

UNTERSUCHUNGEN ÜBER ISO- UND HETERO KALORISCHE LAUBBLÄTTER

von

A. SEYBOLD und H. G. VAN DER WEY.

A. Einleitung.

Da bei der Verdunstung von Flächen mittlerer Blattgrösse die Randzonen gegenüber den mittleren Zonen mehr verdunsten, muss die Abkühlungstemperatur der verdunstenden Fläche am Rande tiefer liegen als in den Mittelzonen. Mit dieser theoretischen Annahme sei keineswegs die Behauptung aufgestellt, dass die Abkühlungstemperatur *direkt proportional* der Verdunstung sei, sondern nur, dass die Fragestellung der vorliegenden Untersuchung überhaupt berechtigt ist. Die Frage zu beantworten zu versuchen: Wie ist die Temperaturverteilung bei verdunstenden Flächen mittlerer Blattgrösse und transpirierenden Blättern?, ist nicht mehr zu sehr gewagt, da durch die Arbeit von Seybold (1929) nicht nur einige orientierende Daten mitgeteilt werden, sondern zugleich die Apparatur, die diesen Messungen diente, hier weitere Verwendung finden konnte. Der Anknüpfungspunkt an die erwähnte Arbeit liegt weniger an der gleichartigen Benutzung derselben Apparatur, als an dem zentralen Problem dieser Arbeit überhaupt.

Das transpirierende Blatt als spezielles Psychrometer anzusehen, verspricht für weitere Untersuchungen grossen Erfolg, da die Theorie des Psychrometers in die Verhältnisse des Massen- und Energieaustausches klaren Einblick gibt, der für die Kenntnis der physiologischen Leistung

pflanzlicher Systeme ohne Zweifel erforderlich ist. Die Psychrometerdifferenz ist nicht nur abhängig vom Dampfdruck und dem Temperaturzustand der Luft, sondern auch vom Bewegungszustand derselben und ausserdem von der Form und der Grösse der Thermometerbulbe. Die scharfe Scheidung des Verdunstungsprozesses in bewegter und unbewegter Luft ist daher für pflanzliche Transpirationssysteme nicht minder wichtig als für vollkommen physikalisch definierbare Systeme, und das Problem der *Form* und *Grösse* pflanzlicher Systeme ist für die Biologie ein zentrales, vor allem wenn die physikalisch-chemischen Leistungen der Systeme in Beziehung zu Gestaltqualitäten gesetzt werden, die jenseits der physikalischen Definitionen liegen.

Was damit gemeint ist und in späteren Zeiten nach der Analyse der Elementarvorgänge sich zu einer einheitlichen Fragestellung verdichten wird, lässt sich am besten an einem Beispiel verdeutlichen. Welche Unterschiede ergeben sich hinsichtlich der physiologischen Leistungen bei normal- und laciniatblätterigen Formen einer und derselben Art? Die physiologische Leistung kann sich in Wachstums geschwindigkeit, Reservestoffspeicherung, Dürerreristenz Kälteresistenz, Keimungsgeschwindigkeit u.a.m. auswirken. Es braucht im einzelnen nicht weiter ausgeführt zu werden, welche Elementaranalysen anzustellen sind, ehe der Entscheid gefällt werden kann, der frei von Spekulationen und aller Teleologie ist, dass die eine Form „rationeller arbeitet“ als die andere. Das Problem beschränkt sich natürlich nicht allein auf die normal- und laciniatblätterigen Pflanzen, sondern ist überall da anzutreffen, wo bei einer und derselben Art Gestaltqualitäten sich änderten. Die Frage der Oekotypen lässt sich auch unter diesem Gesichtspunkte betrachten.

Die vorliegende Arbeit ist als erster Versuch der Elementaranalyse des thermischen Energieaustausches trans-

pirierender Blätter anzusehen, indem die *Form* und die *Grösse* der Blätter Beachtung fand, die Seybold (1929) gestützt auf einige Versuche zu dem Unterschied von *iso-* und *heterokalorischen* Blättern Anlass gab. Diese und die vorliegende Arbeit können nur als erste Versuche gelten, da die Einsicht, sich mit einfachen Daten bei der Komplikation der physiologischen Prozesse zu bescheiden weiterführt, als voreilige Schlussfolgerungen, die heute gezogen werden, um bereits morgen als unbrauchbar zu gelten.

Es ist überflüssig alle Arbeiten im einzelnen aufzuzählen, die sich mit dem thermischen Austausch transpiriender Blätter auseinandersetzen, da das *Form-* und *Grösseproblem* in keinem Falle Beachtung fand. Wohl sind die Untersuchungen von Brown und Escombe u. Brown und Wilson (1905) als Grundlage der Analyse anzusehen, da sie nicht nur die Faktoren kennzeichneten, die bei dem Energieaustausch zu beachten sind, sondern auch die Größenordnung ihrer Wirksamkeit festzulegen versuchten. Sobald aber der thermische Austausch zwischen System und Aussenluft in allen Punkten sich nicht gleich stark vollzieht, sondern sich Punkte bevorzugten Austausches vorfinden, ist mit der Definition der Fläche in cm^2 die Gestaltkomponente nicht erfasst, und bei *gleicher* Wertung der *Zahl* der cm^2 ist der Größenfaktor bei verschiedenen grossen und verschiedenen gestalteten Flächen nicht ausreichend definiert. Der *Feldbegriff* der Physik erweist sich auch hier, mindestens als heuristische Darstellung von unschätzbarem Wert. Hinsichtlich des Wasserdampfaustausches ist bei der Verdunstung vom *Verdunstungsfeld* die Rede gewesen (Seybold (1927)) und (1929) auch der Begriff des *Wärmefeldes* gewählt worden. Ob sich die Begriffe als brauchbar erweisen, wird sich durch den Erfolg ihrer Anwendung zeigen.

Die Bestimmung des *Verdunstungsfeldes* bei Flächen

mittlerer Blattgrösse ist mit Hilfe von Gewichtsbestimmungen differenzierter Flächenstücke möglich. Vorauszuschicken ist, dass die Verdunstung von Flächen mittlerer Blattgrösse die Grundlage zur Kenntnis der Kutikulartranspiration bildet, womit nicht gesagt ist, dass die Kutikulartranspiration absolut gleich der einer freien Wasserfläche sei, oder dass die Gesetzmässigkeiten die für freie Wasserflächen gelten, direkt auf die Blattsysteme übertragen werden könnten¹⁾). Je nachdem die Verdunstung in bewegter oder unbewegter Luft untersucht wird, erweist sich die eine oder andere Aufteilung in Teilstücke als günstig. In unbewegter Luft ist die Wahl von kreisförmigen Flächen und die Aufteilung in Ringssysteme (v. Pallich 1907, Seybold 1929) zu empfehlen, während in bewegter Luft eine zur Windrichtung gut definierbare Fläche (Quadrat, Rechteck), die in kleinere Stücke zu zerlegen ist, in Betracht kommt. (Gallenkamp 1917, 1919, Sierp u. Seybold 1927, Seybold 1927; 1929).

Macht die differenzierte Verdunstungsmessung von Wasserdampf eine Zerteilung der Flächen notwendig, so kann mittels der Thermoelemente auf kleinstem Raum die Temperatur festgestellt werden. Die Montierung der Thermoelemente, die bei den vorliegenden Versuchen verwendet wurde und sich als sehr vorteilhaft erwies, ist bereits beschrieben und abgebildet worden (Seybold 1929). Die Messungen, die Darwin (1904), Brown und Escombe, und Brown und Wilson (1905) mit einem Platinwiderstandsthermometer anstellten, liessen naturgemäß nur eine Ermittelung der Temperatur der ganzen Blattfläche zu, so dass damit die Erfassung des Wärmefeldes nicht möglich war. Ebensowenig konnte mit der Kalori-

¹⁾ Die stomatäre Transpiration muss unter ganz anderen Gesichtspunkten betrachtet werden, wie sich aus den Untersuchungen von Sierp und Seybold (1927) und weiteren experimentellen Daten, die demnächst veröffentlicht werden, ableiten lässt.

metrischen Messung von Shreve (1914) Einblick in die Temperaturverhältnisse an verschiedenen Blattpunkten Einblick gewonnen werden und die Messungen, die mit Thermoelementen vorgenommen wurden, sind ohne nähere Angaben über die Stellen, wo das Element an die Blattfläche angelegt bzw. eingestochen worden war, wieder-gegeben. Nur Miller und Saunders (1923), die an einem und demselben Blatt Temperaturdifferenzen von 0.5—1.5° ermittelten, geben an, dass die Spitze von Gramineenblättern höher temperiert sei, als die Basis. Eine Erklärung suchen Miller und Saunders in der ungleich grossen Wasserversorgung der Blätter an Basis und Spize, jedoch unterlassen sie weitere Schlussfolgerungen, da experimentelle Daten über eine stärkere Blattbasistranspiration nicht vorliegen. Bei den stark wechselnden Außenbedingungen und den fehlenden Angaben über die Blattlage und Blattstellung können die Versuchsergebnisse mit unseren Befunden nicht weiter verglichen werden. Die Temperaturdifferenzen, die zwischen Ober- und Unterseite nach Miller und Saunders bestehen sollen, die wir bei unseren Messungen aber nicht feststellen konnten, beruhen sicherlich nicht auf verschieden starker Transpiration, sondern auf der stärkeren Einstrahlung des Sonnenlichtes auf der Oberseite. Die Kneifschere des Thermoelementes, die Miller und Saunders verwandten, ist zweifelsohne nicht geeignet, den thermischen Austausch ungestört zu messen. Den Messungen haftet zudem bei der schwankenden Galvanometereinstellung, die Ausdruck der durch die Konvektionen dauernd sich ändernden Temperaturzustände ist, eine gewisse Unsicherheit an. Eine photographische Registrierung der Galvanometer-ausschläge ist unbedingt erforderlich.

Kann nun mittels der thermo-elektrischen Messungen die Temperatur in jedem Punkt jeder Fläche ermittelt werden, so ist durch die richtige Wahl der Fläche die Analyse des

thermischen Austausches sehr erleichtert. Muss doch zu seiner Berechnung die Zahl der erforderlichen Kalorien, die zur Verdunstung einer bestimmten Menge notwendig ist, ermittelt werden, weil sich darauf die Zahl des thermischen Austausches, die „Wärmeübergangszahl“ des Technikers stützt. Die Beziehungen lassen sich ganz allgemein in der Gleichung

$$e = \frac{Q \cdot h}{\Theta - \Theta_n}$$

ausdrücken, wobei e der thermische Austausch, Q die Menge des verdunsteten Wassers, $\Theta - \Theta_n$ die Temperaturdifferenz zwischen Luft- und Blattempерatur und h die latente Verdampfungswärme des Wassers ist. Die Arbeiten von Brown und Escombe u. Brown und Wilson (1905) und Seybold (1929) untersuchten auf die erwähnte Gleichung gestützt, die thermischen Zustände. Die Grundlage für den thermischen Austausch bildet die Kenntnis der Blattempерatur und gemäss der zu Anfang ausgesprochenen theoretischen Auffassung, dass die Randzonen den Mittelpartien einer Verdunstungsfläche gegenüber infolge stärkerer Verdunstung kälter temperiert sind, müssen transpirierende Blätter am Rande kälter sein als in den Mittelzonen. Es wird nun im folgenden nicht der thermische Austausch verfolgt, sondern lediglich die Temperaturzustände an verschiedenen Stellen eines Blattes. Dass die Untersuchungen dieser Art sozusagen das Ideal anstreben, die „Isothermen“ einer Blattfläche festzulegen, ist nicht verwunderlich und die vorliegende Arbeit soll diese Untersuchungen einleiten.

Lassen sich an einer verdunstenden Fläche nun tatsächlich Isothermen verschiedener Höhe feststellen, sodass das Blatt also an verschiedenen Punkten verschieden temperiert ist, so besteht etliche Berechtigung von Heterothermie zu sprechen, der als Gegensatz Isothermie gegenüberzusetzen wäre. Dass nun aber an Stelle dieser Ausdrücke die der

Heterokalorität und *Isokalorität* gesetzt wurden, hat seinen Grund nicht darin, um etwa Verwechslungen mit *Homoiothermie* und *Poikilothermie* vorzubeugen, sondern weil der Schwerpunkt auf dem *Energieaustausch* und nicht auf der *Temperaturfeststellung* als solcher beruht. Wenn an den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung gemessen, die Ausdrücke iso- und heterokalorische Verdunstungssysteme (Blätter) noch nicht ganz berechtigt erscheinen, so werden weitere Arbeiten die Notwendigkeit dieses Ausdrucks aufzeigen, was übrigens durch einige Versuche von Seybold (1929) bereits bestätigt ist.

Ehe auf die Methodik und die Einzelergebnisse eingegangen wird, sollen etliche wichtige Voraussetzungen erwähnt werden, die unter keinen Umständen ausser Acht gelassen werden dürfen. Vor allem muss bei den Untersuchungen über die Temperaturzustände verdunstender Systeme beachtet werden, dass jeder Versuch in *unbewegter* Luft unter dem Einfluss der Luftkonvektionen steht. Diese werden durch die Temperaturdifferenzen der verschiedenen Stellen bei verdunstenden Flächen begünstigt, so dass die Verdunstung von diesen wiederum beeinflusst wird. Eine Messung mit Thermoelementen ohne Registrierung der Galvanometerausschläge ist so gut wie unmöglich, worauf schon vorhin kurz hingewiesen wurde. Die Schwankungen der Einzelmessungen können grösser sein als die Unterschiede, die durch ein- oder selbst mehrmaliges Ablesen zu erhalten sind. Wenn schon von Ablesungen die Rede ist, so müsste eine wirklich entgültige Einstellung des Galvanometers vorhanden sein, was nun aber nicht verwirklicht ist. Auf die Wirksamkeit der Konvektionen kommen wir später zurück.

Das unterkühlte, verdunstende System teilt seine Temperatur an die umgebenden Luftschichten mit, was Seybold (1929) nachzuweisen gelang. Die in unbewegter Luft verdunstenden Systeme verharren also gleichzeitig in

einer Lufthülle höherer Dampfspannung als der Luft eigen ist, (die in keiner direkten Berührung mit dem System steht) und in einer Schicht unterkühlter Luft. Ist der Bewegungszustand der Luft genügend gross, so ist der Sonderfall des Wasserdampf- und Wärmeaustausches aufgehoben. Daher erfordert eine einwandfreie Psychrometereinstellung bewegte Luft! Diese Tatsache ist aber auch bei der Feststellung der Temperaturzustände bei transpirierenden Blättern zu beachten und die scharfe Scheidung des Wärmeaustausches in bewegter und unbewegter Luft ist nicht weniger wichtig als die des Verdunstungsprozesses in Ruhe und Wind. Die gründliche Analyse erfordert aber nicht nur die Messung der Temperatur an den einzelnen Stellen des Verdunstungssystems, sondern auch an einzelnen Punkten der umgebenden Luft, so dass sozusagen der Uebergang der Isothermen des Verdunstungssystems zu denen der systemnahen Luftsichten ermittelt ist. Der Verlauf des Ueberganges offenbarte den Weg, das Gefälle und die Richtung des Wärmestromes. Künftige Untersuchungen müssen bei diesem Problem einsetzen.

Dass das Wärmegefälle: Verdunstungssystem/Aussenluft mit + und — Vorzeichen sich vollziehen kann, ist klar, da ein verdunstendes System, trotz der Verdunstungskälte höher temperiert sein kann als die Umgebung. Die Temperatur ist nicht allein Funktion der Verdunstung, sondern sie wird von einer grossen Zahl energiespendender und energieverbrauchender Faktoren mitbestimmt. Solange wir nur leitende Wärme zu beachten haben, liegen die Verhältnisse relativ einfach, sobald aber strahlende Wärme und Licht als Energiefaktoren auftreten, wird die Analyse ungemein erschwert. Der Physiker bringt berechtigte Gründe vor, eine Analyse mit komplizierten Systemen, wie es die Laubblätter sind zu unterlassen; mindestens ist die Analyse schrittweise zu betreiben und die Energetik der pflanzlichen Systeme muss grösseren Wert auf brauchbare Daten legen als auf biologisch-ökologische Deutungen.

B. Methodik.

Um die Analyse möglichst einfach zu gestalten sind die folgenden Untersuchungen unter Ausschluss von Licht gemacht worden; eine schwache Deckenbeleuchtung diente zur notwendigen Erhellung des Versuchszimmers.

Die Versuchsanordnung und die Apparatur ist die von Seybold (1929) beschriebene. Die Messungen erstreckten sich auf kurze Zeiträume, da es sich nicht um die Frage des Wärmeaustausches handelte, die erfolgreich nur in

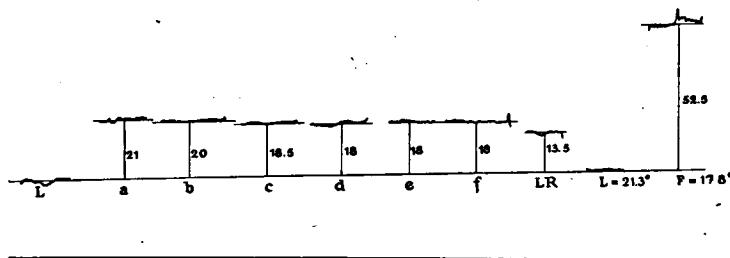


Abb. 1. Galvanometerdiagramm der Temperatur von einem Blatte von *Helianthus annuus*, gemessen von der Blattmitte zum Blattrand (a-f). L ist die Lufttemperatur, LR die Lufttemperatur unmittelbar am Blattrand, F die Temperatur des feuchten Psychrometerthermometers. Die Ziffern sind die Galvanometerausschläge in mm, welche also eine Abkühlung darstellen. Vergl. Abb. 5. (Verkleinerung $\frac{3}{8}$).

grösseren Zeitabschnitten zu untersuchen ist, sondern nur um deren Grundlage.: Die Temperaturverteilung wasser-verdunstender Flächen (Modelle, Blätter), am Rand und in dem Mittelzonen. Die Versuche sind in unbewegter und bewegter Luft ausgeführt worden. Die Temperaturmessungen wurden mit einem und demselben Thermoelement angestellt, indem wir es an die zu messende Stelle anlegten. Nach jeder Messung, die ca 30 Sekunden dauerte d.h. die „Galvanometereinstellung“ ist ca 30 Sekunden lang registriert worden, schalteten wir die Galvanometer-

belichtung aus, so dass die Diagrammkurve in Einzelstücke zerfiel, die nach dem gleichzeitig geführten Protokoll zu interpretieren waren. Abb. 1 gibt beispielshalber ein Diagramm von *Helianthus annuus* wieder. L bedeutet die Temperatur der Luft (21.3°) a—f die einzelnen Stellen des Blattes, gemessen vom der Blattmitte zum Blattrand (s. Abb. 5). Mit RL ist die Luftsicht unmittelbar am Blattrand gemessen, bezeichnet, mit F die Temperatur des feuchten Psychrometerthermometers, die in jedem Falle mitregistriert wurde. Da die Galvanometerausschläge proportional den Temperaturdifferenzen zu setzen sind, können die Ausschläge (in mm in der Abb. 1 angegeben) absolut in C° durch die mitregistrierte Psychrometerdifferenz angegeben werden. Die Lufttemperatur und die des feuchten Thermometers sind wiederholt während eines Versuches zu registrieren, da die Temperatur und die Feuchtigkeit selbst in einem Zimmer mit konstanten Bedingungen innerhalb kleiner Zeiträume geringen Schwankungen unterliegen, die bei den vorliegenden Messungen ganz erheblich ins Gewicht fallen können. In Abb. 1 verrät die relative Nulllinie L L (Lufttemperatur) ein schwaches Ansteigen, was bei der Anordnung der Registrierung einer Abkühlung von ca $0.25^{\circ} C$ innerhalb 6 Minuten entspricht. Hervorzuheben ist, dass die Kurvenanstiege der Diagramme und entsprechend die graphischen Darstellungen dieser eine Abkühlung bedeuten, und ein Fallen der Kurven einer relativen Erwärmung entspricht. Ein Ueberschreiten der relativen Nulllinie L L zeigt an, dass das Blattbezw. Modellsystem wärmer ist als die Aussenluft.

Hinsichtlich der Tatsache, dass die Aussenbedingungen des Versuchszimmers nicht völlig konstant waren, sind verbesserte Messbedingungen anzustreben. Immerhin liessen sich schon recht brauchbare Daten unter den Bedingungen unseres Versuchszimmers ermitteln, wie die in den folgenden

Abbildungen zusammengefassten Messungen zeigen mögen. Auf der Abszisse der graphischen Darstellungen sind die jeweiligen Abstände der gemessenen Systempunkte abgetragen, während auf der Ordinate die Ausschläge des Galvanometers, in Celsiusgrade umgerechnet, also die Abkühlungen dargestellt sind. Bei verschiedenen Abbildungen ist das untersuchte Blatt als Umriss gezeichnet worden, da diese Darstellung als die übersichtlichste zu gelten hat. Die ausführliche Darstellung der Isothermen wird sich dieser Darstellungsweise vorteilhaft bedienen.

Bevor einige Versuchsergebnisse mitgeteilt werden, möchten wir noch darauf hinweisen, dass eine Unterscheidung der Abkühlungstemperatur a conto Stomatatranspiration und Kutikulartranspiration nicht angestellt wurde, wie wir zunächst auch ausser Acht lassen mussten, die Differenzen der Stomataaperturen an einem und demselben Blatt zu ermitteln. Diese Fragen sind Gegenstand weiterer Untersuchungen.

C. Versuche in unbewegter Luft.

Wie durch die Konvektionen der Luft der Wasserdampfaustausch gefördert und die Temperatur der verdunstenden Systeme geändert wird, hat Seybold (1927 und 1929) gezeigt. Die Abb. 48 der letztgenannten Arbeit lässt eine grosse Unabhängigkeit der Abkühlungskurve von der Verdunstungskurve erkennen, Massen- und Energieaustausch sind keineswegs einander proportional. Betrachten wir die ausgewerteten Galvanometerdiagramme der Abb. 2, welche mit wasserverdunstenden Pappescheiben vom Durchmesser 16 und 8 cm erhalten wurden, so zeigt sich keine Uebereinstimmung mit den Gewichtsverlusten, die von Seybold (1929, Tab. 7—9, p. 26 ff) ermittelt wurden. Die wasserdurchtränkten Pappstücke sind jedenfalls am Rande kälter als in den mittleren Partien, was sich hauptsächlich bei den invers orientierten ausdrückt,

die sich durch stärkere Wasserverdunstung auszeichnen. Eine Wiederholung sei unter Hinweis auf die Elementarversuche von Seybold (1927) vermieden. Werden die

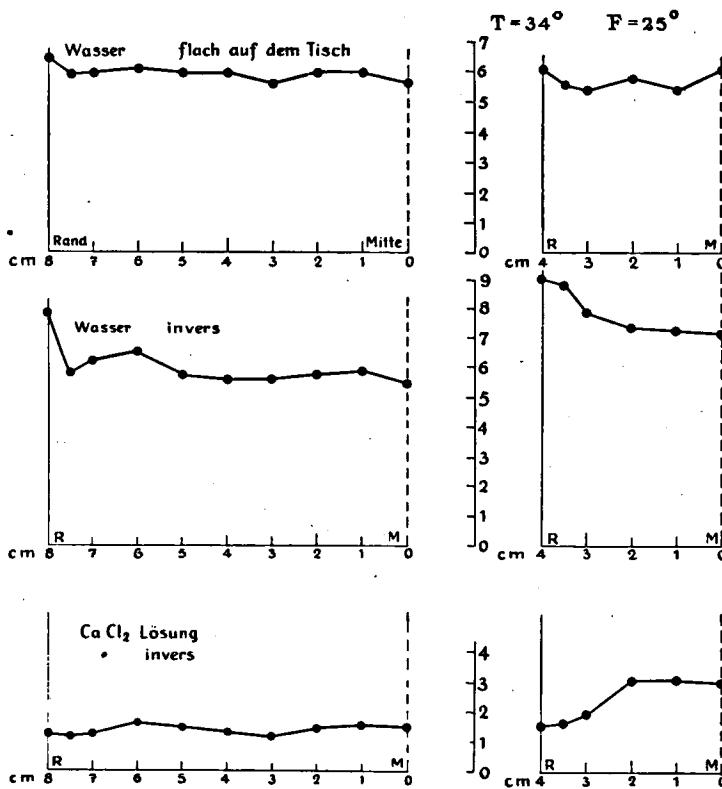


Abb. 2. Temperaturverteilung bei verdunstenden Pappstücken vom Radius 4 und 8 cm. Links in der Abb. sind die grossen Scheiben, rechts die kleinen dargestellt. Die Ordinate gibt die Abkühlung an.

Pappstücke anstelle von Wasser mit einer CaCl_2 -Lösung durchtränkt, was zu einer Verminderung des Dampfdruckpotentials: Dampfdruck des Systems/Aussendampfdruck, führt, so dass der Wasserdampfaustausch herabgesetzt

wird, so sind die Randzonen relativ höher temperiert als die Mittelpartien. Bei transpirierenden Blättern, die einer freien Wasserfläche gegenüber (ein Pappstück verdunstet ebenso stark wie eine freie Wasserfläche, (S i e r p und S e y b o l d 1927)) eine geringere Verdunstung aufweisen,

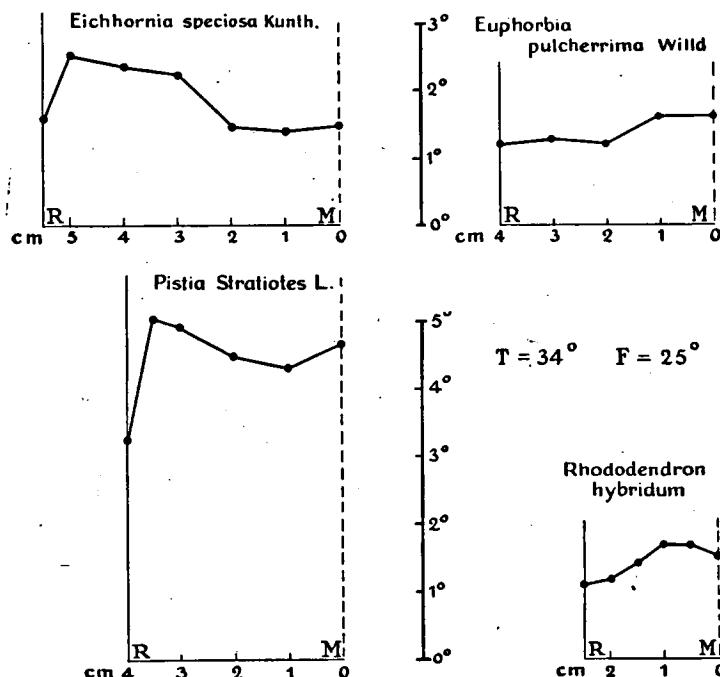


Abb. 3. Temperaturverteilung (Abkühlungstemperaturen) bei Blättern von *Eichhornia speciosa*, *Euphorbia pulcherrima*, *Pistia Stratiotes* und *Rhododendron hybridum*. Die Blätter sind in der Querrichtung gemessen worden. M = Blattmitte, R = Blattrand.

tritt das gleiche Verhalten in Erscheinung. Die zahlreichen Messungen, die hier nur vereinzelt wiedergeben werden können, zeigen dies ohne Ausnahme. Die Abb. 3—9 mögen daraufhin nachgesehen werden. Das Ergebnis der Temperaturverteilung bei Modellen mit verminderter Wasser-

dampfabgabe (CaCl_2 -Lösungen!) und bei transpirierenden Blättern scheint auf den ersten Blick sehr eigenartig, lässt sich aber ungezwungen aus den herrschenden Zuständen erklären. Die kältesten Zonen befinden sich nicht am Rande, sondern in einiger Entfernung von diesem! Das durch die Verdunstung abgekühlte System steht unter

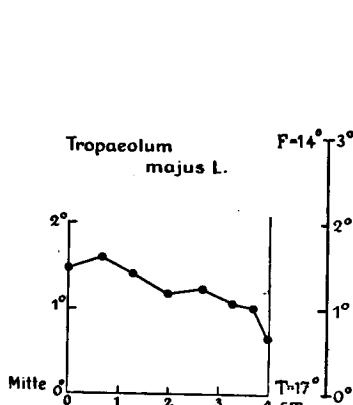


Abb. 4. Temperaturverteilung (Abkühlungstemperaturen) eines *Tropaeolum*-blattes.

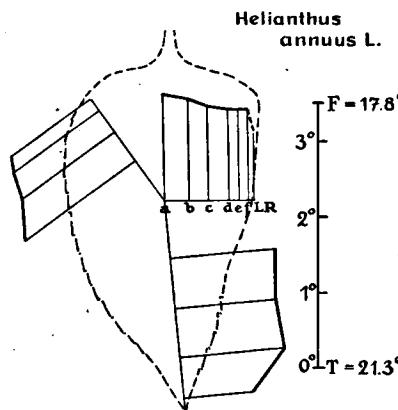


Abb. 5. Temperaturverteilung (Abkühlungstemperaturen) eines Blattes von *Helianthus annuus*. Vergleich Abb. 1. Verkleinerung $\frac{2}{3}$.

einer Zufuhr von Wärme aus der Umgebung, die durch die Wirksamkeit der Konvektionen unterstützt wird. Ueber dem in unbewegter Luft verdunstenden System bildet sich nicht nur eine Dampfhaube erhöhten Dampfdrucks gegenüber der eigentlichen Luftfeuchtigkeit, sondern auch eine unterkühlte Luftschicht. Am Rande des Systems bleibt aber infolge der Konvektionen die Dampfhaube nicht erhalten und zugleich erfolgt eine stärkere Wärmezufuhr zu der Randzone, so dass der Rand wohl der Ort einer gesteigerten und der relativ stärksten Verdunstung am System, aber nicht der Ort der relativ niedrigsten Temperatur ist.

Verdunstungskälte und Wärmezufuhr kompensieren sich am Rande zu einer Temperaturhöhe, die „wärmer“ ist als die der Mittelzonen. Auf der Kompensation zweier „Temperaturabläufe“ beruht auch die Temperaturkurve der in bewegter Luft verdunstenden Flächen.

Auf die Natur der Wärmeleitung innerhalb des Systems und die Wärmezuleitung konnte zunächst nicht näher

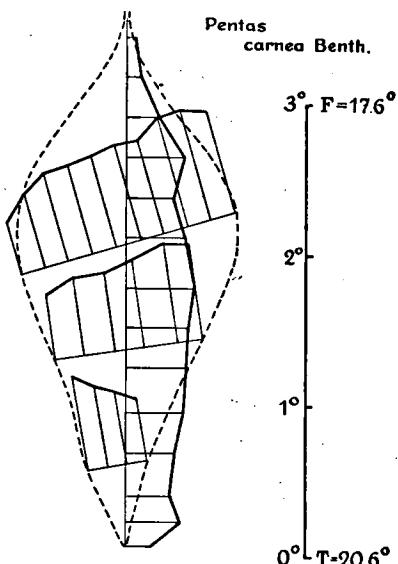


Abb. 6. Temperaturverteilung (Abkühlungstemperaturen) eines Blattes von *Pentas carnea*. Der Blattumriss ist gestrichelt wiedergegeben. Verkleinerung $\frac{2}{3}$.

eingegangen werden, da verschiedene Grundversuche anzustellen sind, die ausserhalb der hier behandelten Frage liegen. Die Tatsache allein, dass die Randzone nicht die kälteste ist, sondern die niedrigste „Isotherme“ sich vom Rande entfernt befindet, als Ausdruck relativ starker

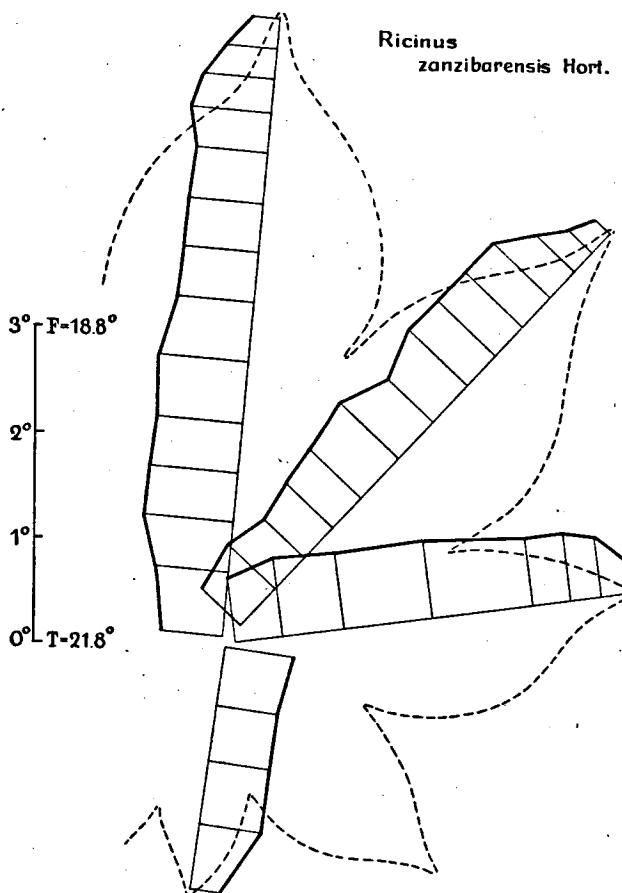


Abb. 7. Temperaturverteilung (Abkühlungstemperaturen) eines Blattes von *Ricinus zanzibarensis*. Die Messung erfolgte längs den Blattradien (ca $1/2$ cm neben den Hauptnerven). Verkleinerung $2/3$.

Verdunstung und relativ geringer Wärmezufuhr, scheint uns immerhin von einiger Bedeutsamkeit. Nicht etwa deshalb, weil damit viele andere Messungen über Blattemperturen an Genauigkeit nunmehr zu wünschen übrig lassen,

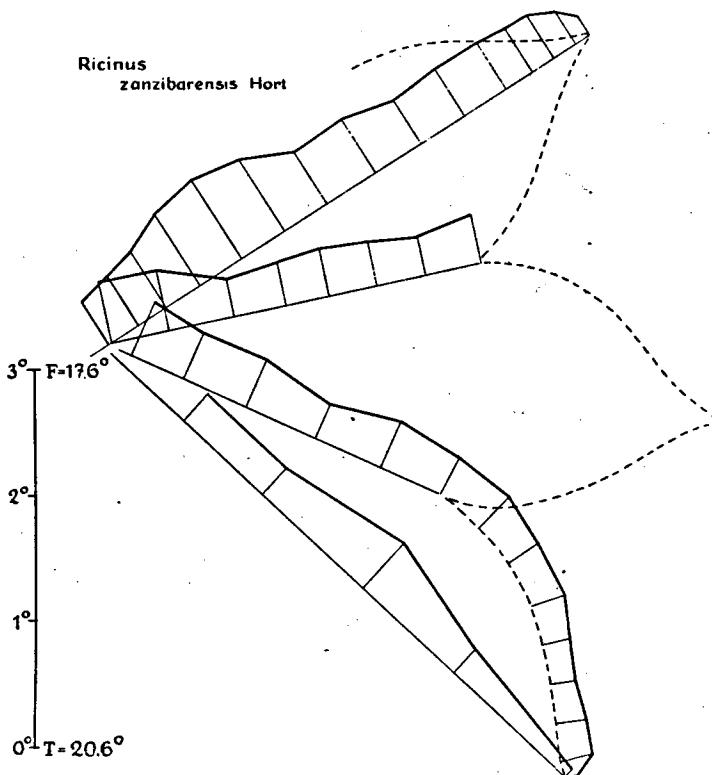


Abb. 8. Wie Abb. 7, nur ist die Messung am Blattrand und in den Interradien erfolgt. Verkleinerung $\frac{2}{3}$.

sondern weil sie uns als Grundlage des Energieaustausches dienen können.

Ehe wir uns der Verdunstung und der Temperaturverteilung in bewegter Luft zuwenden, sei kurz ein Versuch

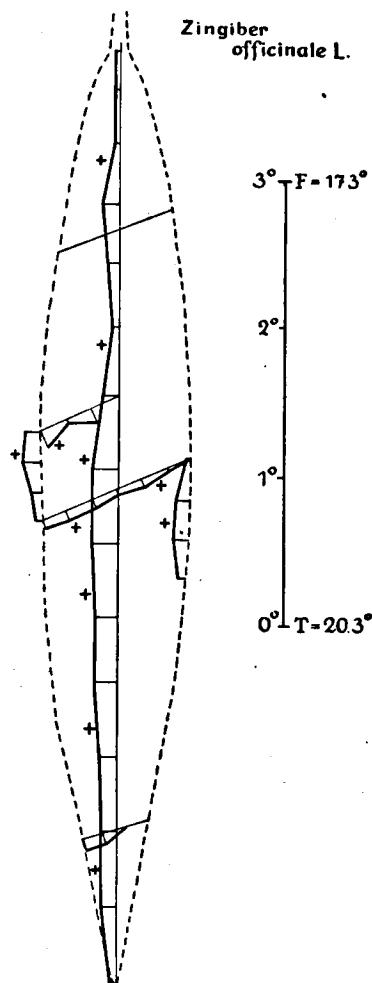


Abb. 9. Temperaturverteilung eines Blattes von *Zingiber officinale*. Mit + ist angegeben, dass die Blatttemperatur höher ist als die Lufttemperatur. Verkleinerung $\frac{1}{8}$.

mit einem panaschierten Blatt von *Abutilon Hybr.* erwähnt. (Abb. 10). Die grünen Felder erwiesen sich durchgehend kälter als die weissen, was sicherlich mit einer stärkeren Transpiration jener in Beziehung zu bringen ist. Die geringe Lichtabsorption der Deckenbeleuchtung des Versuchs-

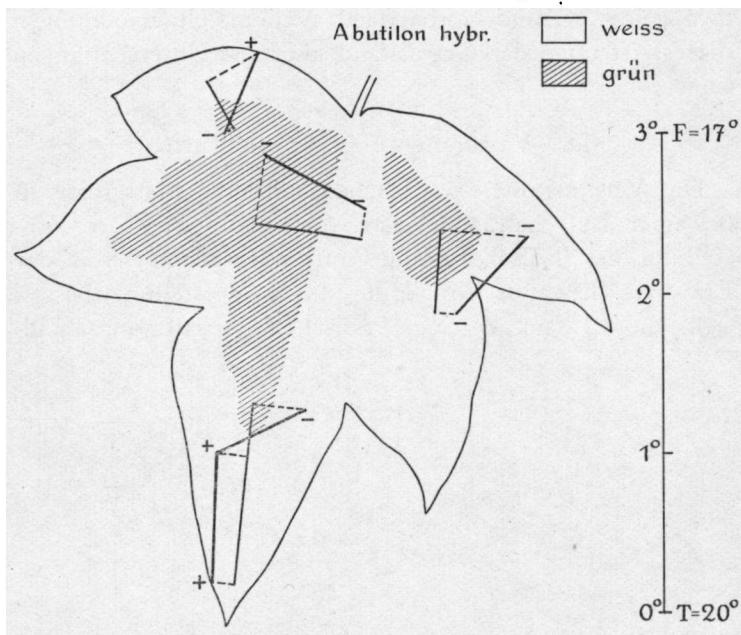


Abb. 10. Temperaturverteilung eines grün-weiss panaschierten Blattes von *Abutilon hybr.* Mit — ist angegeben, dass die Temperatur niedriger ist als die Lufttemperatur, mit +, dass die Temperatur höher liegt als diese. Die schraffierten (grünen) Felder sind niedriger temperiert als die nichtschafriften (weissen). Verkleinerung $\frac{2}{3}$.

zimmers konnte höchstens den vorliegend festgestellten Effekt schwächen, ihn auf keinen Fall umkehren. Durch die Untersuchung von K ü m m l e r (1922) ist zudem festgestellt worden, dass die Stomata der grünen Felder relativ viel stärker geöffnet sind als die der weissen. Dass durch

die grössere Stomataapertur gesteigerte Transpiration sich ergeben kann, ist einleuchtend. Für die Annahme, dass der Dampfdruck in den chlorophyllosen Geweben ein geringerer sein soll, als in den grünen, jene also in einem relativen „incipient drying“ verharren, ist zunächst kein zwingender Grund vorhanden. Weitere Untersuchungen dieser Art muss der Gegenstand künftiger Untersuchungen sein.

D. Versuche in bewegter Luft.

Die Verdunstung von Flächen mittlerer Blattgrösse in bewegter Luft betrachtet man vorteilhaft unter der Vorstellung der Luftabsättigung mit Wasserdampf von der Luv- zur Leeseite. Mit Hilfe dieser Vorstellung liessen sich die Zusammenhänge zwischen Absättigungsabfall,

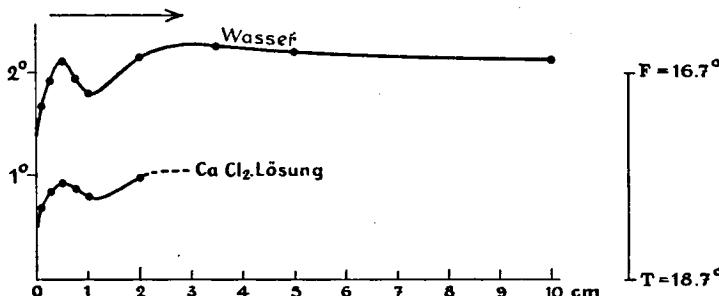


Abb. 11. Temperaturverlauf längs Luv-Lee bei einem 20 cm langen, 12 cm breiten Pappstück in bewegter Luft, wobei der Wind in der Richtung des Pfeiles über die Langseite der Fläche strich. Durch die Tränkung der Pappstücke mit einer konzentrierten CaCl_2 -Lösung wird der Wasserdampfaustausch herabgesetzt, was sich hier in einer schwächeren Abkühlung ausdrückt gegenüber des wasserdurchtränkten Stücks.

Dampfdruckpotential und Windgeschwindigkeit erkennen (Gallenkamp 1917, 1919, Jeffreys 1918, Sierp und Seybold 1927, Seybold 1927, 1929). Die Abkühlungszunahme, die mit der Absättigungszunahme in Zusammen-

hang steht, zu ermitteln, war nunmehr die Aufgabe, nachdem in allen Untersuchungen sich einwandfrei feststellen liess, dass die Luvseite sich durch stärkere Verdunstung auszeichnet. In Abb. 11—14 sind die Kurvenbilder der Temperaturverteilung längs Luv-Lee von verdunstenden Pappstücken verschiedener Ausmasse abgebildet. Die Windrichtung ist durch die Richtung der Pfeile angegeben. Es ist nunmehr ganz auffallend, dass die in der Strecke 0—0.5 cm (von der Luvseite aus gerechnet) stetig zunehmende Abkühlung mit einem Wendepunkt wieder abzufallen anfängt, um nach einem 2. Wendepunkt (bei ca 1 cm)

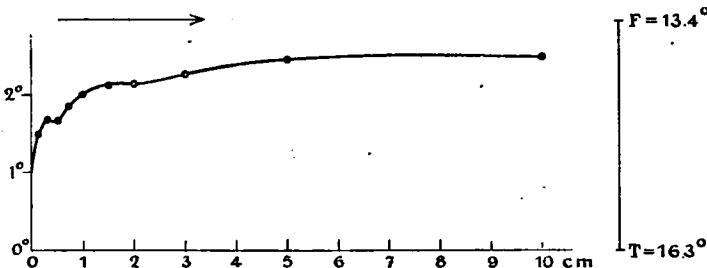


Abb. 12. Wiederholung des Versuches Abb. 11. In diesem Versuch ist ein 5 cm breites Stück der Luvseite paraffiniert worden, um etwaige Turbulenzbildung des Randes zu umgehen.

wieder zu steigen. Der Versuch der Abb. 11 konnte den Gedanken nahelegen, dass diese unstetige Abkühlungszunahme Luv-Lee durch Turbulenzen bedingt sei, die vielleicht durch den Rand des Pappstückes ausgelöst werden. Dies ist jedoch nicht der Fall. Ein Teil der Pappstücke wurde auf der Oberseite luvseitig paraffiniert, so dass die eigentliche Luvseite der Wasserabsättigung erst ca. 5 cm von dem vorderen Rand in der Windrichtung, zu liegen kam. (Abb. 12—13). Die Ausbildung der Wendepunkte ist zudem nicht immer vorhanden, vielmehr kann die Kurve nur geringen unstetigen Verlauf zeigen. Abb. 14. Eine Erklärung des Kurvenverlaufes ergibt sich aus der

Vorstellung des Energieaustausches, die wir bereits S. 11 für unbewegte Luft herangezogen haben. Die Temperatur eines verdunstenden Systems ist bekanntlich die Resultante zweier Prozesse (s. Psychrometertheorie), die bis zu einem

gewissen Grade unabhängig von einander verlaufen, und bei der Analyse getrennt betrachtet werden können. Durch die Verdunstung wird dem verdunstenden System Wärmeenergie entzogen, was sich in einer Abkühlung des Systems ausdrückt. Die Abkühlungstemperatur

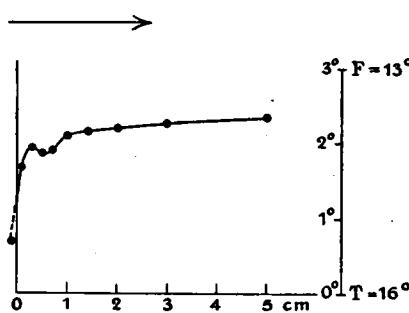


Abb. 13. Wiederholung des Versuches Abb. 12.

längs Luv-Lee lässt sich somit in einer dem Energieverbrauch äquivalenten Temperaturkurve darstellen. Durch die Dampfabsättigung längs Luv-Lee nimmt die leeseitige Verdunstung einen konstanten Wert an. Absolute Höhe und Beginn der konstanten Verdunstung hängt von der Grösse des Systems, der Windgeschwindigkeit, dem Dampfdruckpotential System/Aussenluft ab (Seybold 1927). In Abb. 15 ist diese Kurve der Verdunstungsabkühlung längs Luv-Lee durch die Linie \dots dargestellt. Der zweite Prozess, der die Temperatur des Verdunstungssystems mitbestimmt ist die Energiezufuhr, die im vorliegenden Falle durch die direkt über die Verdunstungsfläche streichende Luft gegeben ist.

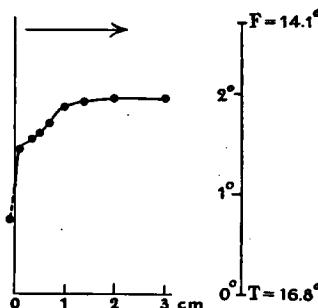


Abb. 14. Wiederholung des Versuches Abb. 12 u. 13.

Dass diese Zufuhr an der Luvseite sehr erheblich ist, zeigt sich in den Abb. 11—14, wobei die Abkühlungskurven trotz der relativ stärksten luvseitigen Verdunstung, hier den Minimalwert aufzeigen. Die Energiezufuhr lässt sich ebenfalls in einer der Energie äquivalenten Temperaturkurve wiedergeben. (Abb. 15 ——). Nach der Leeseite nimmt die Energiezufuhr ab, weil einerseits die Temperatur der systemnahen Luftschicht sich der des Verdunstungssystems nähert und weil andererseits nach der Leeseite die Verdunstung geringer wird, so dass dabei weniger Energie zur Kompensation der Verdunstungsabkühlung verbraucht wird. Die Wärmeenergiezufuhr erreicht demnach einen konstanten Wert (mutatis mutandis wird die entsprechende Temperaturkurve parallel der Abszisse), es entsteht ein Gleichgewicht zwischen der Energiezufuhr der vom System entfernten Luftschichten und der Energieabgabe der systemnahen Luftschicht. Aus der Summation der „Abkühlungskurve“ und der „Kurve der Wärmeenergiezufuhr“, ergibt sich eine Temperaturverteilung des verdunstenden Systems, wie durch die Kurve — angegeben ist. Die empirischen Kurven

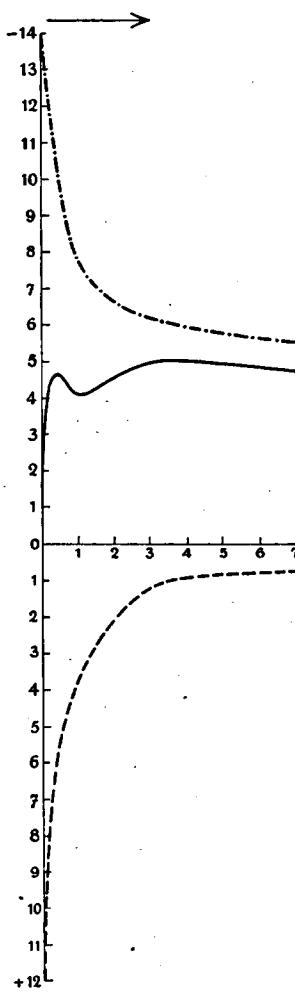


Abb. 15. Theoretische Analyse der Kurven: Abb. 11—14. Die Linie —— stellt die Kurve der Abkühlung längs Luv Lee, die Linie —— die Kurve der Energie zufuhr längs Luv-Lee dar. Der Pfeil gibt die Windrichtung an. Die Kurve — ist die Kompensationskurve der Abkühlungskurve und Energiezufuhrkurve. s. Text.

der Abb. 11, 12 und 13 lassen durch diese Annahme eine einfache Erklärung zu. Wenn die beiden Kurven eine andere Lage im Koordinatensystem haben, so kommt eine Kurve zustande, die ohne deutlich ausgeprägte Wendepunkte ist, oder die überhaupt keine solchen besitzt. Nur bei günstiger Wahl der Kurven lässt sich eine Kompensationskurve gewinnen, die den empirisch ermittelten der Abb. 11, 12 und 13 ähnlich verläuft. Wir müssen diese Kurven als ganz spezielle ansehen. Ist die Erklärung der

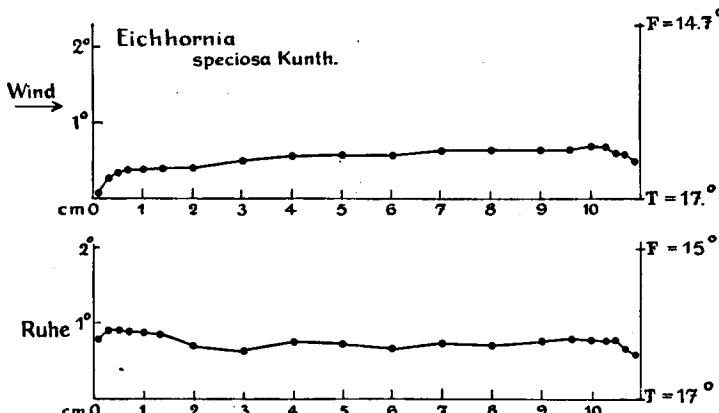


Abb. 16. Temperaturverteilung bei einem Blatt von Eichhornia spec. in bewegter und unbewegter Luft.

Kompensationskurve mit Wendepunkten, die wir bei pflanzlichen Systemen nie erhalten konnten, auch rein hypothetisch, so erweist sich die Vorstellung, dass die Temperaturkurve verdunstender Systeme im Winde sich aus zwei thermischen Austauschen zusammensetzt, auch wenn die Wendepunkte fehlen, für die Beurteilung des Energie-austausches und der Temperaturverteilung auf Blattflächen äusserst fruchtbar.

Die Messungen an Pflanzen ergaben recht wechselnde Daten (Abb. 16—19). In Abb. 16 sind die Verhältnisse

in Ruhe und Wind bei einem Blatte von *Eichhornia speciosa* dargestellt. Lässt sich in unbewegter Luft wiederum erkennen, dass die kälteste Zone vom Rande entfernt liegt, so ist dies in bewegter Luft nicht der Fall. Da die

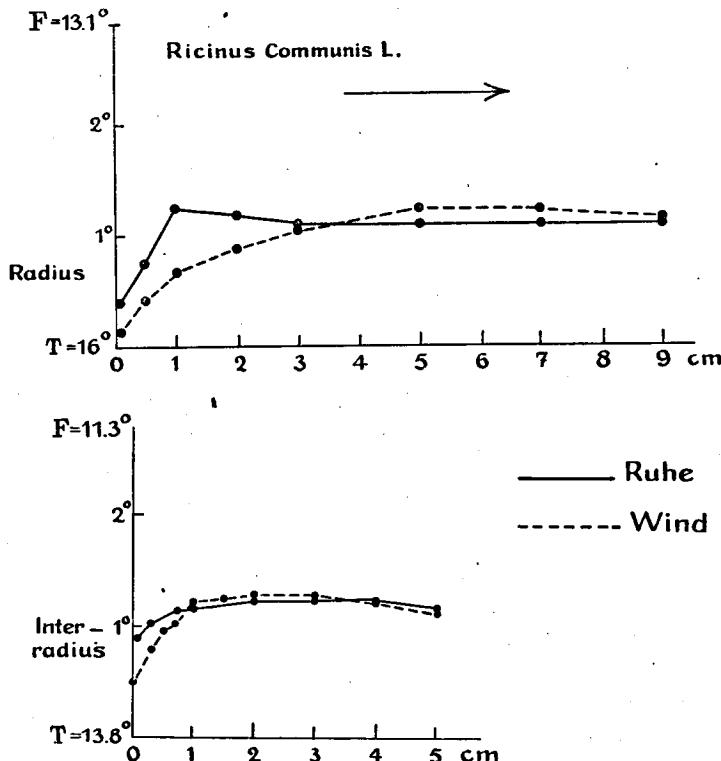


Abb. 18. Temperaturverteilung bei einem Blatt von *Ricinus zanzibarensis* in bewegter Luft. Vergl. Abb. 7 u. 8.

Transpiration selbst von Hygrophyten im Winde sehr hinter der Verdunstung einer freien Wasserfläche zurückbleibt (Seybold 1929), ist der unstete Kurvenverlauf der Temperatur (s. Abb. 15) ganz unmerklich ausgeprägt. Bei der relativ stark transpirierenden *Pistia Stratiotes*

(Abb. 17.) folgt dem Punkte stärkster Abkühlung ca 1.6 cm hinter der Luvseite ein Temperaturanstieg. Die Kurve in unbewegter Luft steht mit andern Befunden in Einklang. (Abb. 3—9). Messungen an andern Blättern ergaben keine

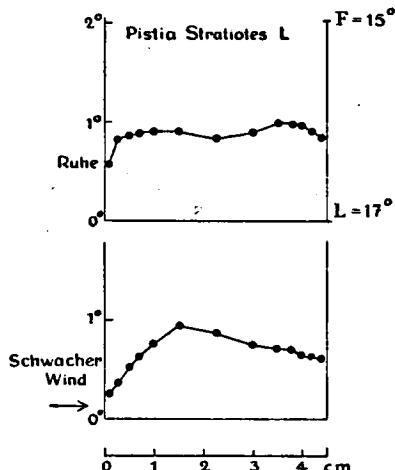


Abb. 17. Temperaturverteilung bei einem Blatt von *Pistia Stratiotes* in unbewegter und bewegter Luft.

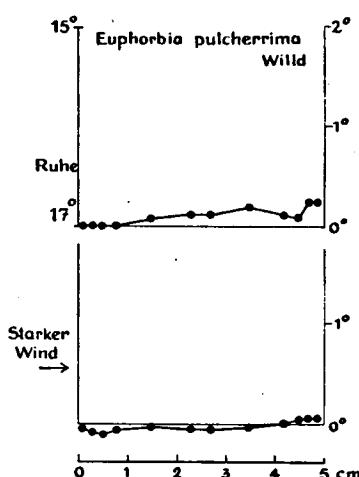


Abb. 19. Temperaturverteilung bei einem Blatt von *Euphorbia pulcherrima* in unbewegter und Luft in bewegter. Vergl. Abb. 3.

andern Daten. Jedenfalls korrespondiert bei Verdunstungen im Winde die Zone stärkster Verdunstung nicht mit dem relativ niedrigsten Temperaturpunkt, vielmehr liegt dieser von der Luvseite abgerückt.

E. Schlussbetrachtung.

Die bisherigen Messungen ergaben so ziemlich alle, dass die Blatttemperaturen am Rande gegenüber der Blattmitte verschieden sind, wobei durchaus kein kontinuierlicher Temperaturverlauf von der Mitte zum Rande festzustellen war. Die Blätter sind also mit vollem Recht als heterokalisch zu bezeichnen. Die Verschiedenheit der Tempe-

ratur lässt sich in unbewegter Luft durch die relativ stärkere Randfeldverdunstung erklären, wobei allerdings die Abkühlungstemperatur durch den Energiezufluss in verschiedenem Masse kompensiert werden kann, so dass die „Isotherme“ niedrigster Temperatur nicht mit dem Blattrand zusammenfällt. In bewegter Luft nimmt die Verdunstung von der Luv- nach der Leeseite ab, so dass die Abkühlung an der Leeseite geringer sein muss als an der Luvseite. Ergaben nun die Messungen, dass auch in bewegter Luft kein kontinuierlicher Temperaturabfall von Luv nach Lee festzustellen ist, so lässt sich dieses Verhalten durch die Energiezufuhr erklären, die durch die bewegte Luft besonders an der Luvseite erfolgt. Den vorliegenden Messungen nach zu urteilen, waren überhaupt nur heterokalorische Blätter vorhanden, es fragt sich aber nun, ob das Bestehen von *isokalorischen* Blättern überhaupt unmöglich ist.

Vorausgeschickt werden muss, dass bei dem Wechsel der äusseren Bedingungen, welche für den Temperaturzustand der transpirierenden Blätter massgebend sind, die „Isothermen“ eines Blattes nicht fixiert sind, vielmehr dieselben sich verschieben können, abgesehen von den Veränderungen der Temperaturverteilung, die durch den Wechsel von unbewegter und bewegter Luft bedingt sein können. Man wird daher in manchen Fällen von einem iso- und heterokalorischen *Zustand* eines Transpirationssystems sprechen können, wenn dieser Begriff sinngemäss der Fragestellung ist. Der isokalorische Zustand eines heterokalorischen Blattes ist beispielshalber erreicht, wenn die Transpiration des Blattes 0 ist, Licht und Prozesse mit + oder — Wärmetonung das Blatt nicht über oder untertemperieren. Dieser Frage kann hier nicht weiter nachgegangen werden; sie bildet bereits den Gegenstand einer weiteren Untersuchung. Das hier vorliegende Problem: *Grösse* und *Form* der transpirierenden Systeme als Funktionen

der Temperaturverteilung, muss vielmehr jener Untersuchung vorausgehen.

Wie nun für die Verdunstungsphysik die Größenordnung der Fläche von Bedeutung ist, (es sei nur noch einmal an die Verdunstungszustände von Flächen mittlerer Blattgrösse und an die Verdunstungszustände kleinster Poren erinnert!), so auch für die Analyse des thermischen Austausches. Liessen sich bei der Größenordnung der Flächen, wie sie für die vorliegenden Untersuchung herangezogen wurden, thermische Unterschiede zwischen Blattrand und Mitte feststellen, so müssen diese verschwinden, wenn Rand und Mitte nahe zusammenrücken, was in Wirklichkeit sich in einer Verschmälerung der Blattlamina ausdrückt. Die Versuchsbedingungen waren leider nicht so günstig, die Temperaturen kleiner Blattflächen auszumessen, da die Konvektionen hier besonders stark ins Gewicht fallen. Aber ohne Spekulation lässt sich auf Grund der vorliegenden Versuche angeben, dass bei einem Blattdurchmesser von 0.5 cm die Unterschiede in der Temperatur von Blattrand- und Mitte verschwinden werden. Ericoide und linoide Blätter sind sicherlich isokalorisch. Bei den graminoiden Blättern mit grosser Längsausdehnung ist aber ein Temperaturunterschied zwischen Blattbasis und Blattspitze sehr wohl möglich, was Miller und Saunders (1923) auch bereits feststellen konnten. Die Isokalorität ist aber bei stark differenzierten Blättern beispielshalber bei den Blättern von *Peucedanum officinale* und *Anethum graveolens* wahrscheinlich auch vorhanden. Das Formproblem ist mit der Verdunstungsanalyse wie mit dem thermischen Austausch aufs engste verknüpft, so dass die vorliegende Untersuchung zur Einleitung weiterer fruchtbarer Untersuchungen dienen kann, die sich mit dem Problem der physiologischen Funktionen pflanzlicher Gestaltung befassen.

Die vorliegende Untersuchung wurde in der Zeit vom

Juni—September 1928 im Botanischen Laboratorium der Reichsuniversität *Utrecht* ausgeführt. Dem Direktor, Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went möchten wir auch an dieser Stelle für sein grosses Interesse an dem Problem und für seine wohlwollende Förderung der Untersuchung ergebenst danken.

Der erstgenannte Verfasser schuldet ausserdem noch grössten Dank dem *International Education Board*, welches ihm den Aufenthalt in *Utrecht* ermöglichte.

Literaturverzeichnis.

Brown, H. and Escombe, F., Researches on some of the Physiological Processes of Green Leaves. Proc. of the Roy. Soc. of London Ser. B. Bd. 76, S. 29. 1905.

Brown, H. and Wilson, W. E., On the Thermal Emissivity of a Green Leaf in Still and Moving air. Ebenda B. Bd. 76, S. 122. 1905.

Darwin, Francis, Observations on stomata. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B. Bd. 190, S. 531. 1898. — On a self-recording method applied tot the movements of stomata. Botan. Gaz. Bd. 81, S. 37. 1904.

Gallenkamp, W., Über den Zusammenhang von Windgeschwindigkeit und Verdunstung. Meteorolog. Zeitschr. Bd. 34. 1917. — Versuche über den Zusammenhang von Verdunstungsmenge und Grösze der verdunstenden Flächen. Ebenda Bd. 36. 1919.

Jeffreys, H., Some problems of evaporation. Philos. Mag. Ser. 6, Bd. 35, S. 270. 1918.

Kümmeler, A., Über die Funktion der Spaltöffnungen weissbunter Blätter. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 61, 1922, p. 610.

Miller, E. C. and Saunders, A. R., Some observations on the température of the leaves of crop plants. Journ. of agricult. Research Bd. 26, S. 15. 1923.

Pallich, J. v., Über die Verdunstung aus einem offenen kreisförmigen Bekken. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. II a Bd. 106, S. 384. 1907.

Seybold, A., Qualitativ-kinematische Betrachtung über die Transpiration- und Diffusionsverhältnisse von Flächen mittlerer Blattgrösze. Planta (Berl.) Bd. 4, S. 788. 1927. — Die physikalische Komponente der pflanzlichen

Transpiration. Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftl. Botanik. Springer Berlin 1929. Bd. 2.

Sierp, H. und Seybold, A., Untersuchungen zur Physik der Transpiration. *Planta (Berl.)* Bd. 3, S. 115. 1927. — Kann die Transpiration aus einem multiperforaten Septum die einer gleich groszen Wasserfläche erreichen? Ebenda Bd. 5, S. 616. 1928.

Shreve, E. B., The daily march of transpiration in a desert persenial. *Carn. Inst. Publ. Washington* 1914, No. 194. — The role of temperature in the determination of the transpiring power of leaves by hygrometric paper. *Plant world* Bd. 22, S. 172. 1919. — A thermoelectrical method for the determination of leaf temperature. Ebenda Bd. 22, S. 100. 1919.