Prüfung dieser Frage sind die Versuche mit Blättern in erster Linie angestellt. Die nahe Übereinstimmung zwischen den beobachteten Werten und den Berechnungen aus Formeln, in denen Dampfsättigung der Atemhöhle angenommen ist, macht es nun wahrscheinlich, daß bei den verwendeten Objekten innerhalb der Grenzen der Versuchsbedingungen unter den Spaltöffnungen fortwährend annähernd gesättigter Dampf sich befindet. Die Stomata wären also nahezu auf ihre volle Diffusionskapazität in Anspruch genommen, und das Mesophyll würde sich ähnlich verhalten wie eine zusammenhängende, von einem feinen Sieb, der Epidermis, bedeckte Wasserfläche. Die einzelne Mesophyllzellenmembran wird natürlich nicht imstande sein, ebensoviel Wasser abzugeben wie eine gleich große Wasserfläche. Aber durch die

enorme Entwicklung der inneren Oberfläche des Mesophylls kann diese Differenz wohl zu einem beträchtlichen Teil kompensiert werden.

Das soll nur für ruhige Luft gesagt sein. Im Wind blieb die Transpiration in den Versuchen meistens weit hinter der Berechnung zurück; im äußersten Fall ist 3mal mehr berechnet als gefunden. Wie das zu deuten ist, davon soll unten die Rede sein.

Die von mir gewonnenen Resultate stehen im Widerspruch mit dem Befund von Brown und Escombe (1900, pag. 280). Die englischen Forscher haben nämlich an abgeschnittenen, in Wasser tauchenden Blättern von Helianthus annuus sechsmal weniger Wasserverlust beobachtet als berechnet. Wie die Nachrechnung mir gezeigt hat, ist bei der Kalkulation bewegte Luft angenommen; doch fehlt eine Angabe, ob und in welcher Weise im Experiment die Luft in Bewegung erhalten wurde. Die relative Feuchtigkeit in der umgebenden Atmosphäre ist zu 25% angesetzt, leider wieder ohne den Hinweis auf das Mittel, mit dem diese niedrige Feuchtigkeit hergestellt wurde.

Das Helianthus-Blatt eignet sich für Transpirationsversuche sehr schlecht, weil es sich durch die Schnittfläche ungenügend mit Wasser versorgt und sehr rasch welkt. Es wurde aber trotzdem ein Versuch gemacht, um die Angabe von Brown und Escombe zu kontrollieren. Ein großes Blatt, ohne die Nerven 266 qcm groß, verlor in der hellen Sonne bei 24°, 51% Feuchtigkeit und „Wind“ (mit einem Stück Pappe hergestellt) pro Quadratzentimeter und Stunde 0,0564 g, während Brown und Escombe im höchsten Fall 0,0276 g gefunden haben. Mein Versuch erstreckte sich über wenige Minuten, so daß noch kein Welken eingetreten sein konnte. Die Spaltenzahl auf der Flächeneinheit war um $^1/_3$ größer als bei Brown und Escombe, aber dafür war die Luftfeuchtigkeit doppelt so groß und die Spaltweite viel geringer. Und trotzdem ist die beobachtete Transpiration doppelt so groß als bei Brown. Es darf also wohl angenommen werden, daß entweder der in Brown's Experiment registrierte Wert infolge von Welken und Spaltenschluß zu niedrig ausgefallen ist oder daß die der Berechnung zugrunde gelegten äußeren Bedingungen, hauptsächlich Luftbewegung, im Experiment nicht gegeben waren.

7. Die Beschaffenheit des Mesophylls.

Der Ausfall der Experimente führt zu der Vorstellung, daß die Atemhöhle dauernd mit Dampf gesättigt ist. Auf den ersten Blick scheint damit bei dicken Blättern ein großer Teil des Mesophylls von der Evaporation ausgeschlossen. Die Verdampfung wird allerdings im

Blattinnern geringer ausfallen als in der Nähe der Atemhöhlen, aber sie wird an wenigen Stellen ganz unterdrückt sein. Die Temperatur der Gewebe wird ja von außen nach innen bis zu einer gewissen Tiefe zunehmen, und wenn der Wasserdampf auch in allen Interzellularen gesättigt ist, so wird doch die Dampfdichtigkeit, entsprechend dem Temperaturabfall, von innen nach außen abnehmen, so daß ein Diffusionsstrom sich dauernd in dieser Richtung bewegt.

Je nach der Form der Atemhöhle kann das Maximum der Dampfspannung in geringerer oder größerer Entfernung von der Mündung des Porus liegen. Bei engen, langen Atemhöhlen kann also der innere Widerstand der Spaltöffnung größer als $\frac{r^2}{r \cdot \frac{\pi}{4}}$ werden. Das muß vor allem dann eintreten, wenn die Membranen, die die Atemhöhle begrenzen, selbst nicht transpirieren, wie bei den Restionaceen (vgl. pag. 532).

Teleologisch betrachtet ist eine dauernde Dampfsättigung der Interzellularen sehr zweckmäßig, und zwar in Hinsicht auf das Assimilationsgeschäft. Die Kohlensäure der Luft muß sich ja im Imbibitionswasser der Mesophyllmembranen lösen, um zu den Chloroplasten zu gelangen. Die Lösung und Diffusion der CO_2 wird um so leichter von statten gehen, je stärker die zu durchwandernden Membranen gequollen sind, und der Sättigungszustand der Membranen hängt wieder von der Feuchtigkeit der über ihnen lagernden Luft ab. Eine weitgehende Austrocknung der Interzellularenluft und der Zellwände muß also die Photosynthese erschweren.

Soll die an einigen wenigen Objekten gewonnene Auffassung von dem Verhältnis zwischen Diffusionskapazität und tatsächlicher Diffusionsgröße verallgemeinert werden, so hat das eine wichtige logische Konsequenz. Wir müssen dann nämlich annehmen, daß die Ausbildung des Mesophylls mit der Zahl und Größe der Stomata sich immer in der Weise harmonisch ins Gleichgewicht setzt, daß die Diffusionskapazität der Spalten nicht die Evaporationsfähigkeit des Mesophylls übertrifft. Man war von jeher der Überzeugung, und mit Recht, daß Blätter mit dichtem Mesophyll weniger transpirieren als solche mit lockerem; enge Interzellularkanäle lassen natürlich den Dampf langsamer zu den Atemhöhlen diffundieren als weite. Aber in letzter Linie wäre nach unserer Auffassung die Ausbildung der Spaltöffnungen maßgebend. Tatsächlich findet man, wie bekannt, bei Xerophyten gewöhnlich kleine Spaltöffnungen, die sich zudem nicht weit öffnen.

Auf alle Fälle hat es nicht viel Sinn, allein die Oberfläche der Interzellularen zu messen und die Ausführungsgänge außer Acht zu

lassen, wie Sampson und Allen (1909, pag. 49) tun. Sie fanden, daß die blattlosen Stengel von Scirpus lacuster auf der Flächeneinheit mehr transpirierten als die Blätter von Helianthus annuus, trotzdem Scirpus weniger Spaltöffnungen hat, und führen das auf die riesige Entwicklung der Lufträume bei Scirpus zurück, die 80% des ganzen Volumens ausmachen. Solange aber die Spaltweite nicht bekannt ist, sagt die Spaltenzahl gar nichts. Zudem wird, alle Verhältnisse gleichartig angenommen, der Scirpus-Stengel pro Flächeneinheit stärker transpirieren als die breiten Blattflächen von Helianthus. Endlich genügt es bei einem Versuch, der eine fundamentale Frage entscheiden soll, nicht, die Vergleichsobjekte „ähnlichen Bedingungen" auszusetzen.

Die Größe der inneren Oberfläche ist natürlich nicht der einzige maßgebende Faktor auf seiten des Mesophylls. Die Durchlässigkeit der Membranen für Wasser wird ebenfalls ein gewichtiges Wort mitzusprechen haben. Einen extremen Fall haben wir schon in den Atemhöhlen der Restionaceen kennen gelernt. Und die Verkieselung, die man häufig an den Mesophyllwänden alternder langlebiger Blätter findet, wird ebenfalls die Transpiration herabsetzen.

Die Objekte, die in den mitgeteilten Versuchen zur Verwendung kamen, gehören nach Standort und Blattbau recht verschiedenen Typen an. Die Mehrzahl sind Mesophyten, Nuphar ist extremer Hygrophyt, und Rhododendron ist xerophil. Die Übereinstimmung zwischen der tatsächlichen und der nach der Beschaffenheit der Stomata zu erwartenden Transpirationsgröße war bei allen unverkennbar. Und deshalb ist es nicht unwahrscheinlich, daß bei der Ausdehnung der Versuche auf ein größeres Material die angedeutete Beziehung zwischen Spalten- und Mesophyllkapazität sich im allgemeinen wird finden lassen.

8. Korrelative Verhältnisse.

Es ist selbstverständlich, daß benachbarte Blätter einander gegenseitig in der Dampfabgabe beeinflussen müssen, wenn die Luft nicht sehr stark bewegt ist. Und deshalb ist es ziemlich aussichtslos, die maßgebenden Verhältnisse etwa an einer reichbeblätterten Topfpflanze, wie sie sich zu Transpirationsversuchen sonst wohl eignen würde, analysieren zu wollen. Für manche Studien kommen aus diesem Grund bewurzelte Pflanzen leider wenig in Betracht, und die Verwendung abgeschnittener Teile ist wegen der Gefahr des Welkens immer mißlich.

Wenn also Krutitzky (1882) beobachtet, „daß die Transpiration eines von seiner Mutterpflanze getrennten Blattes ganz unverhältnismäßig stark ausfällt", so braucht man nicht mit dem Autor an eine Ver-

änderung des inneren Zustandes als Ursache zu denken. Und wenn Sorauer (1880) findet, daß bei teilweiser Entlaubung einer Pflanze die übrigbleibenden Blätter verhältnismäßig stärker transpirieren, so ist diese Erfahrung ebenfalls wohl dahin zu interpretieren, daß jedenfalls in ruhiger Luft die Transpiration eines Blattes die eines anderen beeinträchtigt und daß mit der Beseitigung dieser Hemmung die Dampfabgabe der an der Pflanze belassenen Blätter sich vergrößert. Dazu kann natürlich noch eine Spaltenerweiterung kommen, weil das Wurzelsystem einen Teil der Belaubung besser mit Wasser zu versorgen vermag als die ursprüngliche Gesamtmasse der Blätter. Krutitzky hat demnach sicher recht, wenn er meint, man sei „keineswegs berechtigt, die für einzelne Blätter gewonnenen Zahlen auf einen Zweig, geschweige denn auf die ganze Pflanze durch einfache Umrechnung zu übertragen".

In noch höherem Maße gilt das natürlich für größere zusammenhängende Pflanzenbestände, wie Wiesen und Wälder. Und in klarer Erkenntnis dieser Verhältnisse hat v. Höhnel (1879) bei der Schätzung der von Bäumen und von Waldflächen verdampften Wassermengen „versucht, dem Umstand Rechnung zu tragen, daß die Transpirationsbedingungen für die einzelnen Teile einer Pflanze nicht gleich günstig sind und daß insbesondere in geschlossenen Beständen das einzelne Individuum weniger Wasserdampf abgeben wird, als bei isolierter Stellung" (Pfeffer, 1897, pag. 233). Dem ist nur noch beizufügen, daß diese Wirkungen sich in ruhiger Luft stärker geltend machen müssen als bei Wind.

Von einer Beeinflussung, die sich zwischen den beiden Seiten amphistomatischer Blätter geltend machen soll, berichten Unger (1861, p. 430) und Comes (1878, pag. 62).

Unger bedeckte an zwei Blättern von im Garten stehenden Exemplaren von Brassica rapa die Unterseite (genau genommen jedenfalls nur einen Teil derselben) mit einem luftdicht anschließenden Glastrichter. Die Ansammlung von verdichtetem Transpirationswasser war, wie zu erwarten, gering. Als nun an einem der beiden Blätter auf die Oberseite ein Uhrglas von demselben Durchmesser wie die Trichteröffnung lose aufgelegt wurde, sammelte sich im Laufe des Tages im Trichter des oberseits bedeckten Blattes doppelt so viel Wasser als im Trichter des nicht bedeckten. Und Unger zieht aus seiner Beobachtung den Schluß, daß eine Blattseite für die andere bei der Abführung des Dampfes „vikariieren" könne.

Comes ließ drei Blätter von Arum italicum im selben Raum 8 Tage lang (oder wurden die Blätter gewechselt?) in Wasser stehend tran-

spirieren. Ursprünglich verloren die Blätter in der Zeiteinheit gleich viel Gewicht. Dann wurde bei einem Blatt die Oberseite, bei dem zweiten die Unterseite mit Fett bestrichen, das dritte blieb ohne Fettbelag. Jetzt transpirierten die beiden ersten Blätter zusammen mehr als das dritte, und zwar im Verhältnis von 21,85 : 19,30, d. h. getrennte Ober- und Unterseite gaben zusammen um 11,7 % mehr Wasser ab als beide Flächen in einem Blatt vereinigt. Wenn das Resultat etwas besagen soll, muß natürlich die Annahme gemacht werden, daß die drei Blätter sich in allen Teilen vollkommen gleich verhielten.

Burgerstein (1904, pag. 31) referiert die Erfahrungen von Unger und Comes, ohne sie zu diskutieren.

Lloyd (1908, pag. 61) zieht die fraglichen Erscheinungen ohne Besinnen als Stütze für seine Auffassung der Spaltöffnungstätigkeit heran, die uns noch beschäftigen wird. Er ignoriert die Möglichkeit, daß in den erwähnten Versuchen die Spalten sich erweitert haben, was bei Unger recht wohl denkbar ist. Und wenn also eine Blattseite ohne Änderung der Spaltweite und ohne Schwankung der äußeren Bedingungen bald stärker bald schwächer transpiriert, dann muß die Transpirationsgröße zwischen gewissen Grenzen von der Öffnungsweite der Stomata unabhängig sein.

Die Ungerschen Versuche sind von vornherein als Beweisstücke für Lloyd's Auffassung auszuschließen. Wenn die vorher freie Blattoberseite in der hellen Sonne (und solche registriert Unger) mit einer Glasschale bedeckt wird, so stellt sich ohne Zweifel sehr rasch der Glashauseffekt ein. Das Blatt erwärmt sich unter der Wärmefalle, und die unverändert bleibende Unterseite transpiriert stärker als vorher.

Um zu entscheiden, ob auch bei der Versuchsanstellung von Comes rein physikalische Korrelationen von genügender Ausgiebigkeit im Spiel sein können, wurden zwei dünne Glasplatten, 9×12 cm groß, auf einer Seite mit angefeuchtetem Filtrierpapier überzogen, das überall genau bis zum Rand reichte. Die beiden Platten wurden zunächst mit den freien Rückenseiten gegeneinander gekehrt in eine Drahtschleife gefaßt und ihr Gewichtsverlust innerhalb einiger Minuten bestimmt, dann wurde jede Platte einzeln gewogen, darauf wieder beide usf.

Bis 0,05 g Gewicht verloren gingen, verstrichen bei

a + b	$2^3/_4$'	a + b	3'	a + b	3'
a	$4^1/_2$'	a	$4^3/_4$'	a	5'
b	5'	b	$5^1/_2$'	b	$4^1/_2$'
				a + b	3'

Der Versuch dauerte nicht ganz 2 Stunden.

Aus den Wägungen folgt, daß die beiden Platten weniger stark evaporieren, wenn sie vereinigt, als wenn sie getrennt sind. Und zwar verhalten sich die Evaporationsgrößen im Mittel wie 5:6, d. h. die Evaporation steigt infolge der Trennung der beiden Flächen um 20%.

Die Erscheinung ist leicht zu erklären. Einmal wird der Dampf an den Rändern der Platten sich nach allen Richtungen ausbreiten, so daß eine Platte für die andere das Diffusionsgefälle vermindert. Und zweitens wird die Wärmezufuhr aus der Atmosphäre ausgiebiger sein, wenn der nicht angefeuchtete Rücken der Platte freiliegt.

Beim amphistomatischen Blatt wird die direkte Wechselwirkung der beiden Seiten dieselbe sein wie bei den feuchten Platten. Wird also die Transpiration einer Seite unterdrückt, so wird die der anderen Seite schon deswegen steigen. Zudem wird sich infolge der Verminderung der Evaporation des ganzen Blattes die Temperatur der Gewebe erhöhen, was wieder eine verhältnismäßige Steigerung der Transpiration der freien Seite zur Folge haben muß.

9. Die Wirkung des Windes.

Brown und Escombe[1]) sind auf Grund der Formel, die sie für die Berechnung der stomataren Transpiration verwenden, zu dem Schluß gekommen, daß die Wirkung selbst rascher Luftbewegung sehr gering ausfallen müsse. Es soll ja nur die wirksame Länge des Spaltöffnungsporus durch den Einfluß des Windes von $1+\frac{r\pi}{2}$ auf $1+\frac{r\pi}{4}$ sinken, folglich das Verhältnis bestehen:

$$\text{Transpir. (Ruhe)} : \text{Transpir. (Wind)} = \left(1+\frac{r\pi}{4}\right) : \left(1+\frac{r\pi}{2}\right).$$

Wie oben dargelegt, kommt aber in ruhiger Luft Kuppenbildung nicht nur über den einzelnen Stomata, sondern auch über der ganzen Blattfläche zustande. Wie groß die wirksame Höhe der großen Kuppe anzunehmen ist, ist pag. 40 angegeben. Die Proportion ist also zu schreiben:

$$\text{Transpir. (Ruhe)} : \text{Transpir. (Wind)} = \frac{1+\frac{r\pi}{4}}{n \cdot r^2\pi} : \left(\frac{R}{4}+\frac{1+\frac{r\pi}{2}}{n \cdot r^2\pi}\right),$$

wobei $\frac{R}{4}$ nicht leicht größer als 1 wird. Daraus geht hervor, daß der

1) 1900, pag. 276; 1905, pag. 80; zitiert von Dixon, 1900, pag. 4. — Lloyd, 1908, pag. 37, t. 37, gibt nach den Brown'schen Formeln die Berechnung für verschiedene Öffnungszustände einer Spaltöffnung von gegebenen Dimensionen. Die Zahlen sind nur für Wind brauchbar.

Unterschied zwischen Wind und Ruhe um so größer ist, je größer das Blatt ist nnd je zahlreicher nnd weiter die Spalten sind, d. h. je geringer der Widerstand der Epidermis ist im Verhältnis zum Widerstand der Kuppe über dem ganzen Blatt. Der größte Verhältniswert wurde für Archangelica berechnet, wo die stomatare Transpiration im Wind zehnmal so groß ausfallen sollte wie in ruhiger Luft.

In der folgenden Tabelle ist, wie in Tabelle 11, auch der cuticulare Wasserverlust in Rechnung gezogen, der im Wind immer etwa doppelt so groß war wie in ruhiger Luft.

Tabelle 12.

Nr. des Versuchs	Name der Pflanze	Verhältnis Wind : Ruhe	
		beobachtet	berechnet
2	Nuphar	4,6 : 1	5,2 : 1
3	„	5 : 1	9 : 1
4	Hydrangea	1,8 : 1	3,4 : 1
7	Archangelica	4 : 1	9,5 : 1
10	Gentiana	2,5 : 1	3,3 : 1
11	„	3 : 1	2,5 : 1

Zu diesen eigenen Beobachtungen kommen als empirisches Material noch die viel besser ausgeführten Versuche von Wiesner (1887), der im Wind von 3 m pro Sekunde häufig eine Steigerung der Transpiration auf das Doppelte fand, bei Hydrangea sogar auf das Vierfache. Wenn Lloyd (1908, pag. 34, Anm. 2) Resultate erhielt, die praktisch den Formeln von Brown und Escombe entsprechen, so rührt das wahrscheinlich von der Anwendung der unbrauchbaren Potometermethode her. (Vgl. pag. 491.)

Meine Experimente haben gewöhnlich die theoretisch postulierte Größe der Steigerung im Wind nicht ergeben. Daß die Pflanzen, wie die Potometerversuche gezeigt haben, im Wind viel weniger saugten als sie transpirierten, konnte wegen der Kürze der Versuchszeit die Transpiration nicht herabdrücken. Es ist aber zu bedenken, daß bei der Berechnung die Temperatur des Blattes als konstant angenommen ist, während sie tatsächlich im Wind infolge der Transpirationserhöhung sinken muß. Der Druck des gesättigten Dampfes im Blattinnern nimmt also ab und damit die Potentialdifferenz. Der Unterschied zwischen der Transpirationsgröße in Ruhe und der bei Wind kann demnach nicht ganz den berechneten Wert erreichen. Zu einem anderen Teil ist die Differenz zwischen Beobachtung und Berechnung vielleicht

durch die mehr als primitive Versuchsanstellung bedingt, die wohl keinen kontinuierlichen Luftstrom von genügender Stärke zu unterhalten imstande war.

Diese Fehlerquellen treten aber wahrscheinlich zurück gegenüber einem anderen Faktor. Es ist sehr wohl denkbar, daß im Wind bei den verwendeten Objekten das Mißverhältnis zwischen Diffusionskapazität der Spalten und Evaporationsvermögen des Mesophylls sich einstellt, wie Lloyd es sich dauernd vorhanden denkt. Es würde also bei Wind der Sättigungsdruck des Wasserdampfes nicht unmittelbar unter der Spaltöffnung, sondern tiefer im Mesophyll liegen, was für die regulatorische Wirksamkeit der Spaltöffnungstätigkeit von Bedeutung wäre. Eine sichere Entscheidung darüber läßt sich vorläufig nicht treffen.

Jedenfalls stimmen aber meine Formeln für die Vergrößerung der Diffusionskapazität im Wind mit den Erfahrungen besser überein als die von Brown und Escombe. Während ich z. B. für Nuphar, Versuch 2, eine Steigerung von 1 auf 5,2 berechne und von 1 auf 4,6 beobachte, berechnet sich nach Brown das Verhältnis auf 1 : 1,12. Nicht zu vergessen ist, daß Brown und Escombe nur die stomatare Transpiration ins Auge fassen und von einer Schätzung der cuticularen absehen, während diese kleinere Komponente in meiner Berechnung berücksichtigt ist. Doch ändert das an der Sache nicht viel, weil die epidermoidale Wasserabgabe nicht sehr ausgiebig ist und in meinen Versuchen im Wind ziemlich regelmäßig nur aufs Doppelte stieg.

Ob die Steigerung der stomataren Transpiration im Wind allein auf die Entfernung der „Kuppe“ zurückzuführen ist, das ist natürlich fraglich. Brown und Escombe (1905, pag. 81) weisen darauf hin, daß bei starker Bewegung des Blattes ein abwechselndes Aus- und Einströmen der Luft von und zu den Intercellularen herbeigeführt werden könnte, wobei die innere Atmosphäre des Blattes sich wohl verhältnismäßig trocken erhalten würde.

Bei ganz gleichmäßiger Luftbewegung und konstanter Orientierung des Blattes muß starker Wind wohl eine saugende bzw. eine stauende Wirkung auf die Interzellularenluft ausüben, je nachdem er über die Blattfläche wegstreicht oder auf sie aufprallt. Im ersten Fall wird die Luft im Spaltöffnungsporus verdünnt und die Transpiration gesteigert, im zweiten wird die Luft verdichtet und die Diffusion herabgedrückt.

Die bedeutende Steigerung der Diffusionskapazität im Wind läßt nun auch den Spaltenschluß, der bei starker Luftbewegung sich häufig einstellt (vgl. z. B. Wiesner, 1887), teleologisch verständlich erscheinen.

Kausal ist dieser Spaltenschluß (bzw. Spaltenverengerung) vielleicht in dem Sinne bedingt, daß im Wind leicht beginnendes Welken eintritt.

Wird die Transpiration schon bei einzelnen großen Blättern im Wind mehrmals größer als in ruhiger Luft, so muß die Wirkung trockener Winde auf große alleinstehende Bäume und weithin zusammenhängende Vegetationsflächen außerordentlich stark sein. Innerhalb einer dichten Baumkrone sättigt sich ja ruhige Luft fast mit Dampf, und auch außerhalb hüllt der ganze Baum sich in einen dicken Dunstmantel ein. Ebenso lagert über einer Wiese eine hohe Dampfschicht, wenn Windstille herrscht. Durch Wind werden diese mächtigen „Kuppen“ entfernt. Streicht der Wind nun über weite, mit Vegetation bedeckte Flächen, so vermag er wohl einen gewissen Ausgleich der Luftfeuchtigkeit in der Nähe der transpirierenden Pflanzen herbeizuführen, ohne aber die Luftfeuchtigkeit im ganzen beträchtlich vermindern zu können. Trifft aber trockener, über vegetationsarme Strecken kommender Wind auf einen Pflanzenbestand, so wird der Unterschied zwischen dem Wasserverlust in ruhiger und dem in rasch bewegter Luft sehr bedeutend sein. Solche Verhältnisse müssen z. B. in Oasen sich einstellen.

10. Die Regulierung der Transpiration durch die Spaltöffnungstätigkeit.

Wenn die Transpiration eines Laubblattes so weit hinter der theoretisch möglichen Größe zurückbliebe, wie Brown und Escombe bei Helianthus gefunden haben (vgl. pag. 504), so hieße das nichts anderes, als daß die Spaltöffnungen bei maximaler Öffnungsweite nicht auf ihre volle Diffusionskapazität ausgenützt werden; der Grund dafür könnte nur der sein, daß die imbibierten Mesophyllmembranen infolge ihrer physikalischen Eigenschaften den Raum unter den zur Maximalweite geöffneten Stomata nicht dampfgesättigt zu erhalten vermöchten. Daraus hat Lloyd (1908, pag. 34, 61) den Schluß gezogen, daß die Spaltöffnungen in der Nähe der maximalen Öffnungsweite durch Verengerung die Transpirationsgröße nicht zu regulieren vermöchten.

Die Berechtigung dieses Schlusses habe ich in einem Referat[1]) über Lloyd's Arbeit zugegeben, ebenso wie Brown und Escombe für die Aufnahme von CO_2 in das Blatt ähnliche Verhältnisse anzunehmen schienen (1900, pag. 278). Aber bei eingehenderer Betrachtung stellt sich das Problem anders dar. In irgend einer Entfernung von

1) Botan. Ztg. 1909, Sp. 36. In diesem Referat ist der Terminus Koëffizient in einem von dem gewöhnlichen Gebrauch abweichenden Sinn verwendet, doch läßt sich das dort Gesagte wohl auch so nicht mißverstehen.

der Spaltöffnung wird der Dampf in den Interzellularen gesättigt sein (doch ist das für die versuchte Lösung der Frage nicht einmal notwendig, der Dampf braucht nur konstanten Druck zu haben), nur unmittelbar unter der Spalte ist der Dampf schon verdünnt. Nun ist es gleichgiltig, ob wir den Dichtigkeitsabfall zwischen dem Punkt der Sättigung und der Außenluft ins Auge fassen oder den Abfall zwischen der inneren und der äußeren Mündung des Porus. Im ersten Fall haben wir ein kompliziertes Diffusionssystem von bedeutender Länge vor uns, das besteht aus einer Anzahl enger Interzellularkanäle, der Atemhöhle, und dem Porus. Eine Verengerung des Porus, der nur ein kurzes Stück des Systems ist, wird also zwar nicht in dem Maß wirken, wie wenn dieselbe Dichtigkeitsdifferenz zwischen den Enden des Porus bestünde, aber eine Veränderung der Spaltweite kann doch nicht eintreten, ohne daß die Diffusionskapazität des Systems beeinflußt wird.

Und gehen wir von der Dichtigkeitsverteilung zwischen den Enden des Porus aus, so läßt sich wieder leicht zeigen, daß jede Änderung der Spaltweite eine entsprechende Änderung der Diffusionsgröße hervorrufen muß. Allerdings ist der Zusammenhang zwischen Spaltweite und Diffusionskapazität nicht so einfach wie in dem Fall, wo knapp unter der Spaltöffnung der konstante Sättigungsdruck herrscht, eben weil der Porus nicht das ganze System repräsentiert.

Es sei der innere Teil des zu einer Spaltöffnung gehörenden Röhrensystems dargestellt durch die Röhre vom Radius R und der Länge L, der Porus durch die enge obere Röhre vom Radius r und der Länge l. Auf dem Grund der weiten Röhre sei die Spannung des Dampfes p_1, an der Grenze zwischen der weiten und der engen Röhre p, an der äußeren Mündung des Porus $p_0 = 0$. Durch den Querschnitt der beiden Röhren strömt in der Zeiteinheit gleich viel Dampf, es ist also, wenn wir der Übersichtlichkeit wegen die Kuppenbildung unter dem Porus vernachlässigen,

$$\frac{R^2(p_1 - p)}{L} = \frac{r^2(p - 0)}{l}. \quad \text{Und daraus} \quad p = p_1 \cdot \frac{R^2 l}{r^2 L + R^2 l}.$$

Das heißt, p nimmt zu, wenn r kleiner wird, und nimmt ab, wenn r größer wird, so daß eine Veränderung von r die Diffusion nicht in dem Maße beeinflußt, wie wenn p konstant wäre.

Etwas Ähnliches ist auf alle Fälle bei den Restionaceen verwirklicht, bei denen durch Cuticularisierung der langen Atemhöhle unter den Spaltöffnungen ein innerer Widerstand eingeschaltet ist (vgl. unten pag. 532). Hier hat eine Veränderung der Spaltweite weniger Einfluß auf die Transpirationsgröße als bei einem gewöhnlichen Spaltöffnungs-

apparat, weil die innere Komponente des Widerstandes unveränderlich ist. Und im Prinzip das gleiche kann eintreten, wenn die Atemhöhle lang und eng ist, ohne undurchlässige Wände zu haben.

Wie schon oben angedeutet worden ist, kann aber außerdem überhaupt nicht leicht von dem Grund der Atemhöhle an bis in die tieferen Interzellularen hinein ein konstanter Dampfdruck herrschen, weil die inneren Gewebe bis zu einer gewissen Tiefe wärmer sein werden als die äußersten. Und wenn der Temperaturunterschied infolge intensiver Besonnung, die in den äußeren Schichten des Pflanzenkörpers energische Transpiration und damit Wärmeverlust herbeiführt, bedeutend ist, so kann auch die Dampfspannung im Blattinnern beträchtlich höher sein als in der Atemhöhle. Der Porus der Spaltöffnung ist dann tatsächlich nur ein Stück des ganzen wirksamen Diffusionssystems.

Etwas Ähnliches scheint sich nach dem Ausfall der Versuche (vgl. pag. 60) im Wind einzustellen; auch hier rückt die Maximalspannung des Dampfes wahrscheinlich von der Atemhöhle weg ins Innere. Die regulierende Wirksamkeit der Spaltöffnungen wäre also unter solchen Bedingungen geringer anzuschlagen, als meine Formeln angeben, aber sie wäre bei keiner Öffnungsweite gleich Null, wie Lloyd annimmt.

In welcher Weise der Lloyd'sche Gedanke hätte verfolgt werden müssen, habe ich in dem erwähnten Referat angedeutet. Aber Lloyd folgert aus der Mitteilung von Brown und Escombe nur, daß Schwankungen der Transpirationsgröße ohne Veränderungen der Spaltweite sich einstellen können. Das hat wohl noch niemand bezweifelt für den Fall, daß die äußeren Bedingungen für die Evaporation sich ändern. Und auf Grund der selbstverständlichen Vorstellung, daß eine lebende Pflanze, genau so wie ein Glas mit Wasser, in höherer Temperatur oder in trocknerer Luft mehr Wasser verliert als in einem kälteren oder feuchteren Raum, hat Livingston (1906, pag. 46) den zweifellos sehr fruchtbaren Begriff der „relativen Transpiration", als des Verhältnisses zwischen der Wasserabgabe des lebenden Objekts und der Evaporation einer freien Wasserfläche, geschaffen.

Die Versuche, die Lloyd (1908, pag. 45) macht, um das Dogma von der regulatorischen Tätigkeit der Spaltöffnungen zu erschüttern, bestehen darin, daß er transpirierende Pflanzen aus Dunkel in Hell überführt oder umgekehrt und feststellt, ob der dabei erfolgenden Änderung der Transpirationsgröße eine Erweiterung oder Verengerung der Spalten entspricht. In einem Teil der Fälle bleiben die Schließzellen ganz in Ruhe, in anderen Experimenten ist die Veränderung der Spaltweite doch nicht ausgiebig genug, um die Depression oder die

Steigerung der Transpiration zu erklären. Die Berechnungen, die diesem Urteil zugrunde liegen, sind nach den Formeln von Brown und Escombe ausgeführt, die den Einfluß der Spaltweite auf die Transpiration für ruhige Luft zu groß angeben. Zudem tritt in Lloyd's Berechnungen als einzige Variable die Spaltweite auf, der Komplex der übrigen Faktoren, die für die Diffusion des Wasserdampfs mit maßgebend sind, wird als Konstante eingeführt. Aber sicher mit Unrecht. Denn schon der Wechsel der Beleuchtungsintensität muß einen Einfluß auf die Diffusion ausüben, und dazu kommen zweifellos noch Unterschiede in Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnissen zwischen den verwendeten hellen und dunklen Räumen. Diese ausschlaggebenden äußeren Bedingungen sind in Lloyd's Tabellen nicht registriert, zudem sind z. B. nach der Überführung von Hell in Dunkel im finstern Raum, also bei ziemlicher Konstanz der äußeren Faktoren, nie zahlreichere Beobachtungen gemacht, die den Zusammenhang zwischen Transpirationsgröße und Spaltweite zu untersuchen gestatten würden. Infolgedessen sind die umfangreichen Versuchsreihen Lloyd's für die Lösung der Frage leider nicht verwendbar.

Die oben mitgeteilten Erfahrungen haben die Richtigkeit der Annahme, von der Lloyd auf Grund der Beobachtung von Brown und Escombe ausgeht, jedenfalls für ruhige Luft sehr in Frage gestellt. Und es wäre nun eine wertvolle Kontrolle der oben gewonnenen Resultate, wenn auch an einem und demselben Objekt die abgeleiteten Formeln durch Betrachtung des Zusammenhangs zwischen Spaltweite und Transpirationsgröße geprüft werden könnten.

Weil wir nur Verhältniswerte brauchen, ist die Diffusionsgröße für ruhige Luft zu berechnen nach der Formel

$$\frac{k \cdot \varrho}{\frac{R}{4} + \frac{1 + \frac{r\pi}{2}}{n \cdot r^2 \pi}}$$

Die Bedeutung der Buchstaben siehe pag. 494. Wenn k und ϱ während des Versuchs nicht schwanken, kann $k \cdot \varrho$ durch 1 ersetzt werden.

$$\frac{1 + \frac{r\pi}{2}}{n \cdot r^2 \pi}$$

ist der Ausdruck für den Widerstand der von Spaltöffnungen durchbohrten Epidermis. Dieser Widerstand ist um so größer, je kleiner

die Querschnittsfläche $r^2\pi$ der einzelnen Spalte und je kleiner die Zahl n der Stomata auf 1 qcm ist. Sind diese beiden Größen bedeutend, so kann der Widerstand kleiner sein als $\frac{R}{4}$. In solchem Fall wird eine Veränderung der Spaltweite auf die Transpirationsgröße einen geringen Einfluß haben, weil der Summand $\frac{R}{4}$ im Nenner, der Ausdruck für den Widerstand der „Kuppe“ über der großen Blattfläche, konstant bleibt und den Ausschlag gibt. Bei gleicher Zahl (pro Flächeneinheit) und Größe der Spalten ist die Wirksamkeit der Spaltenverengerung natürlich bei einem kleinen Blatt bedeutender als bei einem größeren. In den Berechnungen zu den Versuchen, bei denen nur große Blätter zur Verwendung kamen, ist $\frac{R}{4}$ überall gleich 1 gesetzt.

Die Transpiration kann also in ruhiger Luft nicht so nahe der Spaltweite folgen, wie Lloyd unter Zugrundelegung der Formel von Brown und Escombe annimmt. Seine Formel $\frac{K \cdot r^2\pi}{1 + \frac{r\pi}{2}}$ gibt für die Schwankungen der Transpiration viel zu große Werte.

Zur Lösung der Frage muß dasselbe Objekt mit weit offenen und mit engeren Spalten unter gleichen äußeren Bedingungen auf die Transpirationsgröße hin beobachtet werden. Als das einfachste Mittel, Spaltenverengerung herbeizuführen, erscheint zunächst das Welkenlassen. Die Methode erweist sich aber bei genauerem Zusehen als unbrauchbar. Denn wenn die Wasserzufuhr ausbleibt, müssen die Membranen trockener werden und damit die Transpiration weiter sinken, als es die Verengerung der Spalten bedingt.

Es müssen also am vollturgeszenten Blatt die zuerst weit geöffneten Spalten zur Verengerung veranlaßt werden. Das einzige Mittel hierzu ist Entziehung des Lichtes. Leider reagieren bei weitem nicht alle Pflanzen darauf, wie schon Leitgeb beobachtet hat. Gentiana lutea z. B., deren Blätter sich sonst für Transpirationsstudien wegen der Größe der Spalten, des Fehlens kleiner Nerven und der geringen Neigung zum Welken vorzüglich eignen, läßt die Spalten im Dunkeln, also im Freien während der Nacht, weit offen.

Callisia repens und Tradescantia viridis reagieren auf Beleuchtungswechsel sehr gut. Leider öffneten aber Topfpflanzen, die ich öfter untersuchte, ihre Spalten im Licht nicht weit, und abgeschnittene Stengel können zu länger dauernden Versuchen nicht verwendet werden, weil

austretender Schleim die Schnittflächen bald verstopft, so daß Welken eintritt. Andere Topfpflanzen erschienen aus verschiedenen Gründen ebenfalls nicht geeignet, z. B. sind an Stengeln mit zahlreichen kleinen Blättern die physikalischen Korrelationen (vgl. pag. 506) viel zu schwer zu übersehen. So blieb nichts übrig, als zu abgeschnittenen Blättern bzw. Stengeln zu greifen, an denen nach mehreren Stunden keine Welkungserscheinungen sich bemerkbar machten. Solche Objekte waren Paeonia officinalis, Archangelica officinalis, Aconitum lycoctonum.

Blätter oder beblätterte Sprosse wurden im sonnigen Garten abgeschnitten, rasch in Wasser gesteckt und unter Wasser um einige Zentimeter gekürzt. Im Zimmer wurden die Objekte nach Abnahme von Epidermisschnitten in Kölbchen mit Wasser gesetzt und auf die im Dunkelzimmer stehende Wage gebracht. Während der Wägungen brannte eine schwache elektrische Glühlampe, sonst war das Zimmer vollständig finster. In der ersten Zeit transpirierten die Objekte mit weit geöffneten Spalten, allmählich mußte der Lichtentzug seine Wirkung ausüben und Spaltenverengerung veranlassen. Die äußeren Bedingungen, Temperatur und Luftfeuchtigkeit, wurden bei jeder Wägung gemessen und im allgemeinen sehr konstant gefunden. Die Temperatur schwankte im Laufe eines Tages selten um einen Grad. Die Feuchtigkeit nahm öfters um 1—3 % zu. Natürlich ließen sich diese Veränderungen, weil bekannt, leicht in Rechnung ziehen.

Wenn die Transpiration gegenüber der anfänglichen Größe merklich vermindert war, wurden wieder Epidermisstücke in Alkohol fixiert.

Eine unbeträchtliche Depression des Wasserverlustes im allerersten Anfang hängt wohl damit zusammen, daß die Objekte zunächst wärmer waren als später und daß der stationäre Zustand der Feuchtigkeitsverteilung in der Nähe der Blätter sich erst nach einiger Zeit einstellt. Aber bald müssen die äußeren Bedingungen für die Evaporation stabil werden, und für die Differenzen in der Dampfabgabe kann nur noch das Spiel der Spaltöffnungen verantwortlich gemacht werden.

1. Gentiana lutea. 16. u. 17. Juni 1905. Ein großes Blatt im Dunkelzimmer. $t = 17 - 17{,}5\,^{0}$. $F = 67 - 69\,\%$. Mittlere Spaltweite vor dem Versuch 16 : 6 μ, ändert sich während des ganzen Versuchs nicht.

Das Blatt verliert pro Minute:

$7^h\ 56' - 8^h\ 8'$ a. m.:	0,0166 g;
$8^h\ 8' - 8^h\ 45'$:	0,014 g;
$8^h\ 45' - 9^h\ 48'$:	0,014 g;
$9^h\ 48' - 10^h\ 55'$:	0,0134 g;

10^h 55′—11^h 58′:	0,014	g;
11^h 58′— 2^h 45′ p. m.:	0,014	g;
2^h 45′— 3^h 58′:	0,014	g;
3^h 58′— 5^h 30′:	0,015	g;
5^h 30′— 6^h 7′:	0,015	g;
6^h 7′— 7^h 22′:	0,015	g;
7^h 22′— 8^h 50′:	0,015	g;
8^h 50′— 9^h 55′:	0,0146	g;
9^h 55′ p. m. — 7^h 45′ a. m.:	0,015	g;
7^h 45′— 8^h 21′:	0,015	g.

2. Paeonia officinalis. 19. Juni 1909. Ein Blatt im Dunkelzimmer. $t = 18 - 18{,}5\,^0$. $F = 70 - 70{,}5\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 25 zu 2,2 μ, am Schluß auf die Hälfte geschätzt, 25 : 1,1 μ. Länge des Porus 19 μ. 6180 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Das Blatt verliert pro Minute:

8^h 49′— 9^h 17′ a. m.:	0,0214	g;
9^h 17′—10^h 23′:	0,020	g;
10^h 23′—12^h 13′ p. m.:	0,018	g;
12^h 13′— 6^h 7′	0,015	g.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 1 auf 0,7;
berechnet: von 1 auf 0,63.

3. Archangelica officinalis. 18. Juni 1909. Ein Teil eines großen Blattes im sonnigen Garten geholt, bald ins Dunkelzimmer. $t = 18\,^0$. F am Anfang $= 66\,\%$, am Ende $= 68\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 13 : 3 μ, am Ende 10 : 1 μ. Länge des Porus 11 μ. 45 000 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Das Blatt verliert pro Minute in Gramm:

12^h 19′—12^h 42′:	0,019;
12^h 42′— 2^h 39′:	0,019;
2^h 39′— 3^h 52′:	0,016;
3^h 52′— 5^h 27′:	0,014;
5^h 27′— 7^h 17′:	0,012.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 1 auf 0,63;
berechnet: von 1 auf 0,76.

4. Archangelica officinalis. 5. Juli 1909. Endteil eines großen Blattes im Dunkelzimmer. $t = 17 - 17{,}4\,^0$. $F = 63 - 66\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 12 : 3,4 μ, am Ende 9 : 1 μ. Länge des Porus 11 μ. 45 000 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Das Blatt verliert pro Minute:

8^h 19′— 8^h 49′ a. m.:	0,057 g; 0,055 g; 0,05 g; 0,05 g; 0,05 g; 0,05 g; 0,05 g;
8^h 49′—10^h 49′:	0,042 g;
10^h 49′—10^h 54′:	0,04 g; 0,037 g;
10^h 54′—12^h 25′:	0,03 g;
12^h 25′—12^h 28′:	0,027 g.

Verminderung der Transpiration
beobachtet: von 5 auf 3 oder von 1 auf 0,6;
berechnet: von 1 auf 0,72.

5. Archangelica officinalis. 5. Juli 1909. Seitenteil eines großen Blattes im Dunkelzimmer. Alles wie vorher.

Das Blatt verliert pro Minute in Gramm:

9^h 10′— 9^h 31′ a. m.:	0,033; 0,03; 0,03; 0,029;
9^h 31′—10^h 45′:	0,025; 0,025;
10^h 45′—12^h 42′:	0,02; 0,018; 0,018.

Verminderung der Transpiration
beobachtet: von 30 auf 18 oder von 1 auf 0,6;
berechnet: von 1 auf 0,72.

6. Aconitum lycoctonum. 27. Juli 1909. Ein beblätterter Stengel im sonnigen Garten geholt, bald ins Dunkelzimmer. $t = 21{,}5^0$. $F = 63\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 12,9 : 6,3 μ, am Ende 12,4 zu 3 μ. Länge des Porus 13 μ. 8240 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Der Stengel verliert pro Minute in Gramm:

8^h 50′— 9^h 8′ a. m.:	0,05; 0,05; 0,044; 0,05; 0,036; 0,044; 0,044; 0,04;
8^h 8′— 8^h 43′:	0,039; 0,036; 0,036;
8^h 43′—10^h 37′:	0,031; 0,03; 0,03.

Verminderung der Transpiration
beobachtet: von 44 auf 30 oder von 1 auf 0,7;
berechnet: von 1 auf 0,809.

Die Tabelle 13, die die Ergebnisse der Versuche zusammenfaßt, zeigt, daß die tatsächliche Depression fast immer bedeutender war, als die Berechnung erwarten ließ. Dazu kommt noch, daß die cuticulare Komponente, die natürlich ziemlich konstant bleiben wird, nicht in Rechnung gezogen ist. Alle Messungen als richtig angenommen, kann die Differenz davon herrühren, daß der Widerstand der Kuppe über der Blattfläche, der als 1 gerechnet wurde, zu hoch angesetzt ist. Sollte

Tabelle 13.

Nr. des Versuchs	Name der Pflanze	Depression der Transpiration	
		beobachtet von 1 auf	berechnet von 1 auf
1	Gentiana	1	1
2	Paeonia	0,7	0,63
3	Archangelica	0,63	0,76
4	„	0,6	0,72
5	„	0,6	0,72
6	Aconitum	0,7	0,81

auch hier kein Fehler stecken, so kann die starke Depression im Experiment von beginnendem Welken, also beginnender Austrocknung der Membranen herkommen, wovon freilich äußerlich nichts zu merken war. Und endlich könnte eine rein physiologische Regulation im Spiel sein, infolge deren im Dunkeln die Luft in den Atemhöhlen nicht ganz dampfgesättigt erhalten wird.

Eine Entscheidung zwischen diesen verschiedenen Erklärungen der beobachteten Unstimmigkeit läßt sich zur Zeit nicht treffen. Und infolge seiner Unklarheit ist der Versuch für meine Auffassung, die den Maximaldruck des Wasserdampfes in ruhiger Luft knapp unter der Spaltöffnung sucht, keineswegs streng beweisend. Aber so viel kann man jedenfalls sagen, daß der mangelhafte Versuch eher gegen Lloyd spricht als für ihn, so daß wir zunächst keinen Grund haben, an den altgewohnten Vorstellungen von der regulatorischen Wirksamkeit der Spaltöffnungen etwas zu ändern.

Das gilt freilich nur mit einer wichtigen Einschränkung. Der Größe der zusammenhängenden Blattfläche ist bisher nie Rechnung getragen worden, während wir jetzt wissen, daß in ruhiger Luft die Regulation bei gleicher Veränderung der Spaltweite an einem kleinen Blatt ausgiebiger sein muß als bei einem großen.

Falls auch im Wind das Mesophyll so viel Dampf liefert, als die Spaltöffnungen abzuführen imstande sind, ist die Bedeutung der Spaltweite für die Transpirationsgröße in bewegter Luft viel größer als in ruhiger. Die Kuppe über dem Blatt fehlt ja, und deshalb ist die Diffusionskapazität proportional dem Ausdruck

$$\frac{r^2}{1+\frac{r\pi}{4}}.$$

Wenn dagegen im Wind der Sättigungsdruck des Wasserdampfes aus der Atemhöhle in tieferliegende Interzellularen zurückgedrängt wird,

was nach dem Ausfall der Versuche (vgl. Abschn. 9, pag. 510) sehr wohl der Fall sein kann, dann ist die regulatorische Wirksamkeit des Spiels der Spaltöffnungen nicht so bedeutend, als der Ausdruck

$$\frac{r^2}{1+\frac{r\pi}{4}}$$

angibt, aber bei großen Blättern wohl immer noch größer als in ruhiger Luft.

Zusammenfassend darf man also wohl sagen: In ruhiger Luft und mäßiger Beleuchtung erfolgt die Regulation der Transpirationsgröße durch die Spaltöffnungstätigkeit so, wie es der Fall sein muß, wenn der Dampfdruck unter der Spaltöffnung ungefähr konstant bleibt. Bei Wind und bei intensiver Bestrahlung wird wahrscheinlich der Dampfdruck knapp unter der Spaltöffnung mit abnehmender Spaltweite höher, mit zunehmender niedriger, so daß die regulatorische Wirksamkeit der Stomata nicht so ausgiebig ist, wie sie bei Konstanz des Druckes in der Atemhöhle wäre. In keinem Fall ist der Zusammenhang zwischen Spaltweite und Transpirationsgröße ein ganz einfacher, weil nicht allein der Widerstand des Porus maßgebend ist, sondern außerdem in ruhiger Luft der Widerstand der Kuppe über der ganzen Fläche, bei Wind der Widerstand innerer Interzellularen wirksam ist.

11. Die Bedeutung des Luftdrucks.

Wie Burgerstein (pag. 132) mitteilt, weist schon Sprengel darauf hin, daß Pflanzen in großen Meereshöhen stärker transpirieren als in geringen. Das rührt z. T. davon her, daß der Dunstdruck, die Partiärpressung des Wasserdampfs, mit zunehmender Höhe abnimmt. Aber auch bei konstant gehaltener absoluter Feuchtigkeit der Atmosphäre wird die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserdampfs durch die Dichtigkeit der Luft beeinflußt. Und zwar ist nach Hann (1906, pag. 157) „die Verdampfungsgeschwindigkeit dem Luftdruck umgekehrt proportional. Auf größeren Höhen verdampft bei gleicher Temperatur und gleicher Luftfeuchtigkeit mehr Wasser als unten, und zwar im Verhältnis der Barometerstände unten und oben“. (Vgl. aber eine kurze Bemerkung von Pfeffer, 1897, pag. 231.) Bei den Berechnungen des Abschnitts 6 ist diese Beziehung schon erörtert und berücksichtigt worden.

Ganz neuerdings haben Sampson und Allen (1909, pag. 48) mit Pflanzen Versuche angestellt, die das meteorologische Gesetz bestätigen. Sie machten (mit denselben Exemplaren?) Transpirationsmessungen bei 2600 m und 3800 m; die Beleuchtung soll in beiden

Höhen gleich gewesen sein, der Barometerstand natürlich oben niedriger, und die relative Feuchtigkeit oben sogar höher als unten. Die Transpiration erschien in der Höhe gesteigert, und zwar verhielten sich die an beiden Orten erreichten Werte wie 44:56 bzw. wie 39:43.

Im Anschluß an diese Untersuchungen setzten die amerikanischen Autoren dann auch Topfpflanzen von Helianthus unter dem Rezipienten künstlich verschiedenen Luftdrucken aus, während alle übrigen Bedingungen konstant gehalten worden sein sollen; leider fehlen nähere Angaben über diesen konstanten Komplex. Die Mittelwerte der Ergebnisse sind mit einigen rechnerischen Folgerungen in der Tabelle 14 zusammengestellt.

Tabelle 14.

	Druck der Atmosphäre in Millimeter Hg	Transpiration	Druck von I / Druck	Transpiration / Transpiration von I
I	734	2,59	—	—
II	508	3,47	1,44	1,34
III	381	3,59	1,99	1,39

Die Erniedrigung des Atmosphärendrucks von 734 mm auf 508 mm hat also ungefähr die theoretisch zu erwartende Wirkung, bei weiterer Erniedrigung auf 381 mm bleibt der beobachtete Wert weit hinter dem berechneten zurück. Vielleicht ist Spaltenschluß eingetreten.

12. Die Wirkung von Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Bestrahlung.

Wenn wir den rein physikalischen Vorgang der Verdampfung ins Auge fassen und von der physiologisch bedingten Regulation des Prozesses durch das Spiel der Spaltöffnungen absehen, so fragt es sich bei der Beurteilung irgendwelcher äußeren oder inneren Bedingungen nur, in welcher Weise diese das Evaporationsgefälle, d. h. die Differenz zwischen der im Blattinnern und der an der Blattoberfläche herrschenden Dampfspannung, beeinflussen. Der Faktor, auf den bei konstantem Barometerstand in letzter Linie alles hinausläuft, ist also die Feuchtigkeit der inneren und äußeren Atmosphäre, und die Temperatur, die seit lange als ein für die Transpiration maßgebendes Moment erkannt ist, kommt fast nur indirekt in Betracht, insofern sie auf die absolute Luftfeuchtigkeit in den Interzellularen einen wesentlichen Einfluß ausübt; die Steigerung des Diffusionskoëffizienten mit zunehmender Temperatur ist ja unbeträchtlich. Voraussetzung ist, daß das Mesophyll die Interzellularen bei jeder Temperatur im Zustand der Dampfsättigung zu erhalten vermag.

Ändert sich bei gleichbleibender Temperatur des Blattes der Dampfdruck in der umgebenden Luft, so ist die Wirkung auf die Transpiration ohne weiteres klar. Steigt bei gleichbleibendem Dampfdruck in der Außenluft die Temperatur, so vergrößert sich der Sättigungsdruck im Blattinnern, und die Differenz zwischen diesem und dem außen herrschenden Druck steigt, wodurch die Diffusionsgeschwindigkeit wächst. Was wir relative Feuchtigkeit nennen, nimmt dabei in der Außenluft ab und bleibt im Blatt unverändert. Die Transpiration ist aber bei veränderlicher Temperatur keineswegs umgekehrt proportional der relativen Feuchtigkeit, weil die allein maßgebende Spannungsdifferenz zwischen dem 100%igen und etwa dem 60%igen Dampf mit der Temperatur variiert, uud zwar mit steigender Temperatur wächst.

Die Temperatur des transpirierenden Blattes fällt, wie lange bekannt, mit der Temperatur der umgebenden Luft im allgemeinen nicht zusammen. Und für der Druck des Interzellularendampfs ist natürlich die Temperatur des Blattes maßgebend. Daher rührt die außerordentliche Beschleunigung, die die Transpiration durch intensive Bestrahlung erfährt, und aus demselben Grund kann auch in dampfgesättigter Luft recht wohl Transpiration stattfinden, wenn die Temperatur des Blattes sich durch Bestrahlung oder auch nur durch Atmung über die der Umgebung erhöht[1]). Der gesättigte Dampf ist eben im wärmeren Blatt stärker gespannt und dichter als der gesättigte Dampf außerhalb.

13. Das Welken.

Fr. Darwin (1898, pag. 548) hat mit Hilfe seiner kleinen empfindlichen Hygroskope zuerst festgestellt, daß an abgeschnittenen Blättern, die man ohne Wasserzufuhr welken läßt, die Transpiration für kurze Zeit steigt, bis die Verminderung des Wasserverlustes einsetzt, die von welkenden Objekten schon lange bekannt war. Darwin setzt voraus, daß unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen eine Änderung der Transpirationsgröße nur eintreten kann infolge einer Änderung der Spaltenweite, und schließt also aus dem Ergebnis seiner Versuche auf eine vorübergehende Öffnungsbewegung der Spaltöffnungen beim Welken. Direkt beobachtet hat er diese Bewegung nicht, und Lloyd, der danach gesucht hat (pag. 83 ff.), ist es nicht gelungen, eine solche zu finden.

---

1) Diese Verhältnisse sind schon von Wiesner (1876, pag. 529) klar erkannt. Nur die Wirkung der Atmung im Dunkeln ist nicht berücksichtigt. Trotzdem konnte Volkens noch 1887 (pag. 38, Anm. 1) schreiben: „Einige Physiologen gehen so weit, daß sie von der Möglichkeit der Transpiration im dampfgesättigten Raum sprechen. Das ist doch offenbar widersinnig.“

Lloyd hat deswegen versucht, eine andere Erklärung der nicht wegzuleugnenden Erscheinung zu geben (pag. 82). Er weist darauf hin, daß die Blattgewebe beim Welken kollabieren, und meint, durch die sich einstellende Verengerung der Interzellularräume werde Wasserdampf mechanisch ausgetrieben, was eine Beschleunigung des Gewichtsverlustes bedinge.

Um die Verhältnisse klar zu übersehen, müssen wir eine genaue Vorstellung davon haben, was wir bei der Gewichtsbestimmung mit Hilfe der Wage tun. Das Wesentlichste ist natürlich die Masse des gewogenen Objekts. Angenommen, zu dieser Masse gehöre außer den Geweben auch die von ihnen umschlossene, sehr feuchte Luft, die mit der freien Atmosphäre nur durch sehr feine Durchbohrungen der Epidermis kommuniziert. Dann macht ein Gewichtsverlust sich dann bemerkbar, wenn Wasser, das ursprünglich in tropfbar flüssiger Form in den Geweben enthalten war und hierauf als Dampf zunächst in den Interzellularen eingeschlossen blieb, das Blatt endlich durch die Stomata verläßt. Der Masse des Objekts steht gegenüber der Auftrieb, den es in der Luft erleidet. Fällt nun das Blatt beim Welken in der Weise zusammen, daß die beiden Epidermen einander näher rücken, wie Lloyd sich vorzustellen scheint, dann wird Luft aus den Interzellularen ausgestoßen, also die Masse des Blattes verringert. Zugleich verkleinert sich aber das Volumen, damit die Luftverdrängung, und die hierdurch bedingte Gewichtssteigerung entspricht ziemlich genau dem durch Verringerung der Masse verursachten Gewichtsverlust. Das Gewicht des Blattes ändert sich also nicht.

Und betrachten wir die Interzellularenluft als schon nicht mehr zur Masse des Blattes gehörig, so daß der Gewichtsverlust schon beim Übertritt des Wassers in die Interzellularen erfolgt, dann wird die Sache nicht anders. Denn hierbei ist es gleichgiltig, ob der Dampf das Blatt rascher oder langsamer verläßt.

Die Lloyd'sche Erklärung des Darwin'schen Phänomens versagt demnach. Eine ähnliche Deutung, die den Vorgang des Kollabierens anders auffaßt, scheint mir eher plausibel zu sein, soll aber hier nicht gegeben werden, weil die Tatsachen wohl noch eine sorgfältige Prüfung verlangen.

Nach der vorübergehenden Steigerung des Wasserverlustes setzt sehr bald die Verminderung der Transpiration ein, die zum Teil auf der Verengerung der Spalten, zum Teil auf der Austrocknung der Mesophyllmembranen beruht. Bei Gentiana lutea z. B. ist dieser zweite Faktor wahrscheinlich der bedeutsamere, weil die Spalten sich hier beim

Welken wenig verengern, nie ganz schließen. Bei Pflanzen, die sich ähnlich verhalten, und das ist bei vielen Hygrophyten der Fall, wird also beim Welken der Zustand sich einstellen, daß das Mesophyll weniger Dampf abgibt als durch die Spalten diffundieren kann.

14. Die Wirkung der xerophilen Ausstattung der Spaltöffnungsapparate.

Erst jetzt sind wir gerüstet, die im Eingang der Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen über die Diffusionskapazität von komplizierteren Röhrensystemen auf das Transpirationsproblem anzuwenden. Die Einsenkung einer Spaltöffnung z. B. verringert die Diffusionskapazität. Aber das ist von entscheidender Bedeutung für den Wasserverlust des Blattes nur dann, wenn das Mesophyll so viel Dampf zu liefern vermag, als durch die nicht eingesenkte Spaltöffnung abgeführt werden könnte. Nach den Erfahrungen des Abschnitts 6 dürfen wir uns tatsächlich, wenigstens für ruhige Luft, die Beschaffenheit des Mesophylls so vorstellen, daß die durchbohrte Epidermis die Quantität der Wasserabgabe beherrscht; es steht also der Übertragung der abgeleiteten Gesetze auf das transpirierende Blatt nichts im Wege.

Für ein Blatt mit normalen Spaltöffnungen berechnet sich die Transpiration in ruhiger Luft nach der Formel

$$\frac{C}{\frac{R}{4}+\frac{l+\frac{r\pi}{2}}{n\cdot r^2\pi}}$$

Mündet nun der Porus in einen äußeren zylindrischen Vorraum von der Länge l_1 und dem Radius r_1, so ändert sich der obige Ausdruck in

$$\frac{C}{\frac{R}{4}+\frac{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^{\,2}}\cdot l_1}{n\cdot r^2\pi}}.$$

Ist das Blatt groß und damit $\frac{R}{4}$ groß, so kann die Steigerung des Poruswiderstandes die Transpiration nicht erheblich deprimieren. Bedeutender ist dagegen die Wirkung der Einsenkung im Wind, weil hier die Kuppe über dem Blatt nicht zur Bildung kommt. Die zu vergleichenden Werte sind hier

$$\frac{C\cdot n\cdot r^2\pi}{l+\frac{r\pi}{4}} \quad \text{und} \quad \frac{C\cdot n\cdot r^2\pi}{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^{\,2}}\left(l_1-\frac{r_1\pi}{4}\right)},$$

d. h. die Diffusionskapazität der ganzen Epidermis wird in derselben

Weise beeinflußt, wie die eines isolierten Porus. Ob damit wirklich die Transpiration im selben Maße verändert wird, ist eine Frage für sich.

Aus der Formel $\frac{r^2}{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^2}\left(l_1-\frac{r_1\pi}{4}\right)}$ ist zu ersehen, daß die Depression, die die Diffusion durch die Anbringung des Aufsatzes erleidet, um so bedeutender ist, je kleiner der Unterschied zwischen r und r_1 ist. Für die Spaltöffnungen bedeutet das, daß die Wirkung der Einsenkung bei weit geöffneter Spalte am bedeutendsten ausfällt, und daß sie in dem Maß, wie die Spaltweite sich verringert, abnimmt, um mit vollkommenem Spaltenschluß Null zu werden.

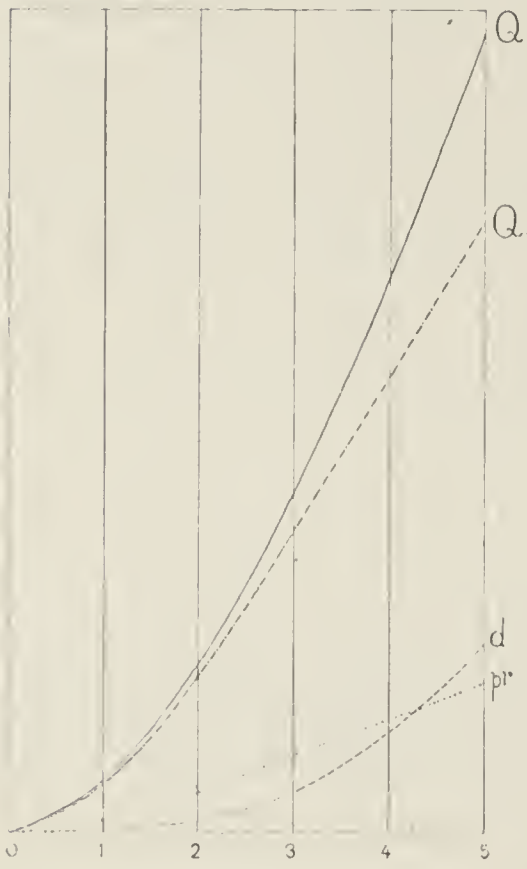

Fig. 15.

Erklärung der Fig. 15. Auf der Abszisse sind die Radien von 0—5 Längeneinheiten, auf den zugehörigen Ordinaten sind die entsprechenden Werte der Diffusionskapazitäten für die einfache Röhre abgetragen und die gefundenen Punkte durch die Kurve Q miteinander verbunden. Q_1 ist die entsprechende Kurve für die Diffusionskapazitäten der mit einer weiten Röhre kombinierten engen Röhren vom Radius 0—5; die durch die Kurve d abgeschnittenen Ordinaten stellen die absolute, die durch pr begrenzten die prozentuale Depression in Verhältniswerten dar.

Die Tabelle 15 stellt die Beziehung zwischen der Größe von r und der Ausgiebigkeit der Depression zahlenmäßig dar, die Fig. 15 gibt eine graphische Veranschaulichung, doch für andere Zahlen als die Tabelle; sie ist konstruiert für den Fall, daß das System isoliert ist und in ruhiger Luft sich befindet. r variiert zwischen 0 und + 5, die übrigen Faktoren sind konstant, und zwar ist $l = 12$, $r_1 = 16$, $l_1 = 64$.

Tabelle 15.

$l = 12$ $r_1 = 16$ $l_1 = 64$	$Q = \frac{r^2}{l+\frac{r\pi}{4}}$	$Q_1 = \frac{r^2}{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^2}\left(l_1-\frac{r_1\pi}{4}\right)}$	$Q - Q_1$	$\frac{(Q-Q_1)\,100}{Q}$ = Depression in Proz. von Q
$r = 0$	0	0	0	0
$r = 1$	0,0783	0,0726	0,0057	7,2
$r = 2$	0,295	0,251	0,044	15
$r = 3$	0,641	0,483	0,158	24,2
$r = 4$	1,056	0,745	0,311	29,5
$r = 5$	1,568	1,006	0,562	36

Gehen wir etwa vom Zustand des nächtlichen Spaltenschlusses aus, so sind, wenn $r = 0$ ist, auch Q, die Diffusionskapazität der einfachen, und Q_1, die der eingesenkten Spaltöffnung, gleich Null. Bei der Öffnungsbewegung der Spalte, also bei dem Größerwerden von r, steigen Q und Q_1 zunächst fast mit gleicher Schnelligkeit an, aber allmählich bleibt Q_1 immer mehr hinter Q zurück, und zwar wird die Differenz zwischen Q und Q_1, also die Depression der Diffusionskapazität durch die Einsenkung, nicht nur absolut, sondern auch prozentual größer. Doch steigt die absolute Depression rascher an als die prozentuale.

Mit Hilfe der gewonnenen Formeln soll nun versucht werden, für einige wenige Fälle von eingesenkten Spaltöffnungen die Depression zu berechnen, die die Diffusionskapazität durch die Einsenkung erleidet gegenüber einer im Niveau der Blattoberfläche liegenden, aber sonst gleich beschaffenen Spaltöffnung, und ebenso soll zahlenmäßig festgestellt werden, wie die Cuticularisierung der Atemhöhlen bei den Restionaceen die Transpiration beeinflußt. Für beide Fälle ist dabei angenommen, daß der Wind über die Blattoberfläche weggleitet, ohne die Luft innerhalb der Spaltöffnungsapparate in Bewegung zu versetzen.

Die Spaltöffnungsapparate wurden nach Quer- und Flächenschnitten der betreffenden Blätter bei starker Vergrößerung (Obj. Zeiß F oder Leitz 8 oder 7 und Ok. Leitz 4) mit dem Zeichenprisma gezeichnet und die für die Berechnung nötigen Maße von der Zeichnung mit dem Millimetermaßstab abgenommen. Kanäle mit kompliziert gekrümmten Wänden wurden auf der Zeichnung in annähernd geradwandige Abschnitte zerlegt, so daß das ganze System von Abschnitten der eigentlichen Kanalform möglichst nahe kam; willkürliche kleine Korrekturen, die aber sicher das Resultat ganz unwesentlich beeinflussen, ließen sich dabei natürlich nie vermeiden. Doch war es nur so möglich Räume zu erhalten, deren Wirkung auf die Diffusion sich mit den gegebenen Mitteln berechnen läßt, d. h. Räume von der Form des Zylinders oder des Kegelstumpfs. Elliptische und rechteckige Querschnittsflächen wurden wie Kreise von gleicher Fläche behandelt. Die Zahlen bedeuten Millimeter in den Zeichnungen, die bei der Reproduktion auf $^1/_2$ verkleinert wurden.

1. Agave americana L. (Fig. 16).

Porus: Breite der Ellipse 6, Länge der Ellipse 19, Radius des flächengleichen Kreises $r = 5{,}34$. Länge des Poruskanals $l = 18$.

Der Vorraum für die Berechnung stark vereinfacht, die Längsschnitte als Trapeze, die Querschnitte als Rechtecke angenommen, die Länge als das Mittel zwischen den beiden ungleichen Längsschnitten

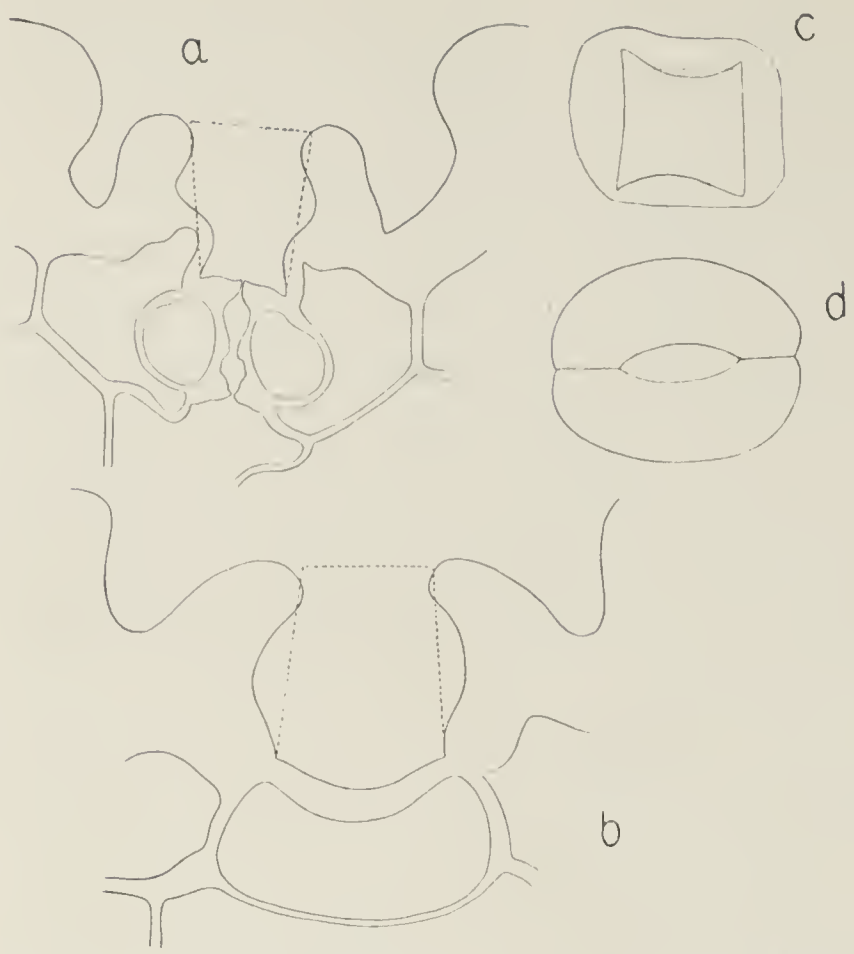

Fig. 16. Agave americana. *a* Quer-, *b* Längsschnitt, *c* äußere Atemhöhle von oben, *d* Schließzellen von der Fläche. Durch gestrichelte Linien sind, wie in den folgenden Figuren, die Formen angedeutet, die der Berechnung zugrunde gelegt sind.

(die zu den Schließzellen parallelen Nebenzellen sind niedriger als die quer anschließenden). Untere Rechteckfläche 14 breit, 22 lang, Radius des flächengleichen Kreises $R = 10$. Obere Rechteckfläche 19 breit, 21 lang, Radius des flächengleichen Kreises $R_1 = 11$. Länge des Vorraums 24 bezw. 35, Mittel $L = 30$.

Wirksame Länge des Porus:

$$l + \frac{r\pi}{4} = 22{,}19.$$

Wirksame Länge des ganzen Apparates:

$$l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}(L - \sqrt{R \cdot R_1}) = 32{,}08.$$

Berechnete Depression: 31 %.

2. Hakea suaveolens R. Br. (Fig. 17).

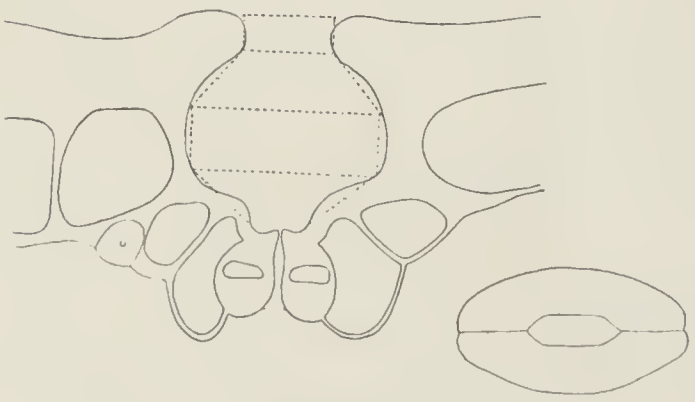

Fig. 17. Hakea suaveolens. Querschnitt und Flächenansicht.

Porus: Breite der Elipse 5, Länge 15, Radius des flächengleichen Kreises $r = 4{,}33$. Länge des Porus $l = 13$.

Erster Abschnitt des Vorraums annähernd ein Kegelstumpf. Die untere Grundfläche elliptisch, Breite 8, Länge 30, Radius des flächengleichen Kreises $R = 7{,}75$. Obere Grundfläche ein Kreis, Radius $R_1 = 15$. Länge $L = 9$.

Zweiter Abschnitt ein Zylinder. Radius $R_1 = 15$. Länge $L_1 = 9{,}5$.

Dritter Abschnitt ein Kegelstumpf. Die Radien der Grundflächen $R_1 = 15$ und $R_2 = 7$. Länge $L_2 = 9$.

Vierter Abschnitt ein Zylinder. Radius $R_2 = 7$, Länge $L_3 = 6$.

Wirksame Länge des Porus: $l + \frac{r\pi}{4} = 16{,}4.$

Wirksame Länge des ganzen Apparates:

$$l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1} \cdot L + \frac{r^2}{{R_1}^2} \cdot L_1 + \frac{r^2}{R_1 \cdot R_2} \cdot L_2 + \frac{r^2}{{R_2}^2} \cdot L_3 = 25{,}9.$$

Berechnete Depression: 37 %.

3. Hakea leucoptera R. Br. (Fig. 18).

Der lange, gekrümmte Kanalabschnitt[1]) ist berechnet als ein Kegelstumpf von gleichen Grundflächen und gleicher Länge, die Erweiterung am oberen Ende ist vernachlässigt, zur Kompensation ebenso eine Verengerung unmittelbar über den Schließzellen. Die Grundflächen sind Ellipsen (vgl. das Flächenbild). Bei dem kurzen, engen Endstück ist die untere Grundfläche eine Ellipse, sie ist aber kleiner angenommen, als Kreis, und dafür die Weite des Stücks im äußersten Teil übertrieben. Die Formen des Vorraums variieren übrigens von einer Spaltöffnung zur anderen in allen Teilen außerordentlich, die äußere Mündung z. B. kann viel weiter und viel enger sein als in dem herausgegriffenen, ungefähr das Mittel darstellenden Fall.

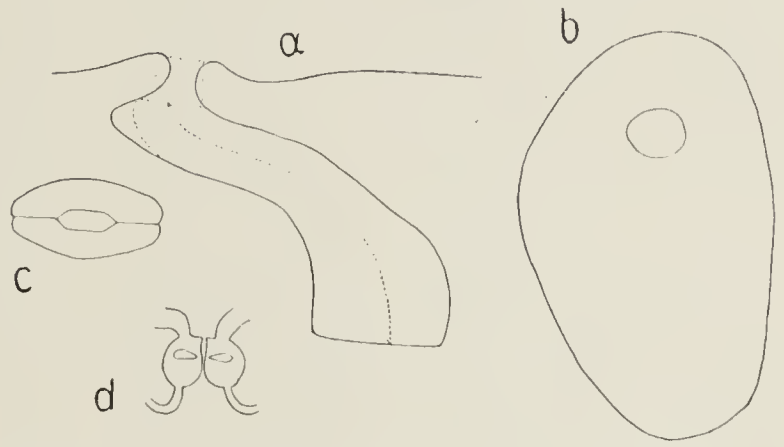

Fig. 18. *a* Längsschnitt der äußeren Atemhöhle, *b* dieselbe in Flächenansicht, *c* und *d* Schließzellen.

Porus: Breite der Ellipse 3, Länge 9, Radius des flächengleichen Kreises $r = 2{,}6$. Länge des Porus $l = 7$.

Gekrümmter Hauptabschnitt des Vorraums, als Kegelstumpf berechnet. Untere Grundfläche elliptisch, Breite 21, Länge 40, Radius des flächengleichen Kreises $R = 14{,}5$. Obere Grundfläche elliptisch, Breite 10, Länge 30, Radius $R_1 = 8{,}66$. Länge des Abschnitts $L = 56$.

Enger Endabschnitt ein Kegelstumpf. Radien der Grundflächen $R_2 = 5$ und $R_3 = 3$, Länge $L_1 = 7$.

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} = 9.$$

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}\left(L - \frac{r\pi}{4}\sqrt{R \cdot R_1}\right) + \frac{r^2}{R_2 \cdot R_3} \cdot L_1 = 16{,}7.$$

Berechnete Depression: 46 %.

1) Die äußeren Atemhöhlen durchbohren die Epidermis nicht gerade, sondern schief. Eine ausführliche Darstellung des Epidermisbaues bei Hakea wird an anderer Stelle gegeben.

4. Dasylirion acrotrichum Zucc. (Fig. 19).

Der sehr enge Vorraum erscheint auf einem medianen Längsschnitt durch Wucherungen der Wände vollkommen geschlossen. Das Flächenbild zeigt aber, daß an den schmalen Seiten des etwa rechteckig prismatischen Kanals noch enge Durchlaßstellen offen gelassen sind. (Haberlandt, pag. 408, Fig. 165, und Porsch, Taf. IV, Fig. 7, haben nach ihren Abbildungen Material vor sich gehabt, bei dem die Wucherungen sich auch in der Mitte der Breitseiten nicht treffen; dasselbe habe ich bei Dasylirion serratifolium beobachtet.) Die Wucherungen treffen sich selten genau in der Mitte des Kanals mit gerader Fläche. Meistens sind sie auf beiden Seiten etwas schief, manchmal sogar sehr stark verschoben. Der freie Teil der Querschnittsfläche wurde für ein häufig vorkommendes Verhältnis durch Wägung als ein Drittel der ganzen Fläche bestimmt.

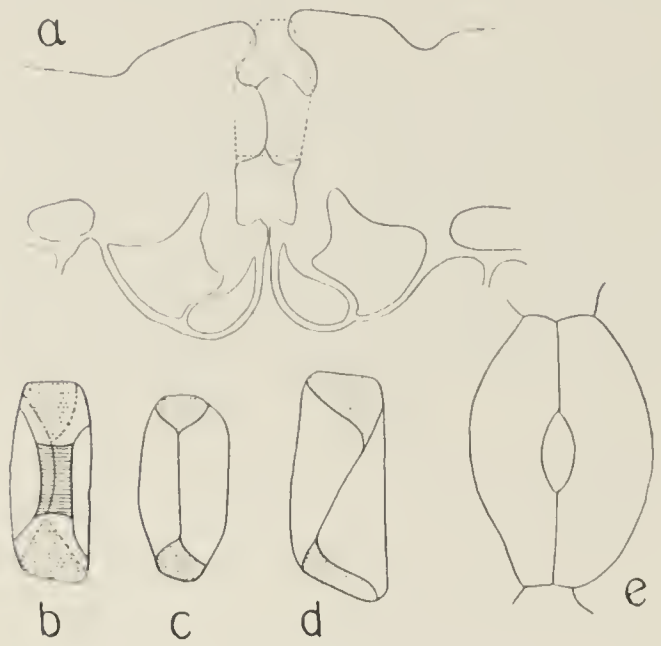

Fig. 19. Dasylirion acrotrichum. *a* Querschnitt; *b—d* äußere Atemhöhle von der Fläche; die nicht verstopften Teile mit gestrichelten Linien schraffiert, in *b* der äußere Eingang mit ausgezogenen Linien schraffiert; *e* Schließzellen.

Der Querschnitt des Vorraums ist überall als rechteckig angenommen, die geringe Schiefheit der beiden unteren Abschnitte vernachlässigt, der äußere Abschnitt zu einem Pyramidenstumpf korrigiert.

Porus: Ellipse 5 zu 13, Radius des flächengleichen Kreises $r = 4$. Länge des Porus $l = 15$.

Erster Abschnitt des Vorraums. Rechteckfläche 10 breit, 32 lang, Radius $R = 10{,}1$. Länge $L = 10$.

Zweiter, teilweise verstopfter Abschnitt. Rechteckfläche 12 breit, 32 lang, Fläche 384, davon frei nur der dritte Teil, 128. Radius des flächengleichen Kreises $R_1 = 6{,}38$. Länge $L_1 = 11$.

Äußerer Abschnitt. Untere Rechteckfläche 12 breit, 32 lang, Radius des entsprechenden Kreises $R_2 = 11$. Obere Rechteckfläche 5 breit, 11 lang, Radius des Kreises $R_3 = 4{,}18$. Länge $L_2 = 10$.

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} = 18{,}17.$$

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R_2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{R_1{}^2}\left(L_1 + \frac{R_1\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{R_2 \cdot R_3} \cdot L_2 = 32{,}4.$$

Berechnete Depression: 42 %.

5. Nerium oleander L. (Fig. 20).

Die Spaltöffnungen liegen zu mehreren auf dem Grund tiefer Krypten. Die Krypten verengern sich nach außen, bei kreisförmigem Querschnitt ist der Raum also ein Kegelstumpf. Die Berechnung erfolgt nach dem pag. 473 gegebenen Schema. Die Krypten sind mit Haaren verstopft, was die Transpiration noch weiter herabdrücken muß.

Porus: Breite der Ellipse 4, Länge 10, Radius des flächengleichen Kreises $r = 3{,}16$. Länge $l = 8$.

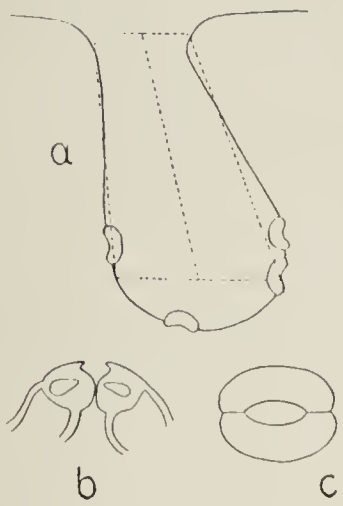

Fig. 20. Nerium oleander. *a* eine Krypte im Längsschnitt, die Schließzellen im Grund der Länge nach getroffen; *b* und *c* Schließzellen bei viel stärkerer Vergrößerung.

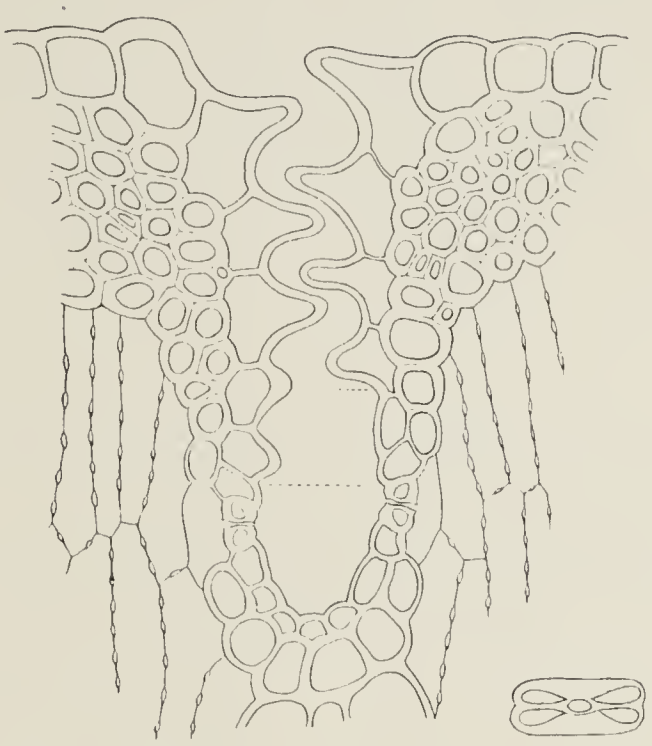

Fig. 21. Ecdeicolea monostachya. Querschnitt durch eine Stengelrinne und Schließzellen von der Fläche.

Die Zahl der Spalten in der Krypte bei der für die Zeichnung ausgewählten Größe des Querschnitts (die Krypten sind nämlich sehr ungleich groß) ist $n = 25$.

Krypte: Radien der Grundflächen $R = 44$ und $R_1 = 20$, Länge $L = 119$.

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} = 10{,}48.$$

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{2} + \frac{n\,r^2}{R \cdot R_1} \cdot L = 47{,}46.$$

Berechnete Depression: 77,6 %.

6. Ecdeicolea monostachya F. M. Restionacee aus Westaustralien, Pritzel n. 611. (Fig. 21).

Die Spaltöffnungen sind an der assimilierenden Sproßachse auf dem Grund tiefer enger Längsrinnen untergebracht. An der Mündung der Rinnen verzahnen sich die papillenartig vorgewölbten Zellen der genäherten Epidermen, so daß der Rinneneingang sehr eng wird.

Porus: Breite der Ellipse 1,8, Länge 4, Radius des flächengleichen Kreises $r = 1{,}34$. Länge des Porus $l = 5$.

Unterer weiterer Abschnitt der Rinne: Die Spaltöffnungen liegen in zwei Reihen nebeneinander, und der Länge nach so weit voneinander entfernt, daß auf 25 mm Rinnenlänge in der Zeichnung eine Spaltöffnung kommt. Die Breite des Abschnitts ist 18, auf eine Spalte trifft also eine Recheckfläche, die 25 lang und 9 breit ist; Radius des flächengleichen Kreises $R = 8{,}46$. Länge (Höhe) des Abschnitts von den Stomata an gerechnet $L = 15$.

Oberer verengter Teil: Durchschnittliche Breite 6, auf eine Spalte kommt also eine Rechteckfläche, die 25 lang und 3 breit ist; Radius des flächengleichen Kreises $R_1 = 4{,}89$. Höhe des Abschnittes 50.

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} = 6{,}05.$$

$$\lambda_1 = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2} \cdot L + \frac{r^2}{R_1{}^2} \cdot L_1 = 11{,}28.$$

Berechnete Depression: 46 %.

7. Elegia sp. Restionacee vom Kap, Ecklon n. 837. (Fig. 22).

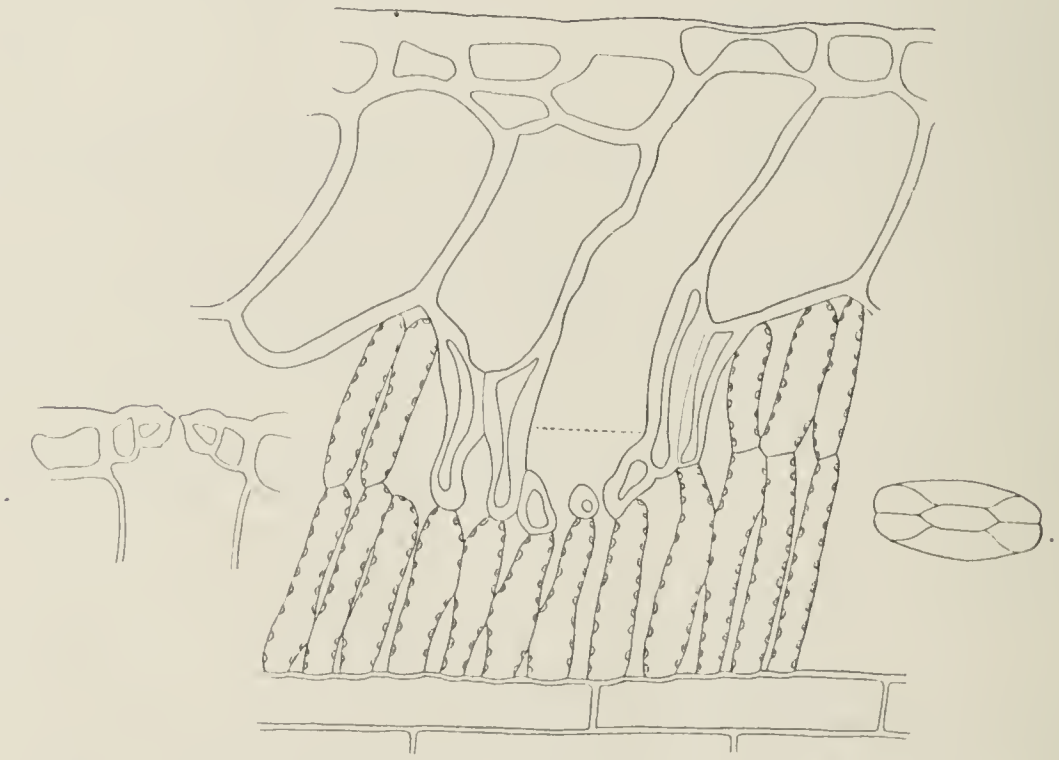

Fig. 22. Elegia sp. Längsschnitt durch die äußere Partie der assimilierenden Sproßachse, Palisaden und Schutzzellen schief zur Oberfläche gestellt. Links und rechts Spaltöffnungen quer und von der Fläche.

Die Atemhöhle ist von typischen „Schutzzellen“ mit cuticularisierten Wänden ausgekleidet. Für die Berechnung ist angenommen, daß die Schutzzellen nicht transpirieren. Dann ist die Luft der Atemhöhle nur auf dem Grund mit Dampf gesättigt, dort wo die Schutz-

zellen auseinandertreten. Die Länge der Atemhöhle ist also von der gestrichelten Linie der Zeichnung an nach außen zu rechnen.

Palisaden- und Hypodermzellen stehen nicht senkrecht zur Stengeloberfläche, sondern sind schief nach oben, gegen die Sproßspitze zu, orientiert. Von derartigen Lagebeziehungen wird an anderer Stelle, im Zusammenhang mit der Epidermis von Hakea, die Rede sein.

Porus: Breite der Ellipse 4, Länge 12, Radius des Kreises $r = 3{,}46$, Länge des Porus $l = 5$.

Atemhöhle: Der Querschnitt ist ein Quadrat von der Seitenlänge 16; Radius des entsprechenden Kreises $R = 9$. Länge $L = 63$.

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} = 7{,}72.$$

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right) = 16{,}42.$$

Berechnete Depression: 53 %.

8. Hypodiscus striatus Mast. Restionacee vom Kap, gesammelt von Krauß. (Fig. 23, 24).

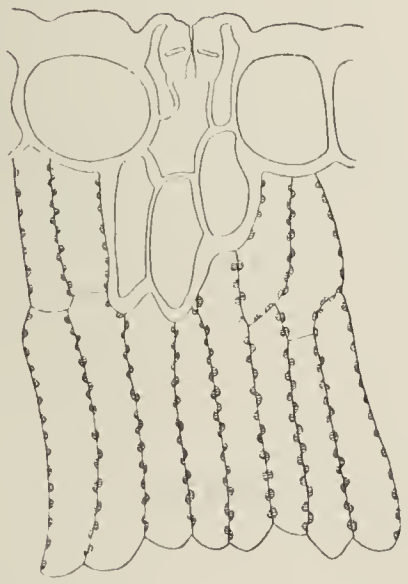

Fig. 23. Hypodiscus striatus. Querschnitt.

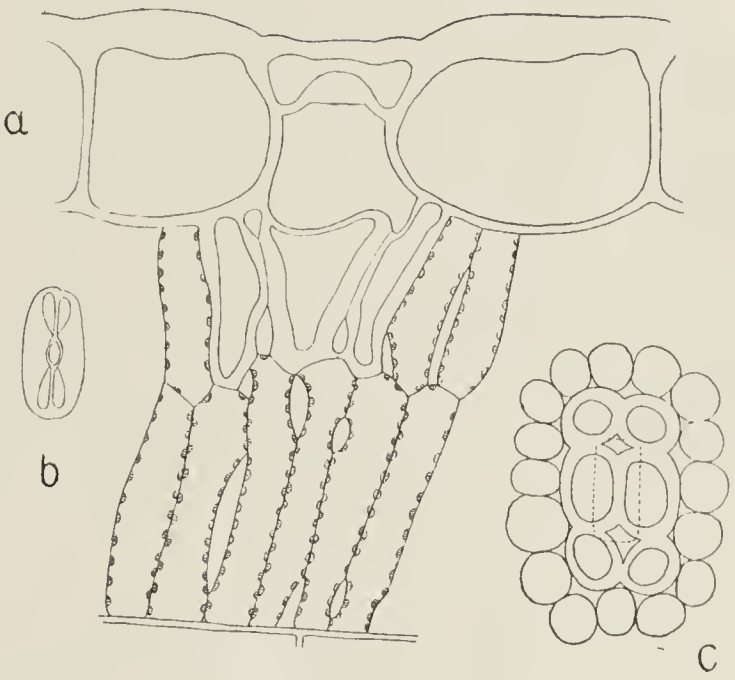

Fig. 24. Hypodiscus striatus. *a* radialer Längsschnitt; *b* Schließzellen von der Fläche; *c* tangentialer Längsschnitt auf der Höhe der Schutzzellen, der Umriß der Atemhöhle gestrichelt eingetragen.

Wie Gilg zuerst beobachtet hat, erfährt hier die Ausbildung der Schutzzellen gegenüber dem häufigeren, durch Elegia repäsentierten Typus eine Modifikation. Die dickwandigen farblosen Palisadenzellen, die unter einer Spaltöffnung liegen, beteiligen sich nämlich nicht wie bei Elegia an der Bildung der Atemhöhle, sondern lassen Interzellularen von normaler Weite, d. h. in Form enger Kanäle, zwischen sich, die zudem gekrümmt verlaufen, so daß sie auf Längsschnitten durch den

Stengel nie in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen werden (Fig. 24a). Der Dampf, den die dünnwandigen assimilierenden Palisadenzellen abgeben, muß also die engen Kanäle zwischen den Schutzzellen passieren, bevor er in die Atemhöhle gelangt. Die Atemhöhle ist durchweg von cuticularisierten Wänden eingefaßt, ob die Cuticula bis zum inneren Ende der Schutzzellen herunterläuft, war nicht sicher festzustellen; es soll aber angenommen werden, daß die Schutzzellen nicht transpirieren. Flächenschnitte (Fig. 24c) zeigen, daß die Atemhöhle nach innen regelmäßig durch 2—3 breite Palisadenzellen abgeschlossen ist (vgl. auch den Längsschnitt Fig. 24a, der ebenfalls diese Verbreiterung der mittleren Schutzzellen erkennen läßt); an den Schmalseiten der Atemhöhle mündet je ein Interzellulargang. Es addiert sich also zum Widerstand des Porus der Spaltöffnung der der Atemhöhle und zudem noch der der beiden Kanäle zwischen den Schutzzellen.

Die Palisaden sind radial-schief orientiert. Vgl. bei Elegia.

Porus: Breite der Ellipse 1,8, Länge 4, Radius des flächengleichen Kreises $r = 1{,}34$. Länge des Porus $l = 9$.

Erster Abschnitt der Atemhöhle: Querschnitt rechteckig, Seiten 5 und 16 lang, Radius des Kreises $R = 5$. Länge des Abschnitts $L = 7$.

Zweiter Abschnitt der Atemhöhle: Querschnitt rechteckig, Seiten 7 und 16 lang, Radius des Kreises $R_1 = 6$. Länge des Abschnitts $L_1 = 7$.

Kanäle zwischen den Schutzzellen: Summe der Querschnitte gleich dem 6. Teil der Grundfläche der Atemhöhle, Radius $R_2 = 2{,}5$. Länge der Kanäle $L_2 = 18$. Kuppen sollen über und unter den Mündungen der Kanäle nicht gerechnet werden.

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} = 10.$$

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R_2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right) + \frac{r^2}{{R_1}^2} \cdot L_1 + \frac{r^2}{{R_2}^2} \cdot L_2 = 16{,}3.$$

Berechnete Depression: 39 %.

Bei den Berechnungen ist die Annahme gemacht, daß die Luft in den äußeren Atemhöhlen auch bei Wind vollkommen ruhig bleibt, was jedenfalls für die äußersten Partien der Kanäle gar nicht wahrscheinlich ist. Weiter sind die angenommenen Spaltweiten Maximalwerte, die nur ausnahmsweise gefunden wurden, soweit es sich um lebend zugängliche Pflanzen handelt. Bei Objekten, die nur als Herbarmaterial zur Verfügung standen, wurde die Spaltweite willkürlich, und zwar sicher nie zu klein, festgesetzt. Endlich geben die Berechnungen

die Verhältniswerte nur für Wind. Die Endresultate stellen also jedenfalls Maximalwerte für die Depression der Transpiration dar, die vielleicht nie erreicht werden, weil nie alle Spalten gleich weit geöffnet sind und weil das Mesophyll vielleicht nicht so viel Dampf abgeben kann, daß auch im Wind unter der nichteingesenkten Spaltöffnung die Luft dampfgesättigt erhalten werden könnte. Unterhalb dieser Maxima ist jede Größe der Depression bis zu O möglich, je nach der Spaltweite und dem Bewegungszustand der Luft.

Die für die Berechnung ausgewählten Beispiele eingesenkter Spaltöffnungen stellen zum größten Teil ziemlich extreme Fälle dar. Gewöhnlich sind die äußeren Atemhöhlen weniger tief und eng, die Ersparnis an Wasser, die sich infolge der Einsenkung der Stomata einstellt, dürfte also im allgemeinen 30% nicht übersteigen.

Wie die Berechnung für Nerium zeigt, ist die Depression der Transpiration sehr bedeutend, wenn Gruppen von Spaltöffnungen anstelle einzelner Stomata in Gruben untergebracht sind. Die Tiefe solcher Gruben pflegt sehr beträchtlich zu sein, und infolge der Häufung der Spaltöffnungen auf dem Grund der Grube trifft nur ein schmaler Teil des Grubenraums auf eine Spalte. Derselbe Erfolg wird natürlich erreicht, wenn die Spaltöffnungen wie bei Ecdeicolea in langhin zusammenhängenden engen Rinnen verborgen liegen; der Widerstand dieser Rinne bei Ecdeicolea ist sehr bedeutend, er kommt aber bei der Kleinheit der Spalten verhältnismäßig wenig zur Geltung. Die Wirkung des Rollblatts entspricht natürlich ganz der Bildung solcher Rinnen.

Wenn die Atemhöhle oder sogar noch Interzellularen des tiefer gelegenen Mesophylls den Widerstand des Spaltöffnungsapparats vergrößern helfen, wie bei Elegia und Hypodiscus, so ist die Wirkung geringer als die eines entsprechend geformten äußeren Vorraums, weil nur die letztere Einrichtung die Bildung der Kuppe über der Spaltöffnung im Wind gestattet.

Ganz ähnlich wie die Einsenkung einzelner Spaltöffnungen muß die Bedeckung der Spaltöffnungen führenden Epidermis mit einem Kleid von toten, lufterfüllten Haaren wirken; aber auch die cuticulare Transpiration wird durch solche Haare vermindert werden. Abgesehen von dem Schutz gegen Strahlung, den solche Haare gewähren, und der mittelbar wieder die Transpiration beeinflußt, erleidet die Diffusion des Wasserdampfs in den engen Räumen zwischen den Haaren eine Hemmung, die besonders bei Wind beträchtlich ausfallen kann. Auf theoretischem Weg den Effekt zahlenmäßig zu ermitteln, ist wohl so gut wie unmöglich.

Durch Papillen, die sich um die Spaltöffnungen gruppieren, wird natürlich, wenn auch in unvollkommener Weise, derselbe Erfolg hervorgerufen wie durch die Emporwölbung eines zusammenhängenden Ringwalls. Bei vielen Cyperaceen und Gramineen sind es z. B. zwei Paare von Nebenzellen, die von den Schmal- und von den Langseiten der Spaltöffnungen her papillenförmige, über der Spalte zusammenstoßende Fortsätze treiben. Diese Papillen sind gewöhnlich dickwandig und stark cuticularisiert, werden also selber wenig transpirieren.

Um die Wirkung solcher Papillen experimentell zu studieren, werden auf den durchbohrten Blechdeckel eines Glaszylinders (vgl. pag. 475) zwei Paar „Papillen“ aus Plastilin aufgesetzt, die mit den Spitzen zusammenstießen, aber zwischen ihren unteren Teilen ziemlich weite Lücken ließen. Die Diffusion von Wasserdampf wurde durch diese „Papillen“ in ruhiger Luft um 26 % vermindert.

Damit, daß durch den äußeren Kanal das Minimum des Dampfdrucks vom Außenende des Spaltöffnungsporus abgedrängt, also das Diffusionsgefälle vermindert wird, ist die Wirkung der Einsenkung auf den Spaltöffnungsapparat noch nicht erschöpft. Denn neben dieser direkten Wirkung ist noch, worauf Volkens (pag. 49) allein hingewiesen hat, der Umstand ins Auge zu fassen, daß die Schließzellen infolge der Einsenkung auch mit ihrer Außenwand an verhältnismäßig feuchte Luft grenzen. Es ist bekannt, daß die cuticulare Transpiration oft neben der stomataren eine keineswegs verschwindende Rolle spielt, und ein einfaches Experiment, die Darbietung einer Farbstofflösung an die Schnittfläche eines transpirierenden Pflanzenteils, zeigt durch die Anhäufung des Farbstoffes in den Schließzellen deutlich, daß die cuticulare Transpiration in diesen Zellen größer ist, als in den übrigen Epidermiszellen. Das rührt einmal von dem Umstand her, daß die Schließzellen nicht nur an der Außenwand von der austrocknenden Atmosphäre umspült sind, wie die gewöhnlichen Zellen der Epidermis, sondern auch an einem großen Teil der Seitenwand, wenn die Spalte geöffnet ist. Die Luft innerhalb des Porus ist allerdings noch ziemlich feucht, aber doch nicht dampfgesättigt, die Membranen, die den Porus begrenzen, werden also Wasser abgeben können. Zum zweiten sind die Schließzellen ganz allgemein mit dünneren und schwächer cuticularisierten Wänden versehen, als die Epidermis sonst, auch auf der Außenseite. Und gerade bei Xerophyten ist die verhältnismäßige Dünnheit der Schließzellenmembranen, die für die Beweglichkeit der Schließzellen notwendig ist, sehr auffallend. Kommen nun die Schließzellen in einen feuchten Raum zu liegen, wie es der Kanal der eingesenkten Spalt-

öffnung ist, so wird ihre eigene (cuticulare) Transpiration vermindert sein.

Und auf einem Umweg kann nun die Beeinflussung der Schließzellen wieder auf die stomatare Transpiration zurückwirken. Wenn es Pflanzen gibt, die in trockener Luft, als vorbeugende Maßregel, Spaltenschluß eintreten lassen, noch bevor das Mesophyll an Wassermangel zu leiden beginnt[1]), so wird die Einsenkung der Spaltöffnungen die Wirkung trockener Luft abschwächen und die Reaktion verzögern. Ein solches Blatt wird also noch transpirieren und, was wichtiger ist, noch assimilieren, während ein anderes diese Funktionen schon eingestellt hat. Dabei darf nicht übersehen werden, daß diese Wirkung der Einsenkung auf die Physiologie des Transpirationsvorgangs, d. h. auf das Spiel der Schließzellen, und die früher behandelte unmittelbare Wirkung auf die Physik der Dampfabgabe einander entgegenarbeiten.

Eine xerophile Anpassung braucht die Einsenkung der Stomata nicht immer darzustellen. Bei hoher dickwandiger Epidermis ist sie vielmehr nichts als eine notwendige Konsequenz dieser primären xerophilen Charaktere. Die Größe der Schließzellen bewegt sich zwischen viel engeren Grenzen als die Größe der Epidermiszellen, wahrscheinlich weil die Spaltöffnungen bei sehr bedeutender Größe der Schließzellen schlecht funktionieren könnten. Und wo nun die Epidermiszellen bedeutend höher sind als die Schließzellen und zudem dicke Außenwände besitzen, können die Schließzellen, falls sie ernährt werden und am Leben bleiben sollen, nirgendwo anders angebracht sein als im unteren Teil der hohen Epidermismembranen.

Wo eine starke Verdickung der Außenwände der Epidermis fehlt, besteht dieser Zwang nicht. Wenn trotzdem die Schließzellen ziemlich allgemein nahe der inneren Grenze der Epidermiszellen inseriert zu finden sind, so kann das Ursachen haben, die mit einer xerophilen (oder anderweitigen, vgl. Keller) Anpassung nichts zu tun haben müssen. Went (1907, pag. 262) teilt z. B. mit, daß die Spaltöffnungen auf der Innenseite der Karpelle von Papaver somniferum tief eingesenkt sind (Fig. 25). Was Went sich dazu denkt, sagt der Titel

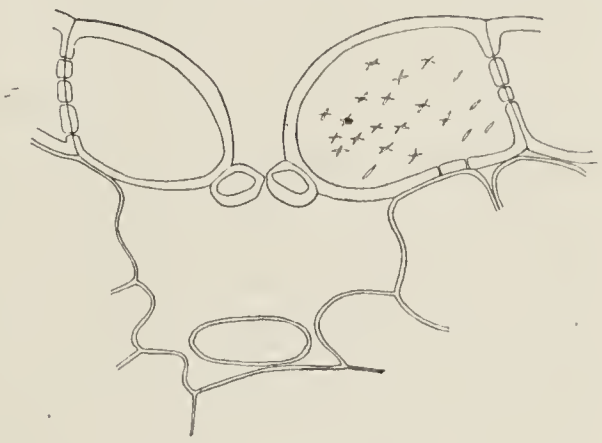

Fig. 25. Papaver somniferum. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von der Innenseite der reifen Kapsel.

1) Lloyd (1908) bestreitet das.

des Aufsatzes: Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. Und eine ökologische Bedeutung dieser Eigentümlichkeit wird tatsächlich die kühnste Phantasie nicht ausspintisieren können. Aber die Höhe der Schließzellen ist viel kleiner als die der übrigen Epidermis, es kann also im besten Fall eine tangentiale Wand im Niveau der entsprechenden Epidermiswand liegen; und warum soll das nicht die innere sein.

Ähnlich sind nach Keller (1897, pag. 105) an den submersen Blättern von Mentha aquatica die Stomata doppelt so tief eingesenkt wie an den Luftblättern. Wir werden wohl Detto (1904, pag. 170) Recht geben, der die Erscheinung als von der Differenz der Epidermishöhe abhängig betrachtet.

In den beiden genannten Fällen sind die Spaltöffnungen wohl funktionslos. Wo das nicht der Fall ist, also an Oberflächen, die mit der Luft in Berührung kommen, muß die Einsenkung der Stomata die bekannte Wirkung auf die Dampfabgabe ausüben. Voraussetzung ist dabei immer, daß die Luft in den äußeren Atemhöhlen ruhig bleibt. Bei äußeren Atemhöhlen, die im Verhältnis zu ihrer Weite wenig tief sind, wird diese Bedingung kaum erfüllt sein. Aber von welchen Proportionen an die abgeleiteten Regeln ungefähr Geltung haben, dafür fehlt jede Erfahrung.

15. Spaltöffnungen und Photosynthese.

Es ist seit lange bekannt, daß der Vorgang der Photosynthese bzw. die Aufnahme von Kohlensäure in die assimilierenden Gewebe viel strenger an das Vorhandensein offener Spalten gebunden ist, als die Transpiration. Wasserdampf kann ja in bedeutenden Mengen durch die Cuticula entweichen, während der Partialdruck der Kohlensäure in der Luft viel zu niedrig ist, um nennenswerte Quantitäten von CO_2 durch die schwach imbibierte Cuticula zu pressen.

Die Bewegung der Assimilationskohlensäure ist der des Wasserdampfs entgegengesetzt gerichtet. In der Atmosphäre hat die Kohlensäure eine konstante Dichtigkeit, in den grünen Geweben wird sie verdünnt und zuletzt vielleicht ganz absorbiert. Infolge der Druckdifferenz zwischen Außen- und Innenatmosphäre stellt sich ein kontinuierlicher Diffusionsstrom her, der nun aber durch die Spaltweite nicht im selben Grade beeinflußt werden kann wie die Transpiration. Das Druckminimum der CO_2 liegt tief im Blattinnern, von dem Röhrensystem, durch das die Kohlensäure diffundiert, ist der Porus der Spaltöffnung nur ein kurzes Stück, Veränderungen in der Weite dieses Stückes werden also keinen großen Effekt haben. Beim Wasserdampf ist der

Spannungsabfall, wie wir annehmen zu dürfen glauben, ein anderer; im ganzen Interzellularsystem herrscht wohl ziemlich gleichmäßiger Dampfdruck, und dieser Druck, der des gesättigten Dampfes, wird schon auf dem Grund der Atemhöhle erreicht.

In diesem Sinn ist die Angabe von Brown und Escombe wohl zu modifizieren, die sich dahin aussprechen, daß „the intake of carbon dioxide during assimilation must vary directly with the linear dimensions of the openings (1905, pag. 65). In der ersten grundlegenden Arbeit (1900) hatten die englischen Autoren angenommen, die Stomata von Helianthus annuus könnten sich bis auf $^1/_{15}$ oder $^1/_{10}$ der Maximalweite verengern, ohne daß die Assimilation unter das Maximum sinke (pag. 278, Anm.). Hier ist also die Wirksamkeit der Spaltweite gar zu gering veranschlagt, wie sie 1905 zu hoch eingeschätzt wird.

Die Einsenkung der Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis kann die Assimilation in viel geringerem Maße beeinflussen als die Transpiration. Das Spannungsminimum der CO_2 liegt von der Epidermis so weit entfernt, daß innerhalb der äußeren Atemhöhle die Kohlensäure wohl noch kaum verdünnt wird. Ebenso wird durch die Cuticularisierung der inneren Atemhöhle (Restionaceen) die Diffusion der CO_2 kaum beeinträchtigt, weil die farblosen Zellen, die die Atemhöhle begrenzen, auch beim Fehlen einer Cuticula keine CO_2 absorbieren würden.

Wie Brown und Escombe (1900, pag. 278/79) hervorheben, beruht die geringe Absorption der CO_2 im Chlorophyllparenchym darauf, daß die gasförmige Kohlensäure sich im Imbibitionswasser der Zellmembranen ja erst lösen muß und daß die Diffusion der CO_2 im gelösten Zustand außerordentlich viel langsamer verläuft als im gasförmigen. Dagegen gilt für diese „liquid diffusion“ dasselbe Gesetz der Abhängigkeit vom Druck wie für die „gaseous diffusion“. Und deshalb finden Brown und Escombe (1905, pag. 49) die Einnahme von CO_2 ins Blatt, also die Photosynthese, direkt proportional dem Druck der Kohlensäure in der umgebenden Atmosphäre.

Daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Anschauungen über die Beziehung zwischen dem Bewegungszustand der Luft und der Größe der Transpiration auf die Assimilation zu übertragen (angedeutet bei Pfeffer, 1897, pag. 313). In sehr ruhiger Luft wird das Maximum des CO_2-Druckes, ebenso wie das Minimum der Wasserdampfspannung, um so weiter von der Blattoberfläche abrücken, je größer das Blatt ist. Und für einen zusammenhängenden Pflanzenbestand oder für einen großen Baum muß sich die Beschaffung von CO_2 in ruhiger Luft viel

schwieriger gestalten als für eine isolierte kleine Pflanze (vgl. oben pag. 507 das über Transpiration Gesagte). Ein gelinder Luftstrom, der diese „Kuppen" entfernt, wird also die Einnahme von Kohlensäure ins Blatt steigern, und die Steigerung kann für größere Pflanzenbestände sehr bedeutungsvoll sein.

Auf diese Bedeutung des Windes für die Assimilation hat kürzlich ein Praktiker, H. Krantz (1909), nachdrücklich hingewiesen. Er spricht aber zugleich die Vermutung aus, daß Luftbewegung von bedeutender Schnelligkeit die Versorgung des Blattes mit CO_2 wieder ungünstig beeinflussen wird, weil die Kohlensäure aus dem rasch über das Blatt hingleitenden Luftstrom senkrecht abgeleitet werden muß, wenn sie ins Blatt diffundieren soll.

Das Welken eines Blattes muß in doppelter Weise eine ungünstige Wirkung auf die Assimilationstätigkeit ausüben. Denn einmal genügt schon Spaltenverengerung, um die Assimilation zu verringern, die durch vollkommenen Spaltenschluß ganz unterbunden wird. Und zweitens wird die Lösung der CO_2 im Imbibitionswasser der Mesophyllmembranen verlangsamt, wenn diese Membranen auszutrocknen beginnen, was bei unvollkommenem Spaltenschluß leicht eintreten kann.

Mit der Klärung der physikalischen Verhältnisse ist in das Wesen des Transpirationsvorgangs eine neue Einsicht nicht gewonnen. Aber erst wenn die physikalischen Wirkungen der Spaltöffnungstätigkeit ihrer Quantität nach genau bekannt sind, wird es möglich sein, die Frage in Angriff zu nehmen, ob es außer der durch die Stomata vermittelten Regulation noch eine andere Art der physiologischen Beeinflussung gibt. Es ist schon öfter darauf hingewiesen worden (z. B. von Hesselman, Lloyd), daß der Pflanzenkörper sich gegenüber der wasserentziehenden Wirkung der umgebenden Atmosphäre vielleicht gar nicht so ausschließlich passiv verhält, als wir es uns vorzustellen zunächst geneigt sind. Und wenn es eine von äußeren Bedingungen und vom Spiel der Spaltöffnungen unabhängige Periodizität der Transpiration gibt, was nach Lloyd nicht ausgeschlossen ist, dann ist die Frage schon im positiven Sinn entschieden.

Leider ist es außerordentlich schwer, sichere Kenntnis davon zu erhalten, ob im Zustand der Spalten sich etwas geändert hat oder nicht, und wenn ja, welchen Betrag die Veränderung erreicht, weil die Spaltöffnungen auf einem und demselben Quadratmillimeter Blattfläche zu jeder Tageszeit die verschiedenste Öffnungsweite zeigen (vgl. z. B. die

Angaben von Lloyd). Der wichtigste Fortschritt in der Kenntnis der Transpirationserscheinungen hängt also an der Auffindung eines Objekts, dessen Stomata sich gleichförmiger verhalten. Erst dann läßt sich die Entscheidung darüber treffen, ob bei Konstanz der Außenbedingungen die Transpirationsgröße einzig und allein eine Funktion der Spaltweite ist.

Zusammenfassung.

Das Ausströmen von Wasserdampf aus den Spaltöffnungen eines Pflanzenorganes ist, wie Brown und Escombe dargetan haben, aufzufassen als ein Vorgang statischer Diffusion, d. h. die Transpiration beruht auf dem Unterschied zwischen der Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen und der Spannung des Dampfes in der Außenluft, und zwar ist die Transpirationsgröße dieser Differenz direkt proportional. Irgendwo im Blattinnern wird der Dampf wohl gesättigt sein. Es läßt sich also genauer sagen, die Transpirationsgröße ist direkt proportional der Differenz zwischen dem Sättigungsdruck des Dampfes bei der gegebenen Blattemperatur und dem Dampfdruck in der Außenluft. Temperatur und Bestrahlung beeinflussen deshalb die Transpiration in erster Linie insofern, als sie auf die Spannung des Dampfes in den Interzellularen einwirken. Dem Atmosphärendruck ist die Transpiration umgekehrt proportional, weil der Diffusionskoëffizient eine Funktion des Barometerstandes ist.

Außerdem ist von Wichtigkeit der Bewegungszustand der Außenluft; im Blattinnern dürfen wir uns die Interzellularenluft wohl dauernd unbewegt vorstellen. Bei kräftigem Wind herrscht auf der ganzen Blattfläche der konstante Dampfdruck der Atmosphäre, weil der ausströmende Dampf fortwährend weggewischt wird. Für das Diffusionsgefälle kommt also allein die Entfernung zwischen der Blattoberfläche und derjenigen Zone des Mesophylls in Betracht, in der die Sättigung des Dampfs erreicht ist. Diese Entfernung ist klein, also das Gefälle verhältnismäßig bedeutend. Der Widerstand, den fein durchlöcherte dünne Platten, wie die Stomata führende Epidermis, der Evaporation entgegensetzen, ist auffallend gering. Und zwar deshalb, weil die Diffusion durch Löcher in dünner Wand nicht der Fläche, sondern eher dem Radius proportional ist, weil also durch das isolierte enge Loch viel mehr Dampf strömt, als durch ein flächengleiches Stück einer weiten Öffnung.

In ruhiger Luft bildet sich über dem Blatt eine „Dampfkuppe“, d. h. der Dampf quillt aus den Spaltöffnungen nach allen Seiten über

das Blatt vor und verdünnt sich ganz allmählich, so daß die minimale Dichtigkeit erst in einiger Entfernung vom Blatt erreicht, die trockene Atmosphäre sozusagen von der Blattoberfläche abgedrängt wird. Die Entfernung zwischen den Punkten minimalen Drucks und der Zone der Sättigung im Blatt ist also gegenüber dem Verhalten bei Wind vergrößert, das Spannungsgefälle und damit die Diffusionsgeschwindigkeit verringert. Versuche ergaben, daß die Transpiration im Wind 2—5 mal so hoch war, wie in ruhiger Luft; die cuticulare Transpiration stieg im Wind immer nur auf das Doppelte.

Das Mesophyll entspricht, wie angedeutet, einer zusammenhängenden Dampf abgebenden Fläche, über der in einem äußerst geringen, praktisch zu vernachlässigenden Abstand ein multiperforate septum, die Epidermis, ausgespannt ist. In ruhiger Luft spielt also infolge der Kuppenbildung die Ausdehnung der Blattfläche für die Transpiration eine wichtige Rolle, und zwar sollte bei vollkommener Bewegungslosigkeit die Transpiration dem Radius, nicht der Fläche des Blattes proportional sein. Ein Blatt A, das viermal so groß ist wie ein Blatt B, dürfte also, alle übrigen Bedingungen gleich angenommen, im ganzen nur zweimal so viel transpirieren als das Blatt B oder, auf die Flächeneinheit bezogen, halb so viel Wasser abgeben als B. Experimente haben tatsächlich ergeben, daß kleine Blattstücke verhältnismäßig stärker transpirieren als große. Im Wind kommt nur die Gesamtfläche der Spalten in Betracht, die Transpiration ist also, alle übrigen Verhältnisse gleich angenommen, der Blattfläche proportional. Und eine weitere Konsequenz ist, daß der Wind die Transpiration eines großen Blattes in höherem Maße steigert, als die eines kleinen.

Für die Ausgiebigkeit der regulatorischen Wirksamkeit der Spaltöffnungen ist es von Bedeutung, an welcher Stelle im Mesophyll der konstante Maximaldruck, also wohl der Sättigungsdruck, des Wasserdampfes liegt. Zur Entscheidung dieser Frage mußte auf theoretischem Wege die Diffusionskapazität gegebener Blattepidermen ermittelt und mit den beobachteten Transpirationsgrößen verglichen werden.

Bei Transpirationsversuchen, die kurze Zeit dauern, befinden sich die Objekte nie in einer vollkommen ruhigen Atmosphäre. Um die Abweichung vom theoretisch zu erwartenden Wert schätzen zu können, mußten Versuche mit freien Wasserflächen von ähnlichen Dimensionen unter denselben äußeren Bedingungen gemacht werden. Die Versuche ergaben, daß die Verdampfung etwa dreimal so hoch ausfällt, als die nach Maßgabe von Temperatur und Luftfeuchtigkeit für vollkommen ruhige Luft berechneten Werte verlangen.

Damit war ein Anhalt gewonnen für die Berechnung des Widerstands, denn die Kuppenbildung in der ruhigen Zimmerluft der Transpiration eines Blattes von gegebener Größe entgegensetzt. Der Widerstand der durchbohrten Epidermis läßt sich leicht berechnen, wenn die Zahl der Spaltöffnungen, die mittlere Spaltweite und die Poruslänge bekannt sind. Wurde nun die Transpiration eines abgeschnittenen, in Wasser stehenden Blattes bei bekannter Temperatur und Luftfeuchtigkeit bestimmt und für dieselben Bedingungen berechnet, wieviel Dampf durch die Spalten entweichen könnte, wenn knapp unter den Spaltöffnungen die Interzellularenluft dampfgesättigt wäre, so ergab sich bei Berücksichtigung der cuticularen Komponente in ruhiger Luft meistens eine weitgehende Übereinstimmung zwischen beobachteten und berechneten Werten. Daraus darf wohl der Schluß gezogen werden, daß in ruhiger Luft die Atemhöhlen annähernd dampfgesättigte Luft enthalten. Die verwendeten Pflanzen waren zur Hauptsache Mesophyten, doch wurde auch ein Xerophyt und ein ausgesprochener Hydrophyt untersucht. Das Ergebnis war überall ziemlich dasselbe. Es ist demnach wahrscheinlich, daß allgemein für die Transpiration in ruhiger Luft die Epidermis, nicht das Mesophyll begrenzender Faktor ist.

Im Wind fielen die Versuche anders aus. Die beobachteten Transpirationsgrößen blieben hier hinter den als möglich berechneten beträchtlich zurück. Es scheint demnach, daß bei starker Luftbewegung das Mesophyll die Atemhöhlen nicht dampfgesättigt zu erhalten vermag, daß der Sättigungsdruck des Dampfes tiefer im Mesophyll liegt. Diese Verschiebung läßt den Unterschied zwischen der Transpiration bei Wind und der in ruhiger Luft natürlich geringer ausfallen, als es bei konstanter Lage des Dichtigkeitsmaximums der Fall wäre.

An welcher Stelle im Blatt die konstante Maximalspannung des Dampfes auch liegen mag, es muß doch jede Veränderung der Spaltweite die Diffusionskapazität des einzelnen Ausführungsganges beeinflussen. Dagegen ist es für die quantitative Wirkung der Regulation allerdings sehr von Belang, ob der konstante Maximaldruck knapp unter der Spaltöffnung oder erst tiefer im Mesophyll erreicht wird. Im ersten Fall wird das einzelne Diffusionssystem allein durch den Porus der Spaltöffnung dargestellt, und die Diffusionsgeschwindigkeit wird durch die Spaltweite sehr wirksam beeinflußt. Im zweiten besteht das Diffusionssystem aus dem Porus, der Atemhöhle und einem Komplex von Interzellularen, und eine Veränderung in der Weite des kurzen Endstücks, des Porus, kann die Diffusion nicht in dem Maße beeinflussen, wie wenn neben der variabeln Endkomponente keine konstanten Fak-

toren vorhanden sind. Streng genommen kann der Fall, daß von der Atemhöhle bis in die innersten Interzellularen die Dampfdichtigkeit konstant bleibt, kaum eintreten. Die tieferliegenden Gewebe würden so am Transpirieren ganz gehindert, und das ist deswegen nicht wahrscheinlich, weil sie wärmer sein werden als die äußeren. Wenn also die Atemhöhlen auch wirklich dampfgesättigte Luft enthalten, was nach den Experimenten für ruhige Luft annähernd zu gelten scheint, so ist der Dampf der inneren Interzellularen doch dichter, weil er bei höherer Temperatur gesättigt ist. Die Regulation wird also auch in ruhiger Luft kaum je so ausgiebig sein, wie es sich auf Grund der Annahme, daß der Dampfdruck unter der Spaltöffnung konstant bleibt, berechnen läßt. Denn wenn der maximale Dampfdruck erst in einiger Entfernung von der Atemhöhle erreicht wird, so verändert sich der Druck unter der Spaltöffnung bei jeder Veränderung der Spaltweite in dem Sinn, daß die Ausgiebigkeit der Regulation geringer ausfällt, als wenn der Druck schon unter den Schließzellen konstant wäre. Doch wird das in ruhiger Luft keine bedeutende Rolle spielen, weil die Zunahme der Dichtigkeit des Dampfes von der Atemhöhle nach innen gering sein dürfte. Aber davon ganz abgesehen, darf man sich von der regulatorischen Wirksamkeit der Stomata keine übertriebene Vorstellung machen, weil zu dem mit der Spaltweite variablen Widerstand der Epidermis der unveränderliche Widerstand der „Kuppe“ über dem Blatt kommt. Und aus demselben Grund ist nicht zu übersehen, daß die Ausgiebigkeit der Regulation in ruhiger Luft um so geringer ist, je größer das Blatt ist. Versuche, in denen Blätter durch Verdunkelung zur Spaltenverengerung veranlaßt wurden, ergaben eine leidliche Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung. Und zwar zeigte sich die Transpiration, nachdem Spaltenverengerung eingetreten war, sogar etwas stärker deprimiert, als die Berechnung erwarten ließ.

Für Wind fehlen Experimente über die Wirksamkeit der Regulation. Es ist aber leicht einzusehen, daß einerseits, wenn wir das Blatt allein betrachten, der Widerstand der Ausführungsgänge durch das Spiel der Spalten in geringerem Maß modifiziert wird als in ruhiger Luft, weil der Porus hier sehr wahrscheinlich nur ein Stück des Diffusionssystems darstellt. Andererseits fehlt aber im Wind die Kuppe über dem Blatt, der Gesamtwiderstand hängt also nur von den Faktoren des Blattbaues ab, und eine Veränderung des Blattwiderstandes bedeutet für die Transpirationsgröße mehr als in ruhiger Luft, wo der Blattwiderstand nur ein Faktor neben dem Kuppenwiderstand ist. Deshalb ist jedenfalls für große Blätter die Wirkung der Spaltöffnungstätigkeit im Wind doch sicher bedeutender als in ruhiger Luft.

Ebenso wie die nebeneinander liegenden Teile eines Blattes in ruhiger Luft einander gegenseitig am Transpirieren hindern, was in der verhältnismäßig geringen Transpiration großer Blätter zum Ausdruck kommt, so bestehen natürlich zwischen benachbarten Blättern physikalische Korrelationen in dem Sinn, daß ein Blatt, wenn es isoliert wird, in ruhiger Luft mehr transpiriert, als wenn es am Stengel sitzt.

Durch die Einsenkung der Spaltöffnungen wird der Widerstand des Porus um den der äußeren Atemhöhle vermehrt. Denn nehmen wir eine gegebene Differenz zwischen der Spannung des Dampfes unter den Schließzellen und der an der Blattoberfläche an, so verringert sich das Spannungsgefälle, wenn die Schließzellen unter die Blattoberfläche hinabgedrückt werden. Der Widerstand der äußeren Atemhöhle ist konstant, der des Porus mit seiner regulierbaren Weite variabel. Die verhältnismäßige Wirkung der äußeren Atemhöhle auf die Transpiration wird also um so bedeutender sein, je geringer der Widerstand des Porus ist, d. h. je weiter die Spalte geöffnet ist. Mit dem Schluß der Spalte wird die Wirkung der Einsenkung Null. Die Wirkung ist bedeutend, wenn nur der Blattwiderstand in Frage kommt, d. h. im Wind, und geringer, wenn außerdem der Kuppenwiderstand vorhanden ist, d. h. in ruhiger Luft. Und der Effekt der Einsenkung ist in ruhiger Luft bei großen Blättern geringer als bei kleinen, entsprechend der verschiedenen Größe des Kuppenwiderstandes.

Mutatis mutandis gilt das alles auch für die Unterbringung mehrerer Spaltöffnungen in gemeinsamen Krypten und Rinnen.

Ähnlich wie die Einsenkung der Schließzellen wirkt die Cuticularisierung der tiefen Atemhöhlen, wie sie bei vielen kapensischen Restionaceen sich findet. Die cuticularisierten Membranen der „Schutzzellen“ transpirieren selber sehr schwach, der Sättigungsdruck des Dampfes liegt also auf dem Grund der Atemhöhle, nicht unmittelbar unter den Schließzellen, wo der Dampf schon verdünnt sein muß. Deshalb addiert sich zum Widerstand des Porus der der langen Atemhöhle. Spaltweite, Bewegungszustand der Luft, Größe der zusammenhängenden transpirierenden Fläche spielen für das Ausmaß der Hemmung der Transpiration eine ähnliche Rolle wie bei den eingesenkten Spaltöffnungen. Doch ist die Wirkung der „Schutzzellen“ mit der für Wind und für Ruhe gleichbleibenden Erhöhung des Widerstandes erschöpft, während durch die Einsenkung außerdem noch ein dauernd windstiller Raum über den Schließzellen hergestellt wird. Die Bildung einer äußeren Atemhöhle ist deshalb ein wirksamerer Transpirationsschutz als die Cuticularisierung einer inneren Atemhöhle von denselben Dimensionen.

Daß die regulatorische Wirksamkeit des Spiels der Schließzellen und ebenso die Wirkung des Windes bei den xerophilen Spaltöffnungsapparaten geringer ist als bei gewöhnlichen, folgt aus dem Gesagten von selbst.

Um eine Vorstellung von der quantitativen Wirkung der genannten Einrichtungen zu bekommen, wurden Formeln abgeleitet, die durch Versuche mit Modellen Bestätigung fanden. Danach fällt bei maximaler Spaltweite und Wind die Transpiration bei gewissen xerophilen Spaltöffnungsapparaten um 30—70 % niedriger aus, als sie bei gewöhnlichen Spaltöffnungen wäre.

Bei der Aufnahme von Kohlensäure in die assimilierenden Organe liegt das Minimum der CO_2-Dichtigkeit tief im Mesophyll. Die Assimilation wird deshalb durch die Bewegungszustände der Luft, durch die Größe der zusammenhängenden Blattflächen, durch das Spiel der Spaltöffnungen und durch die konstanten Faktoren des Blattbaues zwar im selben Sinn, aber in geringerem Maß beeinflußt als die Transpiration. Bei Spaltenverengerung z. B. wird also die Assimilation weniger reduziert als die Transpiration, und durch Wind die Gewinnung von Kohlensäure weniger gefördert als der Wasserverlust.

Zitierte Literatur.

Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 1892, Sp. 588.

Blackman and Matthaei, A quantitative study of carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. LXXVI, 1905, pag. 402.

Brown und Escombe, Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. XCIII, 1900, pag. 223.

Dies., Researches on some of the physiological processes of green leaves, with special reference to the interchange of energy between the leaf and its surroundings. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. LXXVI, 1905, pag. 29.

Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Eine physiologische Monographie. Jena 1904.

Comes, Azione della temperatura, della umidità relativa e della luce sulla traspirazione delle piante. Rendiconto della R. Accad. delle scienze fis. e mat. di Napoli 1878, pag. 56.

Fr. Darwin, Observations on stomata. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. CXC, 1898, pag. 531.

Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. Engler's Botan. Jahrbücher 1891, Bd. XIII, pag. 541.

Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904.

Hann, Lehrbuch der Meteorologie, 2. Aufl., Leipzig 1906.

Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII, pag. 311.

Holtermann, Schwendener's Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909.

Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 1897, Bd. LXXXIV, pag. 1.

Keller, Biologische Studien. Biolog. Zentralbl. 1897, Bd. XVII, pag. 99.

Krantz, Elektrostatisches Düngen. Mitteil. d. Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft 1909, Stück 12.

Krutitzky, Beobachtungen über die Transpiration der Gewächse. Ref. in Bot. Zeitung 1882, Sp. 87.

Leitgeb, Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitteil. d. Botan. Instituts Graz 1886, Bd. I, pag. 123.

Livingston, The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. Carnegie Instit. of Washington, Publ. n. 50, 1906.

Lloyd, The physiology of stomata. Carnegie Instit. of Washington, Publ. n. 82, 1908.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897.

Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher 1870, Bd. VII.

Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

Sampson and Allen, Influence of physical factors on transpiration. Minnesota Botanical Studies 1909, Part I, Vol. IV, pag. 33.

Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. der Berliner Akademie 1881, pag. 833.

Sorauer, Studien über Verdunstung. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, herausg. von Wollny, Bd. III, 1880.

Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea, Neue Folge, 1881, Bd. IX, pag. 139.

Unger, Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. XLIV, 2. Abteil., 1861, pag. 327.

Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Pringsheim's Jahrb., 1873, Bd. IX, pag. 381.

Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

Went, Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. XXVII, pag. 257.

Westermaier, Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 63.

Wiesner, Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. LXXIV, I, 1876, pag. 477.

Ders., Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Ebenda, Bd. XCVI, 1887, pag. 187.