LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Transpiration in verschiedener Stammhöhe.
I. Sequoia gigantea.

Von

Bruno Huber.

Mit 2 Abbildungen im Text.

---

1. Einleitung.

Den Anlaß zu den vorliegenden Untersuchungen gab meine Beschäftigung mit Fragen der Wasserbewegung in der Pflanze. Immer mehr spitzt sich der Streit um die Kohäsionstheorie auf die eine Frage zu: Genügen die zwischen Wurzel- und Blattzellen vorhandenen Potentialdifferenzen, um die Wasserbewegung zu erklären oder müssen wir diese dem Zusammenwirken zahlreicher Potentialsprünge von Zelle zu Zelle zuschreiben? Zur Beurteilung der für die Wasserbewegung notwendigen Spannung müssen wir Stromstärke und Widerstand kennen. Die Spannung ist nach dem Ohmschen Gesetz beiden direkt proportional. Man war bisher geneigt, einen linearen Anstieg des Widerstandes, den der Transpirationsstrom mit zunehmender Stammhöhe erfährt, anzunehmen, da man weder von einer Veränderung der Transpirationsgröße (Stromstärke), noch des spezifischen Widerstandes (bei konstanter Stromstärke) etwas wußte. Das Kräftebild muß sich aber erheblich ändern, wenn diese beiden Größen in verschiedener Stammhöhe nicht konstant, sondern veränderlich sind.

Die vorliegende Arbeit berichtet über die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Transpiration in verschiedener Stammhöhe bei Sequoia gigantea. Die verwickelteren Verhältnisse bei Laubbäumen sind noch Gegenstand fortgesetzter Versuche. Über sie soll in einem zweiten Teil später berichtet werden. Eine zweite Gruppe von Untersuchungen ging auf die Fest-

stellung der Veränderung der Widerstände in zunehmender Stammhöhe aus. Ihre Ergebnisse wurden in knappster Form bereits mitgeteilt (Huber, B., 1923).

Es war von vornherein schwer zu sagen, ob und in welchem Ausmaße Transpirationsänderungen in zunehmender Stammhöhe zu erwarten seien. Jedenfalls muß die geringere Wassersättigung in größerer Stammhöhe (Ursprung, A. und Blum, G., 1916) mindestens entsprechend der Dampfdruckerniedrigung transpirationshemmend wirken. Diese Dampfdruckerniedrigung ist aber, wie Renner (1915, S. 639ff.) übertriebenen Vorstellungen gegenüber theoretisch klargestellt hat, absolut sehr gering und fällt daher für die Einschränkung der Transpirationsgröße erst bei einem geringen Sättigungsdefizit der Atmosphäre relativ erheblich ins Gewicht. Daneben bleibt aber die Möglichkeit offen, daß die Sättigungsunterschiede durch Spaltöffnungsregulationen, die sie auslösen, einen gesteigerten Einfluß auf die Transpirationsgröße nehmen. Anderseits ist nicht zu vergessen, daß sich im allgemeinen in größerer Höhe die Transpirationsbedingungen günstiger gestalten[1]: die Luft ist außerhalb des dichten Astschlusses und weiter vom Boden trockener, die Luftbewegung ist lebhafter, die erhöhte Bestrahlung muß gleichfalls die Transpiration steigern, dagegen nimmt allerdings die Lufttemperatur ab. Schließlich kann die Pflanze auf erschwerte Wasserzufuhr mit Veränderung des Blattbaues antworten, der gleichfalls die Transpiration beeinflußt und damit das Bild noch weiter verwickelt.

Wollte man die Veränderung der Transpiration mit zunehmender Stammhöhe klar verfolgen, so mußte man, wie mich Vorversuche alsbald belehrten, die verschiedenen Ursachen, die eine solche bewirken können, gesondert untersuchen, und ich trachtete daher zunächst an einem Objekte, das in zunehmender Höhe seinen anatomischen Bau nicht wesentlich ändert, und unter Ausschaltung der Verschiedenheit der Außenbedingungen die Wirkung der primären Begleiterscheinung zunehmender Stammhöhe, erschwerter Wasserversorgung und daher geringerer Wassersättigung auf die Transpiration zu studieren. Geeignet hierzu erwies sich mir der größte Baum unseres Hochschulgartens, eine 15 m hohe Sequoia gigantea.

[1]) Vgl. Stocker. 1923.

2. Methode und Grundtatsachen.

Vergleichende Transpirationsversuche am intakten Baum waren methodisch nicht leicht durchzuführen: die Kobaltpapiermethode kam beim Mangel an Blattflächen nicht in Betracht, die Chlorkalziummethode wäre sehr umständlich. Ich bestimmte daher die Transpiration durch Wägung abgeschnittener Zweige, was den Vorteil bot, daß alle Versuchszweige denselben Außenbedingungen ausgesetzt werden konnten. Da ich feststellen wollte, ob die erschwerte Wasserversorgung und die dadurch bedingte geringere Wassersättigung sich in der Transpirationsgröße äußert, durfte ich diese nicht dadurch beseitigen, daß ich die Versuchszweige in Wasser gab, sondern mußte möglichst knapp nach dem Abschneiden die Transpirationsgrößen an den trockenen Zweigen durch Wägung feststellen. Für die Wägung wählte ich immer kleine, möglichst gleichartige (namentlich gleichaltrige) Zweiglein, die in Fadenschlingen nächst einem Nordfenster frei aufgehängt wurden. Die erste Wägung erfolgte sobald als möglich, anfangs etwa $^3/_4$ Stunden nach dem Abschneiden der Versuchszweige, später stets $^1/_4$ bis höchstens $^1/_2$ Stunde nachher. Die zweite Wägung ließ ich zunächst immer unmittelbar auf die erste folgen, indem ich, sobald ich alle sechs bis sieben Versuchszweige gewogen hatte (nach etwa 20 Minuten), wiederum mit der Wägung des ersten begann. Um Ungleichheiten auszugleichen, begann ich dabei bald mit den obersten, bald mit den untersten Zweigen. Da sich zeigte, daß die Transpirationsgröße der abgeschnittenen Zweige bei den aus geringerer Höhe entnommenen erst nach zwei bis vier Stunden auf die Anfangsgröße derer aus größerer Höhe herabsank, konnte ich später für gröbere Bestimmungen gelegentlich erst nach einer Stunde die zweite Wägung vornehmen.

Nachstehend das Ergebnis einer solchen Wägungsreihe (Tab. 1):

Tabelle 1.

Zeit seit der ersten Wägung	Gewichtsverlust seit der letzten Wägung in mg pro g Frischgewicht und Stunde						
	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
1 Stunde	22	22	13	15	7	4	7
2 Stunden	14	14	9	11	7	5	7
4 „	8	8	7	7	6	3	6
5 „	6	8	6	8	7	4	7
18 Tage	67%	64%	63%	62%	58%	55%	55% Gesamtverlust

Wir finden also auf das Gramm Frischgewicht bezogen eine ganz bedeutende Abnahme der Transpirationsgröße in zunehmender Stammhöhe. Bezöge man auf das Trockengewicht, so müßte, da der Wassergehalt gleichfallls abnimmt, der Unterschied noch schärfer hervortreten. Erst mehrere Stunden nach dem Abschneiden gleichen sich die Transpirationsunterschiede ungefähr aus. Nur die Transpiration der Zweige in etwa 12 m Höhe bleibt in den Versuchen dauernd geringer, da in dieser Höhe eine leichte Sukkulenz der Zweige einsetzt, wodurch bei gleichem Frischgewicht die transpirierende Oberfläche verringert wird. Demgegenüber fällt der neuerliche Transpirationsanstieg knapp unterhalb des Gipfels auf, der fast bei allen Versuchen festgestellt wurde und dem in der Regel auch ein erhöhter Wassergehalt entspricht. Die Förderung der Spitze, die ja aus den verschiedensten Korrelationserscheinungen bekannt ist, äußert sich also auch in einer bevorzugten Wasserversorgung und dementsprechend weniger gehemmter Transpiration.

Bei einem Dutzend Versuchen, die sich über alle Jahres- und Tageszeiten verteilen, waren die Unterschiede im Grunde immer dieselben. Sie traten nur zu Zeiten gesteigerter Transpiration schärfer hervor, als bei schwacher. Nur in einem Falle waren nach einwöchigem Regenwetter keine klaren Unterschiede erkennbar. Die Tabellen 2—5 beleuchten diese Abhängigkeit der Transpirationsunterschiede von der Witterung.

Tabelle 2.

24. Mai 1922. Seit fünf Tagen sehr warm, heute sonnig, dunstig, schwül, etwas windig.

Zeit seit der ersten Wägung	Gewichtsverlust in mg pro g Frischgewicht						
	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
1 Stunde	29	27	15	15	10	7	14
2 Tage	484	365	347	297	274	260	440

Tabelle 3.

20. Juni 1922. In den letzten Tagen mehrfach Regen, feuchte Luft, heute kühl, trüb.

Gewichtsverlust in mg pro g Frischgewicht und Stunde						
2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
77	60	59	72	81	36	46

(Wägungen ½ und 1 Stunde nach dem Abschneiden.)

Tabelle 4.

28. November 1922. Eisig kalter, windiger Morgen, — 6° C (Min. — 8,5°).

Gewichtsverlust in mg pro g Frischgewicht und Stunde					
4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
10	8	8	8	4	6

Tabelle 5.

14. Dezember 1922. Leicht bewölkter Morgen, 0°, windstill.

Zeit seit der ersten Wägung	Gewichtsverlust in mg pro g Frischgewicht und Stunde						
	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
1 Stunde	21	19	15	14	19	12	11
2 Stunden	11	11	12	10	10	8	10
3 „	9	11	10	9	10	9	10
Trockensubstanz	35,96%	36,33%	38,22%	40,43%	34,12%[1]	38,94%[1]	36,59% des Frischgewichts
Aschensubstanz	6,37%	5,22%	4,57%	4,70%	5,72%	4,47%	5,41% des Trockengewichts

Die Tragweite der Schlußfolgerungen verlangte natürlich eine strenge Kritik der Methode. Die Transpirationsunterschiede waren ja an abgeschnittenen Zweigen festgestellt worden. Inwieweit kann man aus den Transpirationsunterschieden abgeschnittener Zweige auf solche im Baum schließen?

Die Gefahr, daß sich die für den Baum bezeichnenden Verhältnisse verschieben, ist um so größer, je länger der Zeitraum zwischen dem Abschneiden der Zweige und der ersten Transpirationsbestimmung ist. Durch rasches Arbeiten läßt sich mit fortschreitender Übung dieser Zeitraum erheblich abkürzen, indem man einerseits die Zweige möglichst bald nach dem Abschneiden auf die Wage bringt und anderseits die zweite Wägung noch knapper auf die erste folgen läßt. Außerdem aber läßt sich durch genauere Beobachtung der Transpirationsänderung des abgeschnittenen Zweigs in ganz kurzen Zeitabständen ungefähr eine Kurve des Transpirationsrückganges ermitteln, aus der man durch Extrapolation die Transpirationsgröße zur Zeit des Abschneidens bestimmen kann.

[1]) Hier macht sich die Sukkulenz bemerkbar.

Zuvor galt es jedoch noch festzustellen, ob etwa das Abschneiden selbst eine plötzliche Transpirationsänderung zur Folge hat. Versuche an normal transpirierenden Zweigen, die mit den wiederholt unter Wasser erneuerten Schnittflächen in wassergefüllte Eprouvetten eingedichtet waren (die Transpiration solcher unmittelbar aus Wasser saugender Zweige ist stets erheblich größer als die vom Baum entnommener Zweige) zeigten, daß die Transpiration im allgemeinen erst etwa eine halbe Stunde nach dem Abschneiden in nennenswertem Maße zurückging.

Ich ging nun darauf aus, Gesetzmäßigkeiten im Transpirationsabfall abgeschnittener Zweige festzustellen. Ich entnahm nacheinander aus verschiedener Stammhöhe einzelne Zweige. Der Versuchszweig wurde sofort nach dem Abschneiden auf die Wage gebracht und dann genau der Zeitpunkt notiert, in dem die Wage in die Ruhelage spielte (das war fünf bis zehn Minuten nach dem Abschneiden der Fall). Nun wurde ein kleines Übergewicht auf der Seite des Zweiges (je nach der Transpirationsgröße 2 bis 5 mg) aufgelegt und der Zeitpunkt notiert, in dem die Wage neuerdings durch die Ruhelage spielte. Hierauf wurde ein neues Übergewicht aufgelegt und sofort die kleinsten Transpirationsänderungen durch eine Stunde verfolgt. Dann erst wurde ein neuer Versuchszweig abgeschnitten und in derselben Weise die Transpiration verfolgt. Dieses zeitliche Auseinanderliegen der einzelnen Transpirationsbestimmungen hat zwar den Nachteil, daß nun die für die verschiedenen Zweige erhaltenen Transpirationswerte nicht mehr untereinander vergleichbar sind, denn es machte sich bei der scharfen Morgenkälte des am 18. Januar 1923 vorgenommenen Versuches eine ausgesprochene Tagesperiodizität geltend, indem am Vormittag sehr niedere Werte, in den frühen Nachmittagsstunden (gegen Mittag mußten die Versuche eine Unterbrechung erfahren) höhere, am Spätnachmittag wieder geringere gefunden wurden. Doch tritt gerade dadurch die Abhängigkeit des Transpirationsabfalls von der Anfangsgröße der Transpiration besonders deutlich hervor: die Gewichtsverluste von 5 mg eines um zwei Uhr nachmittags aus 8 m Höhe entnommenen Zweiges (Frischgewicht 8,16 g,

Anfangstranspiration 10,5 mg/gh) erfolgten in folgenden Zeitabständen:

$3\frac{3}{4}$, $3\frac{3}{4}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{3}{4}$, $6\frac{1}{2}$, $6\frac{3}{4}$ Minuten,

die von 2,5 mg eines um 5^{40} nachmittags aus 6 m Höhe entnommenen (Frischgewicht 6,97, Anfangstranspiration 6,2) in folgenden:

$3\frac{1}{2}$, 4, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $3\frac{1}{2}$, 4, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$, $4\frac{1}{2}$.

Berechnet man aus dem ersten Zeitintervall den einer Stunde entsprechenden Transpirationswert ($t_{\Delta z}$) und vergleicht ihn mit dem aus dem halbstündigen bzw. ganzstündigen Gewichtsverlust ermittelten (t_h und t_s), so kommt man zu folgenden absoluten und auf Prozente der Anfangstranspiration umgerechneten Werten (Tab. 6). Zur Vollständigkeit ist noch die Transpirationsgröße in der zweiten Stunde nach dem Abschneiden angegeben ($t_{2.s}$).

Tabelle 6.

abgeschnitten	2 m $8\frac{1}{2}^h$		4 m $15^h 20$		6 m $17^h 40$		8 m $14^h 07$		10 m $16^h 37$		12 m $9\frac{1}{2}^h$	
	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%
$t_{\Delta z}$	7,6	100	11,2	100	6,2	100	10,5	100	8,1	100	6,2	100
t_h	6,6	87,5	7,8	70	5,3	88	7,2	69	7,1	88	4,9	80
t_s	5,7	75	6,8	61	4,9	79	5,5	52,5	6,8	84	4,2	70
$t_{2.s}$	3,8	50	5,3	47	—	—	3,7	35	6,3	76	—	—

Man sieht deutlich: der Transpirationsabfall ist um so größer, je größer die Anfangstranspiration ist. Bei den Zweigen, deren Anfangstranspiration unter 10 mg/gh war, entspricht der Gewichtsverlust in der ersten halben Stunde noch immer mindestens 80%, der der ersten Stunde 70% der Anfangstranspiration, bei den Zweigen, deren Anfangstranspiration 10 mg/gh überstieg, sinkt die Transpiration schon in der ersten halben Stunde auf 70%, in einer Stunde auf 60 und weniger Prozent der Anfangsgröße herab. Die anfänglich vorhandenen Unterschiede werden dadurch allmählich verwischt. So verhalten sich in absteigender Reihe angeordnet die Transpirationsgrößen der Zweige aus 4, 8, 10, 2, 6 und 12 m Höhe nach der Bestimmung aus dem ersten kurzen Zeitintervall ($t_{\Delta z}$) wie 100 : 93,6 : 72,2 : 67,8 : 55,3 : 55 : 3, dagegen nach den Transpirationsverlusten der ersten halben Stunde nur wie 100 : 92,3 : 91,0 : 84,6 : 68,0 : 62,8. Dasselbe Ergebnis zeitigte ein unter günstigeren Transpirationsbedingungen zwischen zwei

und vier Uhr nachmittags am 23. April 1923 vorgenommener Versuch mit Zweigen aus 4, 8 und 12 m Höhe. Jeder Zweig kam ungefähr fünf Minuten nach dem Abschneiden auf die Wage, es wurden sodann die zur Transpiration von zweimal 10 mg nötigen Zeitabstände bestimmt und nach einer Stunde nochmals der Gesamtgewichtsverlust ermittelt. In der Zwischenzeit konnten die Anfangsbestimmungen an den beiden anderen Versuchszweigen ausgeführt werden, so daß alle Bestimmungen zeitlich eng zusammenliegen und untereinander vergleichbar sind. Der Transpirationsabfall ist hier geringer als beim vorigen Versuch, er überschreitet in der ersten Stunde nur beim stärkst transpirierenden Zweig aus 4 m Höhe 30% der Anfangsgröße. Nachstehend die Ergebnisse:

Tabelle 7.

	4 m	8 m	12 m
$t_{\Delta z}$	55,5 (100)	37,7 (67,9)	23,4 (42,2)
t_s	36,1 (100)	30,2 (83,7)	23,2 (64,3)

Wir können also tatsächlich aus Transpirationsunterschieden abgeschnittener Zweige auf gleichsinnige Unterschiede am Baum schließen; ja, da der Transpirationsabfall um so größer ist, je größer die Anfangstranspiration ist, müssen die Unterschiede am Baum sogar größer sein als die an abgeschnittenen Zweigen festgestellten. Die Kurve des Transpirationsabfalls nach dem Abschneiden (Abb. 1), die offenbar ein Ausdruck des eintretenden Spaltenschlusses ist, zeigt von dem Augenblick an, der bis zum Eintritt der Regulation verstreicht, einen zunächst steilen, dann immer flacher werdenden Abfall, bis sie mit vollständigem Spaltenschluß ungefähr abszissenparallel wird. Ein analoger Transpirationsabfall, wie er sich mit steigender Spannung im abgeschnittenen Zweige einstellt, besteht infolge dauernder Sättigungsunterschiede regelmäßig am Baum. Im Zeitpunkt des Abschneidens entsprechen also etwa drei Versuchszweigen aus 4, 8 und 12 m Höhe die Transpirationsgrößen a, b und c der Kurve. Wir bestimmen aber tatsächlich die um gleiche Abszissenbeträge (Zeit) verschobenen Transpirationswerte a′, b′ und c′ (wenn der Gewichtsverlust aus knapp aufeinanderfolgenden Wägungen berechnet

wird, sonst die dem Zeitintervall entsprechenden bestimmten Integrale). Die Unterschiede zwischen a′, b′ und c′ sind denen zwischen a, b und c gleichsinnig, aber weniger scharf. Wir kommen einer vollständigen Proportionalität um so näher, je früher die Transpirationsbestimmung nach dem Abschneiden erfolgt[1].

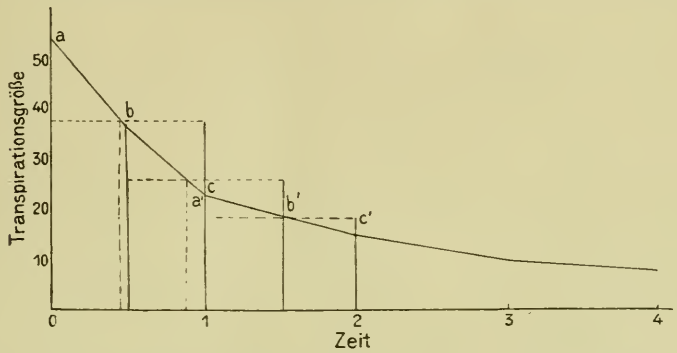

Abb. 1. Transpirationsabfall nach dem Abschneiden (nach empirisch gewonnenen Zahlen schematisiert). a, b, c = Anfangstranspirationsgrößen dreier Zweige aus verschiedener Stammhöhe, a′, b′, c′ = Transpirationsgrößen nach einer Stunde. Die Höhen der drei Rechtecke die mittleren Transpirationsgrößen der ersten Stunde.

[1]) Es seien hier anhangsweise noch die Ergebnisse einer Transpirationsbestimmung mitgeteilt, welche ich in den letzten Tagen (25. April 1923) mit besonderer Rücksicht auf obige Erfahrungen ausgeführt habe und die daher auch in der absoluten Größe der Transpiration den Verhältnissen am Baum ziemlich nahe kommen dürften. Die erste Wägung erfolgte 10 Minuten nach dem Abschneiden, für alle sieben Versuchszweige nahm die erste Wägung, die auf 10 mg genau erfolgte, 13 Minuten in Anspruch, so daß nach 15 Minuten schon die zweite Wägung erfolgen konnte. So liegt selbst für die zuletzt gewogenen Zweige die erste Transpirationsbestimmung innerhalb der ersten ¾ Stunden nach dem Abschneiden.

Tabelle 8.

Gewichtsverlust in mg/g Stunde	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
in der 1. Viertelstunde	63,0	50,2	44,8	36,7	34,3	32,9	13,5
„ „ 1. Stunde	37,6	34,0	34,0	24,8	22,1	19,5	10,8
„ „ 2. „	25,2	16,4	22,4	12,0	14,1	11,1	8,3

In dieser Zahlenreihe ist vor allem der ungewöhnlich starke Transpirationsabfall am Gipfel bemerkenswert. Sie zeigt uns besonders klar, wie — offenbar in engstem Zusammenhang mit der schlechteren Wasserversorgung — die oberen Teile eines Baumes länger in der Vegetationsruhe verharren als die unteren (vgl. Mayerhofer 1922 und meine Diskussionsrede dortselbst).

In diesem Sinne dürfen wir die in Tab. 7 angeführten Zahlen wohl als genauen Ausdruck der am Baum bestehenden Unterschiede betrachten.

3. Die Ursachen des Transpirationsabfalles.

Es galt nun den Ursachen der auffälligen Transpirationsabnahme nachzugehen. Zunächst war die Frage zu beantworten: Sind etwa anatomische Einrichtungen vorhanden, welche eine Einschränkung der Transpiration zur Folge haben? In diesem Falle müßten die Unterschiede auch fortbestehen, wenn sich die Sättigungsunterschiede in den Zweigen ausgeglichen haben. Es wurden also von den Zweigen, an denen die in Tab. 1 wiedergegebenen Transpirationswerte ermittelt wurden, noch vor Versuchsbeginn Zweiglein entnommen, die sofort unter Wasser gekürzt und in wassergefüllte Eprouvetten eingedichtet wurden. Die erste Wägung erfolgte nach zwei Stunden, die weiteren folgten in Abständen von ein oder zwei Stunden. Die Transpirationsgrößen in mg pro g Frischgewicht und Stunde bringt Tab. 9.

Tabelle 9.

Zeit seit der ersten Wägung	2 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
1 Stunde	41	80	36	44	26	35
3 Stunden	38	74	33	41	22	32
4 „	39	80	32	41	19	35

Wenn wir von dem aus nicht näher ersichtlichen Gründen unverhältnismäßig hoch transpirierenden Zweig aus 6 m Höhe absehen, halten sich die Transpirationsunterschiede durchaus innerhalb der durch die üblichen individuellen Schwankungen erklärbaren Grenzen und lassen namentlich jeden gesetzmäßigen Abfall vermissen. Nur der Zweig aus 12 m Höhe zeigt wie bei anderen Versuchen eine dauernd niedrige Transpiration, die wie schon erwähnt, auf der in dieser Höhe einsetzenden leichten Sukkulenz beruht.

Dasselbe Ergebnis zeitigte ein zweiter Versuch, bei dem die Zweige überdies durch 24 Stunden in einer feuchten Kammer gehalten wurden und am zweiten und dritten Versuchstag nur

auf je eine Stunde zur Transpirationsbestimmung herausgenommen wurden. Die erste Transpirationsbestimmung erfolgte noch vor Übertragung in die feuchte Kammer in der ersten Stunde nach dem Abschneiden. Vor der dritten Transpirationsbestimmung wurden die Schnittflächen noch einmal erneuert. Die Transpirationsgrößen waren beim Zweig

aus	2 m	8 m	12 m Höhe
am 1. Tag	79[1]	18	13
„ 2. „	95	77	73
„ 3. „	106	114	88 mg/gh

Die Transpiration des Zweiges aus 12 m Höhe bleibt wiederum hinter der der übrigen dauernd zurück, sonst tritt vollständiger Transpirationsausgleich ein. Bemerkenswert ist dabei nur der hohe Anstieg der absoluten Transpirationsgrößen, der sich mit fortschreitender Wassersättigung einstellt und der weit über die nach längerer Regenzeit am Baum erreichte Transpirationsfähigkeit hinausgeht (die in der trockeneren Zimmerluft im Höchstfall zu einem stündlichen Wasserverlust von 81 mg pro g Frischgewicht führte; es ist ein Mangel meiner Transpirationsbestimmungen, daß sie nicht mit Evaporationsbestimmungen Hand in Hand gingen, daß also nicht die relative Transpiration ermittelt wurde. Für den Vergleich der Transpirationswerte der verschiedenen Zweige eines Versuchs war dies ja überflüssig. Ein unmittelbarer Vergleich der Zahlen verschiedener Versuche ist aber auf diese Weise unmöglich). Man sieht daraus, wie unstatthaft es ist, aus der Transpiration einzelner aus Wasser saugender Zweige, die unter ungewöhnlich günstigen Wasserversorgungsbedingungen stehen, auf die Transpiration ganzer Pflanzen am natürlichen Standort zu schließen.

Das Ergebnis der Versuche ist klar: Die in verschiedener Stammhöhe vorhandenen Transpirationsunterschiede beruhen nicht auf Bauverschiedenheiten der Zweige, sondern sind ausschließlich die Folge der Sättigungsunterschiede und verschwinden zugleich mit diesen.

[1]) Wohl ein Wägefehler!

Diese Behauptung ist auch ohne weiteres einer experimentellen Prüfung zugänglich. Wenn wir an abgeschnittenen Zweigen die Wasserversorgung künstlich erschweren, müssen wir einen analogen Transpirationsrückgang feststellen können und wir müssen auf diesem Wege in der Lage sein, vergleichsweise auf die Größe der Widerstände im Baum gewisse Schlüsse zu ziehen.

Wenn wir im Sinne der Kohäsionstheorie das steigende Sättigungsdefizit der Zellen in zunehmender Stammhöhe auf den wachsenden Widerstand der von ihnen zu hebenden Wasserfäden zurückführen, so ist das vollkommenste Modell der am Baum herrschenden Bedingungen durch einen Zweig gegeben, der an einem Saugrohr Wasser gegen einen steigenden Quecksilberzug hebt (Versuche von Boehm 1893, Askenasy 1895, neuerdings von Ursprung 1913 und Nordhausen 1916). Der einzige Nachteil dieser rein mechanischen Hemmung der Wasseraufnahme ist, daß sie über Widerstände von einer Atmosphäre nicht nennenswert hinausführt, Widerstände, die im Vergleich zu den im Baume herrschenden jedenfalls als ziemlich klein zu bezeichnen sind. Durch Klemmen, Kerben usw. (Renner 1911) können wir allerdings auch die mechanischen Widerstände noch sehr viel weiter erhöhen, doch sind diese dann nicht so ohne weiteres meßbar, wie die Höhe des Quecksilbers im Steigrohr. Mit osmotischer Hemmung können wir viel weiter kommen, doch haben wir es dann schon mit sehr abnormen Bedingungen zu tun. Ich gab daher der Steigrohrmethode den Vorzug und verfolgte in einer größeren Anzahl von Versuchen möglichst genau die Transpirationsänderungen an Zweigen, die zunächst nur aus Wasser saugend, nach einiger Zeit Quecksilber zu heben begannen. Nur zur Ergänzung wurden einige Versuche mit osmotisch erschwerter Wasseraufnahme ausgeführt.

Da für mich die absolute Steighöhe des Quecksilbers nicht von Bedeutung war, verwendete ich keine besondere Sorgfalt auf die Vermeidung von Luftblasen im Saugrohr, sondern benützte ein Rohr, das oben eine kugelige Erweiterung mit Halsangeblasen besitzt (vgl. Fig. 41 in Molisch 1922), in deren oberen Teil sich bei stärkerer Saugung auftretende Luftblasen

sammeln können, ohne daß die Schnittfläche des ziemlich tief eingeführten Versuchszweiges außer Wasser kommt. Im Standgefäß, in das das Saugrohr tauchte, befand sich entweder anfangs bloß mit Paraffinum liquidum überschichtetes Wasser und es wurde das Quecksilber erst später eingegossen, oder am Boden des Gefäßes befand sich von Anfang an Quecksilber von Wasser überschichtet. In diesem Falle wurde das Saugrohr zuerst so befestigt, daß es aus der Wasserschicht saugte und erst zur gewünschten Zeit ins Quecksilber eingetaucht. Auf diese Weise war eine neuerliche Austarierung nicht notwendig. Die Versuchszweige wurden stets schon am Vortag abgeschnitten und ins Versuchszimmer gebracht, die Schnittflächen mehrmals, namentlich noch knapp vor Versuchsbeginn unter Wasser gekürzt, so daß sich annähernd die natürliche Wassersättigung eingestellt haben mußte. Die ganze Versuchsanordnung fand auf der von Höhnel konstruierten Transpirationswage (Fig. 1 in Burgerstein 1904) des Pflanzenphysiologischen Institutes Platz, die selbst bei 20 kg Belastung noch auf 100 mg empfindlich ist. Hofrat Molisch gestattete in zuvorkommender Weise die Benützung der Wage. Die Transpirationsbestimmung erfolgte wieder in der Weise, daß die Zeitabstände ermittelt wurden, die zur Transpiration eines kleinen Übergewichtes notwendig waren.

Gleich der zweite Versuch (der erste war wegen Versuchsmängeln unbrauchbar) führte zu einem sehr bezeichnenden Ergebnis. Der kräftige Versuchszweig transpirierte aus Wasser saugend lg in

$6^1/_2$, $6^1/_2$, 6,6 Minuten,

nach dem Einfüllen des Quecksilbers (in Klammern die Höhe des Quecksilbers) in

6 (10 cm), 6 (20 cm), $5^1/_2$ (30 cm), $5^1/_2$ (gegen 40 cm), $5^1/_2$ (über 40 cm), $6^1/_2$, 6 (50 cm), 6, 6, 7, $7^1/_2$, 8 (60 cm), $8^1/_2$ (61 cm), $9^1/_2$ (62 cm), $10^1/_2$ (63 cm), $11^1/_2$, $10^1/_2$ (64 cm), $11^1/_2$, 12 (65 cm), $11^1/_2$, $11^1/_2$, 11, 11, 11 (65,9 cm) Minuten.

Wie man sieht, hat auch diese künstlich erschwerte Wasserversorgung einen Transpirationsrückgang auf ungefähr die Hälfte zur Folge, und zwar handelt es sich bei diesem Rückgang offenbar um eine Spaltöffnungsregulation: während das

Quecksilber steigt, bleibt die Transpiration noch durch nahezu eine Stunde annähernd auf derselben Höhe; erst dann beginnt die Transpirationsgröße rasch abzunehmen, obwohl die Saugung inzwischen schon einen nahezu konstanten Wert erreicht hat; nach einer weiteren Stunde ist die Einstellung auf die neuen Bedingungen im wesentlichen abgeschlossen und die Transpiration zeigt nach einigen Schwankungen wieder einen konstanten Wert, der beiläufig die Hälfte des Anfangswertes beträgt.

Der angeführte Versuch wurde am Vormittag des 12. Juli 1922 unter offenbar ungewöhnlich günstigen Umständen ausgeführt. Die günstigen Temperatur- und Beleuchtungsbedingungen hatten bei der gleichzeitig erleichterten Wasserversorgung (unmittelbare Saugung aus Wasser, s. o.) eine maximale Spaltöffnungsweite herbeigeführt, auf die infolgedessen schon eine Erhöhung des Widerstandes um eine Atmosphäre entscheidenden Einfluß nehmen konnte. Daß, mit dem Anstieg des Quecksilbers zusammenfallend, zufällig irgendein anderer Reiz eine Veränderung der Spaltweite ausgelöst hätte, scheint mir unwahrscheinlich. Insbesondere konnte etwa von einem Wechsel der Beleuchtung keine Rede sein. Bemerkenswert ist dabei noch, daß selbst diese kräftige Transpirationshemmung erheblich hinter der zurückbleibt, die wir um dieselbe Zeit in größerer Höhe am Baume feststellen konnten; denn dort betrug ja in manchen Fällen (Tab. 1 und 2) die Transpiration in 12 m Höhe nur ein Viertel der in 2 m Höhe bestimmten oder noch weniger. Darin liegt neuerdings ein indirekter Beweis dafür, daß die Spannungen im Baum Atmosphärengröße erheblich übersteigen (vgl. Renner 1911, Jost 1916, Ursprung 1916, Ursprung und Blum 1916, Nordhausen 1919 und 1921, Bode 1923).

Zu einer Wiederholung meines Versuches kam ich leider erst am 18. Dezember 1922, diesmal unter wesentlich schlechteren Verhältnissen. Die Zweige hatten ihre Spalten geschlossen und zeigten gegenüber dem Sommer selbst im Freien recht geringe Transpirationsunterschiede (Tab. 5). Trotzdem machte sich selbst in diesem Falle ein Einfluß erhöhten Saugwiderstandes auf die Transpiration bemerkbar, allerdings in ent-

sprechend schwächerem Maße. Ich hatte mir inzwischen ein Saugrohr konstruiert, indem man nach einiger Zeit der Saugung durch Abdrehen eines Glashahnes die Quecksilbersaugung ausschalten und durch Öffnen eines zweiten den äußeren Luftdruck wiederherstellen konnte. Trat in diesem Falle ein Rückgang der beim Anstieg des Quecksilbers festgestellten Transpirationshemmung ein, so konnte man sicher sein, daß diese tatsächlich auf dem erhöhten Widerstand beruht hatte. Überdies wurde an einem Kontrollzweig, der ständig aus Wasser saugte, in halbstündigen Zwischenräumen der Gewichtsverlust ermittelt, um den Einfluß der Außenfaktoren ausschalten zu können.

Der Versuchszweig transpirierte aus Wasser saugend in einer Stunde 5,0 g, nach dem Einfüllen des Quecksilbers (in Klammer die Höhe des Quecksilberstandes am Ende des Zeitabschnittes)

in der 1. Stunde (45 cm) . . . . . 5,2 g,
„ „ 2. „ (55 cm) . . . . . 4,9 g,
in den nächsten 2 Stunden (58 cm) . 4,5 g pro Stunde,
in der 5. Stunde (61 cm) . . . . . 4,0 g.

Nun wurde die Quecksilbersaugung ausgeschaltet und der äußere Luftdruck wiederhergestellt. Die Transpiration stieg etwas und betrug

in der 1. Stunde . . . . . 4,1 g,
„ „ 2. „ . . . . . 4,3 g.

In der gleichen Zeit waren die Transpirationsschwankungen des Kontrollzweiges absolut geringer und fielen auch gar nicht mit jenen des Versuchszweiges zusammen, ja waren diesen sogar mitunter gegenläufig; nach einem kleinen Anstieg in der zweiten Stunde (= 1. nach dem Einfüllen des Quecksilbers beim Versuchszweig, bei dem gleichfalls ein leichter Anstieg bemerkbar ist), sank die Transpiration wieder auf den Anfangswert zurück, den sie auch in der 6. Stunde (= 5. des Versuchszweiges) noch immer aufwies. Erst in der 7. Stunde zeigte der Kontrollzweig einen stärkern Transpirationsrückgang, während der Versuchszweig gerade in diesem Zeitpunkt nach Herstellung des Atmosphärendrucks einen allerdings geringfügigen Anstieg der Transpiration aufweist. In der letzten Versuchsstunde stieg die Transpiration des Kontrollzweiges wieder auf den Anfangswert.

4. Spaltöffnungsregulation oder »incipient drying«?

Nachdem ich den Nachweis geführt hatte, daß die am Baume festgestellten Transpirationsunterschiede auf Unterschieden in der Wassersättigung beruhen, habe ich im weiteren Verlauf der vorangegangenen Darstellung immer die stillschweigende Voraussetzung gemacht, daß die Transpirationsunterschiede bei verschiedener Wassersättigung auf dem Umwege über eine Spaltöffnungsregulation zustande kommen. Diese Annahme bedarf doch noch einer näheren Begründung, wenn auch von vornherein die Größe der Transpirationsunterschiede fast nur diese Möglichkeit offen läßt und auch die auffällige Art des Transpirationsrückganges im Saugrohrversuch eindeutig auf eine Regulation hinweist.

Von amerikanischen und englischen Autoren ist in neuerer Zeit die Fähigkeit der Schließzellen auf feinere Unterschiede im Wassergehalt zu reagieren in Frage gestellt oder geradezu geleugnet worden (Literatur bei Renner 1915, eine spätere Arbeit in diesem Sinne auch Knight 1917). Sie sollen durch ihr feines Reaktionsvermögen bei Beleuchtungsunterschieden die Kohlensäureversorgung der Pflanze regeln, dagegen soll ein Rückgang im Wassergehalt unmittelbar durch ein leichtes Austrocknen der Wände die Wasserabgabe einschränken und das gestörte Gleichgewicht wieder herstellen. Eingehendere Versuche von Knight (1917) schienen die Ansicht experimentell zu bestätigen: in wägbaren Potometern wird Wasseraufnahme und -abgabe der Versuchszweige verfolgt, die Differenz beider ergibt die Schwankungen im Wassergehalt, überdies wird alle 20 Minuten die Spaltweite mit Potometer bestimmt. Während er manchmal keine Übereinstimmung zwischen Spaltweite und relativer Transpiration findet, spiele der Wassergehalt »a large part in the control of transpiration«. In der neuesten Arbeit zu dieser Frage (Knight 1922) ist allerdings diese »große Rolle« auf ein sehr bescheidenes Maß zusammengeschrumpft: auf plötzliche Hemmung der Wasserzufuhr reagieren seine Versuchszweige in allen Fällen in den ersten 30 bis 75 Minuten mit einer Öffnungsbewegung der Schließzellen, der auch ein gleichsinniger Transpirationsanstieg entspricht (ein solcher Anstieg beim Einsetzen der Saugung ist auch in meinen

Versuchen zu bemerken. Spaltöffnung und Transpirationsanstieg bei beginnendem Welken wurden auch schon von Darwin und Lloyd festgestellt. Vgl. Burgerstein 1920, 2, 50). Hierauf beginnen sich die Spalten zu schließen und die Transpiration fällt ab. Dabei wird jedoch das Maximum der Transpiration und der Spaltweite nicht immer gleichzeitig erreicht, mitunter beginnt die Transpiration schon zu sinken, obwohl die Spaltweite noch etwas zunimmt. Ähnlich wird nach Shreve (1914) beim täglichen Gang der Transpiration das Transpirationsmaximum bis zu drei Stunden früher erreicht als das der Spaltweite. Die Transpirationssenkung in der Zwischenzeit (die nur wenige Prozent ausmacht) wird man zweifellos einem leichten Austrocknen der Wände zuschreiben müssen. Damit ist aber wohl der unmittelbare Einfluß des Wassergehaltes auf die Wasserabgabe erschöpft.

Vom theoretischen Standpunkt aus hat sich Renner namentlich 1915 (S. 641 ff.) sehr scharf gegen die Theorie des »incipient drying« ausgesprochen: die rein physikalischen Transpirationshemmungen müssen entsprechend ihrer Dampfdruckerniedrigung wirken; diese beträgt aber selbst bei einer Saugkraft von 100 Atmosphären erst 7%; sie bewirkt also erst bei einer Luftfeuchtigkeit von 93% vollständigen Transpirationsstillstand, bei 86% eine Depression der Verdunstung auf die Hälfte, bei 50% dagegen nur eine von 14%, ist also gerade bei trockener Luft nahezu belanglos[1]. Durch die leichte Ent-

[1]) Wenn Montfort (1918, S. 286) demgegenüber glaubt, daß durch die Saugkraftschwankungen das Dampfgefälle gegen die ziemlich weitgehend dampfgesättigten Interzellularen eben doch eine erhebliche Abnahme erfahren könne, so daß die innere Transpiration durch geringfügige Saugkraftschwankungen mehr herabgesetzt würde, als sich aus dem Druckgefälle gegen die Außenluft berechnen ließe, so ist das ein Trugschluß, von dem man sich leicht durch eine kleine Rechnung überzeugen kann:

Nehmen wir das Rennersche Beispiel (1915, S. 640) von der transpirationshemmenden Wirkung eines osmotischen Wertes von 100 Atmosphären. Nach vollständiger Aufhebung des Turgors ist die Dampfspannung auf 93% herabgesetzt, so daß z. B. bei einer Luftfeuchtigkeit von 80% die Transpiration gegenüber dem vollturgeszenten Zustand um 35% herabgesetzt erscheint [$T_w : T_t = (93—80) : (100—80) = 0{,}65\ T_w = 65\%\ T_t$]. Durch Zerlegung des Gesamtvorganges in zwei Teile, die innere und die stomatäre Transpiration, ändert sich natürlich an dem Verhältnis gar nichts. Nehmen wir an, den Hauptdiffusionswiderstand bilde die Spaltöffnung (z. B. $^4/_5$ des Gesamtwiderstandes), während der Widerstand der reichlichen Interzellularen

quellung der dünnen, an die Interzellularen grenzenden Zellwände werden aber jedenfalls nicht annähernd so große Saugkräfte frei, die hemmende Wirkung eines leichten Austrocknens muß sich in noch engeren Grenzen halten.

Obwohl so die unmittelbare Wirkung der Sättigungsunterschiede auf die Transpiration von vornherein nicht sehr hoch zu veranschlagen war, hielt ich es doch für wünschenswert, an diesem besonders günstigen Fall ihren Anteil an der Gesamthemmung experimentell festzustellen. Die Transpirationsabnahme, wie ich sie einerseits am Baum in größerer Stammhöhe, anderseits im Saugrohrversuch bei steigendem Quecksilberzug festgestellt habe, erscheint ja in beiden Fällen als Folge geringerer Wassersättigung, und es fragte sich nun, wieweit sie deren unmittelbare Folge sein konnte. Verschiedene Literaturangaben ließen nämlich auf eine solche rein physikalische Hemmung schließen und es sogar möglich erscheinen, daß diese über das von der Theorie erwartete Maß hinausgehe.

In diesem Sinne sind vor allem die zahlreichen Angaben über Verlangsamung der Steiggeschwindigkeit des Quecksilbers bei Kohäsionsversuchen zu werten. Wenn sich auch alle diese Angaben nur auf die Verringerung der Wasseraufnahme beziehen, so können wir aus ihnen doch mit Vorsicht auch auf ähnliche Veränderungen der Wasserabgabe schließen. Die ausführlichste Besprechung der Erscheinung finden wir bei Ursprung (1915, S. 257ff.). Schon Hulett hatte (1903) im Askenasyschen Versuch mit dem Gipsblock eine Verlangsamung der Steiggeschwindigkeit des Quecksilbers von 1,56 bei 565—589 mm Höhe auf 1,40 bei 857—878 mm gefunden.

nur $^1/_5$ ausmacht, so herrscht in der Atemhöhle der vollturgeszenten Pflanze noch eine Dampfspannung von 96% $\left(100 - \frac{100-80}{5}\right)$. Würde nun auch beim Welken der Pflanze diese Spannung der Interzellularenluft erhalten bleiben, so müßte allerdings die Transpiration vollständig sistiert werden. Das ist aber selbstverständlich nicht der Fall. Wenn die Verteilung der Widerstände (Spaltweite) die gleiche geblieben ist, muß sich neuerdings das Gleichgewicht zwischen innerer und stomatärer Transpiration so einstellen, daß der Spannungsunterschied zwischen den angewelkten Zellwänden und der Atemhöhle $^1/_5$, das Gefälle Atemhöhle-Außenluft $^4/_5$ des Gesamtgefälles beträgt, also bei 90,4% Dampfsättigung in der Atemhöhle. Dann ist aber die innere Transpiration genau so um 35% gehemmt wie die stomatäre und die Gesamttranspiration: $(93-90{,}4):(100-96) = 2{,}6:4 = 0{,}65$.

Ursprung findet nun gleichfalls bei 21 von 22 seiner Versuche mit toten Thuyazweigen eine Abnahme der Steiggeschwindigkeit, und zwar ist diese Abnahme um so größer, je größer die Anfangsgeschwindigkeit war. Sie sank z. B. von 155 auf 90, von 95 auf 68, von 58 auf 51 mm pro halbe Minute[1]. Nach dem Reißen des Quecksilberfadens tritt ein deutlicher augenblicklicher Anstieg der Saugung auf. Ursprung kommt auf Grund dieser Tatsachen zum Schlusse, daß in einer gewissen Höhe auch ohne Überwindung der Kohäsion die Wasserbewegung in solchen Apparaten zum Stillstand kommen müsse. Er suchte diese Höhe durch Extrapolation der empirisch gewonnenen Kurve der Steiggeschwindigkeit zu bestimmen und fand sie mit 5—7 m Quecksilber, also etwa acht Atmosphären. Diese Zahlen sind weit niedriger als die, welche man theoretisch aus der Dampfdruckerniedrigung errechnet. Reinganum berechnet (1896), daß bei 17° erst ein negativer Druck von 138 Atmosphären die Dampfspannung um 10% herabsetzt, so daß im Askenasyschen Versuch das Quecksilber in Luft von 90% Dampfsättigung theoretisch 105 m hoch steigen könnte.

Dieser Mangel an Übereinstimmung kann auf folgenden Gründen beruhen: Erstens ist die Spannung an der verdunsteten Oberfläche jedenfalls weit höher, als der Stand der Quecksilbersäule schließen läßt, denn zur Wasserbewegung durch den Verdunstungskörper ist noch ein Potentialgefälle notwendig, das um so größer sein muß, je rascher die Wasserbewegung erfolgt. (Theoretisches siehe bei Renner 1915, S. 639—647.)

Zweitens ist die Wasseraufnahme der Wasserabgabe nur dann streng gleichzusetzen, wenn sich der Wassergehalt nicht ändert.

[1]) Wenn Nordhausen im Gegensatz hierzu bei seinen Versuchen mit lebenden Zweigen (1916, S. 629) überhaupt keine nennenswerte Veränderung der Steiggeschwindigkeit, höchstens eine leichte Zunahme (und nur in einem Falle als Zeichen der Störung des inneren Zusammenhangs einen plötzlichen Abfall) findet, so dürfte das wohl darauf beruhen, daß seine Versuchszweige, die vorher unmittelbar aus Wasser gesaugt hatten, sich bei Versuchsbeginn auf die Saugung durch den Ton- oder Holzstöpsel hindurch noch nicht vollkommen eingestellt hatten. Aus Renners Versuchen (1911) wissen wir, daß eine solche plötzliche Vermehrung der Widerstände einen augenblicklichen Abfall der Saugung zur Folge hat, auf den dann durch längere Zeit ein allmählicher Anstieg folgt. In diesem Stadium befanden sich wohl Nordhausens Versuchszweige in jenen Fällen, wo die Steiggeschwindigkeit bis zum Schlusse anstieg.

Bei den physikalischen Verdunstungskörpern besteht aber, wie aus der kurzen Funktionsfähigkeit der Kohäsionsapparate hervorgeht, nie volles Gleichgewicht zwischen Abgabe und Aufnahme, insbesondere wird vor dem »Reißen« die Aufnahme schon erheblich hinter der Abgabe zurückbleiben.

Drittens, wenn im Innern des Verdunstungskörpers irgendwo eine Luftblase aufgetreten ist, so wird diese, bevor sie ins Steigrohr gesogen und damit die Kohäsion unterbrochen wird, mit steigendem Zug eine wachsende Volumszunahme erfahren und damit eine Verlangsamung der Wasseraufnahme vortäuschen.

Ob damit schon alle Möglichkeiten ins Auge gefaßt sind, die diesen ungeheuren Abstand zwischen theoretischen und experimentellen Ergebnissen erklären können, scheint mir fraglich, und ich möchte beinahe glauben, daß vielleicht auch die Theorie noch nicht alle Veränderungen überblickt, die noch eine etwas größere, rein physikalische Hemmung erklären würden. Beim Gipsblockversuch fällt Renner selbst der Mißton zwischen Theorie und Empire auf und er deutet dafür kurz eine Erklärungsmöglichkeit an (1915, S. 622, Anm. 3). Für unsere Frage genügt hier folgendes: Selbst wenn wir die Verlangsamung der Steiggeschwindigkeit für den genauen Ausdruck der Verdunstungshemmung nehmen, kommen wir im Höchstfalle bei einem Versuche Ursprungs zu einer Verdunstungshemmung von 42%, in anderen Fällen auf etwa 10—30%, während in vollkommen analogen Versuchen mit lebenden Pflanzen weit höhere Hemmungen festgestellt wurden. Das geht nämlich nicht nur aus meinen oben angeführten, unmittelbar auf die Bestimmung der Transpiration bei verschiedener Saugkraft gerichteten Versuchen hervor, sondern in diesem Sinne sind zweifellos auch die 1916 (S. 635ff.) von Nordhausen mitgeteilten Versuche zu deuten, die von ihm ganz anders ausgelegt werden mußten, da sie von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus angestellt wurden. Er vergleicht die Wasseraufnahme der Chamaecyparis-, Thuja- und Syringazweige beim Kohäsionsversuch mit der Transpirationsgröße nicht unter Kohäsionszug stehender, direkt aus Wasser saugender Kontrollzweige, und findet, daß die Wasseraufnahme jener weit hinter der Transpirationsgröße dieser zurückbleibt. Sie beträgt

nur in einem Versuch $^1/_2$, bei Thuja $^1/_3$, bei Chamaecyparis $^1/_6$—$^1/_8$ der Transpiration der Kontrollzweige. Er zieht daraus den Schluß, daß die Pflanze durch Kohäsionszug nicht genügend Wasser nachzuschaffen vermöge. Er setzt eben die Transpirationsgröße seiner Kontrollzweige der der Versuchszweige gleich und lehnt den Gedanken, daß sie bei diesen nennenswert herabgesetzt sein könnte, unter Berufung auf Renner ausdrücklich ab. Es wurde oben (S. 483, Anm. 1) darauf hingewiesen, daß offenbar in manchen Fällen die Saugung noch nicht ihre endgültige Größe erreicht hatte, so daß ein Teil des Mißverhältnisses darauf beruhen kann. Dies macht aber keinesfalls sehr viel aus. Außerdem war aber wohl sicher, namentlich bei Erreichung des Höchststandes des Quecksilbers, die Transpiration erheblich herabgesetzt, wenn auch nicht in dem Maße, wie dies die Saugung angibt (etwas größer muß natürlich immer der Rückgang der Wasseraufnahme sein, da ja bei zunehmendem Widerstand auch seitens des Zweiges größere Saugkräfte entwickelt werden müssen, was nur durch Rückgang der Turgeszenz und der Membranquellung möglich ist). Die Wasseraufnahme erfolgt nämlich in Nordhausens Versuchen nicht nur gegen einen Quecksilberzug, der am Ende der Versuche 107,4—167,5 cm erreicht, sondern hat außerdem noch den Widerstand eines Ton- oder Holzstöpsels zu überwinden, der zur Verhinderung des Übertrittes von Luftblasen aus den Interzellularen des Zweiges in das Saugrohr zwischen beide geschaltet wird. Bei so ansehnlichen Widerständen können wir nach den Erfahrungen an Sequoia einen so starken Transpirationsrückgang keineswegs als ausgeschlossen bezeichnen, besonders wenn wir anderseits die Transpiration der Kontrollzweige gegenüber den natürlichen Verhältnissen als gesteigert annehmen, wie dies Nordhausen selbst glaubt. Wenn also die Versuche Nordhausens in ihrer ursprünglichen Deutung einen schweren Einwand gegen die quantitative Leistungsfähigkeit der Kohäsionstheorie bedeuten, so dürfen wir nun wohl gerade umgekehrt in der Tatsache, daß am Baum ein ganz analoger und ebenso starker Transpirationsrückgang nachweisbar ist wie im Kohäsionsversuch, eine wichtige Stütze für die Kohäsionstheorie erblicken.

Vom Standpunkt der vitalen Theorie ist ein solcher Transpirationsabfall vollkommen überraschend.

In diesem Zusammenhang sei auch noch auf die Versuche Renners (1911) verwiesen, in denen er prüfte, inwieweit die Saugkraft der Pflanze einer Veränderung der Transpiration oder der Widerstände zu folgen vermag. Wurde durch scharfes Anziehen von Klemmschrauben der Widerstand erhöht, so wurde »die Saugung zunächst sehr weit heruntergedrückt, sie steigt aber gleich wieder langsam an, um nach etwa einer Stunde oder später ein Maximum zu erreichen, das der Saugungsgröße vor dem Klemmen nicht gleichkommt« (von mir gesperrt). Die Transpiration wurde bei diesen Versuchen leider nicht bestimmt. Wenn wir auch in vielen Fällen annehmen müssen, daß der Versuchszweig nach der Erhöhung des Widerstandes seine Wasserbilanz überhaupt nicht mehr herstellen konnte, daß also die Saugung dauernd hinter der Transpiration zurückbleibt, so dürfen wir wohl in anderen Fällen das nach einiger Zeit eintretende Konstantwerden der Saugung nach dem Anstieg auf die Wiederherstellung der Bilanz zurückführen. Wenn in diesen Fällen die Saugung nach dem Klemmen hinter der vor dem Klemmen zurückbleibt, so ist dies, wie Renner andeutet, ein Zeichen, daß »sich die Transpiration mit der zuletzt erreichten maximalen Saugung ins Gleichgewicht zu setzen vermochte«. Wir dürfen eben annehmen, daß bei erschwerter Wasserversorgung das Gleichgewicht im Wasserhaushalt in der Regel gleichzeitig von zwei Seiten, durch Saugkraftanstieg und Einschränkung der Transpiration erreicht wird.

Zur Frage des »incipient drying« habe ich selbst meinen Saugrohrversuchen mit lebenden Zweigen entsprechende mit toten Verdunstungskörpern angefügt. Es ist ja bei allen eben besprochenen Versuchen bei der Beurteilung die Schwierigkeit, daß wir nie die Verdunstungsgröße unmittelbar bestimmt finden. Eine Ergänzung in diesem Sinne war also durchaus wünschenswert. Da ich bei diesen Versuchen auf die Transpirationswage des Pflanzenphysiologischen Institutes angewiesen war, und sich die Versuche fast stets über den ganzen Tag erstrecken mußten, war ich immer nur an gelegentlichen Ferialtagen in der Lage,

solche auszuführen. Da außerdem bei der ungemein heiklen Versuchsanstellung anfänglich Fehlversuche unvermeidlich sind, können meine Versuche nicht viel mehr als eine Orientierung sein, die aber schon einen ziemlich bestimmten Weg zeigt. Zur genaueren Beurteilung wurde stets neben der Verdunstungsgröße des Quecksilber hebenden Körpers die eines aus Wasser saugenden Kontrollkörpers und die Evaporation einer freien Wasserfläche bestimmt. Der Gang der Verdunstung beim Versuchskörper wurde stets in kleinen Zeitabständen durch die Zeit bestimmt, die zum Verdunsten eines bestimmten Übergewichts notwendig war, die Kontrollbestimmungen erfolgten stündlich.

Die Ergebnisse lassen die Versuche in zwei Gruppen ordnen. Bei einem Teil der Verdunstungskörper entsprach offenbar während der ganzen Versuchsdauer die Wasseraufnahme nahezu der Wasserabgabe, ein stärkeres Austrocknen fand nicht statt und die Verdunstungsgröße zeigte selbst nach Stunden nur einen recht kleinen Rückgang (ein Rückgang der Verdunstung trat in allen Fällen ein). In anderen Fällen deckte die Wasseraufnahme den Verlust keineswegs, der Verdunstungskörper trocknete erheblich aus, die Verdunstung ging viel stärker zurück.

Nachstehend die wichtigsten Versuchsprotokolle:

Tabelle 10.

Chamaecyparis, totes Holz (Zweig, entrindet). 19. März 1923. Vorbereitung zum Kohäsionsversuch nach Ursprung (1915).

Zeit	T	T_k	E	H
1. Stunde	0,96 g[1]	1,01 g	0,40 g	12,5 cm[2]
2. „	0,76 „	1,01 „	0,40 „	30 „
3. „	0,74 „	1,00 „	0,36 „	45 „
4. „	0,70 „	1,00 „	0,40 „	63 „
5. „	0,66 „	0,93 „	0,37 „	83 „

Versuch mußte wegen vorgerückter Zeit abgebrochen werden.

T = Verdunstungsgröße des Versuchszweiges.

T_k = Verdunstungsgröße des Kontrollzweiges.

E = Evaporation einer freien Wasserfläche.

H = Höhe des Quecksilbers am Ende der Stunde.

[1]) Etwas zu hoch, da aus Versehen über dem auf der Wage stehenden Quecksilber eine nicht überschichtete Wasserfläche stand (diese aber nicht einmal ¼ der freien Wasserfläche, deren Evaporation bestimmt wurde).

[2]) Das Quecksilber wurde erst 20 Minuten nach Versuchsbeginn eingegossen, der Anstieg erfolgte sehr gleichmäßig, mit leichter Beschleunigung gegen das Ende.

Tabelle 11.

Sequoia gigantea, Zweig, durch Aufsaugen von Alkohol abgetötet. 17. April 1923. Versuchszweig verdunstet

das 1. Gramm in 109 Minuten (0,5 g in 43, dann je 0,1 g in 10, 14, 10, 16, 16 Minuten). Quecksilberstand 4 cm;

das 2. Gramm in 190 Minuten (0,1 g in 20, 20, 20, 20, 19, 19 Minuten usw.). Quecksilberstand 17 cm;

das 3. Gramm in 199 Minuten. Quecksilberstand 33 cm;

dann noch immer 0,1 g in 20, 19 Minuten. Quecksilberstand 35 cm.

Versuch mußte unterbrochen werden. Bis zum nächsten Morgen (obwohl der Wasserfaden inzwischen gerissen) Verdunstung noch immer durchschnittlich 0,1 g in 24 Minuten.

Ergebnisse: In beiden Fällen ist der Rückgang der Verdunstung von der ersten zur zweiten Stunde erheblich größer als in den folgenden. Wir werden dieselbe Erscheinung auch in allen folgenden Versuchen finden. Im einzelnen Fall lassen sich wohl auch verschiedene andere Gründe für diesen ersten Rückgang namhaft machen (in vielen Fällen hat bei Versuchsbeginn der Verdunstungskörper eine einheitlich benetzte Oberfläche), in dieser allgemeinen Verbreitung deutet die Erscheinung aber doch darauf hin, daß das erste leichte Austrocknen der Oberfläche einen erhöhten hemmenden Einfluß auf die Verdunstung ausübt. Späterhin ist der Verdunstungsrückgang selbst nach Stunden sehr gering, beim Sequoiazweig rund 5%, beim Chamaecyparisholz, wenn man auf gleiche Evaporationsgrößen bezieht, auch nicht einmal 10%.

Zahlreiche Versuche mit Gipskerzen schlugen fehl, weil bei der durch Saugung mit der Luftpumpe vorgenommenen Füllung mit ausgekochtem Wasser der aufgeweichte Gipskörper meist irgendwo undicht wurde. Ein gelungener Versuch mußte leider wegen vorgeschrittener Zeit vorzeitig abgebrochen werden. Nachstehend das Versuchsergebnis:

Es stand nach einer Stunde auf 16, nach zwei auf 32, nach drei auf 48, nach vier auf 65, nach fünf auf 83 cm Höhe (in der Tabelle sind die Zeitabstände nicht genaue Stunden, sondern je nach dem Einspielen der Wage etwas mehr oder weniger, die Verdunstungsgrößen sind danu auf Stunden umgerechnet, die Höhe des Quecksilbers aber nicht).

Tabelle 12.

Kieselgelgetränkte Gipskerze[1], durch Pumpensaugung mit luftfreiem Wasser gefüllt. 20. März 1923.

Zeit	T	T_k	E	H
1. Stunde	0,6 g	0,44 g	0,375 g	5 cm
2. „	0,42 „	0,34 „	0,34 „	17 „
3. „ (Anfang)	0,43 „	—	—	20 „

Ergebnis: Der gleichsinnige, und ungefähr gleichstarke Rückgang bei Versuchs- und Kontrollkerze dürfte teilweise auf dem Trockenwerden der ursprünglich benetzten Oberfläche beruhen. In der zweiten Stunde scheint die Verdunstung ungefähr konstant zu werden.

Das Fehlschlagen der Gipskerzenversuche, zu deren Wiederholung ich leider nicht mehr kam, bedeutet eine bedauerliche Lücke, denn nach den Erfahrungen Huletts und der Deutung Renners wäre gerade hier ein stärkerer Verdunstungsrückgang zu erwarten gewesen. Wahrscheinlich ist auch beim Gipsblock das Mißverhältnis zwischen Wasseraufnahme und -Abgabe besonders groß, worauf die kurze Haltbarkeit der Gipsblockversuche hindeutet.

Ein solches Mißverhältnis bestand auch bei einem zweiten Versuch mit einem Sequoiazweig, der schon am Vortag durch Aufsaugen von Alkohol abgetötet worden war. Bei diesem Versuch hatte ich ein anderes Saugrohr, bei dem trotz mehrfacher Bemühungen der etwas große Kautschuckstöpsel nie ganz dicht schloß. So wurden nie sehr große Steighöhen erzielt, und nach einiger Zeit mußte durch einen seitlichen Hahn eine Nachfüllung von Wasser zur Verdrängung der angesammelten Luft vorgenommen werden. Unabhängig von dem auf der Schnittfläche herrschenden Druck zeigten jedoch Versuchs- und Kontrollzweig als Ausdruck ungenügenden Wassernachschubs dauernd abnehmende Verdunstungsgrößen. Der Kontrollzweig war bei Schluß des Versuches schon brüchig trocken.

[1]) Die Gipskerzen hatte Priv.-Doz. Dr. G. Klein für eigene Versuche hergestellt und überließ sie mir in freundlicher Weise für meine Versuche, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danken möchte.

Tabelle 13.

Sequoia gigantea, Zweig, am Vortag durch Aufsaugen von Alkohol abgetötet. 21. März 1923.

Zeit	T	Tk	E	H
1. Stunde	2,0 g	—	—	0—20 cm
2. „	1,9 „	0,73 g	0,39 g	20 „
3. „	1,65 „	0,66 „	0,41 „	28 „
4. „	1,7 „	0,64 „	0,45 „	0—30 „
5. „	1,9 „	—	—	10 „
6. „	1,8 „	0,55 „	0,40 „	0—31 „
7. „	1,7 „	0,51 „	0,36 „	32,5 „
8. „	1,4 „	0,47 „	0,36 „	34 „
9. „	1,25 „	0,46 „	0,36 „	0 „

Eine gute Vorstellung, inwieweit Austrocknen allein verdunstungshemmend wirken kann, bekommen wir, wenn wir parallel die Gewichtsverluste eines lebenden und eines abgetöteten Zweiges beim Austrocknen verfolgen. Nachstehend das Ergebnis einer solchen Wägungsreihe für zwei Sequoiazweige, von denen einer gleich bei Versuchsbeginn in Ammoniakdämpfen abgetötet wurde. Der Wassergehalt ist in Prozenten des Anfangswassergehaltes angegeben.

Tabelle 14.

Zeit	Lebender Zweig		Abgetöteter Zweig	
	Transpiration mg/gh	Wassergehalt %	Transpiration mg/gh	Wassergehalt %
25. IV. $8^h 20$ [1]	20,3	99	—[2]	—
$9^h 30$	19,1	—	44,7[2]	—
10^h	18,7	—	32,9	—
$10^h 30$	18,4	—	31,8	—
11^h	18,4	—	30,7	—
12^h	15,0	—	29,4	—
13^h	13,0	83	32,4	70
14^h	11,2	—	29,4	—
$15^h 30$	10,1	—	28,2	—
$16^h 30$	8,6	78	23,5	51
18^h	7,5	—	18,8	—

[1]) Erste Wägung 8^h, Transpiration immer seit der letzten Wägung.

[2]) Der Zweig hat in den Ammoniakdämpfen offenbar durch Absorption eine Gewichtszunahme von 35 mg erfahren. Der große Gewichtsverlust in der ersten Periode wird größtenteils auf dem Verlust des absorbierten Ammoniak beruhen.

Tabelle 14 (Fortsetzung).

Zeit	Lebender Zweig		Abgetöteter Zweig	
	Transpiration mg/gh	Wassergehalt %	Transpiration mg/gh	Wassergehalt %
26. IV. 8h	5,2	61	9,6	37
18h	4,3	—	4,3	—
27. IV. 8h	3,9	42	2,6	11
28. IV. 12h	2,5	29	1,6	6
30. IV. 8h	1,5	16	0,5	2
18h	1,4	—	0,5	—
2. V. 9h	0,8	7	lufttrocken	
3. V. 9h	0,6	—		
4. V. 13h	0,3	—		
7. V. 8h	0,2	—		
	lufttrocken			

Wie man sieht, findet im abgetöteten Zweig eine einigermaßen ausgiebige Hemmung der Verdunstung lange Zeit hindurch nicht statt. Wenn wir die zweifellos zu hohe erste Transpirationsgröße außer Betracht lassen, so erscheint die Verdunstung in einem Zeitpunkt, wo der Wassergehalt bereits auf die Hälfte gesunken ist, noch nicht ein Drittel erniedrigt, ist also auf den Wassergehalt bezogen, sogar größer geworden. In der gleichen Zeit ist die Transpiration des lebenden Zweiges schon unter die Hälfte gesunken, während sein Wassergehalt noch 78%, also über $^3/_4$ beträgt. Bis der Wassergehalt auf die Hälfte gesunken ist, ist die Transpiration schon mindestens auf ein Viertel zurückgegangen. Beim lebenden Zweig sinkt also die Transpiration rascher als der Wassergehalt, während beim toten Zweig umgekehrt der Wassergehalt rascher abnimmt als ihm die Verdunstungsgröße folgt. Bei einem anderen Versuch verschob sich das Verhältnis der Transpirationsgrößen des lebenden und abgetöteten Zweiges von 1,87 allmählich im Lauf von zwei Tagen bis 0,37, d h. der lebende Zweig vermochte seine Wasserabgabe fünfmal so stark einzuschränken wie der tote, obwohl er auch in diesem Falle weniger Wasser verloren hatte. Erst wenn der abgetötete Zweig nahe dem vollständigen Vertrocknen ist, sinkt seine Verdunstungsgröße rasch unter die

des nicht abgetöteten herab und er erreicht mehrere Tage vor dem anderen das Lufttrockengewicht.

Ich glaube, daß diese Versuche geeignet sind, die hervorragende Bedeutung der Spaltöffnungsregulation gerade für die Erhaltung eines bestimmten Wassergehaltes darzutun, der gegenüber die zweifellos vorhandene Wirkung eines leichten Austrocknens kaum ins Gewicht fällt. Daß wir es bei der Einstellung auf erschwerte Wasserversorgung mit einer ausgesprochenen und sehr fein abstufbaren Regulation zu tun haben, zeigen sehr schön auch meine Versuche, die auf osmotischem Wege die Wasseraufnahme hemmten. Daß osmotisch wirksame Gaben die Transpiration herabsetzen, hat zuerst Sachs (1859) festgestellt und Stahl zeigte (1894), daß diese Hemmung bei konzentrierteren Gaben auf Spaltenschluß beruht. Neuestens hat Montfort in sehr interessanter Weise die Veränderungen der Wasserbilanz bei plötzlicher osmotischer Hemmung der Aufnahme verfolgt (1922). Ob dabei einfach eine gewisse Konzentration Spaltenschluß hervorruft oder wieweit die Pflanze auf verschiedene Grade der Hemmung durch verschiedene Spaltverengung antworten kann, ist noch nicht untersucht. Meine Versuche können also auch in dieser Hinsicht eine Ergänzung bringen.

Acht Sequoiazweiglein ($1^1/_2$ bis 3 g Frischgewicht) wurden in wassergefüllte Eprouvetten eingedichtet und durch zwei Stunden ihre Transpiration verfolgt. Hierauf wurden die Pflanzen 1—8 in verschieden stark osmotisch wirksame Lösungen übertragen und zwar

Pflanze	1	in	destilliertem Wasser,	
„	2	„	1 proz.	KNO_3-Lösung,
„	3	„	2 „	„
„	4	„	4 „	„
„	5	„	5 „	„
„	6	„	8 „	„
„	7	„	10 „	„
„	8	„	20 „	„

Nach einer halben Stunde zeigte die Transpiration noch keine nennenswerten Unterschiede, sie war nur allgemein ziemlich stark gesunken (1). Am nächsten Morgen (2) entsprachen

die Transpirationsgrößen schon genau dem Grad der osmotischen Hemmung. Besonders klar wurden diese Verhältnisse, als noch einmal unter Wasser alle Schnittflächen erneuert wurden (3). Von den Zweigen in den konzentriertesten Lösungen abgesehen, steigt bei allen die infolge Verstopfung der Schnittfläche gesunkene Transpiration an, und zwar um so mehr, je weniger Widerstand die Außenlösung der Wasseraufnahme entgegengesetzt (3—2). Nur der Zweig in der 20proz. Lösung läßt jede, der in der 10prozentigen eine entsprechend hohe Regulation vermissen, ein Zeichen, daß der Spaltöffnungsapparat geschädigt ist.

Tabelle 15.

Veränderung der Transpirationsgrößen der Versuchszweige 1—8 in Prozenten der Anfangstranspirationsgröße.

Zahl der Bestimmung	1	2	3	4	5	6	7	8
1	— 30,5	— 39,3	— 35,3	— 36,9	— 35,7	— 30,5	— 15,3	— 12,4
2	— 20,6	— 57,1	— 60,8	— 67,4	— 64,1	— 63,9	— 57,6	— 29,6
3	+ 47,5	+ 1,3	— 5,0	— 27,1	— 27,0	— 47,3	— 34,0	0,0
3—2	+ 68,1	+ 58,4	+ 55,8	+ 40,3	+ 37,1	+ 16,6	+ 23,6	+ 29,6

Wir finden also bei osmotischer Hemmung der Wasseraufnahme einen ähnlich abgestuften Transpirationsabfall wie bei mechanischer. Bei gleicher Größe der Wirkung dabei auf gleich große Widerstände zu schließen, scheint mir wegen der ungleich verwickelteren Wirkungsweise der Osmotika höchstens für grobe Schätzungen statthaft. Schon die Zeit, die in beiden Fällen zum Eintritt der Reaktion notwendig ist, zeigt, unter wie verschiedenen Bedingungen beide Einflüsse angreifen. Eine Erhöhung des hydrostatischen Zuges der Wasserfäden macht sich augenblicklich auf weite Strecken hin geltend, und wir sahen einen Versuchszweig auf eine solche erhöhte Saugung schon vor Ablauf einer Stunde reagieren (s. o. S. 477). Die Wirkung eines Osmotikums kann sich nur allmählich in dem Maße geltend machen, als es mit dem Wasserstrom in den Gefäßen aufsteigt und dadurch auf die lebenden Zellen einwirkt. Die Spaltöffnungsregulation läßt denn auch in diesem Falle weit länger auf sich warten. Bei einem Versuch, der der Feststellung der Reaktionszeit dienen sollte, war das Verhältnis der

Transpirationsgrößen zweier Zweige 0,70. Um 10^h a. m. wurde ein Zweig in 5proz. KNO_3-Lösung übertragen, während der andere weiter in gewöhnlichem Brunnenwasser blieb. Bis 6^h p. m. änderte sich das Verhältnis der Transpirationsgrößen nicht nennenswert (0,72, 0,68, 0,78, 0,71, 0,73, 0,69, 0,74), auch das Transpirationsverhältnis während der Nacht blieb 0,70. Am nächsten Morgen betrug es 0,62 (89 %) und sank nun nach Erneuerung der Schnittflächen rasch bis 0,37 (53 %). Als nun noch einmal die Schnittflächen erneuert und beide Zweige wieder in Leitungswasser übertragen wurden, stieg das Verhältnis vorübergehend auf 0,60 (86 %) und hielt sich dann weiter zwischen 0,55 und 0,58 (um 80 %).

Das Kapitel abschließend, können wir sagen: Die in verschiedener Stammhöhe festgestellten Transpirationsunterschiede sind das Werk einer Spaltöffnungsregulation, die durch Unterschiede in der Wassersättigung ausgelöst, diesen entsprechend abgestuft ist. Ähnliche Regulationen lassen sich auch künstlich durch mechanische oder osmotische Hemmung der Wasseraufnahme hervorrufen. Sie sind ein neuer Beweis für die Bedeutung der Spaltöffnungen für die Erhaltung des Gleichgewichts im Wasserhaushalt der Pflanze.

5. Der Einfluß der Transpirationsunterschiede auf die Ernährung.

Da die Nährsalzversorgung der einzelnen Pflanzenteile sich durch den Transpirationsstrom vollzieht, war zu vermuten, daß sich die Transpirationsunterschiede in verschiedener Stammhöhe auch in verschiedener Nährsalzversorgung äußern dürften, als deren Ausdruck uns der Aschengehalt erscheint. Man nimmt ja meist eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung zwischen Transpiration und Aschengehalt an (vgl. Jost, 1913, S. 101). Versuche mit Zweigen aus verschiedener Stammhöhe (ausgeführt am 14. Dezember 1922), die zuerst auf die Transpirationsgröße und dann auf den Aschengehalt hin untersucht wurden, ergaben denn auch eine ganz eindeutige Gleichsinnigkeit:

Tabelle 16.

	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
Transpirationsgröße (in mg/g Frischgew.-Stunde)	21	19	14,5	14,3	19	12	11
Rohaschengehalt (in % der Trockensubstanz)	6,37	5,22	4,57	4,70	5,72	4,47	5,41

Wir finden im Aschengehalt denselben wohlbekannten Abfall wie bei der Transpiration: in 14 m Stammhöhe steigt der Aschengehalt wiederum an, wie wir das ja auch bei den meisten Transpirationsbestimmungen gefunden haben (daß in diesem Falle die Transpiration weiter abfallend gefunden wurde, hängt mit der Vegetationsruhe zusammen; man vgl. diesbezügl. Tabelle 8). Besonders auffällig ist, daß der Zweig aus 10 m Höhe, der aus unbekannten Gründen eine besonders hohe, aus der ganzen Reihe herausspringende Transpirationgröße aufweist, auch durch einen gesteigerten Aschengehalt ausgezeichnet ist.

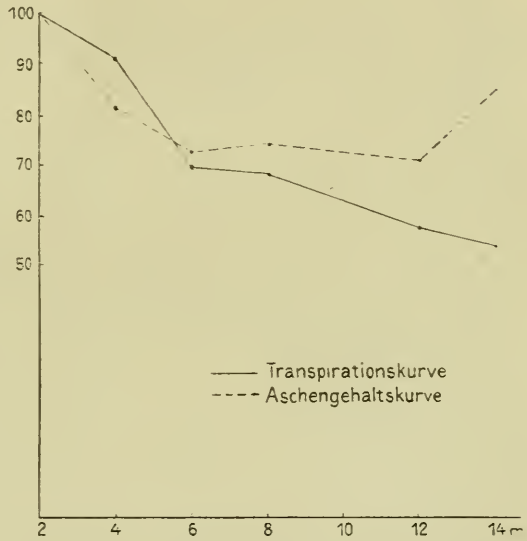

Abb. 2. Transpiration und Aschengehalt.

Trägt man Transpirationsgrößen und Aschengehalte in Kurven ein (Abb. 2), so findet man, daß beide Kurven wohl gleichsinnig, doch nicht vollkommen proportional verlaufen, d. h. das Verhältnis zwischen Aschengehalt und Transpiration kein konstantes ist, sondern wie die folgende Tabelle 17 lehrt, sich mit zunehmender Stammhöhe zugunsten des Aschengehaltes verschiebt. Die Tabelle bringt zum besseren Vergleich nochmals Transpirationsgrößen und Aschengehalte bezogen auf die gleich

100 gesetzten Werte des Zweiges aus 2 m Höhe und das Verhältnis zwischen Aschengehalt und Transpiration.

Tabelle 17.

	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	12 m	14 m
Transpirationsgröße	100	91	69	68	(91)	57	53
Aschengehalt	100	82	72	74	(90)	70	85
Verhältnis A : T	**100**	**91**	**104**	**108**	(99)	**123**	162[1]

Der Abfall des Aschengehaltes ist kleiner als der der Transpiration, wobei nicht zu vergessen ist, daß während der Vegetationsperiode die Unterschiede in der Transpiration erheblich schärfer sind als in diesem Versuch. Das Verhältnis zwischen Aschengehalt und Transpirationsgröße verschiebt sich infolge dieses geringeren Abfalls des Aschengehaltes in zunehmender Höhe zugunsten des Aschengehaltes. Das kann darauf beruhen, daß auch die Assimilation in größerer Höhe gehemmt ist. Der Aschengehalt ist ja durch das Verhältnis der Menge mineralischer Substanz zu der der Assimilate bedingt, wenn also gleichzeitig mit einer Verschlechterung der Nährsalzversorgung auch die Assimilation etwas eingeschränkt wird, bringt der Aschengehalt die absolute Verschlechterung der Nährsalzversorgung nicht voll zum Ausdruck. Eine kleine Abnahme der Assimilationsgröße in zunehmender Stammhöhe erscheint deswegen nicht ausgeschlossen, weil ja bekanntlich (Renner 1910) durch Spaltöffnungsregulationen die Kohlensäureversorgung gleichsinnig, wenn auch nicht so stark beeeinflußt wird, wie die Diffusion des Wasserdampfes. Daß vollständiger Spaltenschluß trotz hinreichender Beleuchtung die Assimilation zum Stillstand bringt, wissen wir seit den Versuchen Stahls (1894). Ob die schlechtere Kohlensäureversorgung infolge des absolut geringeren Kohlensäuregehaltes der Atmosphäre in größerer Höhe über dem Boden und die erschwerte Aufnahme durch die verengten Spalten den günstigen Einfluß gesteigerten

[1]) Diese Zahl ist zu hoch, da, wie oben erwähnt, der Transpirationsabfall am Gipfel während der Vegetationszeit (der Versuch wurde am 14. Dezember 1922 ausgeführt) einem Anstieg Platz macht.

Lichtgenusses überwiegt, läßt sich nur durch Versuche entscheiden. Solche lagen außerhalb des Rahmens meiner unmittelbaren Fragestellung, ich hoffe aber später auch darüber Klarheit zu erlangen.

Eine zweite Möglichkeit ist aber die, daß tatsächlich mit der gleichen Menge verbrauchten Wassers um so mehr Nährsalze aufgenommen werden, je geringer die Transpiration ist. Eine solche Tatsache hätte ja zahlreiche Parallelfälle in allen Gebieten der Biologie: je geringer die Menge eines bestimmten Lebensfaktors, desto besser seine Ausnutzung. In die Frage des Wasserhaushaltes schlagen aus neuester Zeit zwei Arbeiten ein: Maximow (1923) bringt Zahlen für die Produktivität der Transpiration, d. h. die auf einen Liter transpiriertes Wasser produzierte Trockensubstanz, aus denen hervorgeht, daß diese der Transpirationsgröße entgegenläuft, d. h. gerade bei starker Transpiration gering ist. Muenscher tritt auf Grund seiner bemerkenswerten Versuchsergebnisse überhaupt der Ansicht von der Proportionalität zwischen Transpirationsgröße und Nährsalzaufnahme entgegen[1]: er bestimmt an Gerstenkeimlingen Frisch-, Trocken- und Aschengewicht nach, sowie den gesamten Wasserverlust während einer fünfwöchigen Kultur, wobei er in Parallelversuchen die Transpirationsgröße in der ersten Versuchsreihe durch trockene und feuchte Atmosphäre, in der zweiten und dritten durch Belichtung und Beschattung, in der vierten durch Konzentrationsabstufungen der Nährlösung verändert. Trotzdem zeigt sich am Schlusse in allen Kulturen ein nahezu konstanter Aschengehalt von 19,5—20,5 % der Trockensubstanz. In der ersten Versuchsreihe hat die Wasserdurchströmung von 350 g in der Trockenkultur zu derselben Nährsalzaufnahme geführt, wie die von 170 g in der feuchten (auf 1 g Aschensubstanz eine Wasserdurchströmung von 2381, bzw. 1259 g), in der zweiten war entsprechend der schlechtern Beleuchtung in der Schattenkultur das gesamte Wachstum sehr beeinträchtigt (Trockensubstanz nur 0,5944 gegen 1,525 in der Lichtkultur), die Mineralstoffaufnahme war ganz in demselben Maße herabgedrückt, so daß derselbe prozentuelle Aschengehalt zustandekommt. Auch

[1]) Da die Arbeit kaum allgemein zugänglich ist, sei auf sie etwas ausführlicher eingegangen.

in der vierten Kulturreihe finden wir trotz der verschiedenen Konzentration der Nährlösung (1 : 4) ziemlich denselben Aschengehalt, obwohl die Transpirationsgröße in der konzentrierteren nur verhältnismäßig wenig herabgedrückt war (432 gegen 560 g). Man gewinnt so tatsächlich den Eindruck, daß der Pflanze weitgehend unabhängig von den Aufnahmebedingungen ein spezifischer Aschengehalt eignet.

Wenn wir dann im Gegensatz dazu ganz allgemein mit zunehmendem Alter gegenüber den Jugendformen, so auch bei den Sonnen- gegenüber den Schattenblättern und in größerer Stammhöhe einen verringerten Aschengehalt finden, der gerade in unserm Falle sehr gut mit der geringeren Transpiration übereinstimmt, so werden wir vielleicht trotz dieses Zusammentreffens nicht eine unmittelbare mechanische Beziehung annehmen dürfen, sondern Transpirationsabnahme und geringere Nährsalzaufnahme auf gemeinsame innere Ursachen zurückführen. Es scheint mir wahrscheinlich, daß die erschwerte Wasserversorgung, die wir als Ursache der verringerten Transpiration erkannt haben, anderseits auch durch teilweise Entquellung der Plasmakolloide die Plasmapermeabilität herabsetzt und damit zu einer geringeren Nährsalzaufnahme führt. Daß das Protoplasma mit zunehmendem Alter ein anderes wird, geht doch auch aus den veränderten Strukturen, die es schafft, hervor (Folgeblätter, Sonnenblätter). Die Verschiebung im Verhältnis der Assimilate und Nährsalze, die Abnahme des Aschengehaltes scheint mir dabei aber nur ein Ausdruck und nicht die Ursache der Veränderungen im Plasma. Eingehender wird uns diese Frage im zweiten Teil der Arbeit beschäftigen. Als gesichert kann bloß folgender Tatbestand gelten:

Parallel mit der Transpirationsgröße zeigt auch der Aschengehalt der Zweige in zunehmender Stammhöhe eine Abnahme. Die Aschengehaltskurve verläuft vollkommen gleichsinnig der Transpirationskurve, aber flacher als diese. Der Quotient Aschengehalt : Transpirationsgröße wird mit zunehmender Stammhöhe (d. h. mit abnehmender Transpiration) größer.

6. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Transpirationsbestimmungen, die an abgeschnittenen Zweigen einer 15 m hohen Sequoia gigantea aus verschiedener Stammhöhe unmittelbar nach dem Abschneiden vorgenommen wurden, ergaben in allen Fällen eine auffallende Transpirationsabnahme in zunehmender Stammhöhe, so zwar, daß die Transpiration der untersten Zweige bis sechsmal so groß war als an Zweigen aus 12 m Höhe. Nur am Gipfel erfolgt noch einmal ein Transpirationsanstieg. Selbst die Transpiration der untersten Zweige bleibt aber noch hinter der von Zweigen zurück, die seit längerer Zeit mit der Schnittfläche unmittelbar aus Wasser saugen konnten und gleichzeitig mit den übrigen Versuchszweigen über Wasser abgeschnitten wurden.

2. Diesen Transpirationsunterschieden abgeschnittener Zweige muß ein gleichsinniger, nur noch schärferer am Baum entsprechen; denn Versuche über den Transpirationsabfall nach dem Abschneiden ergaben, daß dieser in gleicher Zeit um so größer ist, je größer die Anfangstranspirationsgröße war.

3. Die Transpirationsunterschiede beruhen nicht auf Bauverschiedenheiten, denn sie verschwinden, wenn sich die abgeschnittenen Zweige mit Wasser gesättigt haben. Sie sind also eine Folge der mit zunehmender Stammhöhe abnehmenden Wassersättigung und das Werk einer fein abgestuften Spaltöffnungsregulation. Künstlich lassen sich durch verschiedene Grade mechanischer oder osmotischer Hemmung der Wasseraufnahme ähnlich abgestufte Spaltöffnungsregulationen hervorrufen. Der geringere Wassergehalt allein kann ohne Spaltöffnungsregulation die Wasserabgabe nur in weit geringerem Maße einschränken.

4. Parallel mit der Transpirationsgröße zeigt auch der Aschengehalt der Zweige in zunehmender Stammhöhe eine Abnahme. Die Aschengehaltskurve verläuft vollkommen gleichsinnig mit der Transpirationskurve, aber flacher als diese. Der Quotient Aschengehalt: Transpirationsgröße wird mit zunehmender Stammhöhe (d. h. mit abnehmender Transpiration) größer.

Literatur.

Askenasy, E., Verh. des naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg. 1895. N. F. **5.**

Bode, H. R., Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923. **62,** 92.

Boehm, J., Kapillarität und Saftsteigen. Ber. d. d. bot. Ges. 1893. **11,** 203.

Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena. 1904.

—, Die Transpiration der Pflanzen. II. Teil. Jena. 1920.

Huber, B., Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung in der Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges. 1923. **41.** (Im Druck.)

Hulett, Beziehungen zwischen negativem Druck und osmotischem Druck. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1903. **42,** 353.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1913. 3. Aufl. Jena.

—, Versuche über die Wasserleitung in der Pflanze. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8,** 1.

Knight, R. C., The interrelations of stomatal aperture, leaf water-content and transpiration rate. Ann. of Bot. 1917. **31,** 221.

—, Further observations on the transpiration, stomata, leaf water-content and wilting in plants. Ebenda. 1922. **36,** 361.

Maximow, N. A., Physiolog. ökolog. Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923. **62,** 128.

Mayerhofer, E., Das Absättigungsphänomen und seine Beziehung zur Belaubungsregel der Bäume. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1922. **72,** (99).

Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 1922. 5. Aufl. Jena.

Montfort, C., Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10,** 257.

—, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Ebenda. 1922. **14,** 97.

Muenscher, W. C., The effect of transpiration on the absorption of salts by plant. Amer. Journ. of Bot. 1922. **9,** 311.

Nordhausen, M., Über die Saugkraft transpirierender Sprosse. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34,** 619.

—, Zur Kenntnis der Saugkraft und der Wasserversorgung transpirierender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1919. **58,** 295.

—, Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem. Ebenda. 1921. **60,** 307.

Reinganum, Über durch isotherme Destillation zu erzeugende Druckdifferenzen. Wiedemanns Ann. d. Phys. u. Chem. 1896. **59,** 764.

Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora. 1910. **100,** 451.

—, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Ebenda. 1911. **103,** 171.

—, Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. **56,** 617.

Sachs, J., Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Die landw. Versuchsstationen. 1859. **1,** 203 (in den »Gesammelten Abhandlungen«, Leipzig, 1892. **1,** 417).

Shreve, E., The daily march of transpiration in a desert perennial. Carnegie Inst. Wash. Publ. 194. 1914.

Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitg. 1894. **52**, 117.

Stocker, O., Klimamessungen auf kleinstem Raum. Ber. d. d. bot. Ges. 1923. **41**, 145.

Ursprung, A., Über die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen. Ebenda. 1913. **31**, 401.

—, Zweiter Beitrag zur Demonstration der Flüssigkeitskohäsion. Ebenda. 1915. **33**, 253.

—, Dritter Beitrag. Ebenda. 1916. **34**, 475.

—, und Blum, G., Zur Kenntnis der Saugkraft I. Ebenda. 1916. **34**, 539.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 15

Autor(en)/Author(s): Huber Bruno

Artikel/Article: Transpiration in verschiedener Stammhöhe. I. Sequoia gigantea. 463-501