

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

# Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen und die chemische Zusammensetzung der durchgesogenen Luft in ihrer Abhängigkeit von physikalischen und physiologischen Faktoren.

Von **Gerhard Lindner.**

## I. Physikalischer Teil.

### Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen.

#### Einleitung.

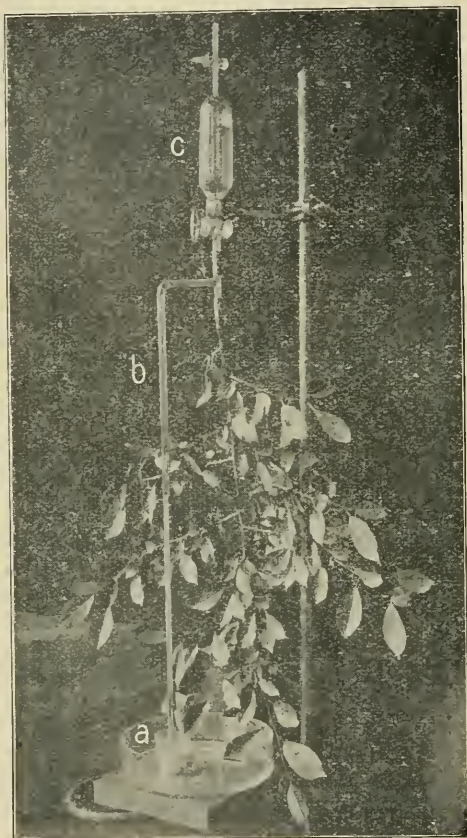
**M**it dem alten und trotz einer großen Fülle von Untersuchungen immer noch nicht geklärten Problem der Wasserbewegung in den Leitbahnen der höheren Pflanzen hängt anscheinend eng die Frage nach der Gasbewegung in ihnen zusammen. Man weiß, daß in den Gefäßen Gas vorhanden ist und unter niedrigerem Druck steht als außerhalb der Pflanze. Es lag nahe, diese Tatsachen in kausalen Zusammenhang mit der Wassersaugung durch die transpirierenden Blattflächen zu bringen. Wollte man aber in dieser Richtung über allgemeine Vermutungen herauskommen, so waren sehr eingehende Ermittlungen über den Grad und die Dauer der Luftverdünnung in den Leitungsbahnen, ferner über ihr Zustandekommen und die Gaswege im Pflanzenkörper überhaupt unerlässlich. Zahlreiche Untersuchungen, besonders in den letzten Jahrzehnten, beschäftigten sich mit diesen Fragen, und doch kann man nicht sagen, daß jetzt auch nur über die wichtigsten Punkte volle Klarheit herrschte. Vielmehr enthält die Spezialliteratur noch eine Menge inkongruenter, ja einander anscheinend ausschließender Angaben, so daß die Übersicht über den Stand des Problems recht erschwert ist.

#### Orientierungsversuche.

Bei meinen eigenen Untersuchungen über die Gasbewegung in dikotylen Pflanzen ging ich von folgendem Experimente aus. Verbindet man einen beblätterten Sproß luftdicht mit einem wassergefüllten Glasrohr, das mit seinem unteren Ende in Quecksilber taucht, so steigt dieses in dem Rohr in die Höhe, und zwar anfangs in demselben Maße, als der transpirierende Zweig Wasser verbraucht. Bei einer bestimmten

AUG 7 - 1923

Höhe der Quecksilbersäule treten aus der Schnittfläche Luftblasen aus. Das Quecksilber steigt noch eine Zeitlang weiter, wenn auch mit abnehmender Geschwindigkeit, während der Gasaustritt beständig zu-



Figur 1. Apparat zum Sammeln des aus der Schnittfläche tretenden Gases.

a. Quecksilbergefaß, b. Steigrohr, c. Sammelzylinder für das abgeschiedene Gas.

nimmt. Nach Erreichung einer Maximalhöhe sinkt das Quecksilber wieder. Zu diesen Versuchen verwendete ich einen Apparat (Fig. 1), der das Auffangen und Ansammeln der ausgetretenen Gasmengen zwecks späterer Analyse gestattete. Die Größe der angewendeten Saugung wurde durch die Höhe der Quecksilbersäule in Zentimetern gemessen, vermehrt um die darauf lagernde Wassersäule, deren Höhe durch 13,5, das spezifische Gewicht des Quecksilbers, dividiert werden muß. Die Wassersäule wurde nur bis zur Schnittfläche des Zweiges gerechnet, wovon noch die Höhe des Gassammelrohrs abgezogen wurde.

Ein Bild von dem Verlauf der Versuche geben uns die Tabellen 1—5 (Seite 3—6).

Das in den vorliegenden Tabellen dargelegte Steigen und Fallen des Quecksilbers geht aus dem Widerstreit zweier einander entgegenwirkender Ursachen hervor. Durch die transpiratorische Saugung wird

das Quecksilber gehoben, das seinerseits auf den Querschnitt des Zweiges eine Saugwirkung ausübt, die sich in das Gefäßinnere fortpflanzt und den Gasaustritt veranlaßt, der die durch Transpiration erzeugte negative Spannung auszugleichen sucht. Solange die Wasseraufnahme an Intensität den Gasaustritt überwiegt, steigt das Quecksilber. Im Stadium des Maximalstandes der Quecksilbersäule ist das Volumen des aufgesogenen Wassers gleich dem Volumen des ausgeschiedenen Gases von einer durch die Höhe der Quecksilbersäule angegebenen Spannung. Tritt mehr Gas aus, als Wasser verbraucht

1. *Cotoneaster integerrima*

7. VIII. 1912. 21<sup>0</sup> C. Zweig am 8. VIII. 11<sup>h</sup> um 15 cm verkürzt,  
11<sup>20</sup> neu angesetzt.

| Zeit                | Hg in cm | Differenz<br>pro 10 Min. | Zeit                | Hg in cm | Differenz<br>pro 10 Min. |
|---------------------|----------|--------------------------|---------------------|----------|--------------------------|
| a) 12 <sup>05</sup> | 0        |                          | b) 11 <sup>20</sup> | 0        |                          |
| 12 <sup>10</sup>    | 1        | 2                        | 11 <sup>30</sup>    | 1        | 1                        |
| 12 <sup>20</sup>    | 3        | 2                        | 12                  | 4,6      | 1,2                      |
| 12 <sup>30</sup>    | 5,2      | 2,2                      | 12 <sup>30</sup> *) | 8,2      | 1,2 Gasaustritt          |
| 12 <sup>40</sup>    | 7,4      | 2,2                      | 12 <sup>50</sup>    | 10,4     | 1,1                      |
| 12 <sup>50</sup>    | 9,6      | 2,2                      | 1                   | 11,4     | 1                        |
| 1                   | 12       | 2,4                      | 1 <sup>10</sup>     | 12,3     | 0,9                      |
| 1 <sup>10</sup> *)  | 14,7     | 2,7                      | 1 <sup>20</sup>     | 13       | 0,7                      |
| 1 <sup>20</sup>     | 17,3     | 2,6                      | 1 <sup>30</sup>     | 13,6     | 0,6                      |
| 1 <sup>30</sup>     | 19,7     | 2,4                      | 3 <sup>20</sup>     | 18       | 0,4                      |
| 1 <sup>40</sup>     | 22       | 2,3                      | 4                   | 18,8     | 0,2                      |
| 1 <sup>50</sup>     | 24,2     | 2,2                      | 4 <sup>20</sup>     | 18,9     | 0,1                      |
| 2                   | 26       | 1,8                      | 4 <sup>30</sup>     | 18,9     | 0                        |
| 2 <sup>10</sup>     | 27,6     | 1,6                      | 4 <sup>50</sup>     | 18,7     | —0,1                     |
| 2 <sup>25</sup>     | 29,4     | 1,2                      |                     |          |                          |
| 2 <sup>30</sup>     | 29,5     | 0,2                      |                     |          |                          |
| 2 <sup>40</sup>     | 28       | —1,5                     |                     |          |                          |
| 2 <sup>50</sup>     | 26       | —2                       |                     |          |                          |
| 3                   | 24,3     | —1,7                     |                     |          |                          |
| 3 <sup>10</sup>     | 22,7     | —1,6                     |                     |          |                          |
| 3 <sup>15</sup>     | 22       | —1,4                     |                     |          |                          |
| 3 <sup>25</sup>     | 20,9     | —1,1                     |                     |          |                          |
| 3 <sup>40</sup>     | 19,6     | —0,9                     |                     |          |                          |
| 5 <sup>10</sup>     | 12,4     | —0,8                     |                     |          |                          |

\*) 12<sup>30</sup> kontinuierlicher Gasstrom.

\*) Um 1<sup>10</sup> Beginn des kontinuierlichen Gasaustritts.

wird, so muß das Quecksilber sinken. So kann denn unter Berücksichtigung der jeweiligen Höhe der absperrenden Quecksilbersäule die Menge des absorbierten Wassers durch das Volumen des ausgeschiedenen Gases von der betreffenden Spannung direkt gemessen werden. Es hatte beispielsweise bei Aesculus das gesammelte Gas bei Atmosphärendruck ein Volumen von 74 ccm, bei einer Spannung von 38 cm ein Volumen von  $\frac{74 \cdot 76}{38} = 148$  ccm. Die Menge des absorbierten Wassers war gleich diesem Volumen, vermehrt um das des gehobenen Quecksilbers, betrug also  $148 + 13 = 161$  ccm. Bei Prunus betrug das gesammelte Gas bei 760 mm Druck 76,6 ccm; bei  $760 - 350 = 410$  mm Druck  $\frac{766 \cdot 76}{41} = 145,5$  ccm. Es wurden also  $145,5 + 12 = 157,5$  ccm H<sub>2</sub>O absorbiert.

2. *Prunus eminens*.

Starkverästelter Zweig. 27. IV. 2 h.

| Zelt            | Hg in cm | Differenz pro 5 Min. |
|-----------------|----------|----------------------|
| 2 <sup>25</sup> | 0        |                      |
| 2 <sup>30</sup> | 3,5      | 3,5                  |
| 2 <sup>32</sup> | 5        | 3,75                 |
| 2 <sup>35</sup> | 6,5      | 3                    |
| 2 <sup>40</sup> | 9        | 2,5                  |
| 2 <sup>45</sup> | 11       | 2                    |
| .               | .        | .                    |
| .               | .        | .                    |
| .               | .        | .                    |
| 4               | 40       | 1,93                 |
| 4 <sup>40</sup> | 44       | 0,5                  |
| 5 <sup>05</sup> | 44,5     | 0,1                  |
| 5 <sup>10</sup> | 44,5     | 0                    |
| 6               | 43,7     | —0,08                |
| 6 <sup>10</sup> | 43,5     | —0,1                 |

} Wenige Bläschen aus mehreren Gefäßen.

} Maximalstand 1 Stunde lang.

28. IX.

|                  |      |       |
|------------------|------|-------|
| 11 <sup>30</sup> | 35,5 | —0,04 |
| 12               | 35   | —0,08 |

In 22 St. 76,6 ccm Gas.  $H_2O$ -Vol. =  $\frac{7,66 : 760}{760 - 350} = \frac{766 \cdot 76}{41} = 145,5$  ccm.  
 $145,5 + 12 = 157,5$  ccm  $H_2O$ .

In 22 St. 157,5 ccm  $H_2O$  absorbiert und 76,6 ccm Gas gesammelt.

In den vorliegenden Versuchen mußte natürlich das Quecksilber verschieden rasch steigen und fallen je nach den gerade herrschenden Transpirationsverhältnissen, der Resistenz der Blätter, Art und Lage der trachealen Elemente, Weite und Inhalt der Gefäße, sowie anderen individuellen Verschiedenheiten der benutzten Zweige. Anfangs steigt immer das Quecksilber mit wachsender Geschwindigkeit bis zu Beginn des Gasaustritts, worauf die Zuwachsgeschwindigkeit bis auf Null sinkt. Der Maximalstand ist je nach den äußeren Umständen und individuellen Verschiedenheiten von variabler Dauer. So schwankt bei *Aesculus* das Quecksilberniveau am 14. VII. von 9–7 h nur zwischen 62–64 cm. Hier herrscht also 10 Stunden hindurch ein statisches Gleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und Gasabscheidung. Bei anderen Zweigen sinkt dagegen das Hg sofort nach Erreichung des Maximalstandes, und zwar im allgemeinen mit abnehmender Geschwindigkeit; nur bei Beginn kommen Unregelmäßigkeiten zustande. Nachts fällt das Quecksilber rascher als am Tage infolge mangelnder Transpiration, die sonst eine retardierende Wirkung auf das Sinken

## 3. Aesculus Hippocastanum.

a) Mittelgroßer Zweig,  
angesetzt 14. VII. 3 h.b) Fortsetzung.  
17. VII. 2 h.

| Zeit          | Hg<br>in cm | Differenz<br>pro Stunde | Zeit          | Hg<br>in cm | Differenz<br>pro Stunde |
|---------------|-------------|-------------------------|---------------|-------------|-------------------------|
| 14. VII. 3 h  | 0           |                         | 17. VII. 2 h  | 37          |                         |
| 4             | 12          | 12                      | 18. VII. 9    | 48          | +0,58                   |
| 5             | 22          | 10                      | 2             | 47          | -0,2                    |
| .             | .           | .                       | 19. VII. 11 h | 31          | -0,76 nachts.           |
| .             | .           | .                       | 2             | 29          | -0,66                   |
| .             | .           | .                       | 6             | 27          | -0,5                    |
| 15. VII. 9 h  | 63          | 2,6                     | 20. VII. 1    | 19          | -0,4                    |
| 2             | 64          | 0,2                     | 21. VII. 12 h | 5           | -0,6                    |
| 7             | 62          | -0,4                    |               |             |                         |
| 16. VII. 9 h  | 53          | -0,64 nachts.           |               |             |                         |
| 2             | 51          | -0,4                    |               |             |                         |
| 5             | 50          | -0,3                    |               |             |                         |
| 17. VII. 12 h | 38          | -0,6 nachts.            |               |             |                         |

Vom 17. VII. 2 h bis 21. VII.  
in 4 Tagen 71,4 ccm Gas und  
ungefähr ebensoviel H<sub>2</sub>O.

Vom 14. VII. 3 bis 17. VII. 12;  
in 69 St. 74 ccm Gas und  $\frac{74 \cdot 760}{760-380}$   
 $+ 13 = \frac{74 \cdot 76}{38} + 13 = 148 + 13$   
 $= 161 \text{ ccm H}_2\text{O}.$

Obwohl schon bei Hg = 22 cm Gas austritt, so steigt doch das Hg  
in 16 St. von 22 auf 63 cm und bleibt dann 10 St. konstant.

des Quecksilbers ausübt. Dieses geht bei allen Versuchen bedeutend  
langsamer von statten als der Aufstieg. So steigt bei Aesculus das Hg  
in 18 St. 63 cm und fällt in 46 St. 64 — 38 = 26 cm und vom 18. VII.  
9 früh bis 21. VII. 12 mittags, also in 75 St., 48 — 5 = 43 cm. Das Hg  
steigt mithin bei diesem Versuch pro Stunde  $\frac{63}{18} = \frac{7}{2} = 3,5$  cm und  
sinkt  $\frac{27}{46} = 0,6$  und  $\frac{43}{75} = 0,57$  cm.

Wie die Tabellen zeigen, sind Beginn und Intensität des Gas-  
austritts sehr variabel, nicht bloß bei verschiedenen Zweigen, sondern  
auch bei demselben in aufeinanderfolgenden Versuchen. Dies ist ein  
Zeichen, daß der Luftaustritt nicht nur von der Stärke der Saugung  
abhängig ist. Mithin sind zur Untersuchung der den Gasaustritt be-  
stimmenden Bedingungen Versuche mit künstlich zu regulierender  
Saugung notwendig.

Was aber obigen Versuchen größeres Interesse verleiht, ist die  
aus ihnen resultierende Tatsache, daß nicht nur Stunden, sondern oft  
viele Tage hindurch Wasser aufgesogen wurde, während gleichzeitig

**4. Corylus avellana.**

Großer, stark verzweigter Sproß.

1. IX. 1912.

Trüber, aber trockener Tag,  
Zimmertemperatur 18° C.

| Zeit             | Hg<br>in cm | Differenz pro 10 Min. |
|------------------|-------------|-----------------------|
| 11 <sup>10</sup> | 0           |                       |
| 11 <sup>20</sup> | 2           | 2                     |
| 11 <sup>25</sup> | 3           | 2                     |
| 11 <sup>40</sup> | 7,6         | 3                     |
| 11 <sup>50</sup> | 11          | 3,4                   |
| 12               | 14          | 3                     |
| 12 <sup>10</sup> | 15          | 1                     |
| 12 <sup>20</sup> | 14,7        | —0,3                  |
| 12 <sup>30</sup> | 14,2        | —0,5                  |
| 12 <sup>50</sup> | 13,4        | —0,4                  |
| 1                | 13          | —0,4                  |
| 1 <sup>30</sup>  | 12          | —0,3                  |
| 2                | 11,4        | —0,2                  |

} Beginn des Gas-  
 austritts.  
 } Starke Gas-  
 abscheidung  
 } Maximalstand.

**5. Cotoneaster.**

Reich verästelter Zweig

10. IX. 2 h.

| Zeit            | Hg<br>in cm | Differenz pro 10 Min. |
|-----------------|-------------|-----------------------|
| 2 h             | 0           |                       |
| 2 <sup>30</sup> | 3           | 1                     |
| 4 <sup>30</sup> | 30,5        | 2,3                   |
| 5               | 32          | 0,5                   |
| 5 <sup>10</sup> | 32,4        | 0,4                   |
| 5 <sup>30</sup> | 32,8        | 0,2                   |
| 5 <sup>40</sup> | 32,9        | 0,1                   |
| 5 <sup>45</sup> | 32,9        | 0                     |
| 6               | 32,7        | —0,15                 |

11. IX.

|      |      |       |         |
|------|------|-------|---------|
| 10 h | 16,5 | —1    | nachts. |
| 2    | 11,5 | —0,2  |         |
| 6    | 7,5  | —0,16 |         |

Vom 10. IX. 2 h bis 11. IX. 6 h  
in 28 Stunden 200 ccm Gas und  
220 ccm H<sub>2</sub>O.

beständig Gas in größeren Mengen aus der Pflanze austrat. So wurden von Cotoneaster (Tab. 5) in 28 St. 200 ccm Gas ausgeschieden und 220 ccm H<sub>2</sub>O absorbiert; von Prunus eminens (Tab. 2) in 22 St. 76,6 ccm Gas und 157,5 ccm H<sub>2</sub>O; von einem andern Prunuszweige in 18 St. 100 ccm Gas und ebensoviel H<sub>2</sub>O; von Aesculus (Tab. 3) in den ersten drei Tagen 74,8 ccm Gas und 161 ccm H<sub>2</sub>O, in den vier darauf folgenden Tagen 71,4 ccm Gas und ebensoviel H<sub>2</sub>O. Es kommen also in den Zweigen zwei entgegengesetzt gerichtete Ströme, ein Wasser- und ein Luftstrom, vor. Sie werden erzeugt durch die Saugwirkungen, die einerseits von den transpirierenden Blättern, andererseits von der gehobenen Quecksilbersäule ausgehen. Letztere muß schwächer sein, da sie ja selbst nur eine Folgeerscheinung der transpiratorischen Saugung ist. Dieser Tatsache scheint aber die Richtung des Gasstromes zu widersprechen. Zu einer eingehenden Untersuchung dieser eigenartigen Verhältnisse und gleichzeitig zur Entscheidung der für die Wasserbewegung bedeutungsvollen Frage, ob Luft- und Wasserstrom unabhängig voneinander verlaufen oder aufeinander einwirken, war eine genaue Kenntnis der Bahnen erforderlich, die das durch die Pflanze gesogene Gas einschlägt. Es bestehen nun folgende

## Möglichkeiten für den Gasdurchgang.

a) Die Luft, die von den äußersten Zellen der Epidermis aus der Atmosphäre geschöpft wird oder durch Hydathoden, Spaltöffnungen und Lentizellen in die Pflanze eindringt, wird in gelöstem Zustande auf diosmotischem Wege von einer Zelle zur andern geleitet.

b) Die Luft bewegt sich vor allem in gasförmigem Zustande durch ein kommunizierendes System präformierter Hohlräume. Wir hätten es dann weniger mit einer Diffusion als mit einer Filtration zu tun. Die für eine solche Massenbewegung erforderlichen Gasbahnen können sein 1. besondere Durchlüftungsräume oder Interzellularen, 2. Wasserleitungsorgane, und zwar hauptsächlich Tracheen.

Die unter a) erwähnte Bewegungsmöglichkeit kann für sich allein nicht den überaus raschen und auffällig starken Gasaustritt, wie er in den oben angeführten und noch mehr in später zu erwähnenden Versuchen zutage tritt, erklären, da die diosmotische Bewegung viel zu langsam von statten geht. Auch die direkte Beobachtung spricht dagegen. Mittels eines Apparates, der weiter unten beschrieben wird, war es mir möglich, den Stengelquerschnitt mikroskopisch zu beobachten. Das Gas trat bei etwas stärkerer Saugung in ununterbrochenen, perl-schnurartigen Ketten hervor, und zwar in so rascher Aufeinanderfolge, daß unbedingt offene Ausführgänge, durch den Schnitt geöffnete Gefäße oder Interzellularen, vorliegen mußten. Meist war von der Seite her ein wirkliches Hervorsprühen der Bläschen zu beobachten, das oft sogar mit deutlich wahrnehmbarem Geräusch verbunden war. Dies wäre unmöglich, wenn die durchgetriebene Luft erst eine permeable Membran diosmotisch zu passieren hätte. Wohl gab es hin und wieder einzelne Stellen, wo das Gas langsam austrat, indem es sich allmählich vorwölbte und zu einer größeren Blase anschwell, die sich dann losriß. In diesen Fällen kann möglicherweise Diffusion durch eine oberflächliche permeable Membran vorliegen. Wahrscheinlich ist aber die Erscheinung darauf zurückzuführen, daß beim Anfertigen der Schnittfläche offene Ausführgänge zusammengepreßt oder verstopft worden sind. Für die letzte Erklärung spricht auch die Menge des hervorquellenden Gases. Die diosmotische Bewegung kommt in unsern Versuchen nur beim Durchgang der Luft durch die trachealen Wandungen und die Membranen in Betracht, die die offenen Bahnen von einander trennen. Auf der Seite des Überdrucks lösen sich die Gase je nach der Größe ihrer Absorptionskoeffizienten in der Imbibitionsflüssigkeit, durchqueren die Membranen, um auf der andern Seite wieder frei zu werden.

Wir haben nun zu entscheiden, in welchem Maße Interzellulargänge oder Wasserleitungsorgane bei der Massenströmung der Luft

in gasförmigem Zustande beteiligt sind. Scheit<sup>1)</sup> nimmt an, daß das unter der Luftpumpe aus Zweigen austretende Gas nur aus den Interzellularen des Holzes kommt. Er bringt aber keinen Beweis dafür, sondern folgert es nur in konsequenter Weise aus seiner Ansicht, daß in den intakten Pflanzen die Wasserleitungsbahnen vollkommen luftleer und ihre Wandungen für Luft impermeabel sind. Da nun aber diese Ansicht durch die direkte Beobachtung widerlegt wird, so ist auch die Annahme des alleinigen Gasaustritts aus den Interzellularen hinfällig. Auch auf Grund anatomischer Studien kommt man leicht zu der Einsicht, daß die an Zahl so geringen, überaus feinen Interzellularen des Holzkörpers einen so massenhaften Luftaustritt nicht ermöglichen können.

So muß denn bei meinen Versuchen mit dikotylen Holzgewächsen das durchgesogene Gas zum weitaus größten Teil aus den Gefäßen austreten, was ja auch durch die mikroskopische Beobachtung des Querschnitts, sowie durch andere, später noch zu erörternde Tatsachen bestätigt wird. Es erhebt sich nun die Frage: Wie gelangt die Luft in die Gefäße?

### **Kritik früherer experimenteller Befunde von F. v. Höhnel und E. Strasburger.**

F. v. Höhnel<sup>2)</sup> und Strasburger<sup>3)</sup> haben durch anatomische Untersuchungen gezeigt, daß die trachealen Leitungsbahnen vollkommen gegen das Interzellularsystem und lufthaltige Gewebeelemente abgeschlossen sind. Strasburger sah „nie von den trachealen Bahnen aus Tüpfel nach Interzellularen führen“. Wenn in den Lamina der Blätter „ausnahmsweise Interzellularräume direkt an ein Gefäßbündelende anstoßen“, so wird nach ihm „durch entsprechende Verdickung der trachealen Elemente oder durch Ausbildung einer zarten Cuticula an der bedrohten Stelle das Eindringen von Luft erschwert. Schon F. v. Höhnel<sup>4)</sup> wies nach, daß eine offene Kommunikation der Gefäße mit den Spaltöffnungen und Lentizellen, wie sie bis dahin allgemein angenommen worden war, nicht besteht. Nach ihm „erscheint die Vorstellung des Gefäßes als einer allseitig geschlossenen Röhre, durch deren Wandung Luft erst unter einem hohen Außendrucke in

<sup>1)</sup> Scheit, Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, XVIII, 1885, S. 473.

<sup>2)</sup> F. v. Höhnel, Einige anatomische Bemerkungen über das räumliche Verhältnis der Interzellularräume zu den Gefäßen. *Bot. Ztg.* 1879, Sp. 541.

<sup>3)</sup> E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. 1891, S. 710/11.

<sup>4)</sup> F. v. Höhnel, Beiträge zur Kenntnis der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XII, S. 47 u. ff.

größeren Mengen zu diffundieren vermag, vollkommen gerechtfertigt“ (S. 65). Über die Diffusion äußert er sich folgendermaßen: „Bei einem bestimmten negativen Drucke, von 67 cm, strömt aus den Gefäßen kontinuierlich Luft. Dies kann offenbar nur dadurch geschehen, daß bei diesem hohen negativen Druck Luft durch Diffusion von außen in großen Mengen eintritt. Es existiert daher bei den Gefäßen eine Druckgrenze, bei welcher Luft in größeren Quantitäten in die Gefäße zu diffundieren vermag“. (S. 66.) Diese Diffusionsgrenze liegt nach v. Höhnel für *Prunus Padus* bei 67 cm Hg, für *Syringa vulgaris* bei 61 cm, für *Juglans regia* bei 68 cm. Diese Angaben über die Größe des Widerstandes der Gefäßwände gegen eindringende Luft wurden von Strasburger<sup>1)</sup> bestätigt, entsprechen aber nicht den Resultaten meiner Untersuchungen. Ich habe bei zahlreichen Versuchen gefunden, daß schon bei Drucken, die weit unter der von beiden Forschern angegebenen Diffusionsgrenze liegen, aus den Gefäßen kontinuierlich Luft strömte, und zwar in Mengen, die das Volumen sämtlicher Hohlräume in den Zweigen um das Mehrfache übertrafen. Das austretende Gas mußte also von außen her in die Pflanze eingesogen worden sein. Da nun meine aus zahlreichen Experimenten auf dem Wege direkter Beobachtung gewonnenen Ergebnisse nicht im Einklang standen mit den von Strasburger und v. Höhnel angegebenen Werten für die Diffusionsgrenze, ich aber auch keinen Grund hatte, die Richtigkeit der Beobachtungen zweier so bedeutender Forscher anzuzweifeln, so suchte ich denn die Ursache dieses Widerspruchs zu ergründen. Dazu bedarf es eines Vergleichs der Versuche und ihrer Methode.

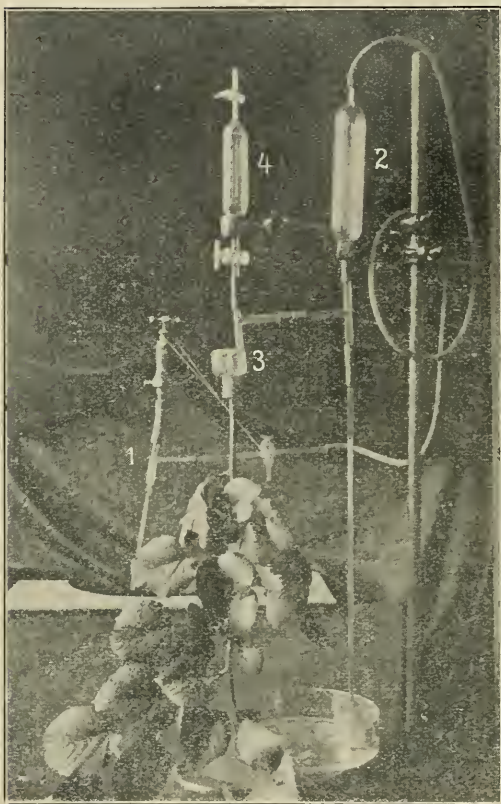
v. Höhnel<sup>2)</sup> benutzte einen dickwandigen 15 cm hohen und 5 cm weiten Zylinder, der durch eine eingekittete, von einer Glasröhre durchbohrte Korkscheibe in zwei Abteilungen zerlegt war. In die obere, die durch eine geschliffene Glasplatte abgeschlossen und teilweise mit Wasser erfüllt war, wurde durch einen seitlichen Tubus das zu untersuchende Zweigstück luftdicht eingefügt, und zwar horizontal, so daß durch die gegenüberliegende Zylinderwand die Schnittfläche beobachtet werden konnte. Der Teil des Glaszylinders unterhalb der Korkscheibe war unten offen, so daß der ganze Apparat als Rezipient auf den Teller der Luftpumpe gesetzt werden konnte.

Da mir Höhnels Versuche erst nachträglich bekannt wurden, so benutzte ich eine ganz andere Versuchsanordnung, zumal ich noch weitere Anforderungen an meinen Apparat stellte. Er besteht, wie Fig. 2 zeigt, aus 1. einer Wasserstrahl Luftpumpe, 2. einem als Rezipient dienenden Glaszylinder von 500 ccm Inhalt, der nach

<sup>1)</sup> l. c. S. 717.

<sup>2)</sup> v. Höhnel, Luft- und Saftbewegung. S. 62.

unten zu in ein 1 m langes, in Quecksilber tauchendes Steigrohr ausläuft, 3. einem als Beobachtungsrohr dienenden Glaszylinder und 4. einem Gassammelrohr mit zwei Glashähnen. Zwischen Wasser-



Figur 2. Erklärung im Text.

strahlluftpumpe und Rezipienten empfiehlt es sich einen Dreiweghahn einzuschalten, der vor dem Abstellen der Wasserleitung geschlossen wird, um das Eindringen von Wasser in den evakuierten Raum zu vermeiden. Als Beobachtungsrohr, das ich in Anlehnung an einen von Strasburger beschriebenen Apparat in einer Glashütte herstellen ließ, dient ein 3 cm hoher, 4,5 cm weiter Glaszylinder, der einem runden Tintenfassé ähnelt, von dessen Boden an einer Stelle der Peripherie ein vertikales, 8 cm langes Glasrohr ausgeht, das in halber Höhe rechtwinklig ein ebenso weites Glasrohr abgibt. Dieses ist mit dem Steigrohr des Rezipienten, das vertikale Glasrohr dagegen mit dem Gassammelzylinder mittels

Kautschuk luftdicht verbunden. Die untere, weitere Öffnung des Beobachtungsrohres wird durch einen durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch den der zu untersuchende Zweig luftdicht in den Apparat eingeführt wird, und zwar so weit, als es die mikroskopische Beobachtung der möglichst glatten Schnittfläche erfordert. Vor jedem Versuch wurde der ganze Apparat mit Ausnahme des als Vacuum dienenden Glaszylinders mit ausgekochtem Wasser gefüllt, wobei jedes Auftreten von Luftbläschen peinlichst vermieden wurde. In dem wassererfüllten Apparat ist die geringste Undichtigkeit leicht zu bemerken.

Das Beobachtungsrohr wurde etwas schräg gestellt, so daß die Gasbläschen gleich durch das Ansatzrohr in das Gassammelgefäß

gelangten und nicht erst durch Ansammlung über der Schnittfläche die Beobachtung störten. Auch muß durch geeignete Anordnung der einzelnen Teile des Apparates ein Entweichen von Gasbläschen nach dem Vacuum zu vermieden werden. Der plangeschliffene Boden des zur Aufnahme des Zweiges dienenden Glaszylinders gestattete eine weit bessere Beobachtung der Schnittfläche als bei den Versuchen v. Höhnels, wo die bildverzerrende Wirkung der gebogenen Zylinderwand stören mußte. Mit Hilfe eines stereoskopischen Mikroskops konnte ich die Schnittfläche bei 40—60facher Vergrößerung noch gut beobachten.

Ein anderer Vorteil meiner Versuchsanordnung liegt in der Möglichkeit, das austretende Gas zu sammeln und sein Normalvolumen zu bestimmen. Somit ist ein objektives Maß für die Intensität des Gasaustritts gegeben, die v. Höhnel und Strasburger nur schätzungsweise beurteilen konnten. Hierbei führt die Subjektivität des Beobachters leicht zu Irrtümern, zumal es ja bei Evakuationsversuchen fast unmöglich ist, aus dem scheinbar oft so massenhaften Austritt der Luft auf die wirklich vorhandene Gasmenge im Normalzustande zu schließen, da sich ja die Luftbläschen sofort beim Austritt, entsprechend dem im Rezipienten herrschenden Drucke, ausdehnen. Höhnel selbst weist darauf hin<sup>1)</sup>, wie gerade hierdurch so viele Forscher bei der Untersuchung dieser und ähnlicher Fragen auf ganz falsche Bahnen gelenkt worden sind, und er zeigt, wie z. B. 3 ccm Luft von Atmosphärendruck bei einem Druck von  $76 - 70 = 6$  cm Hg im Rezipienten ein Volumen von  $\frac{76 \cdot 3}{6} = 38$  ccm = 38000 cmm annehmen, denen nach Höhnel ungefähr 100 000 Bläschen entsprechen würden.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Experimente und ihrer Ergebnisse über: Es wurden immer frische, unter Wasser abgeschnittene Zweige benützt. Sie wurden, soweit sie sich im Beobachtungsrohr und Gummistopfen befanden, entrindet, damit nicht durch Vermittlung der Lentizellen Luft direkt durch die Rinde eingesogen wurde, was ja schon bei geringer Saugung geschieht. Die Zweige wurden für die Aufnahme in den Apparat unter reinem Wasser präpariert; auch beim Ansetzen des Versuchs wurde der Luftzutritt zu dem Stengelquerschnitt möglichst vermieden. Durch die Wasserstrahlluftpumpe wurde dann ein negativer Druck in dem als Vacuum dienenden Glaszylinder erzeugt. Da dieser 500 ccm Inhalt hatte, so sank selbst bei starkem Gasaustritt der negative Druck im Apparat nur sehr langsam. Nach gewisser Zeit wurde die Saugung erneuert. So war ein Arbeiten mit

---

<sup>1)</sup> l. c. S. 65.

einem bestimmten, wenn auch nicht ganz konstanten Negativdruck möglich. Um Mißverständnissen vorzubeugen, möchte ich gleich hier erwähnen, daß ich unter einer Saugung oder einem negativen Druck von  $x$  cm Hg eine Verminderung des Luftdrucks im Rezipienten auf  $76 - x$  cm verstehe. Eine Saugung von 20 cm wäre also gleichbedeutend mit einem positiven Druck von 56 cm.

Nachdem ein genügendes Gasvolumen gesammelt worden war, wurde der Versuch abgebrochen, das gewonnene Gas analysiert und der Apparat wieder mit ausgekochtem Wasser gefüllt, worauf der Versuch fortgesetzt wurde, ohne daß in der Zwischenzeit der Zweig aus dem Beobachtungsrohr entfernt worden war.

Da ich später die einzelnen, Interesse heischenden Erscheinungen noch genauer zu erörtern habe, so sehe ich davon ab, schon hier eine Schilderung einzelner Versuche zu geben. An dieser Stelle möchte ich nur einige Zahlen anführen, aus denen man ersieht, welche Gas-mengen ich bei den verschiedenen Versuchszweigen erhielt, und zwar bei Negativdrucken, die immer mehr oder weniger weit unter der von v. Höhnelt und Strasburger angegebenen Diffusionsgrenze liegen.

Tabelle.

| Vergl. Tabelle<br>am Schluß der<br>Arbeit Nr. | Name des Zweiges                           | Durch-<br>schnittliche<br>Saugung<br>in cm Hg | Dauer der<br>Saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem<br>pro t St. | Gas-Vol.<br>in cem<br>pro St. |
|-----------------------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|
|                                               |                                            | höchstens                                     |                                |                                 |                               |
| I B 1—7                                       | <i>Fagus silvatica</i>                     | 30 cm                                         | 158                            | 599                             | 3,79                          |
| III B 1—8                                     | <i>Sorbus aucuparia</i>                    | 30—10                                         | 141                            | 593                             | 4,2                           |
| IV A 1—7                                      | <i>Corylus avellana</i>                    | 50—20                                         | 97                             | 435                             | 4,48                          |
| VI A 1—10                                     | "                                          | 40—20                                         | 158                            | 784                             | 5                             |
| VI B 1—11                                     | "                                          | 40—20                                         | 154                            | 933                             | 6,05                          |
| VI B 6                                        | "                                          | 40—20                                         | 3 $\frac{1}{2}$                | 88,6                            | 25,3                          |
| " = 7                                         | "                                          | 40—30                                         | 1 $\frac{1}{4}$                | 71                              | 56,8                          |
| " = 8                                         | "                                          | 40—26                                         | 1 $\frac{3}{4}$                | 75,4                            | 43                            |
| VII A 1—10                                    | <i>Salix alba</i> $\times$ <i>fragilis</i> | 30—10                                         | 77                             | 1238                            | 16                            |
| " = 4                                         | "                                          | 30—10                                         | 5                              | 198                             | 39,6                          |
| " = 6 u. 7.                                   | "                                          | 30—20                                         | 1 $\frac{1}{2}$                | 108                             | 72                            |
| " = 10                                        | "                                          | 30—20                                         | 1 $\frac{3}{4}$                | 90,6                            | 51,77                         |
| " = 12                                        | "                                          | 50—45                                         | 1 $\frac{1}{2}$                | 56,6                            | 113,2                         |
| VII B 1—10                                    | "                                          | 50—15                                         | 126                            | 693                             | 5,5                           |
| VII C 1—12                                    | "                                          | 40—10                                         | 96                             | 1438                            | 14,9                          |
| " = 4                                         | "                                          | 30—10                                         | 4                              | 183                             | 45,7                          |
| " = 6                                         | "                                          | 30—14                                         | 1 $\frac{3}{4}$                | 92,5                            | 52,8                          |
| " = 7                                         | "                                          | 30—20                                         | 1 $\frac{1}{2}$                | 112                             | 74,7                          |
| " = 8                                         | "                                          | 40—12                                         | 3 $\frac{1}{2}$                | 156                             | 44,57                         |
| " = 10                                        | "                                          | 30—20                                         | 2                              | 108                             | 54                            |

Die Untersuchungsobjekte waren stets mehrjährige, beblätterte Zweige von mittlerer Größe.

Die in vorliegender Tabelle dargelegten Zahlen für die in der Zeiteinheit austretenden Gasvolumina stehen in schroffem Gegensatz zu der Behauptung v. Höhnels<sup>1)</sup>, daß „eine stärkere Diffusion von Außenluft in das Gefäßinnere hinein selbst bei ziemlich hohem Außen-drucke nicht stattfindet“.

v. Höhnel fand beim Aussaugen eines 15 cm langen und 1 cm dicken, unverletzten Zweigstückes, daß der bei einer Saugung von 70 cm sehr lebhafte Gasantritt aus dem Stengelquerschnitt schon bei 50 cm aufhörte, bei erneutem Saugen erst wieder bei 67 cm begann, um nun bei 51 cm aufzuhören. So stieg denn nach mehrfacher Wiederholung des Auspumpens der zur Veranlassung des Luftantritts erforderliche negative Druck ganz allmählich auf 67 cm, wo nach v. Höhnel die Diffusionsgrenze lag. Bei all seinen Versuchen operiert er mit 15—30 cm langen Zweigstücken, während ich große, beblätterte Sprosse benützte. Wenn dies auch, wie wir später sehen werden, von hoher Bedeutung für den Ausfall der Versuche ist, so wird doch dadurch, wie ich mich experimentell überzeugte, das abweichende Verhalten der Gefäße gegenüber dem Luftdurchgang nicht völlig erklärt. Der Widerspruch in den Versuchsergebnissen, der in Höhnels und meinen Experimenten in so auffallender Weise zutage tritt, kann also nur in der Verschiedenheit der angewandten Methode begründet sein.

v. Höhnel verwendet einen kleinen Rezipienten, wo also das austretende Gas sehr schnell die herrschende negative Spannung vermindern muß, was ein Eindringen von Wasser in die Gefäße an die Stelle der herausgesogenen Luft zur Folge hat. Da diese Operation mehrere Male wiederholt wird, so werden schließlich sämtliche tracheale Bahnen, sowie auch die Interzellularen mit Wasser vollständig injiziert, wodurch der schnelle Durchgang der Gase unmöglich gemacht wird, da ja an die Stelle der raschen Filtration durch offene Bahnen die überaus langsame diosmotische Bewegung treten muß. Auch der Gaseintritt in die Gefäße, der sich fast ausschließlich durch die Tüpfel vollzieht, muß, wenn diese kapillar mit Wasser verstopft sind, bedeutend erschwert werden. Treten schließlich doch noch Luftblasen in den Gefäßen auf, so entstehen Luft-Wasserketten, die, wie die Untersuchungen von Jamin, Zimmermann, Plateau u. a. gezeigt haben, einer einseitig wirkenden, bewegenden Kraft einen außerordentlichen Widerstand entgegensetzen. Hierzu gesellen sich noch die bedeutenden Hindernisse durch Verengungen der Leitungsbahnen, die das Wasser kapillar festhalten. Zeigte doch Jamin, daß ein enges Kapillarröhrchen mit 8 Verengungen selbst bei einem Druck von

<sup>1)</sup> l. c. S. 65.

zwei Atmosphären der Luft den Durchgang verwehrt. Deshalb können denn auch in den Versuchen von Strasburger und v. Höhnelt die in die Leitungsbahnen diffundierten Luftmengen nicht sofort in die Erscheinung treten.

v. Höhnelt hat selbst beobachtet, daß bei Verwendung großer Rezipienten, wo also das austretende Gas die Druckverhältnisse nicht so schnell ändern kann, „selbst bei geringeren Drucken, als von 67 cm, ein tagelanges kontinuierliches Austreten aus Holz und Rinde stattfindet“<sup>1)</sup>. Als Begründung hierfür gibt er an: „Die Schwierigkeit, den Gefäßen alle Luft zu entziehen, ist genügend zur Erklärung, warum aus denselben so lange Luft austritt. Ein zweiter Grund für dieses Verhalten der Gefäße liegt darin, daß die unter der Luftpumpe aus dem Holze austretenden Luftmengen scheinbar viel größer sind, als dies tatsächlich der Fall ist“<sup>2)</sup>. Nach Höhnelt's Ansicht entstammt folglich das tagelang austretende Gas allein der schon bei Beginn des Versuches im Stengel vorhandenen Binnenluft, ist also nicht erst von außen in die Gefäße hinein diffundiert. Durch eine längere Berechnung sucht er diese Ansicht plausibel zu machen. Gemessen hat er freilich die austretenden Luftmengen nicht. Aus meinen in Tabellen zusammengestellten Versuchsergebnissen geht aber hervor, daß unter gewissen Umständen selbst bei mäßiger Saugung in kurzer Zeit Gas-mengen aus den Gefäßen ausströmen, die an Volumen den ganzen Zweigstengel um das Mehrfache übertreffen, mithin erst durch Diffusion in die Gefäße gelangt sein können. Diese Zahlenwerte widerlegen die Ansicht v. Höhnelt's.

Noch ein anderer schwerwiegender Einwand läßt sich gegen seine Diffusionsversuche erheben. Er operiert nämlich mit Zweigstücken, die innerhalb des Rezipienten nicht entrindet sind. Die Luft kann nur durch die Lentizellen eindringen, die, wie Höhnelt selbst gezeigt hat, nicht mit den Gefäßen kommunizieren, wohl aber mit den Rindeninterzellularen, die zum Teil am Querschnitt geöffnet sind. Da nun das Gas bei seinem Durchgang durch die Pflanze natürlich die Bahnen, die die geringsten Widerstände bieten, bevorzugt, so strömt es bei mäßiger Saugung ausschließlich durch die Interzellulargänge der Rinde, die eine direkte Verbindung zwischen den außerhalb des Rezipienten befindlichen Lentizellen und den geöffneten Ausführgängen des Querschnitts vermitteln. Daher dringt die Luft bei geringer Saugung garnicht erst bis zu den weiter innen gelegenen Gefäßen vor. Das Gas muß also allein aus dem Rindenquerschnitt austreten, wie dies auch bei den Versuchen v. Höhnelt's der Fall ist. Erst bei sehr hoher Saugung, wo die rindenständigen Interzellulargänge für die Beförderung

<sup>1)</sup> l. c. S. 64.

<sup>2)</sup> l. c. S. 64/65.

der massenhaft eindringenden Luftmengen nicht mehr ausreichen, kann Luft zu den Gefäßen gelangen und die trachealen Wandungen diosmotisch passieren. Da die mit Wasser erfüllten Gefäßlumina eine Massenströmung des Gases nicht gestatten, so kann dies nur langsam und in spärlichen Mengen am Querschnitt zutage treten.

Ich weiß nicht, ob schon Strasburger den soeben erörterten Übelstand in der Versuchsanordnung v. Höhnels, der die Ergebnisse stark beeinflussen mußte, erkannt hat. Jedenfalls erwähnt er ihn in seiner Besprechung der betreffenden Experimente nicht, doch entrinde er bei der Wiederholung der Versuche die benutzten Objekte, soweit sie sich im Rezipienten befinden. Doch auch gegen Strasburgers Untersuchungsmethoden lassen sich schwerwiegende Bedenken geltend machen. Da er mit der einzigen Ausnahme von *Wistaria sinensis* nur entlaubte Zweige oder Zweigstücke verwendet, so kann die Luft nur durch die Lentizellen eintreten, die aber gerade zur Zeit der Versuche, nämlich im Dezember, für Gas schwer durchlässig sind. Auch sind zum Teil die benutzten Objekte, z. B. *Acer*, wegen der Englumigkeit ihrer Gefäße für eine Untersuchung über die Widerstandskraft trachealer Wandungen gegen Eindringen von Luft wenig geeignet, da sich ja zu dieser noch die bei engen Gefäßen besonders großen und zahlreichen Reibungswiderstände addieren, die den raschen Durchgang der Luft hemmen.

All diese Faktoren arbeiteten darauf hin, daß die für die Diffusionsgrenze gefundenen Werte zu hoch ausfielen. Aus einigen Äußerungen v. Höhnels geht auch zur Genüge hervor, daß dieser Forscher selbst Gelegenheit hatte, sich von der sehr eingeschränkten Gültigkeit der von ihm aufgestellten „Diffusionsgrenze“ zu überzeugen. So findet er<sup>1)</sup>, „daß schon bei geringeren Drucken Luft in merklichen Mengen in die Gefäße zu dringen im Stande ist“, und ferner<sup>2)</sup>: „Selbst bei Drucken von nur wenigen Zentimetern diffundierte noch Luft in die Gefäße“. Dies zeigt schon, welcher Wert der von v. Höhnel gefundenen Größe der Diffusionsgrenze beizumessen ist, zumal sie für Verhältnisse aufgestellt worden ist, wie sie in unversehrten, transpirierenden Pflanzen kaum jemals vorkommen.

Die von v. Höhnel und Strasburger benutzten, sehr kurzen Zweigstücke wurden vor dem eigentlichen Versuch durch vielstündiges, oft tagelanges Auspumpen vollkommen von der in ihnen enthaltenen Luft befreit und ganz mit Wasser injiziert. Nun sind aber bekanntlich die Leitungsbahnen, ganz abgesehen von den Interzellularen, nie ganz luftfrei, höchstens im Frühjahr, kurz vor der Knospenentfaltung. Diese Zeit kann aber für die von v. Höhnel und Strasburger erörterte Frage

<sup>1)</sup> l. c. S. 75.

<sup>2)</sup> l. c. S. 76.

gar nicht in Betracht kommen, da infolge des starken Wurzeldrucks die für eine lebhaft Diffusion nötigen Zugspannungen in den Leitungsbahnen unversehrter Pflanzen fehlen. Doch komme ich hierauf noch später zurück.

Auch gelten die Angaben der genannten Autoren nur für sehr kurze Zweigstücke, nicht für ganze Sprosse, denen ja durch Transpiration dauernd Wasser entzogen wird. Dies erklärt auch den zwischen ihren und meinen Versuchsergebnissen bestehenden Widerspruch.

## Untersuchung der für die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen maßgebenden Faktoren.

### Schwierigkeiten beim Vergleich infolge individueller Verschiedenheiten der Versuchsobjekte.

Die Untersuchung der für die Gasbewegung maßgebenden Faktoren wird besonders durch die großen, kaum zu eliminierenden, individuellen Verschiedenheiten der Untersuchungsobjekte erschwert. Ist es doch selbst bei großer Auswahl äußerst schwierig, oft sogar unmöglich, für Parallelversuche zwei Zweige zu finden, die in allen für die Gasbewegung in Betracht kommenden Punkten übereinstimmen, so z. B. in der Größe der transpirierenden Fläche, Länge und Dicke des Stengels, Zahl und Weite der Gefäße und vor allem im Luftgehalt der trachealen Elemente. Dazu gesellen sich die durch das Präparieren der Schnittfläche unter Wasser bedingten Ungleichheiten, wie z. B. Verstopfungen und Quetschungen einzelner Gefäße, wodurch die Aufnahmefähigkeit für Wasser starke Einbuße erleidet. Dies und eventuell ungleiche transpiratorische Saugung verändern den Wassergehalt der Leitungsbahnen, von dem, wie wir bald sehen werden, die Widerstandskraft der Gefäßwandung gegen eindringende Luft in hohem Maße abhängig ist. All diese Faktoren können das Endresultat beeinflussen und müssen daher bei der Interpretation der Versuche berücksichtigt werden. Dies ist auch der Grund, weshalb ich mich, um eine Tatsache sicher zu konstatieren, nie auf ein einzelnes Experiment stützen durfte.

Eine andere störende Fehlerquelle ist dadurch gegeben, daß man die Saugung längere Zeit hindurch nicht völlig auf konstanter Höhe erhalten kann, da ja das austretende Gas die vorhandene Spannung vermindert. Damit dies möglichst langsam geschieht, muß der als Vacuum dienende Glaszylinder ein großes Volumen haben. Bei Parallelversuchen wurden natürlich diese Glasbehälter gleich groß gewählt,

so daß die verschieden rasche Abnahme der Spannung im Apparat gleichzeitig ein Maßstab für die Geschwindigkeit des Gasaustritts aus gleichen Stengelquerschnitten ist. Die obere und untere Grenze des für die Dauer eines Versuchs herrschenden negativen Druckes ist in den Tabellen immer angegeben; ebenso die Gesamtmenge des durchgesogenen Gases und für eine vergleichende Betrachtung auch das pro Stunde gewonnene Gasvolumen. Da nun nachts die Spannung nicht erneuert werden kann, so muß bei den sich über eine Nacht erstreckenden Versuchen im Verhältnis zu denen von kurzer Dauer das Gasvolumen pro Stunde kleiner ausfallen, als es nach der Größe der durchschnittlichen Saugung zu erwarten ist. Mithin ist bei einer vergleichenden Betrachtung der in den Tabellen zusammengestellten Resultate auch die in Stunden angegebene Versuchsdauer zu berücksichtigen.

### **Abhängigkeit der Diffusionsgeschwindigkeit von der Größe der Saugung.**

Zur Bestimmung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Durchgangsgeschwindigkeit und Größe der Saugkraft wurden Parallelversuche mit zwei morphologisch und physiologisch möglichst gleichwertigen Zweigen derselben Spezies, eventuell desselben Baumes unter genau den gleichen Bedingungen, nur mit verschieden starker Saugung ausgeführt. Um von der individuellen Verschiedenheit der Objekte, die die Ergebnisse stark trübte, unabhängig zu sein, wurden ferner Experimente an ein und demselben Zweige mit sukzessiver Variation der zu untersuchenden Bedingung, in diesem Falle also der Spannung, angestellt. Im allgemeinen wurden auf diesem Wege bessere Resultate erzielt, vorausgesetzt, daß sich während der Dauer der vergleichenden Versuche nicht der Zustand des Zweiges wesentlich änderte. Da aber, wie wir sehen werden, die Geschwindigkeit der Luft bei ihrem Durchgang durch Pflanzen die Resultante aus verschiedenen, überaus variablen Größen darstellt, so war eine allgemein gültige Formel für ihre Abhängigkeit von der Größe der Saugkraft nicht aufzustellen. Ich konnte immer nur konstatieren, daß mit der Steigerung der Spannung das pro Stunde austretende Gasvolumen zunahm. Ich verzichte daher darauf, die einzelnen Versuche näher zu beschreiben und verweise nur auf die am Schluß der Arbeit zusammengestellten Tabellen, besonders auf Tabelle VI A und B; VII A, IX A und X.

In diesen Tabellen kann man aus aufeinander folgenden Versuchen mit verschieden hohem, negativem Druck leicht die Proportionalität zwischen Diffusionsgeschwindigkeit und Saugkraft erkennen.

## Abhängigkeit des Luftdurchganges vom Wassergehalt der Pflanzen.

### 1. Allmähliche Zunahme der Durchgangsgeschwindigkeit bei konstanter Saugung.

Öfters wiederkehrende Ausnahmen von der soeben gekennzeichneten Proportionalität, die sich besonders zu Beginn und oft auch gegen das Ende längerer Versuchsreihen bemerkbar machten, legten mir den Gedanken nahe, daß dieser Erscheinung eine von der Größe der Saugung unabhängige Periodizität in der Intensität des Gasdurchganges zugrunde liege. Diese Vermutung wurde durch einige Versuche, die an ein und demselben Zweige mit konstanter Saugung ausgeführt wurden, vollkommen bestätigt.

Der periodische Verlauf des Vorgangs tritt sehr deutlich in der graphischen Darstellung zutage, wenn man die in gleichen Zeiten bei demselben negativen Druck erhaltenen Gasvolumina in gleichen horizontalen Abständen als Ordinaten in ein rechtwinkliges Koordinatensystem einträgt. Infolge der periodischen Veränderung erhält man an Stelle einer graden Linie immer eine Kurve, deren Konkavität der Abszissenachse zugewendet ist. Sie steigt anfangs steil an, flacht sich dann ab, um eine Zeitlang mehr oder weniger horizontal zu verlaufen, und nähert sich meistens am Ende längerer Versuchsreihen allmählich der Abszissenachse. Unregelmäßigkeiten in dem gleichmäßigen Verlauf der Kurve sind stets auf Schwankungen in der Größe der Saugkraft zurückzuführen, die nicht immer zu vermeiden waren.

Ich gehe nun zur Besprechung einzelner Versuche über. Die uns interessierenden Zahlenwerte sind in kleinen Tabellen zur besseren Übersicht zusammengestellt. Näheres ist aus den umfassenderen Tabellen am Schluß der Arbeit zu ersehen. Die folgenden Zahlen geben in cem die auf je 1 Stunde reduzierten Volumina des bei den einzelnen Versuchen ausgetretenen Gases und absorbierten Wassers an.

| Fagus<br>silvatica  | siehe<br>Tabelle<br>I B | Gas-Vol.<br>pro St.<br>in cem | 1,7  | 2,8  | 3,4  | 3,4  | 4,24 | 5,37 | 6    |
|---------------------|-------------------------|-------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|
|                     |                         |                               |      |      |      |      |      |      |      |
| Corylus<br>avellana | V A                     | Gas-Vol.                      | 0    | 1,3  | 1,55 | 1,8  | 6,1  |      |      |
|                     |                         | H <sub>2</sub> O-Vol.         | 7,7  | 5,73 | 5    | 4,15 | 1,44 |      |      |
| Corylus<br>avellana | V B                     | Gas-Vol.                      | 0    | 0,57 | 1,06 | 1,55 | 4,35 |      |      |
|                     |                         | H <sub>2</sub> O-Vol.         | 6,77 | 4,63 | 4,35 | 4    | 1,22 |      |      |
| Corylus<br>avellana | VIII A                  | Gas-Vol.                      | 0    | 0,5  | 1    | 1,8  | 7,3  | 10,4 | 34,1 |
|                     |                         | H <sub>2</sub> O-Vol.         | 10,5 | 6,7  | 3,8  | 2    | 0,66 | 0,37 | 0    |

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß das pro Stunde austretende Gasvolumen beständig zunimmt, obwohl bei allen Versuchen einer

Reihe die Dauer der Aussaugung und die Größe des Negativdruckes annähernd gleich sind. Als Ursache für diese Erscheinung, die uns auch bei allen späteren Untersuchungen in augenfälliger Weise entgegengetreten wird, kommt nur die ständige Abnahme des Wassergehalts der trachealen Leitungsbahnen in Betracht, die dadurch bewirkt wird, daß infolge der Saugung und Verminderung der Filtrationsfähigkeit der Schnittfläche die Wasserzufuhr den durch Transpiration bedingten Wasserverlust nicht decken kann. So wird denn nach und nach das Wasser in den Gefäßen aufgebraucht; die kapillaren Wasserverstopfungen in den Gefäßverengungen schwinden, wodurch die Leitungsorgane der freien Gasbewegung erschlossen werden. In demselben Maße wie das Wasser in den Hofräumen der Tüpfel verdunstet, wird das Eindringen von Luft in die trachealen Elemente erleichtert, da ja schließlich die Gasteilchen nur noch die äußerst dünnen, imbibierten Schließhäute in gelöster Form zu durchwandern haben, während sonst an die Stelle der überaus langsamen diosmotischen Bewegung die bedeutend raschere Massenströmung in Gasform getreten ist.

So muß denn die Widerstandskraft der trachealen Wandungen gegen das Eindringen von Luft, sowie die Geschwindigkeit der Gasbewegung in den Gefäßen abhängig von dem Wassergehalt der Pflanzen, insbesondere der Leitungsorgane sein, was ja auch in all meinen Experimenten in auffälliger Weise in die Erscheinung tritt.

Denn nur scheinbare Ausnahmen bildeten einige Versuche, in denen bei konstanter oder sogar zunehmender Saugung die Quantität des stündlich austretenden Gases sich verminderte und erst nach einiger Zeit zunahm. Beispiele hierfür bietet folgende Tabelle, die drei Versuche mit *Corylus*zweigen umfaßt.

|             |                                              |               |      |      |                |      |     |         |
|-------------|----------------------------------------------|---------------|------|------|----------------|------|-----|---------|
| 1.          | Saugkraft<br>in cm Hg<br>Gas-Vol.<br>pro St. | Hg. = 70-60   |      |      | Hg = 50 40 cm  |      |     |         |
|             |                                              | 4,3           | 3,33 | 1,33 | 1,7            | 2,5  | 3,2 | 6,3 ccm |
| 2.          | Saugkraft                                    | Hg = 20 30 30 |      |      | 30-15 40-20 cm |      |     |         |
| siehe       | Gas-Vol.                                     | —             | 3,5  | 2,5  | 6,0            | 19,5 | ccm |         |
| Tab. VI B   | H <sub>2</sub> O-Vol.                        | 6             | 2,9  | 1,3  | 0,06           | 0    | =   |         |
| 3.          | Saugkraft                                    | Hg = 30 23    |      |      | Hg = 50-40 cm  |      |     |         |
| siehe       | Gas-Vol.                                     | —             | 1,35 | 0,9  | 1,33           | 2,75 | ccm |         |
| Tab. VIII C | H <sub>2</sub> O-Vol.                        | 6,9           | 4,5  | 4    | 2              | 1,15 | =   |         |

In der 1. Versuchsreihe betrug die Dauer der Aussaugung bei den ersten drei Gasportionen je 3 Stunden, bei den späteren je 20 Stunden. Die Kurve für das pro Stunde gewonnene Gasvolumen sinkt zuerst bei gleichbleibender Saugung, steigt aber von der vierten

Gasportion beständig, obwohl die Spannung um 20 cm Hg abgenommen hat.

Die 2. und 3. Versuchsreihe zeigt ebenfalls in übereinstimmender Weise trotz erhöhten negativen Druckes eine anfängliche Abnahme der Austrittsgeschwindigkeit.

Auch in diesem abweichenden Verhalten offenbart sich die hohe Bedeutung des Wassergehalts für die Luftdurchlässigkeit trachealer Elemente. Durch die Saugung wird nämlich die schon bei Beginn des Versuchs in den Zweigen befindliche Luft ausgedehnt und größtenteils aus der Pflanze entfernt, um beim Nachlassen der Spannung durch Wasser ersetzt zu werden. So wird unter Umständen der Sproß mehr oder minder vollständig mit Wasser injiziert, wodurch kontinuierliche Wasserbahnen und somit die Grundlage einer besseren Wasserversorgung geschaffen werden, was die Erhöhung der Widerstandskraft gegen Eindringen von Luft und Abnahme der stündlich austretenden Gasmenge zur Folge hatte. Wenn mit der Zeit aus noch zu erörternden Gründen der Wassergehalt der Pflanzen geringer wurde, so mußte natürlich die Durchgangsgeschwindigkeit für Luft wieder zunehmen.

### **Untersuchung der Ursachen für die allmähliche Abnahme der Permeabilität dikotyler Pflanzen für Luft.**

Es ist nun noch die Frage zu entscheiden, ob das allmähliche Ausklingen der Gasausscheidung gegen das Ende längerer Versuchsreihen zurückzuführen ist 1. auf eine Verminderung der Permeabilität trockener Membranen für Luft; 2. auf eine Herabsetzung der Leitungsfähigkeit für Gase infolge von Verstopfungen der Gefäßlumina.

Nach meiner Ansicht ist die erste Ursache auszuschalten, und zwar aus folgenden Gründen:

Die Abnahme des in der Zeiteinheit austretenden Gasvolumens läuft nicht parallel mit dem Austrocknungsprozeß. Sie tritt in manchen Versuchsreihen schon an noch vollkommen turgesczenten Zweigen auf, wo also infolge der fortbestehenden, wenn auch stark reduzierten Wasseraufnahme von einem Austrocknen der Schließhäute noch nicht die Rede sein kann, zumal ja die Binnenluft des Holzes stets mit Wasserdampf nahezu gesättigt ist.

In andern Fällen war dagegen bei konstanter Saugung eine Herabsetzung des Gasaustritts auch bei langer Versuchsdauer überhaupt nicht festzustellen. So nimmt z. B. bei *Fagus* (Tab. I B) die Kurve für die Durchgangsgeschwindigkeit bei konstanter Saugung von 30 cm Hg während der ganzen Versuchsdauer von sieben Tagen kontinuierlich zu, obgleich schon nach dem ersten Tage die Blätter völlig dürr und zusammengerollt sind.

Versuche mit Zweigen, die durch monatelanges Liegen an der Luft vollständig ausgetrocknet waren, zeigten deutlich, daß die atmosphärischen Gase die trockenen Tracheenwände bedeutend leichter durchdringen als die imbibierten. Hiermit stimmen auch die experimentellen Befunde zahlreicher Forscher vollkommen überein. So kommt Strasburger<sup>1)</sup> auf Grund einiger Versuche mit Zweigstücken, die er mittels Alkohol lufttrocken gemacht hat, zu dem Ergebnis, „daß die Filtration der atmosphärischen Gase durch eine trockene Gefäßwand sich leichter vollzieht als ihre rasche Diffusion durch eine imbibierte“. Aus Versuchen mit Längszyllindern aus Koniferenholz zieht er den Schluß: „daß feuchte Schließhäute die Luft schwerer als trockene durchlassen, zeigte sich in allen Versuchen“<sup>2)</sup>. Schon früher ist Wiesner<sup>3)</sup> zu dem Ergebnis gekommen: „Je stärker eine Parenchym- oder Holzzelle mit Wasser imbibiert ist, desto langsamer erfolgt der Druckausgleich“; und Drude<sup>4)</sup> behauptete, „daß die trockene Zellmembran (bzw. Holzzellwand) sehr viel leichter von Luft durchsetzt werde, als die mit Wasser durchtränkte“. Auch noch andere Forscher, wie Scheit, Böhm, Steinbrink, haben sich für eine größere Permeabilität trockener Membranen ausgesprochen. Freilich fehlt es auch nicht an entgegengesetzten Ansichten; doch kommen wir noch später darauf zurück.

Gegen die Auffassung, daß die allmählich sich geltend machende Verminderung des Gasaustritts auf die geringere Permeabilität trockener Membranen zurückzuführen sei, spricht auch der Umstand, daß bei Parallelversuchen unter genau denselben äußeren Bedingungen diese Abnahme sich in ganz verschiedener Zeit und in ungleicher Stärke bemerkbar machte, obwohl doch dafür Sorge getragen war, daß das Austrocknen der Zweige in annähernd gleicher Zeit erfolgte.

Für diese Unregelmäßigkeiten sind nur Verstopfungen der Gefäßlumina verantwortlich zu machen, die ja bei so langer Versuchsdauer nicht ausbleiben konnten. Durch die Herstellung der Schnittfläche werden nämlich zahlreiche Parenchymzellen des Holzes und der Rinde, sowie Markstrahlzellen geöffnet; ihre protoplasmatischen Inhaltsstoffquellen auf und bilden eine Schleimschicht, die sich allmählich über die ganze Schnittfläche ausbreitet. Dadurch wird, wie schon De Vries<sup>5)</sup>

<sup>1)</sup> Strasburger, Leitungsbahnen S. 728.

<sup>2)</sup> Strasburger, l. c. S. 752.

<sup>3)</sup> Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. LXXIX. 1879, S. 392.

<sup>4)</sup> Zitiert nach Strasburger l. c. S. 729.

<sup>5)</sup> De Vries, Über das Welken abgeschnittener Sprosse. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, 1873, Bd. I, S. 287—301.

und v. Höhnel<sup>1)</sup> gezeigt haben, die Aufnahmefähigkeit der Schnittfläche für Wasser bedeutend herabgesetzt. Aber auch der Luftaustritt mußte dadurch erschwert werden.

Dieselbe Wirkung hatte auch die Bildung von Schutzgummi und Thyllen, die nach Weber<sup>2)</sup> und nach Wieler<sup>3)</sup> bei den dikotylen Hölzern schon sehr bald nach der Verwundung beginnt. Durch die mit Schutzgummi oder Thyllen erfüllten Gefäße kann aber, wie Böhm<sup>4)</sup> zeigte, selbst bei einem Druck von 1—3 Atm. weder Luft noch Wasser gepreßt werden.

Zu diesen Hindernissen gesellen sich noch bei meinen Versuchen Veränderungen, die dadurch hervorgerufen wurden, daß die Schnittfläche durch kurzes Eintauchen in stark verdünnte Lösungen von Sublimat oder Formalin sterilisiert wurden, um die Mitwirkung von Bakterien bei der Veränderung der durchgesogenen Luft auszuschließen. Diese in geringen Quantitäten aufgesogenen Flüssigkeiten diffundieren durch die Gefäßwandungen in die benachbarten lebenden Zellen, wo sie das Protoplasma zum Koagulieren bringen. Welchen ungünstigen Einfluß dies auf den Gasdurchgang ausübte, zeigten mehrere Parallelversuche mit Zweigen, die Sublimat oder Formalin in verschiedenen Konzentrationen aufgesogen hatten. So traten z. B. aus einem von drei gleichen Coryluszweigen, der nur ganz minimale Mengen von Sublimat aufgezogen hatte, in 160 Stunden 843 ccm Gas bei einer Saugung von 50—15 cm Hg aus; aus dem zweiten Zweige in derselben Zeit 273 ccm bei einem negativen Druck von 60—20 cm und aus dem dritten, der am längsten in Sublimat gestanden hatte, nur 36 ccm bei einer Saugung von 70—30 cm Hg. Bei vielen Zweigen, die durch vielstündiges Aufsaugen von Sublimat oder Formalin getötet waren, erhielt man selbst bei voller Saugung nur äußerst winzige Bläschen.

### Abhängigkeitsverhältnis zwischen Gasaustritt und Wasseraufnahme.

In den auf Seiten 18 und 19 angeführten Versuchen, in denen auch das pro Stunde absorbierte Wasservolumen Berücksichtigung fand,

<sup>1)</sup> F. v. Höhnel, Über die Ursache der raschen Abnahme der Filtrationsfähigkeit von Zweigen für Wasser. Bot. Ztg. 1879, S. 296.

<sup>2)</sup> C. A. Weber, Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1885, S. 367.

<sup>3)</sup> Wieler, Über den Anteil des sekundären Holzes der Dikotyledonen-Gewächse an der Saftleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, S. 106.

<sup>4)</sup> Böhm, Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Bd. LV, II. Abt. 1867, S. 852.

zeigt es sich ausnahmslos, daß mit dem Einsetzen der Saugung und des dadurch bewirkten Gasaustritts sofort die Wasseraufnahme stark reduziert wird und auch weiterhin beständig abnimmt, zuerst langsam, dann rasch, in demselben Verhältnis, wie das austretende Gas an Quantität zunimmt. In der graphischen Darstellung verlaufen also die Kurven für das in der Zeiteinheit austretende Gasvolumen und für die in gleicher Zeit aufgesogene Wassermenge immer in entgegengesetzter Richtung, entweder auf einander zu, beim Nachlassen der Spannung, oder von einander weg. Später, bei Beginn des Welkens, werden diese Verhältnisse mehr und mehr verwischt und schließlich nähern sich beide Kurven gemeinsam der Abszissenachse, ein Zeichen dafür, daß Verstopfungen die Gefäße unwegsam für Wasser und Luft gemacht haben.

Den bisher erwähnten Versuchen möchte ich noch einige charakteristische Fälle hinzufügen als Beweis dafür, daß wir es hier mit einer allgemeinen Erscheinung zu tun haben.

| siehe<br>Tabelle |                                         | in cem                    |     |     |     |      |      |      |      |          |
|------------------|-----------------------------------------|---------------------------|-----|-----|-----|------|------|------|------|----------|
| XIII             | <i>Populus nigra</i>                    | Gas-<br>Vol.              | —   | 0,5 | —   | 1,25 | 1,57 | 2,61 | 3,28 | 0,44 0,3 |
|                  |                                         | H <sub>2</sub> O-<br>Vol. | 5   | 4   | 6   | 3,66 | 2,5  | 1,5  | 0,88 | 0,3 0,06 |
| XIV A            | <i>Salix<br/>alba</i> × <i>fragilis</i> | Gas-<br>Vol.              | —   | 1,4 | 3,8 | 2,25 | 3,5  | 3,36 | 3,2  | 2,0      |
|                  |                                         | H <sub>2</sub> O-<br>Vol. | 4   | 2,3 | 2   | 2,23 | 1,3  | 0,83 | 0,33 | 0,2      |
| IV B             | <i>Corylus<br/>avellana</i>             | Gas-<br>Vol.              | —   | 3,2 | 6,3 | 4,66 | 9,55 | 4,43 | 3,1  |          |
|                  |                                         | H <sub>2</sub> O-<br>Vol. | 5,8 | 3,1 | 1,7 | 0,6  | 0,2  | 0,3  | 0,18 |          |
|                  | <i>Prunus<br/>eminens</i>               | Gas-<br>Vol.              | —   | 4,1 | 3,2 | 5,3  | 7,8  | 8,9  | 8,6  |          |
|                  |                                         | H <sub>2</sub> O-<br>Vol. | 11  | 5,1 | 5,5 | 3,5  | 1,2  | 0,4  | 0,2  |          |

Diese Versuche zeigen deutlich, wie beim Aufhören oder Nachlassen des Gasaustritts die Wasseraufnahme frischer Zweige zunimmt. Dadurch wird auch der Einwand widerlegt, daß die allmähliche Herabsetzung der Wasserabsorption nicht in direkter Beziehung zum Luftaustritt steht, sondern allein durch die Verminderung der Filtrationsfähigkeit der Schnittfläche bedingt ist. Zweifellos wirkt aber diese mit. Wie stark dadurch das Ergebnis der Untersuchung beeinflusst wird, ersehen wir aus folgenden Tabellen, wo an einem gleich großen Kontrollzweige, der genau so präpariert wurde wie die Versuchszweige, die tägliche Wasseraufnahme bei Atmosphärendruck bestimmt wurde. Die Gas- und Wasservolumina sind auch hier wieder auf je 1 St. reduziert.

**Corylus avellana.** (Tab. IV A u. C.)

| Versuchszeit<br>in St. | Versuchszweige |                       | Kontroll-<br>zweig<br>H <sub>2</sub> O-Vol. |
|------------------------|----------------|-----------------------|---------------------------------------------|
|                        | Gas-Vol.       | H <sub>2</sub> O-Vol. |                                             |
| 6 $\frac{1}{2}$        | —              | 10,6                  | 9                                           |
| 9 $\frac{1}{2}$        | 0,9            | 6,7                   | 8,3                                         |
| 32                     | 1,6            | 4,5                   | 7,5                                         |
| 16                     | 5,4            | 0,75                  | 5                                           |
| 4                      | 12,5           | 0,25                  | 5                                           |
| 16                     | 5,8            | 0,5                   | 4,5                                         |
| 5                      | 12             | —                     | 4                                           |

**Sorbus aucuparia.** (Tab. III A—C.)

| Versuchszeit<br>in St. | Versuchszweige |                       |          |                       | Kontroll-<br>zweig<br>H <sub>2</sub> O-Vol. |
|------------------------|----------------|-----------------------|----------|-----------------------|---------------------------------------------|
|                        | I.             |                       | II.      |                       |                                             |
|                        | Gas-Vol.       | H <sub>2</sub> O-Vol. | Gas-Vol. | H <sub>2</sub> O-Vol. |                                             |
| 1                      | —              | 1,5                   | —        | 1,8                   | 1,5                                         |
| 18                     | 4,1            | 0,3                   | 3,5      | 0,5                   | 1,3                                         |
| 15                     | 7,3            | 0,14                  | 3,8      | 0,13                  | 0,9                                         |
| 22                     | 9              | 0,1                   | 4,0      | 0,02                  | 0,23                                        |
| 8                      | 5,6            | 0,06                  | 10,6     | —                     | 0,2                                         |

**Corylus avellana.** (Tab. VI A—C.)

| Versuchszeit<br>in St. | Versuchszweige |                       |          |                       | Kontroll-<br>zweig<br>H <sub>2</sub> O-Vol. |
|------------------------|----------------|-----------------------|----------|-----------------------|---------------------------------------------|
|                        | I.             |                       | II.      |                       |                                             |
|                        | Gas-Vol.       | H <sub>2</sub> O-Vol. | Gas-Vol. | H <sub>2</sub> O-Vol. |                                             |
| 1                      | —              | 10                    | —        | 6                     | 8                                           |
| 26                     | 2,46           | 4,0                   | 3,5      | 2,9                   | 6,5                                         |
| 24                     | 3,3            | 0,6                   | 2,5      | 1,3                   | 4,5                                         |
| 14                     | 7,5            | 0,1                   | 6,0      | 0,06                  | 2,2                                         |

Diese Versuche, denen ich noch viele andere mit gleichen Ergebnissen anreihen könnte, zeigen zur Genüge, daß bei den Kontrollzweigen die Wasseraufnahme ausnahmslos in viel geringerem Maße abnimmt als bei den entsprechenden Versuchszweigen; was ein sicheres Zeichen dafür ist, daß außer der Verminderung der Filtrationsfähigkeit noch andere Faktoren die rasche Abnahme der Wasserabsorption bei den Aussaugungsversuchen herbeiführen.

## Ursachen der Verminderung des Wassertransports in Pflanzen bei Saugversuchen.

Als Ursachen hierfür kommen in Betracht:

1. Verminderung der wasserbewegenden Kraft, da ja bei den Saugversuchen der äußere Luftdruck mehr oder weniger ausgeschaltet wird.
2. Herabsetzung der Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen infolge störenden Luftaustritts.

Um zu untersuchen, wie weit bei meinen Versuchen Luftdruckdifferenzen beim Wasseraufstieg in den trachealen Bahnen dikotyler Holzgewächse beteiligt sind, bestimmte ich die Wasserabsorption einiger Zweige bei voller Saugung der Wasserstrahlpumpe. Damit die bei längeren Versuchen unvermeidliche Abnahme der Filtrationsfähigkeit der Schnittfläche das Ergebnis nicht trübt, wird der Wasserkonsum für sehr kurze Zeit bestimmt, was eine Abänderung in der Apparatur erfordert.

Der Sproß wird luftdicht mit einem langen, engen Glasrohr verbunden, das im unteren Teil mit Wasser gefüllt und mit einer Skala zur genauen Bestimmung der in der Zeiteinheit aufgesogenen Wassermengen versehen ist. Diese werden in den folgenden Tabellen durch die Zahl der Teilstriche angegeben. Das obere Ende des Glasrohrs wird mit der Saugpumpe verbunden.

Bei beginnender Saugung steigt anfangs das Wasser ein wenig infolge der Ausdehnung der Binnenluft des Zweiges. Ebenso sinkt bei plötzlichem Nachlassen der Spannung das Niveau ein wenig infolge der Kontraktion der in die Leitbahnen eingesogenen Luftblasen. Im allgemeinen ist diese Wasserabnahme ungefähr gleich der Wasserzunahme bei Beginn des Versuchs, wesentlich größer nur bei ganz frischen Zweigen mit maximaler Saftfülle, die einer längeren, starken Saugung unterworfen werden. Diesen Verhältnissen muß natürlich bei der Berechnung der Zahlenwerte Rechnung getragen werden.

Von den zahlreichen, nach dieser Methode ausgeführten Versuchen will ich hier nur ein Beispiel anführen.

Ein kleiner Coryluszweig wurde am 2. X. früh unter Wasser abgeschnitten und ließ Gas erst bei einem negativen Druck von 70 cm Hg austreten. Die durch Transpiration erzeugte Wasserabnahme im Glasrohr betrug bei normalem Luftdruck in  $\frac{1}{4}$  St. 5, bei einer Saugung von 73 cm Hg in 25 Minuten 7 Teilstrichen; also pro Stunde im 1. Fall 20, im 2. nur 16,8 Teilstriche. Am nächsten Tage, dem 3. X., begann der Gasaustritt schon bei 65 cm Hg, am 4. X. sogar bei 48 cm Hg. Für die Wasseraufnahme, die abwechselnd bei Atmosphärendruck und einer negativen Spannung von 73 cm Hg stattfand, gilt folgende Tabelle, in der die Zahlen die pro Stunde aufgesogenen Wassermengen, gemessen in Teilstrichen der Skala, angeben:

|                         | am 3. X. |       |      |     |     | am 4. X. |       |     |
|-------------------------|----------|-------|------|-----|-----|----------|-------|-----|
| Zeit . . . . .          | 9—10     | 10—11 | 12—1 | 1—2 | 2—3 | 10—11    | 11—12 | 1—2 |
| bei Atm.-Druck. . . . . | 21,6     | —     | 16   | —   | 16  | 10       | —     | 8   |
| Saugung von 73 cm Hg    | —        | 14,4  | —    | 14  | —   | —        | 6     | —   |

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. daß selbst bei einer Saugung von 73 cm Hg, bei der ein sehr lebhafter Gasaustritt aus zahlreichen Gefäßen in die Erscheinung tritt, noch viel Wasser aufgenommen wird;

2. daß bei Beginn starken Gasaustritts das Volumen des pro Stunde aufgesogenen Wassers abnimmt, nach dem Aufhören der Gasausscheidung aber wieder zunimmt, jedoch den Anfangswert nicht mehr ganz erreicht;

3. daß die Wasserabsorption bei vollkommen frischen Laubsproßen durch starke Saugung lange nicht so sehr beeinflußt wird, wie bei Zweigen, die schon längere Zeit im Wasser stehen. So beträgt in unserm Falle das Verhältnis der bei einer negativen Spannung von 73 cm Hg und bei normalem Luftdruck in gleicher Zeit aufgenommenen Wassermengen am 2. X.  $\frac{16,8}{20} = 0,84$ ; am 3. X.  $\frac{14,4}{21,6} = 0,66$ ; am

4. X.  $\frac{6}{10} = 0,6$ .

Auch diese Tatsache spricht dafür, daß die Reduktion der Wasseraufnahme weniger auf Ausschluß des Luftdrucks als auf Einsaugung von Luftblasen in die Leitungsbahnen beruht, welcher Vorgang ja bei frischen, völlig mit Wasser gesättigten Zweigen langsamer vonstatten gehen muß.

Um die störende Wirkung des Gasaustritts abzuschwächen, verwendete ich zu einigen Versuchen Zweige, deren unterer Teil durch vorsichtiges Kochen von aller Luft befreit und deren Schnittfläche durch eine Kautschukkappe verschlossen wurde, so daß die Wasseraufnahme nur seitlich durch die entrindeten Holzkörper möglich war. Unter diesen Umständen ist der Unterschied in der Wasserabsorption bei gewöhnlichem Luftdruck und einer Saugung von 73—74 cm sehr gering; die Differenz beträgt in einem Fall bei *Prunus* 21—19,2 = 1,8 Teilstrieche. Diese geringe Abweichung findet ihre Erklärung in einer schwachen Verminderung der Leitfähigkeit infolge der Ausdehnung eingesogener Luftblasen.

Diese Versuche, bei denen der Luftdruck fast vollkommen aufgehoben ist, gewinnen größeres physiologisches Interesse dadurch, daß sie die von Böhm<sup>1)</sup> auf anderem Wege gefundene Tatsache bestätigen,

<sup>1)</sup> Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1889, S. (53).

daß der Atmosphärendruck als hebende Kraft aus dem Problem des Saftsteigens auszuschalten ist.

Noch in anderer Beziehung sind diese Versuche für die Wasserbewegung von Interesse. Wie die direkte Beobachtung zeigt, werden bei der angewendeten negativen Spannung von 73—74 cm Hg durch den störenden, überaus lebhaften Gasaustritt zahlreiche Bahnen der Wasserleitung entzogen; da aber trotzdem die Wasseraufnahme nur geringe Einbuße erleidet und die Zweige lange Zeit hindurch frisch bleiben, so ersieht man hieraus, daß verhältnismäßig wenige Bahnen für eine genügende Wasserversorgung ansreichen.

Ferner liefern diese Versuche, sowie die aus früheren Experimenten gewonnene Tatsache, daß Zweige tagelang trotz starker Luftströmung Wasser in größeren Quantitäten transportieren, einen Beweis für die ungleiche Widerstandsfähigkeit der verschiedenen trachealen Elemente gegenüber den mit hohem Unterdruck verbundenen Schädigungen in der Leitfähigkeit. Auf die Ursachen und die hohe physiologische Bedeutung der dadurch ermöglichten Arbeitsteilung im Leitungssystem komme ich später noch zurück.

### **Verhalten der Leitungsbahnen verschiedener Jahresringe gegenüber Luftdurchgang.**

Die in den bisherigen Versuchen dargelegte Abhängigkeit der Permeabilität trachealer Wandungen für Luft von dem Wassergehalt der Gefäße erklärt uns auch den ungleichen Anteil der Leitungsbahnen verschiedener Jahresringe am Gasaustritt. Bei Beginn der Saugung treten aus einzelnen Gefäßen der verschiedensten Jahresringe ganz unregelmäßig Luftblasen aus, die zweifellos schon vor Beginn des Versuchs in der Pflanze waren. Bei mäßiger Saugung und lebhafter Wasseraufnahme hört nach einiger Zeit der Gasaustritt auf. Wird dann der Unterdruck allmählich gesteigert, so tritt Luft nur aus den innersten Jahresringen aus und erst bei sehr hohen negativen Drucken, meist über 50 cm Hg, auch aus einzelnen Gefäßen der jüngsten Jahresringe frischer Zweige. Diese werden ja am ausgiebigsten mit Wasser versorgt und legen so dem Luftdurchgang größere Hindernisse in den Weg.

Da nun aber die Transpiration fast ungeschwächt fortdauert, während hingegen die Wasserzufuhr beständig abnimmt, so verwischen sich nach und nach die Unterschiede zwischen inneren und äußeren Jahresringen in bezug auf die Quantität des austretenden Gases, bis schließlich bei ausgetrockneten Zweigen die durchgesogene Luft, die auf ihrem Durchgang quer durch die Pflanze zuerst auf die Wandungen der peripherischen Gefäße trifft, diese sogar bevorzugt.

### Beginn des Gasaustritts.

Der Beginn des Luftaustritts aus Zweigen muß natürlich nach dem Vorhergesagten sehr variabel sein. Auch er richtet sich vor allem nach dem Wassergehalt der trachealen Elemente. Das zeigt z. B. folgender Versuch:

Ein großer, reich beblätterter Zweig von *Populus nigra* ließ zu Beginn des Versuchs bei einer Saugung von 11 cm Hg aus einem, bei 12 cm Hg aus vielen Gefäßen Gas austreten. Eine Stunde lang wurde mit 20 cm Hg gesogen und dann der Unterdruck plötzlich aufgehoben. Nachdem nun der Zweig eine Stunde hindurch bei normalem Luftdruck Wasser aufgesogen hatte, war ein Gasaustritt erst bei einer Saugung von 28—30 cm Hg zu konstatieren. Es wurde jetzt kurze Zeit mit 30 cm Hg gesogen, sodann im Apparat der Normaldruck wiederhergestellt; bei wieder beginnender, ganz langsam gesteigerter Saugung waren Luftblasen am Querschnitt bei 45 cm Hg zu bemerken. Nach plötzlichem Nachlassen einer Spannung von 70 cm begann der Gasaustritt erst bei 58—60 cm Hg. Ganz ähnliche Verhältnisse treten bei allen andern Versuchen in die Erscheinung.

Durch Aufheben des Unterdrucks werden nämlich — infolge Einpressens von Wasser — in den Gefäßen kontinuierliche Wasserfäden hergestellt, die eine bessere Wasserversorgung der Zweige gestatten und somit den Gasdurchtritt erschweren. Solche künstlich injizierten Sprosse welken bekanntlich auch viel später als andere abgeschnittene Pflanzen. Die Kontinuität der Wassersäulen kann auch durch vorsichtiges Kochen des unteren Stengelteiles herbeigeführt werden. Behandelt man so Laubsprosse, die zwar noch ziemlich frisch, wenn auch schon für Luft stark durchlässig sind, so lassen sie nach dieser Manipulation anfangs nur bei sehr bedeutender Triebkraft Gas passieren, was sich freilich bei der rasch erfolgenden Austrocknung gebrühter Zweige sehr bald ändert.

Auf Grund des Gesagten ist es nur natürlich, daß Zweige, deren Verdunstung vermindert oder gar völlig unterdrückt wird, schwer permeabel für Luft werden. So nahm bei einem kleinen, luftdicht in einem großen Glasbehälter eingeschlossenen Sproß von *Rhus typhina* der Gasaustritt, der schon bei 10 cm Hg begann und bei 15 cm Hg sehr lebhaft war, sofort rasch ab und war nach kurzer Zeit bei einer Saugung von 50 cm Hg bedeutend schwächer als an einem transpirierenden Kontrollzweig bei 15—20 cm Hg. — Bei einem negativen Druck von 30—15 cm Hg traten in 6 Tagen nur 36, d. h. pro Stunde 0,225 ccm Gas aus; bei 50—20 Hg in 4 Tagen 64, also pro Stunde 0,66 ccm.

Ferner zeigten Versuche mit sistierter Transpiration nie die an abgeschnittenen, transpirierenden Zweigen unvermeidlichen periodischen Schwankungen in der Intensität des Gasaustritts bei gleichbleibender

Saugkraft. So ist bei einem kleinen Laubsproß von *Rhus typhina* während der ganzen Versuchsdauer von fast 7 Tagen das pro Stunde austretende Gasvolumen konstant, wie folgende Tabelle darlegt:

| Saugung<br>in cm Hg | Zeit<br>in St. | Gas-Vol.<br>in ccm | Gas-Vol.<br>pro St. |
|---------------------|----------------|--------------------|---------------------|
| 50—15               | 48             | 31                 | 0,64                |
| 50—14               | 20             | 12,68              | 0,634               |
| 50—15               | 68             | 43,5               | 0,64                |

### Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität imbibierter Membranen für Luft.

Die vom Wassergehalt der Leitungsbahnen abhängige, in weiten Grenzen sich bewegende Variabilität in der Widerstandskraft trachealer Wandungen gegen das Eindringen von Luft gibt uns auch den Schlüssel zur Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität feuchter Membranen für atmosphärische Gase. So sagt Böhm<sup>1)</sup>, „daß frische, zirka 50 cm lange Zweige von *Acer*, *Aesculus*, *Betula*, *Tilia* usw. für komprimierte Luft ganz oder fast ganz impermeabel sind“ und S. 54: „In Erwägung des Umstandes, daß durch wasserreiche Zweige mit engeren Gefäßen selbst bei einem Überdrucke von mehreren Atmosphären Luft nicht gepreßt werden kann“. — Scheit<sup>2)</sup> folgert aus seinen Versuchen: „daß durch den Margo der feuchten Schließmembran Luft erst unter außerordentlich hohem Drucke zu passieren vermag, wie er außerhalb der Pflanze nicht gegeben ist“. Daher können nach ihm<sup>3)</sup> „innerhalb der Wasserleitungsorgane der geschlossenen Pflanzen keine Luftblasen vorkommen“.

So ließen sich aus der umfangreichen Literatur über das Saftsteige problem leicht noch viele Stellen anführen, wo von einer Impermeabilität imbibierter Membranen für Gase die Rede ist. Wie lassen sich nun diese von verschiedenen Forschern aufgestellten Behauptungen mit meinen Versuchsergebnissen vereinbaren?

Sie sind ausnahmslos, soweit sie überhaupt auf experimenteller Grundlage beruhen und nicht bloße logische Deduktionen sind, von Versuchen abgeleitet werden, wo die Luft nicht durch die Zweige oder Holzzylinder gesogen, sondern durchgepreßt wird. Für einzelne Membranen könnte dies ja gleichgültig sein, nicht aber für längere

<sup>1)</sup> Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. VII, 1889, S. (46).

<sup>2)</sup> Scheit, Wasserbewegung im Holz. Bot. Ztg. 1884, S. 182.

<sup>3)</sup> Scheit, Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes. Jenaer Zeitschr. f. Nat., Bd. 18, 1885, S. 477.

Holzstücke. Hier müssen die wassererfüllten Leitungsbahnen mit ihren Verengungen, die kapillaren Wasserverschlüsse in den Hofräumen der Tüpfel, sowie in den Spaltöffnungen und Lentizellen der unter Wasser getauchten Untersuchungsobjekte dem Luftdurchgang ganz enorme Widerstände entgegensetzen und Gas nur diosmotisch passieren lassen. Dazu kommt noch, daß beim Einpressen von Luft Jamin'sche Ketten entstehen, deren außerordentlich hohe Widerstandsfähigkeit gegen einseitig gerichteten Druck ja hinreichend bekannt ist. Bei den Ausaugungsversuchen werden hingegen infolge der fortdauernden Verdunstung die Zweige wasserärmer; die kapillaren Wasserverschlüsse werden nach und nach aufgehoben, und mit der Entfernung des Wassers aus den vegetabilischen Leitungsorganen werden diese dem freien Gasaustausch geöffnet.

### Abhängigkeit der Geschwindigkeit des Luftdurchgangs durch Pflanzen von der Weite der Gefäße.

Für die Geschwindigkeit des Gasdurchtritts kommt, abgesehen von dem Wassergehalt der Leitungsbahnen, vor allem noch die Weite der Gefäße in Betracht. Nach dem Gesetz von Poiseuille ist die Geschwindigkeit der Gasbewegung in Kapillaren proportional dem angewandten Druck und der vierten Potenz des Durchmessers und umgekehrt proportional der Länge des Rohres. Freilich läßt sich dieses Gesetz nur in beschränktem Maße auf die vegetabilischen Gefäße anwenden, da diese infolge der eingeschalteten Querwände und der spiraligen und netzförmigen Verdickungsleisten dem Luftdurchgang viel größeren Widerstand entgegensetzen. Auch durch die Permeabilität trachealer Wandungen für Luft und die adhärierende Wasserschicht wird ein abweichendes Verhalten bedingt.

Die bei verschiedenen Gefäßen in weiten Grenzen schwankende Variabilität all dieser Faktoren macht natürlich jedes Bestreben, die Abhängigkeit der Geschwindigkeit des Luftdurchgangs von der Gefäßweite in einer allgemein gültigen mathematischen Formel zum Ausdruck zu bringen, von vornherein illusorisch. Dazu gesellen sich die großen experimentellen Schwierigkeiten; und selbst wenn es gelänge, sämtliche in einem Stengel vorhandenen Gefäße bis auf das zu untersuchende einwandfrei zu verstopfen, so würde doch auch dieses bei seinem Zusammenhang mit den andern Leitungsorganen durch diese Operation nicht unbeeinflußt bleiben.

Bei meinen Versuchen offenbarte sich die Abhängigkeit der Durchgangsgeschwindigkeit von der Gefäßweite in der allgemeinen Erscheinung, daß bei Beginn der Saugung das Gas zuerst immer aus den weiteren trachealen Elementen ausströmte. — Ferner hatte ich

an Sprossen mit ungleichmäßig ausgebildetem Dickenwachstum wiederholt Gelegenheit zu beobachten, daß bei mäßiger Triebkraft der Luftaustritt sich nur auf die Leitungsbahnen in den breiteren Teilen der Jahresringe beschränkte oder wenigstens diese stark bevorzugte. Die mikroskopische Untersuchung zeigte denn auch, daß gerade dort im allgemeinen die weitesten Tracheen waren.

Die öfters zu konstatierende Tatsache, daß bei Gefäßen mit gleichem Durchmesser die ausströmenden Gasmengen verschieden groß sind, hat sicherlich ihre Ursache in einer Ungleichheit: 1. in der Lage der betreffenden Leitungsbahnen zu luftführenden Interzellulargängen, 2. in der variablen Größe der Reibungs- und Filtrationswiderstände im Innern der trachealen Elemente. Ferner muß man immer bedenken, daß es bei einer vergleichenden Betrachtung der Abhängigkeit zwischen Gefäßweite und Geschwindigkeit des Luftdurchgangs vor allem auf die Weite der engsten Stellen in den trachealen Elementen ankommt.

Auch die großen quantitativen Unterschiede in den Gasvolumen, die aus verschiedenen Pflanzenarten unter gleichen äußeren Umständen und Bedingungen in der Zeiteinheit austreten, sind zum großen Teil auf Differenzen in der durchschnittlichen Gefäßweite zurückzuführen. So wird bei meinen Versuchen der auffallend rasche und leichte Gasaustritt bei der Weide erklärlich, deren Leitkörper ja nur aus weitulmigen, dünnwandigen Gefäßen besteht. Auch bei der Eiche strömt schon bei mäßiger Saugung viel Luft aus dem Frühholz älterer Jahresringe, wo die meisten Gefäße eine bedeutende Weite haben. Dagegen lassen *Acer campestre* und *platanoides*, sowie *Aesculus Hippocastanum*, die sehr enge Gefäße haben, selbst bei sehr hohem Unterdruck nur wenig Gas austreten.

### **Einfluß von Erschütterungen der Pflanzen auf die Gasbewegung.**

Wie man sich leicht überzeugen kann, wird der Luftdurchtritt durch heftige Erschütterungen der Pflanzen sehr beschleunigt. So strömte mitunter während eines viele Minuten anhaltenden Klopfens beständig Gas in viel größeren Quantitäten aus als unter gewöhnlichen Umständen; hierauf machte sich aber für längere Zeit eine deutliche Abschwächung der Luftabscheidung bemerkbar.

Die Widerstandsfähigkeit der in den Leitungsbahnen enthaltenen Luft-Wasser-Ketten gegen eine einseitig wirkende, bewegende Kraft mußte also bedeutend geringer geworden sein, was wohl dadurch zu erklären ist, daß die Erschütterungen der Zweige Deformationen der Interzellularen und der trachealen Elemente zur Folge haben, wodurch an den eingeschlossenen Luftblasen die Menisken zerstört werden, auf

deren Konstitution ja von Naegeli<sup>1)</sup> und Zimmermann<sup>2)</sup> die äußerst geringe Beweglichkeit der Jamin'schen Ketten zurückgeführt wird. Mit dieser Erklärung steht die von Zimmermann gefundene Tatsache im Einklang, daß die Widerstandsfähigkeit einer Luft-Wasser-Kette gleich nach ihrer Bildung verschwindend klein ist, doch nach längerer Ruhezeit bedeutend zunimmt, um nach einigen Stunden ihren größten Wert zu erreichen.

### **Untersuchung der relativen Bedeutung der Spaltöffnungen und Lentizellen als Eingangspforten für das durch Pflanzen gesogene Gas.**

Zur Beantwortung dieser Frage wurden Parallelversuche mit zwei gleichen Zweigen ausgeführt, die einen langen unbeblätterten Stengel und eine gleich große, dichte Blattkrone aufwiesen. Diese wurde nach dem ersten, unter gleichen Bedingungen angestellten Parallelversuch bei einer Serie von Zweigen in Wasser getaucht oder abgeschnitten und die Schnittfläche luftdicht verkittet, während bei den anderen Zweigen der blattlose Stengelteil entrindet und mit Gelatine verklebt wurde, die Blattkrone aber unversehrt blieb.

Nach dem bisher Gesagten ist es wohl ohne weiteres einleuchtend, daß die Interpretation der so erhaltenen experimentellen Ergebnisse sehr erschwert wird, und zwar 1. durch die großen individuellen Verschiedenheiten der Untersuchungsobjekte, 2. durch die periodischen Schwankungen in der Durchgangsgeschwindigkeit des Gases, bedingt durch den Wassergehalt der beiden Zweige, der sich natürlich bei der verschiedenen Versuchsanordnung ungleich rasch ändern muß. Diese Fehlerquelle ist auch nicht bei den sukzessiv an ein und demselben Zweige ausgeführten Untersuchungen zu umgehen, zumal die Experimente infolge der jedesmaligen, langwierigen Entfernung der im Zweig zurückgebliebenen Luftmenge über eine lange Zeit ausgedehnt werden müssen. Unter diesen Umständen verzichte ich darauf, die nicht immer eindeutigen Resultate hier anzugeben und weise nur auf ein allgemeines Ergebnis hin.

Die Austrittsgeschwindigkeit des durchgesogenen Gases zeigte nämlich ein diametral entgegengesetztes Verhalten, je nachdem die obwaltenden Versuchsbedingungen den Luft Eintritt nur durch die Stomata oder nur durch die Lentizellen gestatteten. Im ersten Falle nimmt die Austrittsgeschwindigkeit des Gases trotz gleichen Unterdrucks be-

<sup>1)</sup> Naegeli, Über die Theorie der Kapillarität. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., 1866, I, S. 597, 605, 609.

<sup>2)</sup> Zimmermann, Über die Jamin'sche Kette. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1883, S. 384.

ständig zu (Tab. I B), im zweiten Fall dagegen langsam ab, trotzdem die Saugung verstärkt wird (siehe Tab. I A, *Fagus silvatica* und II *Corylus avellana*). Dementsprechend sinkt der für den Beginn der Luftabscheidung erforderliche negative Druck im ersten Fall (*Fagus*) von 12 auf 9 cm Hg, während er im zweiten Fall hingegen bei *Fagus* von 12 auf 35—40 cm Hg und bei *Corylus* von 7 auf 22 cm Hg steigt.

Dieses abweichende Verhalten wird zum Teil durch den verschiedenen Wassergehalt in den trachealen Leitungsbahnen verursacht. Der allmähliche Austrocknungsprozeß muß selbstverständlich im ersten Fall wegen der bedeutend größeren Verdunstungsfläche viel rascher erfolgen als im zweiten. Doch wird dadurch noch nicht erklärt, warum bei dem zweiten Versuch (Tab. I A), im schärfsten Gegensatz zu dem ersten, trotz erhöhter Triebkraft die täglich gelieferte Gasmenge sogar kontinuierlich abnimmt. Man müßte denn gerade eine allmähliche Wasserinjektion annehmen, wofür aber kein Grund vorliegt. Denn bei dem langsamen Luftaustritt brauchte die Saugung nur selten erneuert zu werden; auch wurde jedes plötzliche Nachlassen des Unterdrucks und somit ein Einpressen von Wasser vermieden.

Nach meiner Meinung deutet die Erscheinung eher darauf hin, daß mit dem Austrocknen der oberflächlichen Schichten Formveränderungen der toten Zellen im Porenkork Hand in Hand gehen, die einen Schluß der Interzellularen des Periderms herbeiführen. Ein solcher Vorgang wäre natürlich für die selbsttätige Regulation der Wasserdampfabgabe von hoher biologischer Bedeutung. Da aber hierüber bis jetzt nichts bekannt ist, so können nur spätere genaue Untersuchungen der anatomischen Verhältnisse die Richtigkeit der aus dem Experiment gezogenen Schlußfolgerung prüfen.

### **Versuche über die Gasbewegung mit dikotylen Freilandpflanzen.**

Zur Widerlegung des Einwandes, meine Experimente mit abgeschnittenen Zweigen ließen keine Schlüsse auf die Gasbewegung in intakten Pflanzen zu, dehnte ich meine Untersuchungen auch auf Freilandpflanzen, dikotyle Bäume und Sträucher, aus. Dazu bedurfte es freilich einer vollkommenen Änderung in der Apparatur. Die Versuchsanordnung war folgende (Fig. 3):

An einem geeigneten Seitenzweig des zu untersuchenden Strauches oder Baumes wird der Wipfel entfernt und der Aststumpf mittels Kautschuks luftdicht mit dem einen Schenkel eines h-förmigen Glasrohres verbunden, das am entgegengesetzten Ende den mit zwei Glashähnen versehenen Gassammelzylinder trägt. Der zweite nach unten gerichtete Schenkel des h-förmigen Rohrs ist mit einem Dreiweghahn und weiterhin mit einem 50 cm langen und 3 cm weiten Glasrohr

verbunden, das ich als Meßrohr bezeichnen will. Es bildet mit einem zweiten, eben so langen und weiten, doch oben offenen Glasrohr, dem Niveauruhr und einem dazwischen eingeschalteten dickwandigen Gummi-

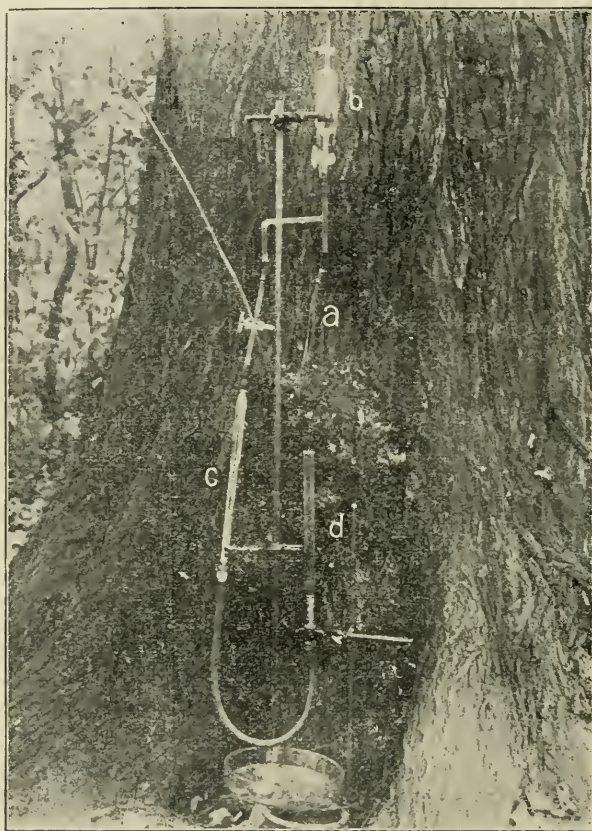


Fig. 3. Apparat zur Saugung an einem abgeschnittenen Zweig (Wasserreis) eines Baumes im freien Lande. (Erklärung im Text.)

a. Versuchsweig, b. Sammelzylinder, c. Meßrohr, d. Niveauruhr.

schlauch ein U-förmiges System kommunizierender Röhren. Dieses wird vor Beginn des Versuchs zum Teil mit Quecksilber, der ganze übrige Apparat mit ausgekochtem Wassre gefüllt. Durch Heben und Senken des Niveauruhrs wird auf den Stengelquerschnitt ein Über- oder Unterdruck ausgeübt, dessen jeweilige Größe durch die Niveaudifferenz des Quecksilbers in Zentimetern gemessen wird unter Berücksichtigung der im Meßrohr über dem Quecksilber befindlichen Wassersäule, die in ihrem unteren Teile, gerechnet vom Quecksilber-spiegel bis zur Höhe des Stengelquerschnitts, als Saugung, in ihrem oberen Teil hingegen als Druck wirkt. Bei der Abmessung der ein-

zelen Bestandteile des Apparats war Sorge dafür getragen worden, daß sich bei mittlerer Saugung die beiden Teile der Wassersäule in ihrer Wirkung gerade kompensierten. — Um den durch Gasaustritt verursachten Druckausgleich möglichst zu verzögern, wurden Meß- und Niveaurohr ziemlich weit gewählt. Zur Erneuerung des Unterdrucks ohne Unterbrechung des Versuchs wird das aus dem Sammelgefäß durch die austretende Luft in das Meßrohr verdrängte Wasser, welches das Quecksilber herunterdrückt, mit Hilfe des Dreiweghahnes durch Heben des Niveaurohrs nach außen befördert.

Die Versuchsergebnisse sind im chemischen Teil in der Tabelle auf S. 79 zusammengestellt; hier will ich nur wenig bemerken. Der Gasaustritt beginnt bei *Salix* während der ganzen Versuchsdauer vom 18.—22. X. stets bei 6 cm Hg und wird bei 9—12 cm Hg sehr lebhaft. So tritt bei einer Saugung von 40—6 cm, d. h. durchschnittlich 23 cm Hg, stündlich 3,9 ccm Gas aus.

Bei *Robinia* und *Ulmus* bedurfte es im allgemeinen eines höheren Unterdrucks. Diese Differenzen haben in individuellen Verschiedenheiten, im Wassergehalt, in den anatomischen Strukturverhältnissen und in den Lagebeziehungen der benutzten Äste zum Stamm ihre Ursache. Für die bei längeren Versuchen in die Erscheinung tretende Abschwächung der Luftausscheidung (siehe *Ulmus*) sind wohl die schon oben erwähnten Verstopfungen der Gefäße verantwortlich zu machen.

Da die Gefahr der Austrocknung bei den Freilandpflanzen nicht vorliegt, so sind hier die mit dem Wassergehalt der Leitungsbahnen variierenden, periodischen Schwankungen in der Geschwindigkeit des Luftdurchgangs, vor allem ihre allmähliche bedeutende Steigerung, nicht zu beobachten. In dieser Beziehung verhalten sich also die Versuche mit Freilandpflanzen ähnlich denen mit abgeschnittenen Zweigen, deren Transpiration gehemmt wird.

### **Die in unversehrten dikotylen Holzgewächsen auftretenden negativen Spannungen, die ein Einsaugen von Luft in die trachealen Bahnen zur Folge haben.**

Bei den vorangegangenen Untersuchungen wurde die Gasbewegung in Pflanzen durch die Saugwirkung einer Quecksilbersäule oder eines künstlich erzeugten Vacuums verursacht.

Es fragt sich nun, ob auch in unversehrten dikotylen Holzgewächsen die für das Eindringen von Luft in die Leitungsorgane erforderliche Triebkraft gegeben ist?

Als solche kommt vor allem der in den trachealen Elementen auftretende negative Druck in Betracht, der bei lebhafter Transpiration und ungenügender Wasserzufuhr recht ansehnliche Werte erreichen,

ja unter ganz besonderen Umständen nach Schwendener bis auf 57 cm Hg steigen kann.

Auch bei reichlicher Wasserversorgung entstehen in den Gefäßen hoher Bäume Zugspannungen, da — wie wir später sehen werden, und wie es ja auch schon der Th. Hartig'sche Tropfenversuch zur Genüge zeigt — die Kontinuität des Druckes der Wassersäulen in den Tracheiden und Gefäßen durch die eingeschalteten Tüpfelmembranen nicht aufgehoben wird. Die Wassermassen in den trachealen Elementen, die gewissermaßen an den transpirierenden Blattoorganen hängen, üben also durch ihr Gewicht auf die Wasserteilchen im oberen Gefäßteil einen Zug aus, dessen Größe nahezu der Höhe der daranhängenden Wasserfäden entsprechen würde, falls nicht der hydrostatische Druck durch andere mitwirkende Faktoren mehr oder weniger aufgehoben oder ausgeglichen wird. Die Untersuchung dieser komplizierten Verhältnisse soll uns weiterhin im theoretischen Teile beschäftigen.

### Über den negativen Druck der Gefäßluft.

Ich habe nun noch zu untersuchen, ob die Ergebnisse meiner Experimente über die Widerstandsfähigkeit der Gefäßwandungen gegen das Eindringen von Luft auch mit den über den negativen Druck der Gefäßluft bekannten Tatsachen im Einklang stehen.

F. v. Höhnelt<sup>1)</sup> bestimmte die Größe der Luftverdünnung durch die Steighöhe des Quecksilbers, das beim Abschneiden eines frischen Zweiges unter Quecksilber in die geöffneten Gefäße eindringt. Die auf diesem Wege für den negativen Druck erhaltenen Werte, die natürlich ganz außerordentlich variieren, sind nicht quantitativ genau, da ja die Steighöhe des Quecksilbers nicht bloß von der Größe des Unterdruckes, sondern auch von der Gefäßlänge und dem Volumverhältnis von Wasser und Luft abhängig ist. So muß in einer langen Trachee mit zahlreichen kontraktionsfähigen Luft- und Wasserdampfblasen das Quecksilber natürlich trotz gleicher Spannung viel höher steigen als in einem kurzen, oder fast vollständig mit Wasser angefüllten Gefäße.

Einwandsfreier als Höhnels Resultate sind die von Schwendener<sup>2)</sup>, der die Volumabnahme der Gasblasen beim Anschneiden der Gefäße bestimmte und als niedrigsten Wert der Spannung bei verschiedenen Versuchen  $\frac{4}{11}$ ,  $\frac{1}{3}$  und  $\frac{1}{4}$  des Atmosphärendruckes feststellt. So kommt er denn zu dem Ergebnis<sup>3)</sup>: „daß ein gewisses

<sup>1)</sup> F. v. Höhnelt, Über den negativen Druck der Gefäßluft. Dissert. Straßburg 1876.

<sup>2)</sup> Schwendener, Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jamin'schen Kette. Ges. bot. Mitteil., Bd. I, S. 298 ff.

<sup>3)</sup> l. c. S. 308.

Maximum der Luftverdünnung nicht überschritten wird“; ferner<sup>1)</sup> „daß selbst im diesjährigen Sproß meist nur eine mäßige Luftverdünnung zustande kommt“; und „daß die Luftverdünnung in den Gefäßen zwei- bis vierjähriger Triebe gewöhnlich schon bei  $\frac{1}{3}$  der Normalspannung stehen bleibt und voraussichtlich nur selten unter  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{5}$  des Atmosphärendrucks herabgeht“.

Bestimmungen der Größe des negativen Drucks der Binnenluft in Nadelhölzern sind von Pappenheim und Claussen ausgeführt worden. Nach Pappenheim<sup>2)</sup> hat „die Binnenluft in den Splintholzteilen bei der Tanne in allen Baumhöhen einen annähernd gleichen Grad negativer Spannung, der etwa  $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{5}$  Atmosphären beträgt. Nach Claussens<sup>3)</sup> Messungen schwankt die positive Spannung der Binnenluft in Koniferen je nach den Umständen zwischen 0,5—0,9 Atmosphären, d. h. es war ein negativer Druck von 0,1—0,5 Atmosphären = 7,6—38 cm Hg vorhanden.

Die stark abweichenden Resultate der beiden letztgenannten Forscher kommen für meine Versuche nicht direkt in Betracht, da sie ja nur für die engen Tracheiden der Koniferen, nicht aber für weite Gefäße dikotyler Bäume gelten. — Zu den Ergebnissen Schwendeners ist noch folgendes zu bemerken:

1. Als Untersuchungsobjekt diente immer *Acer*, dessen Gefäße bekanntlich sehr eng sind, was für die Größe der möglichen negativen Spannung nicht bedeutungslos ist.

2. Die Versuche wurden stets mit beblätterten Trieben ausgeführt. Die Resultate gelten also für tracheale Elemente, die ganz im Bereich der Saugwirkung transpirierender Flächen stehen, wo natürlich die Luftverdünnung ihre höchsten Werte erreichen muß.

3. Die angegebenen Zahlen stellen nur äußerst selten auftretende Maximalwerte dar, die höchst wahrscheinlich durch besonders günstige Umstände, wie z. B. ausgezeichnete Isolierung der betreffenden Gefäße von jeglichen, luftführenden Interzellularen zu erklären sind.

Der Durchschnittswert der Luftverdünnung in den Gefäßen ist nach v. Höhnel, Schwendener und auch nach Claussen bedeutend geringer und läßt sich völlig mit meinen Versuchen über die Luftdurchlässigkeit frischer, wasserreicher Zweige vereinbaren. Auch wurden ansehnliche negative Spannungen nur in den allerjüngsten Jahresringen festgestellt, wo die Wasserversorgung der Gefäße am besten ist. Da nun aber eine lebhafte Transpiration ihre Saugwirkung,

<sup>1)</sup> l. c. S. 309.

<sup>2)</sup> Pappenheim, Methode zur Bestimmung der Gasspannung im Splinte der Nadelbäume. Bot. Zentr. 1892, 49 u. 50, S. 161.

<sup>3)</sup> P. Claussen, Durchlässigkeit der Tracheidenwände für atmosphärische Luft. Flora 1901, S. 422.

soweit es die radialen Anschlüsse erlauben, auch auf ältere Gefäße erstrecken muß, so kann man in der Tatsache, daß Quecksilber infolge Luftverdünnung nur in den jüngsten Jahresringen aufsteigt, einen Beweis für stärkere Luftdurchlässigkeit der Leitungsbahnen älterer Jahresringe erblicken, wodurch dort das Zustandekommen größerer Spannungen verhindert wird. Hierfür würde auch der größere Luftgehalt dieser Gefäße sprechen.

### **Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität trockener vegetabilischer Membranen für Luft an der Hand der Nägeli'schen Micellarhypothese.**

Neben dem negativen Druck der Gefäßluft gehört zweifellos die Permeabilität der verschiedenen vegetabilischen Gewebe zu den wichtigsten Faktoren der Gasbewegung und ist daher vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden; und dennoch stehen sich gerade hier die Ansichten der Forscher schroff gegenüber. So konstatierte Lietzmann<sup>1)</sup> für Cuticula, Parenchym- und Holzzellmembranen eine größere Luftdurchlässigkeit im imbibierten Zustande. Molisch und Wiesner<sup>2)</sup> geben ebenfalls an, daß „jede Zellhaut ein bestimmtes Gas desto rascher diffundieren läßt, je reichlicher sie mit Wasser imbibiert ist“. P. Claussen<sup>3)</sup> kommt bei der Untersuchung der Luftdurchlässigkeit der Tracheidenwände zu demselben Ergebnis. Im schärfsten Gegensatz hierzu vertreten Böhm, Scheit, Wiesner in einer früheren Arbeit, Drude, Strasburger und Steinbrinck die Ansicht, daß trockene Membranen permeabler für atmosphärische Gase sind<sup>4)</sup>. Meine Versuchsergebnisse stimmen in diesem Punkte vollkommen mit denen Strasburgers überein. Für eine stärkere Luftdurchlässigkeit trockener Membranen spricht auch die Tatsache, daß im Kernholz die Lumina aller trachealen Elemente mit Luft erfüllt sind. „Der etwaige Einwand, daß beim Trocknen die Schließhäute der behöfteten Tüpfel zerrissen werden, wird durch die Tatsache hinfällig, daß dieselben bei den Tracheiden selbst sehr alten Holzes noch vorhanden sind“<sup>5)</sup>.

Wie sind nun diese unvereinbaren Gegensätze in den Angaben, die von den verschiedensten Forschern auf Grund recht eingehender, mühevoller, experimenteller Untersuchungen gemacht worden sind, zu erklären?

<sup>1)</sup> Lietzmann, Über die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft. Flora 1887, S. 339 u. 355.

<sup>2)</sup> Molisch und Wiesner, Über den Durchgang der Gase durch die Pflanzen. Ber. d. Wien. Akad. 1887; Bot. Zentr. 1889, Bd. 39, S. 214.

<sup>3)</sup> P. Claussen, l. c. Flora 1901, S. 422.

<sup>4)</sup> Siehe Literaturangaben auf S. 21 u. 22 dieser Arbeit.

<sup>5)</sup> Böhm, Ursache des Saftsteigens. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 7 1889, S. (47).

Da die von einigen Autoren gegen die Resultate ihrer Gegner erhobenen Einwände nicht genug beweiskräftig und überzeugend sind, so wurde ich bei eingehendem Studium der umfangreichen Literatur zu der Ansicht gedrängt, daß die Widersprüche in den experimentellen Befunden nur durch Verschiedenartigkeit der benutzten Objekte erklärt werden können, die sich infolge der physikalischen und chemischen Eigenschaften ihrer Membranen beim Austrocknen wahrscheinlich ungleich verhalten. Die Möglichkeit einer Lösung der Frage in der angedeuteten Weise will ich an der Hand der Nägeli'schen<sup>1)</sup> Micellarhypothese darlegen, die ja am besten und klarsten die molekularen Vorgänge bei Quellung, Austrocknung, Imbibition, Kapillarität, Oberflächenspannung, Wachstum usw. zu veranschaulichen vermag. Nach Nägeli setzen sich die Zellulosemembranen aus polyedrischen Molekular-komplexen, sogenannten Micellen, zusammen, zwischen denen sich ein System äußerst feiner Kapillaren befindet; aber auch weitere, wenn auch noch ultramikroskopische Kanälchen sind in der Micellarstruktur eingebettet. Im imbibierten Zustande sind die Micellen von einer Flüssigkeitsatmosphäre, dem „Adhäsionswasser“, umgeben, während die Micellarinterstitien von „kapillarem Imbibitionswasser“ erfüllt sind. Bei dem allmählich fortschreitenden Prozeß der Austrocknung verdunstet das kapillar festgehaltene und das Adhäsionswasser.

Wie versuchen nun die Forscher, die für eine geringere Luftdurchlässigkeit trockener Membranen eintreten, ihre Ansicht mit der Micellarstruktur in Übereinstimmung zu bringen? Lietzmann<sup>2)</sup> gibt zu, daß man es bei ausgetrockneten Zellhäuten mit einer einfachen Diffusion durch die wasserfreien Interstitien, „bei den imbibierten Membranen dagegen mit einem diosmotischen Prozeß zu tun habe, der sich nicht bloß durch die Interstitien und Kanälchen, sondern auch durch das beträchtlicher ins Gewicht fallende Adhäsionswasser vollzieht“. In Anbetracht der Tatsache, daß Diosmose im Vergleich zu der durch starke Saugung angeregten Filtration im gasförmigen Zustande nur äußerst langsam erfolgt, halte ich die Erklärung Lietzmanns nicht für besonders glücklich.

Von größerer Überzeugungskraft ist die Interpretation, die Kamerling<sup>3)</sup> gibt. Nach ihm „werden die Micellen beim Verdunsten des sich dazwischen befindenden Wassers so fest an einander gesaugt,

<sup>1)</sup> Nägeli, Die Stärkekörner. 1858, S. 322. — Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. 1864. Bot. Mitteil. Bd. I, S. 1 u. 46. — Theorie der Gärung. 1879, S. 121. — Nägeli u. Schwendener, Das Mikroskop. 1877, II. Aufl., S. 532.

<sup>2)</sup> Lietzmann, l. c. S. 383.

<sup>3)</sup> Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran. Bot. Zentr. XVIII, 1897, S. 53.

daß selbst bei einem Druckunterschied von 1 Atm. keine Luft von außen in das Innere der Zelle eindringt“.

Diese Vorstellung findet vermutlich ihre Verwirklichung, wenn die Micellen sehr dicht gelagert sind, so daß die Interstitien noch in ihrer ganzen diametralen Ausdehnung durch die von der Wandsubstanz ausgehenden molekularen Anziehungskräfte beherrscht werden. Wenn aber die äußerst feinen Kapillaren, die die Micellarstruktur durchziehen, oder wenigstens die zwischen größeren Micellverbänden befindlichen weiteren Kanälchen einen mehr als doppelt so großen Durchmesser haben als der äußerst minimale Wirkungsradius der Attraktionskraft der Micellen beträgt, dann ist bei Wasserverlust ein Zusammenfallen des Gerüstwerks unmöglich. An die Stelle der verdunstenden Wassermoleküle, die nicht mehr im Bereich der Anziehungssphäre der Micellen stehen, treten Luftteilchen, die einen lückenlosen Anschluß der Substanzteilchen verhindern. In diesem Zustande gestatten die Interstitien und Kanälchen, die nun durch Verdrängung der sie verstopfenden Wassermoleküle für Luft wegsamer geworden sind, eine rasche Gasfiltration bei starkem, einseitigem Überdruck. Unter solchen Umständen werden nun die experimentellen Befunde von Böhm, Drude, Strasburger, Steinbrinck sowie meine eigenen verständlich.

So werden die sonst unvereinbaren Gegensätze in den Ansichten über die relative Stärke der Luftdurchlässigkeit trockener und imbibierter Membranen auf physische und chemische Differenzen in dem Versuchsmaterial zurückgeführt. Diese können beruhen 1. auf einer ungleich dichten Lagerung der Micellen; 2. auf verschiedener Größe der von den Substanzteilchen ausgehenden molekularen Attraktionskräfte, deren Stärke natürlich von der chemischen Beschaffenheit der betreffenden Substanz abhängt und durch Imprägnation mit gewissen Stoffen sehr variiert werden kann. Die Annahme einer solchen physikalisch-chemischen Differenzierung ist nicht nur natürlich und völlig einwandfrei, sondern sogar eine notwendige Forderung im Hinblick auf das ungleiche Verhalten kolloidaler Häute bei bestimmten Vorgängen, z. B. beim Eindringen von Wasser, womit alle Übergänge von ansehnlicher bis zu unmerklicher Volumänderung verbunden sind. Membranen, die stark quellungsfähig sind und beim Eintrocknen zusammenschrumpfen, werden sich verhalten, wie es Kamerling angibt, während dagegen Holzzellwände, die beim Eindringen von Wasser keine oder nur eine äußerst geringe Volumänderung zeigen, auch bei Wasserverlust keine wesentlichen Veränderungen in der Struktur erfahren und sich somit verhalten werden, wie ich es zur Erklärung der Versuchsergebnisse, die für eine größere Permeabilität trockener Membranen für Luft sprechen, angegeben habe.

Ferner ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die Dicke der zu passierenden kolloidalen Häute von Einfluß ist. Zum Ersatz des an dicken Schichten oberflächlich verdunstenden Wassers rückt aus dem Innern der Interstitien infolge der durch Kapillarität und Verdunstung bewirkten Sangwirkung neue Flüssigkeit nach, die aber nicht schnell genug durch Luft ersetzt werden kann, da ja die Ausmündungen der Poren durch Wassermoleküle noch verstopft sind. So werden die Micellen im Innern, wo infolge Wasserverlust ein Vacuum entsteht, fest aneinander gesogen und durch Adhäsion miteinander verkittet.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung kann auch bei Strasburgers und meinen Versuchen die während des Austrocknungsprozesses stattfindende kontinuierliche starke Sangung sein, die an die Stelle des verschwindenden kapillaren Imbibitionswassers sofort Luftmoleküle in die Micellarinterstitien einsaugt, die deren Zusammenschluß verhindern.

Welche Berechtigung die von mir dargelegte Erklärungshypothese, die bezüglich der Luftdurchlässigkeit imbibierter und trockener vegetabilischer Membranen in eine verworrene Fülle von sich widersprechenden Annahmen und Tatsachen Licht bringen würde, besitzt, müssen spätere Untersuchungen zeigen.

---

## Theoretische Betrachtungen über die Mechanik des Zusammenwirkens von Gas- und Wasserbewegung in den trachealen Bahnen dikotyler Holzgewächse.

### Kausalerklärung für das Zustandekommen der Funktion der Wasserreservoirs, sowie der sukzessiven Ausschaltung einzelner Bahnen aus der Wasserleitung dikotyler Pflanzen.

Zum Schluß meiner Untersuchungen über die Gasbewegung sei es mir noch gestattet, die experimentell gewonnenen Ergebnisse zu einer theoretischen Betrachtung der Mechanik des Zusammenwirkens von Gas- und Wasserbewegung zu verwerten. In der umfangreichen Literatur über das Saftsteigeproblem findet man immer wieder die Ansicht vertreten, daß in Hölzern mit ausgeprägter Differenzierung in den Leitungsbahnen ein Teil der Gefäße als Wasserbehälter funktioniert, und daß die trachealen Elemente nicht gleichzeitig entleert, sondern nacheinander von der Wasserleitung ausgeschaltet werden, wenn der Wasserverlust infolge Transpiration die Wasserzufuhr überwiegt. Diese Vorstellung von dem Verhalten der Leitungsbahnen ist nicht durch direkte Beobachtung gewonnen, sondern durch Deduktion aus andern Erscheinungen erschlossen worden. Dennoch

wird sie, ohne daß man sie kausal zu begründen versucht, immer wieder von den verschiedensten Forschern zur Erklärung höchst wichtiger physiologischer Prozesse herangezogen. Solange aber die Ursache, die die zeitweilige Ausschaltung trachealer Bahnen sowie die Funktion gewisser Gefäße als Wasserreservoir bedingt, nicht bekannt ist, kann man diesen Interpretationen nur den Charakter von Erklärungshypothesen zusprechen. Da auch ich dieselben zur Deutung meiner experimentellen Befunde heranziehen mußte, so hatte ich denn zu untersuchen, ob man überhaupt dem Leitungssystem dikotyler Holzgewächse diese Funktionen zuerteilen darf, und welche Faktoren sie ermöglichen. Aufschluß über diese Frage geben meine Untersuchungen über Auftreten und Verhalten der Luftblasen in den trachealen Elementen. Um die für eine vergleichende Betrachtung notwendige gleiche Grundlage zu gewinnen, will ich bei der Erklärung von zwei oder mehreren Gefäßen ausgehen, die hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur, ihrer Lage zu luftgefüllten Hohlräumen, z. B. den Interzellularen eines Markstrahls, und bezüglich ihres Anschlusses an die transpirierenden Blattflächen vollkommen gleichwertig sind; nur in der Weite mögen sie Unterschiede aufweisen. Diese Annahmen widersprechen den anatomischen Verhältnissen im Holz in keiner Weise. Wenn nun bei lebhaft gesteigerter Transpiration nicht mehr genügend Wasser von unten her zugeführt wird, so tritt in den Gefäßen ein negativer Druck auf, der mit steigender Differenz von Wasserabgabe und Wasserzufuhr dauernd wächst. So kommt es schließlich zur Abscheidung der gelösten Luft, wodurch die Kohäsion der negativ gespannten Wasserfäden überwunden wird. Dieser Prozeß muß in den weiteren Gefäßen schneller von statten gehen als in den engen, und zwar aus folgenden Gründen: 1. In den engen Tracheen ist für eine bessere Wasserzufuhr gesorgt, da ja die Steighöhe des Wassers in Kapillarröhren mit benetzten Wandungen umgekehrt proportional dem Radius ist. 2. Die engen Gefäße halten infolge ihrer gesteigerten kapillaren Eigenschaften das Wasser fester, ja sie werden den weiten Gefäßen, mit denen sie eventuell durch Tüpfel verbunden sind, sogar noch Wasser entziehen.

So tritt denn in den weiten Leitungsbahnen zuerst größerer Wassermangel und folglich auch größerer negativer Druck auf. Wie ich nun im experimentellen Teil gezeigt habe, ist die Widerstandsfähigkeit der Gefäßwandung gegen Eindringen von Luft abhängig vom Wassergehalt der Bahnen; mithin muß Luft zuerst in die wasserärmeren, mit größerer Spannung versehenen, weiteren Gefäße eintreten, zumal ja auch unter den oben vorausgesetzten gleichen Bedingungen dem Gaseintritt eine viel größere Fläche dargeboten wird. Die eingedrungene Luft dehnt sich sofort entsprechend dem im Gefäß

herrschenden Spannungszustande aus, vermindert so die Leitungsfähigkeit des betreffenden Organs, um sie schließlich ganz aufzuheben. Wenn nun in der Nacht die Transpirationsgröße abnimmt, während die Wasseraufnahme durch die Wurzeln die gleiche bleibt, so läßt der Spannungszustand in den Gefäßen nach, womit eine Kontraktion der eingedrungenen Luftblasen verbunden ist. Mit der dadurch erhöhten Leitungsfähigkeit geht eine Entfernung der Luft aus den trachealen Elementen Hand in Hand. Bei dem allmählich zunehmenden Druck wird das Gas vom Wasser absorbiert und gelangt theils mit dem Transpirationsstrom nach außen, theils diffundiert es in gelöster Form durch die Tracheenwände. Der letztere Prozeß wird noch erhöht durch die osmotische Saugung der angrenzenden lebenden Zellen, die Wasser aus den Gefäßen durch die permeablen Schließhäute der Tüpfel ansaugen, um es wieder an osmotisch noch wirksamere Nachbarzellen abzugeben.

Die Gasblasen werden natürlich in den luftreicheren Bahnen, in die der aufsteigende Wasserstrom nur sehr schwer Zutritt hat, viel langsamer verschwinden. Hier werden also mehr oder weniger zahlreiche Luftblasen zurückbleiben, die ihrerseits bei eintretendem Wassermangel eine leichtere Ausschaltung der betreffenden Bahnen aus der Wasserleitung bedingen; denn bei lebhaft einsetzender Transpiration dehnen sie sich wieder aus und hemmen die Wasserzufuhr, was eine Steigerung der Spannung und somit ein Einsaugen von Luft zur Folge hat. Dadurch verliert das betreffende Gefäß seine Leitungsfähigkeit; das in ihm noch enthaltene Wasser wird durch die Expansivkraft der Luft in die mittels Tüpfelkanäle kommunizierenden, engeren Tracheen und Tracheiden gepreßt. Auf diese Weise kommt die Funktion der Wasserbehälter zustande.

Daß diese gerade den weiten Gefäßen zukommen muß, geht schon aus dem Gesagten hervor; doch möchte ich dazu noch auf einen wichtigen Punkt aufmerksam machen. Wenn wirklich bei außerordentlich gesteigerter Verdunstung auch in den engen Gefäßen und Tracheiden Luftblasen auftreten, so wird doch durch sie die Leitungsfähigkeit nicht in so ungünstiger Weise beeinflusst; denn in den engen trachealen Organen werden sich bei gleicher Saugung die Luftblasen nicht so stark ausdehnen wie in den weiten Gefäßen, weil sich ja die Oberflächenspannung der Glasblasen, die in engen Elementen bedeutend größer ist, als hemmender Faktor geltend macht. Auch werden hier die einmal entstandenen Luft- und Dampfblasen eher verschwinden, da die von konkaven Menisken ausgehende Saugwirkung in englumigen Bahnen größer ist und folglich rascher Wasser heranschafft. Dadurch sinkt die Spannung, die Luft kontrahiert sich und wird bei dem sich steigernden Druck teilweise vom Wasser absorbiert.

So tritt uns denn in den Hölzern mit weitgehender Differenzierung in den Leitungsbahnen eine deutliche Arbeitsteilung entgegen, die sich darin offenbart, daß vor allem die engeren trachealen Elemente als Leitungsorgane funktionieren, während die weiten Gefäße, besonders in älteren Jahresringen, hauptsächlich als Reservoir dienen.

Der zentripetal nach dem Stamminnern zunehmende Luftreichtum läßt sich dadurch erklären, daß die älteren Gefäße keinen direkten Anschluß an die transpirierenden Blattflächen haben. So wird in ihnen keine lebhaft Wasserströmung die unter ungünstigsten Verhältnissen eingedrungene Luft entfernen, welche ihrerseits wieder die Widerstandskraft der betreffenden Wandungen gegen Gaseintritt herabsetzt.

Diese theoretischen Betrachtungen erklären auch zur Genüge, wie es möglich ist, daß bei meinen Experimenten trotz lebhaften Gasaustritts aus den Gefäßen noch Wasser aufgesogen wird, und zwar oft in bedeutenden Mengen. Diese Erscheinung, die durch den Widerstreit zweier Kräfte, der transpiratorischen und der von der Quecksilbersäule ausgehenden Saugung bedingt ist, birgt einen scheinbar unlöslichen Widerspruch in sich. Da in der Natur alle Energie nur von einem höheren Potential zu einem tieferen fließen kann, so deutet die Richtung des Gasstromes an, daß die künstliche Saugung größer ist als die durch Verdunstung erzeugte. Dann aber bleibt der entgegengesetzt gerichtete Wasseraufstieg unerklärt, zumal sich Gas- und Wasserströmung in Organen vollziehen, die derselben Funktion dienen, ja sogar in dieselbe Kategorie fallen.

Denn die naheliegende Vermutung, daß bei meinen Saugversuchen die Gasbewegung in den Tracheen, die Wasserbewegung dagegen allein in den Tracheiden stattfindet, wurde durch Versuche mit Zweigen widerlegt, die nur Gefäße besitzen, z. B. *Salix*, *Populus* und *Aesculus*. Bei *Salix* war der Gasaustritt infolge der Weite der Gefäße von vornherein sehr lebhaft; die gleichzeitig stattfindende Wasseraufnahme dementsprechend gering, aber doch deutlich wahrnehmbar. Bei *Populus* und *Aesculus* wurden trotz lebhaften Gasaustritts tagelang große Mengen Wasser aufgesogen.

In Ermangelung einer rein mechanischen Erklärungsweise neigte ich schon zu der Vermutung, in dem Ergebnis meiner Experimente einen Beweis für die Beteiligung der angrenzenden, lebenden Zellen bei der Hebung des Wassers zu erblicken, eine Ansicht, die von Janse<sup>1)</sup>, Westermaier<sup>2)</sup>, Godlewski<sup>3)</sup> und Schwendener<sup>4)</sup> auf-

<sup>1)</sup> Janse, Jahrb. f. wiss. Bot., 1887, Bd. 18, S. 68.

<sup>2)</sup> Westermaier, Ber. d. Bot. Ges. 1883, Bd. 15, S. 371.

<sup>3)</sup> Godlewski, Jahrb. f. wiss. Bot., 1884, Bd. 15, S. 602.

<sup>4)</sup> Schwendener, Gesammelte Mitteil. I., 1898, S. 296.

gestellt und verteidigt worden ist. Doch Versuche mit Zweigen, die durch langes Brühen in einem Autoclaven vollkommen abgetötet wurden, belehrten mich eines Besseren. Schließlich fand ich in den oben geschilderten Vorgängen, die in letzter Instanz auf der, je nach dem Wassergehalt der Gefäße, verschiedenen Widerstandskraft trachealer Wandungen gegen Lufteintritt beruhen, den Schlüssel zur Erklärung des Widerspruchs auf rein physikalischem Wege. Der Zusammenhang ist folgender:

Zu Beginn der künstlichen Saugung oder bei sehr wasserreichen Zweigen, meist erst nach einiger Zeit, tritt Luft, anfangs in einzelnen Bläschen, dann in kontinuierlichen Strömen aus den älteren Jahresringen aus, und zwar gerade aus diesen, weil hier in den Gefäßen die meisten Gasblasen sind, die sich bei beginnender Saugung ausdehnen und so die Leitfähigkeit vermindern. Das noch vorhandene Wasser wird, so weit es möglich ist, teils angesogen, teils durch die sich ausdehnende Luft in benachbarte engere, wasserreichere Tracheen oder Tracheiden gepreßt. Durch die fortschreitende Entleerung werden die älteren und weiteren Gefäße immer wegsamer für Luft, weil die kapillaren Wasserverschlüsse in den Hofräumen der Tüpfel und Verengungen der Gefäße allmählich verschwinden. Da nun die Aufnahmefähigkeit des Querschnitts für Wasser beständig abnimmt, während die Intensität der Transpiration sich anfangs nur wenig ändert, so müssen bei konstanter Saugung immer mehr Gefäße ausgeschaltet werden, bis schließlich nur noch die mit den transpirierenden Blättern in direkter Verbindung stehenden, jüngsten Gefäße funktionieren. In diesen kommt ja die transpiratorische Saugung unmittelbar zur Wirkung. Solange sie größer ist als die künstliche Saugung, muß sie immer neue Wassermengen aufwärts bewegen. In den älteren Gefäßen dagegen kann die gleiche künstliche Saugung an Intensität die transpiratorische übertreffen, da sie in den am Querschnitt geöffneten Bahnen mit ungeschwächter Kraft zur Geltung kommt, während die von den verdunstenden Blattflächen ausgehende Saugwirkung infolge der geringen Zahl radialer Anschlüsse mehr oder minder an Stärke verliert, wenn sie sich bis in die älteren Jahresringe fortpflanzen soll. So löst sich der Widerspruch auf, der in der entgegengesetzten Richtung von Gas- und Wasserstrom zutage tritt.

### **Die aus der Gasbewegung resultierenden fundamentalen Bedingungen für jede Theorie der Wasserbewegung in dikotylen Bäumen.**

Ich möchte nun noch auf einige, aus meinen Experimenten sich mit Notwendigkeit ergebenden Folgerungen eingehen, die zu den grundlegenden Bedingungen einer jeden Theorie der Wasserbewegung

in dikotylen Bäumen gehören. Bei allen Versuchen zeigte es sich, daß bei einer bestimmten Höhe der durch künstliche oder transpiratorische Saugung gehobenen Quecksilbersäule Luft in die Leitungsbahnen eingesogen wird. Diese Erscheinung würde sich natürlich nicht ändern, wenn die Quecksilbersäule durch eine 13,5mal so hohe Wassersäule ersetzt wird. Es entsteht nun die physiologisch sehr interessante Frage, ob nicht auch eine ähnliche Saugwirkung in den trachealen Bahnen von den kontinuierlichen Wasserfäden ausgeübt wird, die ja nach der Ansicht vieler Forscher, wie Böhm, Dixon, Joly, Askenasy den ganzen Stamm hoher Bäume durchziehen und die von den verdunstenden Blättern erzeugte Saugung nach unten bis in die wasseraufnehmenden Gewebe der Wurzel fortleiten sollen. So schreibt Böhm<sup>1)</sup>: „Solche, an den verdunstenden Blattzellen hängende Wasserfäden, deren untere Enden mit dem Bodenwasser in Berührung stehen, finden sich zweifellos in den Pflanzen.“ Und Askenasy<sup>2)</sup>: „Die osmotische Kraft der Mesophyllzellen übt nun einen Zug aus, der sich vermöge der Kohäsion des Wassers bis zur Wurzel fortsetzt.“ Da die Kohäsion des Wassers außerordentlich groß ist, so sind zwar theoretisch in den trachealen Bahnen sehr lange Wasserfäden möglich, gegen deren Länge nach Böhm's Worten: „der höchste Baum der Erde ein fast verschwindend kurzer Zwerg ist.“ Aber diese Forscher berücksichtigen nicht die zuerst von v. Höhnelt und Strasburger nachgewiesene, von mir eingehender untersuchte Tatsache, daß selbst bei maximaler Saftfülle die trachealen Wandungen bei hohem Überdruck für Luft durchlässig werden. Auf Grund meiner experimentellen Befunde bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß Böhm's Ansicht von der Kontinuität des Wassers in den Gefäßen falsch ist; denn die Zugspannungen, die durch das Gewicht der „an den verdunstenden Blattzellen hängenden Wasserfäden“ erzeugt werden, würden sofort am Gipfel der Bäume ein Einsaugen von Luft in die Leitungsbahnen zur Folge haben; es sei denn, daß die Wassermassen durch andere Kräfte der Schwere enthoben würden.

Die Kapillarität, an die man vielleicht zuerst denken könnte, kann als Tragkraft hier nicht in Betracht gezogen werden, da sie ja auf der Saugwirkung konkaver Menisken beruht, die natürlich in völlig luftfreien, kontinuierlichen Wasserfäden nicht auftreten können. Diese Tatsache scheinen manche Forscher vollkommen zu übersehen. So spricht z. B. Scheit<sup>3)</sup> „von kontinuierlichen, vollständig durch

<sup>1)</sup> Böhm, Kapillarität und Saftsteigen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XI, 1893, S. 211.

<sup>2)</sup> Askenasy, Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. 5, 1897, S. 429.

<sup>3)</sup> Scheit, Botan. Zeitung 1884, S. 185.

Kapillarwirkung der Schwere enthobenen Wassersäulen“, nachdem er kurz vorher bewiesen zu haben glaubt, daß in den trachealen Elementen nie Luftblasen vorkommen können. Mithin kann auch bei ihm keine kapillare Saugwirkung, die doch an die Existenz von Menisken gebunden ist, vorhanden sein. Ähnliche Trugschlüsse findet man auch in anderen Arbeiten über das Saftsteigeproblem.

Zu den Kräften, die wirklich unter gewissen Umständen eine Suspension des Wassers in den vegetabilischen Gefäßen bewirken können, ist in erster Linie die Adhäsion der Flüssigkeit an der imbibierten Gefäßwandung zu rechnen. Sie ist imstande, die feinen Wasserfäden in den sehr engen trachealen Elementen vollkommen zu tragen. Die Länge der Fäden braucht dabei nicht berücksichtigt zu werden, da sie ja ihrer ganzen Ausdehnung nach an der Wandung adhäreren. Andere Verhältnisse liegen aber bei den weiteren Gefäßen vor. Hier genügt die Adhäsion nicht, um die größeren Wassermassen vollkommen der Schwere zu entheben. Ihr Gewicht übt einen Zug aus, der schließlich so groß werden kann, daß die Adhäsion überwunden und das Wasser von der Wand losgerissen wird. Um zu untersuchen, wie weit die Adhäsion bei der Suspension kontinuierlicher Wassersäulen beteiligt ist, stellte ich Versuche an mit saftreichen, beiderseitig abgeschnittenen Zweigstücken, die nach verschiedenen Methoden künstlich mit Wasser völlig injiziert wurden. Werden diese Zweigstücke aus dem Wasser genommen und in Vertikalstellung gebracht, so fließt aus zahlreichen, beiderseits geöffneten Gefäßen Wasser aus. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß für die Suspension der in den trachealen Bahnen zurückbleibenden Wassermengen nicht bloß die Adhäsion, sondern in noch viel höherem Grade die Saugwirkung der Menisken in Betracht kommt, mit denen die Wasserfäden in den geöffneten Gefäßen abschließen. Ferner müssen Luftblasen, die nicht immer ganz aus den trachealen Elementen zu entfernen waren, das Sinken der Wassersäulen hemmen.

In der Literatur fand ich eine Reihe von Angaben, die ebenfalls dahin gedeutet werden können, daß die Adhäsion nicht zur Suspension des Wassers genügt. So gibt Schwendener<sup>1)</sup> bei seinen Untersuchungen über die Größe der Filtrationswiderstände an, daß „ein saftreicher Sproß von 1 m Länge schon bei einer Neigung von etwa 7 Grad gegen die Horizontale an der tiefer stehenden Querschnittsfläche deutlich zu schwitzen beginnt“. Hierher gehört auch das Sinken der Wassersäulen, wie es uns bei Strasburgers<sup>2)</sup> Versuchen

<sup>1)</sup> Schwendener, Über das Saftsteigen. Ges. Bot. Mitteil., Bd. I, 1898, S. 238.

<sup>2)</sup> Strasburger, l. c. S. 808 u. 809.

über die Größe der kapillaren Tragkraft und bei dem vielumstrittenen Th. Hartigschen Tropfenversuch entgegentritt. Durch Aufsetzen eines Wassertropfens wird die Wirkung der Menisken an der oberen Schnittfläche aufgehoben, was sofort ein Sinken sämtlicher Wassersäulen zur Folge hat, bis sich neue Menisken in den geöffneten Gefäßen gebildet haben. Auch der von älteren Forschern erwähnte Saftausfluß aus herausgeschnittenen Stammstücken tropischer Lianen gehört hierher.

All diese auf Experimenten basierten Angaben beweisen 1. daß die Weite der meisten vegetabilischen Gefäße die Dicke der Wassersäule überschreitet, die durch Adhäsion an die imbibierten Wandungen getragen werden kann; 2. daß alle Hindernisse in den betreffenden Gefäßen, wie Reibungswiderstände, vorspringende Verdickungsleisten und trennende Membranen nicht hinreichen, um kontinuierliche Wassersäulen der Schwere zu entheben. Mithin treten in den Gefäßzügen hoher Bäume Zugspannungen auf, die eine Ausscheidung und Einsaugung von Luftblasen bedingen. Diese sind also ein notwendiger Bestandteil des Inhalts weiterer Gefäße. So hat denn jede Saftsteigetheorie mit den Schwierigkeiten zu rechnen, die die Gasblasen der Erklärung der Wasserbewegung in den Weg stellen. Wie sie in gewisser Weise zu überwinden sind, werde ich später bei der Beschreibung meiner Injektionsversuche erörtern.

Die Luftblasen in den Leitungsorganen sind, wie schon Strasburger gezeigt hat, insofern von hoher Bedeutung, als sie die Suspension der einzelnen Wasserglieder ermöglichen, und zwar 1. wegen ihrer äußerst geringen Beweglichkeit in den mit benetzten Wandungen, zahlreichen Verdickungsleisten und Verengungen versehenen trachealen Elementen, die noch dazu durch viele für Luft wenig permeable Membranen voneinander getrennt sind; 2. infolge von Kapillarattraktion, die mit dem Auftreten von Luftblasen in Aktion tritt. An die Stelle der unterbrochenen Kohäsion tritt als haltende Kraft in den Jaminschen Ketten die Oberflächenspannung der Wasserflächen, welche die Gasblasen begrenzen. Bei geeigneter Verteilung von Luft und Wasser werden so die Wasserglieder suspendiert erhalten, falls nicht etwa der Durchmesser der Bläschen zu groß und somit die Menisken zu flach werden, was natürlich ein Abreißen und Sinken der daranhängenden Wassersäulchen nach sich ziehen würde. Vielleicht wirken, um dies zu verhindern, die in das Gefäßinnere vorspringenden Verdickungsleisten mit, indem sie die Luftblasen zwischen sich aufgespannt halten und so ermöglichen, daß auch in weiteren Gefäßen die Menisken stark gekrümmt sind. Bei dem minimalen Durchmesser der Gefäße in den meisten dikotylen Holzgewächsen müssen ja schon äußerst geringe Differenzen zur Geltung kommen.

## Kritische Betrachtungen über die Bedeutung der von Dixon, Joly und Askenasy aufgestellten Kohäsionstheorie für die Erklärung des Saftsteigens.

Aus den auf experimenteller Grundlage aufgebauten theoretischen Betrachtungen über die Widerstandsfähigkeit der trachealen Wandungen gegen Eindringen von Luft ersieht man, daß jede Theorie, die zur Erklärung des Saftsteigens einfache, kontinuierlich den ganzen Stamm von der Krone bis zur Wurzel durchlaufende Wasserfäden heranzieht, hinfällig ist, da sie den Verhältnissen in den vegetabilischen Leitungsbahnen nicht genügen Rechnung trägt. Hiermit werden auch die in neuerer Zeit von Dixon und Joly aufgestellte Kohäsionstheorie, sowie die darauf aufbauende Theorie von Askenasy<sup>1)</sup> in die ihnen gebührenden Schranken gewiesen. Askenasy<sup>2)</sup> erblickt nämlich das Verdienst der beiden englischen Forscher darin, daß sie „die physikalische Möglichkeit, daß das Wasser in den Leitungsbahnen der Pflanzen unter starker Zugspannung stehen und dadurch den von den verdunstenden Blättern herrührenden Zug nach unten fortleiten kann, nachgewiesen haben.“ Als Antwort hierauf weise ich nur darauf hin, daß zwar die außerordentlich hohe Kohäsion des Wassers, nicht aber die Leitungsbahnen der Pflanzen so starke Zugspannungen vertragen, wie Dixon, Joly und Askenasy sie annehmen. Schon bei einem Unterdruck von weniger als 1 Atmosphäre würden Luftblasen eindringen und die Kontinuität des Systems unterbrechen. Pfeffer<sup>3)</sup> erhebt gegen die Theorie der erwähnten Forscher den Einwand, „daß der negative Zug einer kontinuierlichen Wassersäule unvermeidlich auf Einsaugen von Wasser, also auf eine abwärts zielende Wasserbewegung hinarbeiten müßte. Auch sind mit den Luftblasen die Bedingungen für ein leichteres Zerreißen des Wassers gegeben und die beachtenswerten Experimente von Dixon und Joly haben nicht den Beweis erbracht, daß tatsächlich die Wasserfäden in den trachealen Elementen der Zerreißung besonders hohe Widerstände entgegensetzen.“ Ich habe durch meine Untersuchung gezeigt, daß, wenigstens in den weiteren trachealen Elementen, eine solche Zerreißung stattfinden muß. Im Anschluß an die von Pfeffer erhobenen Einwände mache ich noch darauf aufmerksam, daß unter den von Dixon, Joly und Askenasy vorausgesetzten

<sup>1)</sup> Askenasy, Über das Saftsteigen, und Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. 5, 1897, S. 329 u. 429.

<sup>2)</sup> l. c. S. 345.

<sup>3)</sup> Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897, S. 207.

Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. XIII, Heft 1.

Bedingungen die wasserbewegende Saugkraft besonders groß sein muß, da sie ja noch den bei hohen Bäumen sehr beträchtlichen hydrostatischen Gegendruck der an den transpirierenden Mesophyllzellen hängenden, kontinuierlichen Wassersäulen zu überwinden hat. Doch sind all diese Bedenken mehr oder weniger geringfügig gegenüber dem von mir oben dargelegten Einwand, welcher auf der bei hoher Spannung in die Erscheinung tretenden Luftpermeabilität trachealer Wandungen beruht, und der die Verwertung der Kohäsionstheorie für die Erklärung der Wasserbewegung in dikotylen Bäumen illusorisch macht. Für die Richtigkeit meiner Ansicht spricht, abgesehen von meinen eigenen experimentellen Untersuchungen, 1. die aus mikroskopischen Studien sich ergebende Tatsache, daß die Leitungsbahnen stark transpirierender Pflanzen nie frei von Luftblasen waren — also war in ihnen die Kontinuität der Wasserfäden unterbrochen —; 2. die von verschiedenen Forschern angestellten Manometerversuche, die keinen Beweis für eine von der Krone nach der Basis zu gerichtete allmähliche Abnahme der Zugspannungen erbringen, wie sie doch nach der Kohäsionstheorie zu erwarten ist. Die Ergebnisse der Manometerversuche sprachen im Gegenteil dafür, daß die Wasserfäden in den trachealen Bahnen mehr oder weniger durch eingeschaltete Luftblasen der Schwere enthoben sind.

Durch die vorangegangenen experimentellen Untersuchungen und theoretischen Betrachtungen über die Wechselwirkung von Gas- und Wasserbewegung glaube ich auch die für die Einengung des Saftsteigeproblems so wichtige Frage entschieden zu haben, die Pfeffer<sup>1)</sup> in die Worte zusammenfaßt: „Ob aber eine solche Füllung bis in den Gipfel hoher Bäume erreichbar ist, oder ob in den trachealen Bahnen ununterbrochene Wasserfäden von solcher Höhe nicht bestehen können, ob also in diesem Falle die Konstituierung der Luftwasserkette eine Notwendigkeit ist, bildet eine wichtige, aber noch nicht endgültig entschiedene Frage.“ Wie wir gesehen haben, kann eine Füllung bis in die Gipfel hoher Bäume höchstens zur Zeit starken Wurzeldrucks im Vorfrühling eintreten, wo der hydrostatische Druck der Wassersäulen durch den starken Blutungsdruck ausgeglichen wird. In der Vegetationszeit müssen Luftwasserketten auftreten; und man kann dann von kontinuierlichen Wasserfäden nur insofern sprechen, als die Wassersäulechen benachbarter Jaminscher Ketten miteinander durch seitliche Hoftipfel kommunizieren können, deren Schließhäute bekanntlich für Wasser sehr permeabel sind. So können unter Umgehung der eingeschalteten Luftbläschen gewundene kontinuierliche Wasserfäden zustande kommen.

---

<sup>1)</sup> l. c. S. 207.

Wie eine gewisse Kontinuität zwischen den einzelnen Wassergliedern innerhalb einer Jaminschen Kette denkbar ist, werde ich bei der Besprechung meiner Injektionsversuche zeigen.

### **Teleologische Betrachtungen über Zweck und Funktion der Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen.**

An die theoretischen Erörterungen über die Mechanik der Gas- und Wasserbewegung will ich noch eine teleologische Betrachtung über Zweck und Funktion der Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen anschließen, da eine solche Betrachtungsweise unter der Voraussetzung, daß sie sich auf der Basis experimentell ermittelter Tatsachen aufbaut, oft zu neuen, interessanten Gesichtspunkten führt, die dazu geeignet sind, unsere Einsicht in die physiologischen Vorgänge zu vertiefen. In der umfangreichen Literatur über die Gas- und Wasserbewegung wird das Eindringen von Luft in die trachealen Elemente, soweit man es überhaupt zugesteht, immer nur als eine störende Nebenerscheinung der Wasserbewegung betrachtet, als ein notwendiges Übel, das die Lösung des Saftsteigeproblems nur noch schwieriger gestaltet. In bewußtem Gegensatz zu dieser allgemein verbreiteten Ansicht möchte ich hier die physiologische Bedeutung der bei hoher Saugung in Erscheinung tretenden Permeabilität der Gefäßwände für Luft betonen. Bei ihrem Ausbleiben würde die oben erörterte, durch Luftblasen bewirkte Suspension der einzelnen Wasserglieder innerhalb der Leitungsbahnen unterbleiben. Der dadurch bedingte hydrostatische Gegendruck müßte natürlich den Wasseranstieg sehr erschweren. Ferner könnten sich unter Umständen bei völliger Impermeabilität die Zugspannungen in den Leitungsbahnen so enorm steigern, daß sie zu Zerreißen der sehr dünnen Schließhäute in den Hoftüpfeln oder zu verhängnisvollen Störungen in der Wasserleitung führen könnten. Solche Zugspannungen würden bei reichlicher Wasserversorgung, also bei maximaler Saftfülle, durch das Gewicht der an den transpirierenden Zellen hängenden, den ganzen Stamm von der Krone bis zur Wurzel durchziehenden Wassermassen erzeugt werden; bei Wassermangel würden sie dagegen als enorm gesteigerter negativer Druck in die Erscheinung treten, und zwar gleichzeitig in allen Leitungsbahnen in ziemlich gleicher Stärke. Die durch extrem gesteigerte Zugspannungen bedingten verhängnisvollen Störungen werden nun durch das Auftreten von Luftblasen verhindert.

Ich habe schon oben gezeigt, wie diese im Verein mit der verschiedenen Weite der trachealen Elemente die Ausschaltung von Leitungsbahnen ermöglichen und so regulieren, daß die weiteren, luftreicheren Gefäße, die für eine Wasserleitung unter ungünstigen

Verhältnissen weniger geeignet sind, zuerst ausgeschaltet werden. Die Zahl der außer Funktion gesetzten Bahnen nimmt dabei entsprechend der steigenden Differenz zwischen Wasserverbrauch und Wasserzufuhr zu. Auf diese Weise wird das dem Baume zur Verfügung stehende Wasserquantum für die engen Leitbahnen reserviert, in deren Funktion somit keine wesentliche Störung eintreten kann. Bei reichlicher Wasserzufuhr oder verminderter Transpiration geht von diesen Bahnen aus die Wiederfüllung der ausgeschalteten Gefäße von statten. Ohne die Einrichtung der sukzessiven Ausschaltung würde dagegen unter ungünstigen Verhältnissen in allen trachealen Elementen Wassermangel und somit Abscheidung und Einsaugung von Luft eintreten, was schließlich einen allgemeinen Stillstand in der Wasserzufuhr zur Folge hätte. Bei langdauerndem Wassermangel würde auch die der Wandung adhärierende Wasserschicht aufgesogen werden, was zu dauernder Funktionsstörung führen müßte.

Ebenso wie die zeitweise Ausschaltung der Leitungsorgane kommt auch dank der regulierenden Tätigkeit der Luftblasen die Einrichtung der Reservoirs zustande, aus denen bei lebhafter Transpiration mehr Wasser geschöpft als aus dem Boden aufgenommen werden kann. So mildern diese Wasserbehälter die im Verlauf von 24 Stunden auftretenden starken Gegensätze in der Verdunstung und setzen die Pflanzen instand, kurze Perioden äußerst gesteigerter Transpiration ohne Schädigung zu überstehen. Hierin ist auch der Vorteil der Hölzer mit fortgeschrittener Differenzierung im Bau der trachealen Elemente zu erblicken.

Auch bei der Suspension der Wassersäulen durch eingeschaltete Gasblasen, auf die schon Strasburger aufmerksam gemacht hat, kommt diesen eine regulierende Tätigkeit zu. Sind in einem Gefäß zu lange und zu schwere Wassersäulen vorhanden, so treten infolge der dadurch bedingten Zugspannungen Luftblasen auf, die wegen ihrer geringen Beweglichkeit und der Bildung von Menisken dem weiteren Sinken der Wassermassen entgegenarbeiten, und zwar wird die Bildung von Gasblasen, die die Wasserfäden in kürzere Abschnitte zerlegen, so lange anhalten, bis sich in den Gefäßen ein labiler Gleichgewichtszustand einstellt, in welchem der hydrostatische Druck der Wassermassen durch Adhäsion an die imbibierte Gefäßwand und durch die kapillare Tragkraft der eingeschalteten Luftblasen aufgehoben wird. In diesem Falle hat also die von den transpirierenden Blattflächen ausgehende Saugung die Wassermassen nicht zu tragen, sondern nur zu bewegen.

## **Bedeutung der Differenzierung im Bau der Leitungsorgane dikotyler Pflanzen für die Arbeits- teilung bei der Wasserhebung.**

Die vorangehenden Betrachtungen über die Zugspannungen hoher kontinuierlicher Wassersäulen und ihre Folgeerscheinungen sind von den Gefäßen hergeleitet und gelten daher nur in mehr oder minder eingeschränktem Maße für die Tracheiden, die ja in den weitaus meisten dikotylen Holzgewächsen neben den Tracheen vorkommen. In den viel engeren und kürzeren Tracheiden genügen wohl größtenteils zur Kompensation des hydrostatischen Druckes die Adhäsion des Wassers an der imbibierten Wandung im Verein mit der Reibung und den Filtrationswiderständen der in die Wasserbahn eingeschalteten Membranen, deren Zahl bei der geringen Länge der Tracheiden bedeutend größer als bei den Gefäßen ist. Folglich sind hier bei reichlicher Wasserversorgung Luftblasen nicht immer unbedingt notwendig. Sie treten nur dann auf, wenn das Mißverhältnis von Wasserzufuhr und Abgabe zu einer negativen Spannung in den Leitungsbahnen führt; und auch in diesem Falle in sehr beschränktem Maße, da die engeren Tracheiden den durch Hoftüpfel mit ihnen kommunizierenden weiteren Gefäßen Wasser zu entziehen vermögen und so zum größten Teil funktionsfähig bleiben, während — wie wir oben sahen — die weitlumigen Tracheen durch Auftreten und Ausdehnung von Luftblasen nacheinander entleert und von der Wasserleitung ausgeschlossen werden.

Ferner wurde schon früher dargelegt, wie die in englumigen Elementen auftretenden Luftblasen infolge ihrer größeren Oberflächenspannungsenergie weniger die Wasserleitung hemmen und eher wieder entfernt werden.

So sehen wir denn, daß die Tracheiden geradezu als Leitungsbahnen unter ungünstigen Verhältnissen prädestiniert sind, während die weiten Gefäße vor allem als Reservoir dienen, welche starke Transpirationsschwankungen in ihrer schädigenden Wirkung abschwächen sollen. Für die direkte Wasserleitung gewinnen sie eine höhere Bedeutung bei großer Saftfülle, zur Zeit eines starken Blutungsdruckes, der Zugspannungen in den Gefäßen kaum aufkommen läßt. Es trifft sich nun überaus günstig, daß der Wurzeldruck besonders groß bei Beginn der Knospenentfaltung ist, also zu einer Zeit, wo eine rasche Wasserbeförderung notwendig wird. Für eine solche sind aber gerade die Gefäße besonders geeignet 1. wegen der geringen Zahl trennender Querwände, 2. wegen ihrer Weite, da ja die bei gleichem Druck durch zwei Röhren strömenden Flüssigkeitsmengen proportional der vierten Potenz des Radius sind. So können die

dikotylen Bäume auf Grund ihrer weitgehenden Differenzierung in den trachealen Leitungsbahnen den verschiedensten an sie heran tretenden Anforderungen voll und ganz gerecht werden. Wenn nun Jost<sup>1)</sup> in seiner 1913 erschienenen Pflanzenphysiologie noch schreibt: „Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen neben langen und weiten Tracheen auch enge und kurze Tracheiden finden, so werden wir vermuten dürfen, daß dieser Verschiedenheit in der Form der leitenden Elemente auch eine verschiedene Funktion entspricht. Worin die Arbeitsteilung zwischen den beiderlei Elementen liegt, das wissen wir nicht“; so glaube ich, durch die soeben dargelegten, auf experimenteller Basis sich aufbauenden Betrachtungen in kausal befriedigender Weise diese Frage gelöst zu haben.

## Versuche zur Markierung der Bahnen des Luftstromes.

### 1. Methodik.

Bei meinen experimentellen Untersuchungen über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen wurde in mir der Wunsch rege, die Bahnen der durchgesogenen Luft zu markieren. Farbstofflösungen kommen hierfür wegen der Unwegsamkeit der Lentizellen und Spaltöffnungen für Flüssigkeiten nicht in Betracht.

Schon Strasburger<sup>2)</sup> hat Versuche zur Markierung der Wege des Luftstroms in Pflanzen angestellt, aber mit negativem Erfolg; sagt er doch selbst: „Diese Versuche fielen nur halb befriedigend aus. Die verhältnismäßig besten Erfolge erzielte ich mit Bromdämpfen. . . Eine Möglichkeit, mit Hilfe des Bromeingriffes die Stellen der Gefäßwand näher zu bestimmen, an welchen die Einsaugung erfolgt, war aber auch in diesem günstigsten Falle nicht gegeben. Ich mußte mich mit dem Resultate begnügen, durch die Braunfärbung den direkten Nachweis des Eindringens eines Gases in die Gefäße durch Vermittlung der Lentizellen überhaupt erbracht zu haben“.

Da ich sonst in der gesamten Literatur keine Methode zur Markierung der Gasbahnen in Pflanzen fand, so war ich auf mich selbst angewiesen. Ich kam schließlich auf den Gedanken, durch einen abgeschnittenen Zweig ein bestimmtes Gas zu saugen, das mit einer verdünnten Salzlösung, mit welcher der Sproß durchtränkt war, einen deutlichen Niederschlag gibt. Die Flüssigkeit wird von dem belüfteten Zweige infolge transpiratorischer Saugung aufgenommen und breitet sich allmählich durch Diffusion von den Gefäßbündeln aus über die umgebenden Gewebe des Holzkörpers und der Bastzone.

<sup>1)</sup> L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., 1913, S. 92.

<sup>2)</sup> Strasburger, Leitungsbahnen, 1891, S. 724.

Als Reagentien, die gute Niederschläge miteinander ergeben, kommen in Betracht: Schwefelwasserstoffgas auf Kupfervitriol, 1% Silbernitrat oder Kupferoxydammoniak, wobei dunkelbraune bis schwarze Niederschläge von Kupfer- oder Silbersulfid entstehen. Weniger geeignet ist Acetylen mit ammoniakalischer Kupferchlorür- oder Silberlösung, wobei ein brauner bis violettroter Niederschlag von Acetylenkupfer ( $C_2Cu_2H$ )<sub>2</sub>O oder ein weißer Niederschlag von Acetylsilber sich bildet. Doch ist wegen des explosiven Charakters der entstehenden Niederschläge bei diesen Reaktionen große Vorsicht geboten.

Am geeignetsten für die Markierung der Gasbahnen ist die Einwirkung von Schwefelwasserstoffgas auf Kupfervitriollösung, die sich nach folgender Gleichung vollzieht:



Die von mir verwendete 5% Kupfervitriollösung steigt sehr rasch in den beblätterten Sprossen auf, anfangs durchschnittlich 1 Meter pro Stunde, später etwas langsamer. In stärkeren Konzentrationen (10% bis 30%) wirkt sie zu wasserentziehend, wodurch ihre Geschwindigkeit beim Aufstieg stark herabgesetzt wird. Auch die Diffusion in radialer Richtung geht ziemlich schnell vonstatten, so daß nach einiger Zeit dünne Stengel ganz durchtränkt sind, wovon man sich durch Eintauchen des Stengelquerschnitts in Kaliumferrocyanidlösung und durch den dabei gebildeten braunroten Niederschlag des Kupfersalzes der Ferrocyanwasserstoffsäure leicht überzeugen kann. Die Blätter der ansaugenden Zweige werden allmählich schmutziggelb bis braun, bleiben aber noch lange Zeit turgeszent.

Die genügend durchtränkten Sprosse werden unter peinlichster Vermeidung jeglicher Verletzung in einen Glasballon von 60 Litern Rauminhalt gebracht, in den vorher Schwefelwasserstoffgas durch ein bis auf den Boden reichendes Glasrohr eingeleitet worden war, während gleichzeitig durch eine Wasserstrahlpumpenpumpe die spezifisch leichtere Luft abgesogen wurde. Sonst ist die Apparatur im Prinzip dieselbe wie bei den andern Saugversuchen. Das kurze Stengelstück, das durch den durchbohrten Kork aus dem Glasballon herausragt, wird entrindet und tüchtig eingefettet, damit nicht durch bloßgelegte Markstrahlinterzellularen atmosphärische Luft eingesogen wird. Das Schwefelwasserstoffgas tritt anfänglich schon bei geringer Saugung in großen Quantitäten aus dem Querschnitt aus; allmählich läßt aber die Intensität des Gasaustritts nach infolge der in den Bahnen auftretenden Verstopfungen. Eine geringe Menge des in den Gefäßen ausgefällten Kupfersulfids tritt in kolloidal gelöstem Zustande aus dem Querschnitt aus, um sich in dem schwefelwasserstoffhaltigen Wasser in lichten, bräunlichen Wölkchen abzuschcheiden.

Die Laubspresse, deren Blattnerven sich nach kurzer Einwirkung, meist schon nach wenigen Minuten, braun bis schwarz färben, bleiben ganz verschiedene Zeitspannen hindurch, wenige Stunden bis 1½ Tage, in der Schwefelwasserstoffatmosphäre. Die Saugung überschreitet nicht 30 cm Hg.

Zur mikroskopischen Untersuchung der injizierten Zweige werden zum Vergleich auch Sprosse herangezogen, die nur mit Kupfervitriol durchtränkt sind, damit nicht die von dieser Lösung herrührenden Veränderungen auf Kosten der Gaseinwirkung gesetzt werden können. — Den Einwand, daß Schwefelwasserstoff und Kupfervitriol schwere Gifte für die Pflanzen sind, halte ich nicht für schwerwiegend, da doch die Gasbewegung als ein physikalischer Vorgang auf rein mechanischem Wege erklärt werden muß, wobei es ganz gleichgültig ist, ob die Zellen lebend oder tot sind.

Ich gehe nun zur Beschreibung der aus der mikroskopischen Untersuchung resultierenden Befunde und ihrer Bedeutung für das Saftsteigeproblem über.

## **2. Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung und ihre Bedeutung für das Saftsteigeproblem.**

Sowohl auf Querschnitten als auch an radialen und tangentialen Längsschnitten von den mit Kupfersulfid injizierten Stengeln sieht man deutlich, daß nur selten die Lumina der Gefäße und Tracheiden von dem Niederschlag ganz erfüllt sind. Meistens bildet er nur einen mehr oder minder starken Wandbelag; doch sammelt er sich mitunter in den zugespitzten Enden der Tracheiden und an den Scheidewänden der Gefäße an. In vielen trachealen Elementen fehlt überhaupt jeglicher Niederschlag.

Sehr auffallend ist die Erscheinung, daß sich das Kupfersulfid vor allem auf den Verdickungsleisten der Netz- und Spiralgefäße niedergeschlagen hat. Diese sind ganz dunkelbraun bis schwarz gefärbt, während hingegen die dazwischen liegenden Rinnen meist frei von Niederschlag und — abgesehen von eventuell vorhandenen Tüpfeln — die Wände nur leicht gebräunt sind. Diese Tatsache zeigt uns, daß sich der Gasstrom vorzugsweise innerhalb des durch die vorspringenden Verdickungsleisten eingeeengten Lumens der Gefäße bewegt, ohne sich in die rinnenartigen Vertiefungen auszubreiten. Auf diese Weise bleibt zwischen den Luftblasen und den unverdickten Partien der Gefäßwandung eine dünne Wasserschicht erhalten, welche die einzelnen Wasserglieder der in den Tracheen enthaltenen Jaminschen Ketten miteinander verbindet und es ermöglicht, daß infolge transpiratorischer Saugung Wasser in der Richtung der Spiralbänder, an den

Luftblasen vorbei, zu dem nächst höheren Wassersäulchen überfließen kann.

Gegenüber dem möglichen Einwand, der sich auf die minimale Tiefe der Rinnen zwischen den Verdickungsleisten stützt, mache ich darauf aufmerksam, daß die zu umgehenden Luftblasen nur Bruchteile eines Millimeters lang sind. Nach Schwendener<sup>1)</sup> „befindet sich in jedem Gefäß unserer Laubbölzer eine Jaminsche Kette, deren Luftblasen im Durchschnitt etwa eine Länge von 0,33 mm besitzen, während die damit alternierenden Wassersäulen nur ungefähr 0,14 mm erreichen“. Ist aber die Luft verdünnt, so nimmt sie natürlich einen entsprechend größeren Raum ein.

Die Möglichkeit einer Bewegung des Wassers zwischen Luftblasen und den Wänden der Leitungsbahn mit Hilfe einer äußerst dünnen, der Gefäßwand adhärierenden Wasserschicht ist zuerst von Vesque<sup>2)</sup> angenommen und dann von Strasburger<sup>3)</sup> experimentell untersucht worden. An dünnen Lamellen aus dem Splintholz von Coniferen<sup>4)</sup> und dikotylen Holzgewächsen<sup>5)</sup> beobachtete er, daß Farbstofflösung in Tracheiden an kleinen Luftblasen vorbeifließt, und zwar bei Druckdifferenzen, die nicht ausreichen, um die Gasblasen selbst in Bewegung zu setzen. Bei sehr großen Luftblasen „trat Farbstofflösung alsbald seitlich durch die Tüpfel oberhalb der Luftblase in die Tracheide aus den benachbarten ein. Daß nicht auch in allen andern Fällen die oberhalb einer Luftblase sich zeigende Farbstofflösung seitlichen Ursprungs war, wurde in zahlreichen Fällen sicher konstatiert“<sup>6)</sup>.

In schärfstem Gegensatz zu Strasburger leugnet aber Schwendener<sup>7)</sup> vollkommen die Möglichkeit einer Wasserbewegung zwischen Luftblasen und Membranen. Bei der Nachprüfung der Versuche Strasburgers<sup>8)</sup> hat er „ein eigentliches Vorbeifließen von Wasser zwischen Luftblase und Wand jedoch niemals beobachtet, und sobald die Bewegung sich etwas verlangsamt hatte, war überhaupt nichts mehr zu sehen, was als Vorbeifließen hätte gedeutet werden können“. Er gelangt zu dem Ergebnis<sup>9)</sup>, „daß die Vorstellung des Überfließens von

<sup>1)</sup> Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Bot. Mitteil., 1898, Bd. I, S. 215.

<sup>2)</sup> Vgl. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 699, und Schwendener, Ges. Bot. Mitteil., S. 266 u. 242.

<sup>3)</sup> Strasburger, l. c. S. 699 ff.      <sup>4)</sup> Strasburger, l. c. p. 699 ff.

<sup>5)</sup> Strasburger, l. c. S. 709.

<sup>6)</sup> Strasburger, l. c. S. 704.

<sup>7)</sup> Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Ges. Bot. Mitteil. S. 256 ff.

<sup>8)</sup> Schwendener, l. c. Ges. Bot. Mitteil. S. 268.

<sup>9)</sup> Schwendener, l. c. S. 271.

Tropfen zu Tropfen sowohl der theoretischen wie der realen Grundlage vollständig entbehrt. . . . Vielmehr genügt die Annahme einer raschen Wasserbewegung, zuweilen auch von der Seite her, vollständig, um das Gesehene zu erklären“.

Nach Schwendeners Ansicht heben also die Luftblasen die Kontinuität der Wasserfäden in gradliniger Richtung vollständig auf. Da nach ihm die Gefäße Ketten aus völlig getrennten Luft- und Wassersäulchen enthalten, und da eine Bewegung der gesamten Jaminschen Ketten infolge ihres großen Widerstandes gegenüber einseitigem Überdruck nicht angenommen werden kann, so sieht sich denn Schwendener zur Erklärung des Wasseraufstiegs zu der unumgänglichen Annahme<sup>1)</sup> gezwungen, „daß die Lebenstätigkeit der Zellen irgendwie in die Saftbewegung eingreift“.

Auf Grund der mikroskopischen Untersuchung der Zweige, die nach der von mir angegebenen Methode mit Kupfersulfid injiziert waren, bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß Schwendeners Theorie von der völligen Isolierung der Wasserteilchen durch Luftblasen nicht haltbar ist. Die Präparate sprechen vielmehr dafür, daß die in den spiralförmig gewundenen Vertiefungen zurückgehaltenen kapillaren Wasserfäden die Kontinuität der Wassersäulchen in den trachealen Leitungsbahnen herstellen trotz der Luftblasen, die infolge starker Zugspannung auftreten und, zwischen den vorspringenden Verdickungsleisten aufgespannt, gleichzeitig dazu dienen, die eingeschalteten Wassersäulchen gewissermaßen der Einwirkung der Schwere zu entheben.

Für die Ansicht, daß die Luftblasen in den Leitungsorganen gleichsam nur Einschlüsse in den Wasserfäden darstellen, sprechen auch die Ergebnisse der von Strasburger ausgeführten Injektionsversuche mit Gelatine. Die transpirierenden Äste, die Gelatinelösungen in dünnflüssiger Form aufgesogen hatten, zeigten in den Gelatinezylindern eingeschlossene Luftblasen<sup>2)</sup>. „Da die so injizierten Gefäße auf Querschnitten völlig isoliert sich zeigten, so war die Annahme einer Umgehung der Luftblasen, mit Hilfe angrenzender Elemente, ausgeschlossen“<sup>3)</sup>.

Nach diesen theoretischen Erörterungen kehre ich zur Beschreibung meiner mikroskopischen Befunde zurück. Abgesehen von den Verdickungsleisten sind besonders stark die Tüpfel injiziert, deren Hofräume oft vollständig von dem dunkelbraunen Niederschlag verstopft sind. Dies beweist, daß das Gas nicht durch die ganze

<sup>1)</sup> Schwendener, l. c. S. 296.

<sup>2)</sup> Strasburger, l. c. S. 694 u. 710.

<sup>3)</sup> S. 710.

Dicke der Gefäßwände, sondern nur durch die dünnen Schließhäute der Tüpfel geht, was ja schon a priori anzunehmen war.

Auf Radialschnitten findet man, daß die Tüpfel besonders an den Stellen injiziert sind, wo die Gefäß- und Tracheidenstränge von den Markstrahlen durchkreuzt werden. Hierdurch findet folgende Vermutung Strasburgers<sup>1)</sup> ihre experimentelle Bestätigung: „Fragen wir uns aber, da die experimentellen Belege versagen, welche Stellen es wohl sein dürften, an welchen die Luft unter so hohem Druck durch die Gefäßwandung diffundiert, so weisen die anatomischen Befunde zunächst auf die Orte hin, an welchen die Gefäßwand die Markstrahlinterzellularen streift“.

Auf Tangentialschnitten ist ebenfalls leicht zu konstatieren, daß die Markstrahlinterzellularen, die, von den Lentizellen ausgehend, die primäre und sekundäre Rinde, das Kambium und schließlich das Xylem in radialer Richtung durchsetzen, mehr oder minder vollständig von Kupfersulfid verstopft sind. Auch die tracheïdalen Markstrahlelemente, sowie viele Markstrahlzellen sind in verschieden starkem Maße dunkel gefärbt. So sind die Bahnen, die der Gasstrom einschlägt, um von außen durch Lentizellen und Rinde in die Gefäße zu gelangen, deutlich gekennzeichnet.

Auf Querschnitten durch injizierte Blattstiele und einjährige Stengelteile, die noch keine Lentizellen besitzen, sieht man oft deutlich dicht unter der niederschlagsfreien Epidermis einen schwarzen Ring von Kupfersulfid liegen; das Gas ist also durch die Epidermis diffundiert, wird aber durch den unterhalb dieser Schicht sich bildenden Niederschlag am weiteren Vordringen ins Innere des Stengels gehindert.

Weniger glücklich als bei den Lentizellen war ich mit der Markierung der Eintrittsstellen des durch Vermittlung der Spaltöffnungen eindringenden Gases. Schon auf Grund makroskopischer Beobachtung kann man aus der dunkel bis schwarz gefärbten Nervatur, die sich so vom Blattgewebe deutlich abhebt, ersehen, daß sich das Gas in den Blatttrippen bewegt; doch zeigten Querschnitte durch Blätter, die ebenso wie die Flächenschnitte mit Hilfe des Mikrotoms hergestellt wurden, daß nur die stärkeren Gefäßbündel Niederschlag führen. Ebenso kann man auf Flächenschnitten konstatieren, daß die letzten englumigen Auszweigungen der Gefäßbündel nie injiziert sind. Dies stimmt vollkommen mit älteren Angaben<sup>2)</sup> von Volkens, Elfving, Scheit und Strasburger überein. Diese Forscher fanden sowohl bei krautigen Pflanzen als bei Holzgewächsen, daß Blätter selbst bei außerordentlich gesteigerter Transpiration in den letzten Gefäßbündel-

---

<sup>1)</sup> Strasburger, l. c. S. 725.

<sup>2)</sup> Vgl. die Literaturangaben bei Strasburger, l. c. S. 696/97.

auszweigungen niemals, wohl aber in stärkeren Bündelästen der Blattlamina Luftblasen enthalten.

Der Grund für diese Erscheinung ist wohl nach den vorstehenden experimentellen und theoretischen Darlegungen einleuchtend. Die äußersten Tracheiden der trachealen Leitstränge halten infolge ihres engen Lumens das Wasser energisch fest; auch sind sie meist in saftreiches Gewebe eingebettet und so vor dem Austrocknen geschützt. Wegen ihres Wasserreichtums sind sie also für Luft äußerst wenig permeabel.

Die Tatsache, daß bei hoher negativer Spannung im Leitungssystem das Gas leichter in die trachealen Bahnen des Stammes und des Stengels als in die Gefäßbündelenden der Blätter eindringt, wo doch bei lebhafter Wasserverdunstung der negative Druck sein Maximum erreichen muß, ist von höchster physiologischer Bedeutung für die Pflanze, da sich ja sonst sehr bald verhängnisvolle Störungen in der Wasserversorgung der transpirierenden Flächen bemerkbar machen würden.

Mit den hier dargelegten mikroskopischen Befunden habe ich nur auf einige besonders auffallende Erscheinungen von allgemeiner Bedeutung aufmerksam gemacht. Leider war es mir nicht mehr möglich, das gesammelte umfangreiche Material an injizierten Hölzern vollständig bis in alle Einzelheiten zu untersuchen, wobei vielleicht noch manches Interessante zutage gefördert worden wäre.

---

## II. Chemischer Teil.

### Über die chemische Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft in ihrer Abhängigkeit von physikalischen und physiologischen Faktoren.

#### Historische und kritische Betrachtungen.

Bei meinen Untersuchungen über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen war es von Interesse, die chemische Veränderung der Luft bei ihrem Durchgang durch die Pflanze kennen zu lernen, da jene vielleicht Rückschlüsse auf die eingeschlagenen Gasbahnen gestattete. Die Zusammensetzung der aus Wasserpflanzen austretenden, sowie der in massiven vegetabilischen Gebilden wie Wurzeln, Knollen, Früchten u. dgl. eingeschlossenen Gase ist öfters festgestellt worden, während die chemische Beschaffenheit der Binnenluft dikotyler Holzpflanzen eingehender nur von Böhm und Kruticki untersucht worden ist.

Böhms Arbeit<sup>1)</sup> hat in der wissenschaftlichen Welt gar keine Beachtung gefunden, obwohl die Hauptergebnisse in einer zweiten Schrift noch einmal veröffentlicht worden sind. Die Schuld hieran trägt wohl seine mangelhafte, unwissenschaftliche Methode. Da ihm zur Zeit seiner Untersuchung der negative Druck der Gefäßluft noch unbekannt war, so hat er wichtige Vorsichtsmaßregeln, um das Eindringen von atmosphärischer Luft beim Abschneiden der Zweige zu verhindern, ganz außer acht gelassen. Erklärte er doch selbst<sup>2)</sup>: „Von den 620 Analysen, die ich zur Beantwortung der mir vorgelegten Fragen durchgeführt habe, sind heute zunächst nur mehr jene von Interesse, die sich auf Gase beziehen, die im Winter 1874/75 aus auf-tauenden Syringa-Zweigen ausgesaugt wurden“. Und selbst über die wenigen Versuche fällt er das Urteil<sup>3)</sup>: „Bezüglich der Qualität und Quantität der aus gefrorenen Zweigen ausgesaugten Luft ist zu be-merken, daß trotz der größten Vorsicht infolge teilweisen Auftauens die Zweige während der Zusammenstellung der Apparate von den-selben (d. i. den Zweigen) in der Regel etwas Luft eingesaugt wird“.

Aber nicht bloß die Art und Weise der Gewinnung der Gase läßt viel zu wünschen übrig, sondern auch der theoretischen Ver-wertung seiner experimentellen Befunde geht Eindringlichkeit und Exakt-heit völlig ab, da er bei der Interpretation maßgebende Faktoren gänzlich unberücksichtigt läßt, so z. B. die ganz selbstverständliche Tatsache, daß die durchgesogene Luft durch Lebensprozesse der Pflanzen in ihrer Zusammensetzung um so mehr verändert wird, je langsamer der Gasaustritt erfolgt. Dieser Vorwurf richtet sich be-sonders gegen Böhms Versuche mit Weidenstecklingen und die hieraus gezogenen Folgerungen über den Einfluß von Beleuchtung und Trans-piration auf die Zusammensetzung der in Pflanzen enthaltenen Gase.

Aber auch Kruticki<sup>4)</sup> kann man diesen Vorwurf nicht ganz er-sparen. Er kommt in seiner Untersuchung zu dem Ergebnis, daß die Binnenluft des Holzes im Winter bedeutend ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure ist als im Sommer, wo sie nicht sehr von der atmosphärischen Luft abweicht. Dieser Schluß ist aber nicht ohne weiteres berechtigt infolge der sehr großen Unterschiede in der Dauer der Gasgewinnung. Diese beträgt, wie aus der Tabelle ersichtlich ist,

---

1) Böhm, Über die Zusammensetzung der in den Zellen und Gefäßen ent-haltenen Luft. Landw. Versuchsstationen, Bd. XXI, 1878, S. 373 ff.

2) Böhm, l. c. S. 377.

3) Böhm, l. c. S. 738.

4) Kruticki, Die Gasbewegung in den Pflanzen. Scripta Botanica Horti Univ. Imp. Petropolitanae, Bd. II, Heft 2, S. 115—153. St. Petersburg 1888. Die russische Originalarbeit stand mir nicht zur Verfügung, sondern nur das Referat im Bot. Zentralblatt 1889, Bd. 39, S. 30.

im November immer das Vielfache, öfters das 7- und sogar 12fache von der im April zur Gewinnung einer gleich großen Gasmenge erforderlichen Zeit. Die im November durchgesogene Luft ist also viel länger der alterierenden Einwirkung des Atmungsprozesses ausgesetzt, worauf wenigstens zum Teil ihre Sauerstoffarmut und ihr Kohlensäure-reichtum zurückzuführen ist. Die Vernachlässigung des in Rede stehenden Faktors erklärt wahrscheinlich auch die großen Widersprüche in den Angaben von Kruticki<sup>1)</sup> und Faivre-Dupré<sup>2)</sup>.

Andere Untersuchungen über die Zusammensetzung der Gefäß- und Interzellularluft in dikotylen Holzgewächsen liegen nicht vor. Da aber die Kenntnis hiervon von hoher Bedeutung für die richtige Beurteilung wichtiger pflanzenphysiologischer Vorgänge ist, so halte ich es für angebracht, meine gasanalytischen Untersuchungen wenigstens zum Teil zu veröffentlichen. Ich habe dabei nicht, wie Böhm und Kruticki es taten, das Hauptgewicht auf die Bestimmung der beständig variierenden Zusammensetzung der Binnenluft gelegt, sondern vielmehr die Bedingungen und Ursachen der Veränderungen untersucht, welche die Innenatmosphäre der lebenden Pflanzen erfährt.

### Methodik.

Auf die Methode der Gasgewinnung brauche ich hier wohl nicht mehr einzugehen, da die hierzu erforderlichen Apparate sowie die Versuchsanordnung schon im ersten Teil dieser Arbeit besprochen worden sind. Nur noch einige Vorsichtsmaßregeln will ich hier erwähnen. Sämtliche Glashähne wurden eingefettet. An den Stellen, wo die einzelnen Teile der Apparate durch Kautschukschläuche miteinander verbunden sind, stoßen immer die Glasröhren unmittelbar aneinander, um die Diffusion des austretenden und aufsteigenden Gases durch Kautschuk zu verhindern. Alle Verbindungsstellen in der Apparatur, besonders die Ansatzstelle des an seinem unteren Ende entrindeten Zweiges wurden sorgfältig mit Gelatine verklebt. Um das Eindringen von atmosphärischer Luft beim Abschneiden der Zweige zu verhindern, wurden diese unter Wasser oder wenigstens unter gleichzeitigem Begießen mit Wasser vom Baum getrennt und dann im Laboratorium unter ausgekochtem Wasser um 10—20 cm verkürzt. Besondere Sorgfalt wurde der Sterilisation des Stengelquerschnitts zugewendet, um die störende Mitwirkung von Bakterien auszuschließen. Die Schnittfläche wurde unter ausgekochtem Wasser mit einem sterilisierten Messer hergestellt und durch kurzes Eintauchen in 1—2%

<sup>1)</sup> Kruticki, l. c.

<sup>2)</sup> Vgl. Pfeffer, l. c. S. 188.

Formalin- oder Sublimatlösung von allen Keimen befreit. Das Wasser im Apparat war durch anhaltendes Kochen vollständig luftfrei gemacht worden und hatte mit Hilfe einer einfachen Vorrichtung bei der mit der Abkühlung verbundenen Kontraktion nur Wasser, nicht aber Luft nachsaugen können.

Zur Analyse benutzte ich eine Hempelsche Gasbürette und zwei Absorptionspipetten, von denen die eine zur Absorption von Kohlensäure mit einer 33% Kalilauge und die andere zur Absorption des Sauerstoffs mit Phosphorstangen gefüllt war. Was die Handhabung dieser Apparate angeht, so verweise ich auf die einschlägige Literatur<sup>1)</sup>. Die dort angegebenen Vorsichtsmaßregeln wurden alle sorgfältig beachtet, so z. B. Zusammenfließen der Sperrflüssigkeit, Sättigung der Absorptionsmittel und des Sperrwassers entsprechend den Partialpressungen der einzelnen Gasanteile bei der nachfolgenden Analyse, ferner zulässiger Absorptionswert, Temperatur, Luftdruck, Tension des Wasserdampfes, Schutz gegen direkte Bestrahlung usw. Doch auf einen Faktor muß ich hier näher eingehen.

### **Untersuchung der durch verschiedene Absorption der einzelnen Gase im Wasser bedingten Fehlerquelle.**

Infolge des beständigen Wasserverbrauchs durch die transpirierenden Zweige mußte das aus der Schnittfläche austretende Gas über Wasser aufgefangen werden. Steht nun ein Gemenge von Gasen, die chemisch nicht aneinander einwirken, in Berührung mit Wasser, so löst sich jeder Gasbestandteil unabhängig von den übrigen, und zwar laut des Henry-Daltonschen Gesetzes nach der Größe seines Löslichkeitsgrades und seines Partialdruckes.

1 Vol. Wasser von 20° C. absorbiert von atmosphärischen Gasen folgende auf 0° und 760 mm Druck reduzierte Volumina: Luft 0,01869; Stickstoff 0,01542; Sauerstoff 0,03103 und Kohlensäure 0,90140. Mit hin verhalten sich die Absorptionskoeffizienten des Wassers für Stickstoff, Sauerstoff und Kohlensäure wie 1 : 2 : 58,5. Die Partialdrucke dieser Gase stehen in der atmosphärischen Luft im Verhältnis von 79,2 : 20,8 : 0,03. Da die Löslichkeitsgrade für Sauerstoff und Stickstoff sich wie 2 : 1, die partiellen Pressionen in der Atmosphäre dagegen wie 1 : 4 verhalten, so müssen sich in der vom Wasser absorbierten Luft die Prozentzahlen für Sauerstoff und Stickstoff wie 1 : 2 verhalten, d. h.  $\frac{1}{3}$  der gelösten Luft besteht bei gewöhnlicher

---

<sup>1)</sup> W. Hempel, Gasanalytische Methoden, 3. Aufl., 1900, Braunschweig. — Clemens Winkler, Lehrbuch der technischen Gasanalyse, Leipzig, 3. Aufl., 1901.

Temperatur aus Sauerstoff; denn die gelöste Kohlensäuremenge kommt infolge ihres äußerst geringen Partialdruckes kaum in Betracht; sie beträgt 0,03—0,05%, also ebensoviel wie in der Atmosphäre. Stärkere Abweichungen von der normalen Zusammensetzung der Luft zeigt aber das vom Wasser gelöste Gas, wenn in dem darüber befindlichen Gasgemisch die Partialpressung der Kohlensäure bedeutend zunimmt. So läßt sich aus dem Löslichkeitsgrade und dem jeweiligen Partialdrucke der einzelnen Gasanteile berechnen, daß 100 ccm Wasser, die bei 15° rund 2 ccm Luft lösen, ungefähr 0,67 ccm CO<sub>2</sub>, 0,447 ccm O und 0,882 ccm N enthalten, wenn das Gasgemenge über dem Wasser aus 1% CO<sub>2</sub>, 20% O und 79% N besteht. Denn in diesem Falle verhalten sich die partiellen Tensionen von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff wie 7,6:152:600, die entsprechenden Löslichkeitsgrade wie 60:2:1, folglich die Produkte aus beiden wie 456:304:600 = 57:38:75. Man erhält also die Gleichung:

$$57x + 38x + 75x = 2$$

$$x = \frac{1}{85}$$

$$\frac{57}{85} = 0,67 \text{ CO}_2; \quad \frac{38}{85} = 0,447 \text{ O}; \quad \frac{75}{85} = 0,882 \text{ N}.$$

Bei einem Gasgemisch von 5% CO<sub>2</sub>, 15% O und 80% N würden 100 ccm Wasser etwa 1,5 ccm CO<sub>2</sub>, 0,16 ccm O und 0,4 ccm N, bei einem Gemenge von 3% CO<sub>2</sub>, 15% O und 82% N dagegen 1,27 ccm CO<sub>2</sub>, 0,20 ccm O und 0,58 ccm N enthalten.

Um nun experimentell festzustellen, wie groß bei meinen Versuchen die durch ungleiche Absorption der einzelnen Gasbestandteile bedingte Fehlerquelle ist, stellte ich folgende Untersuchung an. Bei einer Reihe von Versuchen wurde die gesammelte Gasmenge in zwei gleiche Portionen geteilt, von denen die eine sofort analysiert, während die andere mit der durch langes Kochen aus der Sperrflüssigkeit ausgetriebenen Gasmenge vereinigt und dann erst der Analyse unterworfen wurde.

Zur Gewinnung der absorbierten Gasquantität bediente ich mich des von Tiemann und Preusse modifizierten Reichardtschen Apparates<sup>1)</sup>.

Die Ergebnisse der Analysen sind in umstehender Tabelle zusammengestellt.

Wie man aus dieser Tabelle ersieht, unterscheidet sich die mit den gelösten Gasen vereinigte Gasportion in ihrer Zusammensetzung relativ wenig von der zuerst analysierten. Daß die Abweichungen bei den einzelnen Versuchen ungleich groß sind, ist darauf zurückzuführen, daß die jeweilig absorbierten Gasmengen sowohl quantitativ als auch qualitativ verschieden sind; quantitativ, weil das

<sup>1)</sup> W. Hempel, Gasanalytische Methoden, S. 8—13, 3. Aufl. 1900, Braunschweig.

| Name der Pflanze | Menge<br>des aus-<br>gekochten<br>Wassers | Ab-<br>sorbierte<br>Gasmenge<br>in cem | Gasportionen         |        |                        |        |
|------------------|-------------------------------------------|----------------------------------------|----------------------|--------|------------------------|--------|
|                  |                                           |                                        | ohne gelöste Gase    |        | mit den gelösten Gasen |        |
|                  |                                           |                                        | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>%   | O<br>% |
| Prunus           | 350                                       | 6,8                                    | 0,13                 | 19,53  | 0,28                   | 19,75  |
| "                | 220                                       | 4,1                                    | 0,32                 | 20,23  | 0,57                   | 20,45  |
| "                | 280                                       | 6,1                                    | 1,07                 | 16,07  | 1,59                   | 16,2   |
| "                | 100                                       | 2,2                                    | 4,47                 | 11,22  | 5,29                   | 11,08  |
| Cotoneaster      | 130                                       | 2,6                                    | 2,17                 | 9,58   | 2,67                   | 9,47   |
| Corylus          | 120                                       | 2,4                                    | 0,2                  | 19,81  | 0,34                   | 20,07  |
| "                | 300                                       | 5,9                                    | 1,63                 | 14,6   | 2,28                   | 14,78  |
| Fagus silvatica  | 125                                       | 2,58                                   | 2,89                 | 12,22  | 3,71                   | 12,3   |
| Picea excelsa    | 100                                       | 1,79                                   | 2,6                  | 13,6   | 3,48                   | 13,66  |
| Quercus          | 100                                       | 1,68                                   | 0,5                  | 19,1   | 0,79                   | 19,29  |
| Salix            | 225                                       | 4,6                                    | 1,1                  | 18,2   | 1,65                   | 18,37  |

Volumen der Absorptionsflüssigkeit, sowie Druck und Temperatur zur Zeit der Absorption ungleich sind; qualitativ dagegen infolge der Verschiedenheit im Verhältnis der Partialdrucke in den über Wasser aufgefangenen Gasgemischen.

In Wirklichkeit sind aber die Differenzen zwischen den beiden Gasportionen bedeutend geringer als es die Tabelle angibt, weil ja bei den vorliegenden Versuchen die ganze absorbierte Gasmenge nur mit der Hälfte des durchgesogenen Luftvolumens vereinigt worden ist. Ferner wurde das absorbierende Wasservolumen absichtlich recht groß gewählt, während bei den späteren Experimenten immer nur 100 cem Wasser, die außerdem noch zum weitaus größten Teil in den transpirierenden Pflanzen aufgesogen wurden, mit dem austretenden Gas in Berührung kamen. In Anbetracht des Umstandes, daß sich bei der langen Versuchsdauer ein Gleichgewichtszustand zwischen der im Wasser gelösten und der darüber befindlichen Luft einstellen muß, habe ich davon Abstand genommen, aus den wenigen, schließlich im Gasbehälter zurückbleibenden Kubikzentimetern Wasser das darin enthaltene Gas auszutreiben, zumal es mir ja bei meinen analytischen Untersuchungen weniger auf die absoluten als auf die relativen Mengen ankam und der fragliche äußerst kleine Fehler bei allen Versuchen annähernd gleich war.

### Besprechung allgemeiner analytischer Befunde.

Ich gehe nun zur Beschreibung der gasanalytischen Befunde über, und zwar zuerst zu solchen, wo mit Hilfe der auf S. 2 beschriebenen Versuchsanordnung das Gas an Stelle des aufgesogenen Wassers ausgeschieden wird.

| Datum         | Name der Pflanze | Dauer<br>der Aus-<br>saugung | Gasvol.<br>in<br>cem | Gasvol.<br>pro St.<br>in cem | CO <sub>2</sub> | O     | CO <sub>2</sub><br>+ O |
|---------------|------------------|------------------------------|----------------------|------------------------------|-----------------|-------|------------------------|
| 9.—18. IV.    | Prunus           | 3 Tg.                        | 86,4                 | 1,2                          | 1,73            | 17,13 | 18,86                  |
|               |                  | 6 Tg.                        | 65,9                 | 0,45                         | 1,97            | 15,9  | 17,87                  |
| 13.—18. IX.   | Prunus           | 2 Tg.                        | 96,5                 | 2                            | 0,2             | 17,1  | 17,3                   |
|               |                  | 3 Tg.                        | 59,8                 | 0,83                         | 0,85            | 16,35 | 17,2                   |
| 27. IX.—3. X. | Prunus           | 22 St.                       | 76,6                 | 3,48                         | 0,25            | 19,45 | 19,7                   |
|               |                  | 5 Tg.                        | 69,4                 | 0,41                         | 1,1             | 15,27 | 16,27                  |
| 9.—27. IV.    | Prunus           | 3 Tg.                        | 116                  | 1,61                         | 1,83            | 16,2  | 18,03                  |
|               |                  | 5 Tg.                        | 38                   | 0,3                          | 2,1             | 14,5  | 16,6                   |
|               |                  | 10 Tg.                       | 9,6                  | 0,04                         | 4,0             | 6,0   | 10                     |
| 3.—6. X.      | Prunus           | 41 St.                       | 75,4                 | 1,8                          | 0,93            | 16,2  | 17,1                   |
|               |                  | 28 St.                       | 55,9                 | 2                            | 1,6             | 15,7  | 17,3                   |
| 14.—21. VII.  | Aesculus         | 69 St.                       | 74                   | 1,07                         | 0,1             | 19,49 | 19,59                  |
|               | Hippocastanum    | 4 Tg.                        | 71,8                 | 0,75                         | 1,4             | 13,7  | 15,1                   |
| 12.—29. IV.   | Mespilus         | 4 Tg.                        | 99                   | 1,03                         | 1,0             | 17,0  | 18                     |
|               | grandiflora      | 2 Tg.                        | 35                   | 0,7                          | 1,9             | 15,74 | 17,64                  |
|               |                  | 5 Tg.                        | 70                   | 0,58                         | 3,86            | 12,73 | 16,59                  |
|               |                  | 6 Tg.                        | 48                   | 0,33                         | 2,89            | 12,4  | 15,29                  |
| 12.—19. IV.   | Mespilus         | 4 Tg.                        | 130                  | 1,44                         | 0,7             | 18,9  | 19,6                   |
|               | grandiflora      | 3 Tg.                        | 92                   | 1,3                          | 1,6             | 16,13 | 17,73                  |

Wie die Tabelle zeigt, sind die erhaltenen Zahlenwerte sehr variabel; doch tritt uns sowohl hier als auch bei allen folgenden Versuchen als eine allgemeingültige Erscheinung die Tatsache entgegen, daß die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff stets geringer ist als der Prozentgehalt an Sauerstoff in der atmosphärischen Luft, was schon Böhm beim Aussaugen der Binnenluft auftauender Syringa-Zweige und bei der Gasausscheidung aus Wurzeln von Weidenstecklingen beobachtet hat. Solange die Zweige noch nicht vertrocknet sind, weicht in allen Versuchsreihen die Zusammensetzung des durchgesogenen Gases anfangs weniger von der atmosphärischen Luft ab als in den folgenden Portionen; doch ist die CO<sub>2</sub>-Zunahme immer kleiner als die O-Abnahme, und dementsprechend nimmt die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff in den aufeinander folgenden Versuchen beständig ab. Ausnahmen hiervon treten erst bei beginnender Austrocknung zutage. Aus der vorstehenden Tabelle ersieht man schon, daß die CO<sub>2</sub>-Zunahme und O-Abnahme, sowie die Schwankungen in den Zahlenwerten für CO<sub>2</sub> + O in enger Beziehung stehen mit den in der Zeiteinheit austretenden Gasquantitäten.

Um aber all diese Verhältnisse näher zu studieren, bedarf es einer Apparatur, bei der die Geschwindigkeit des Gasaustritts, die bei den soeben besprochenen Versuchen abhängig von der variablen,

beständig abnehmenden Transpirationsgröße des Zweiges ist, mit Hilfe künstlicher Saugung nach Belieben reguliert werden kann. Diesen Ansprüchen genügt die auf S. 9–10 beschriebene Versuchsanordnung.

Es zeigte sich nun bei allen weiteren Versuchen, daß in dem durchgesogenen Gasgemisch der Partialdruck der Kohlensäure umgekehrt proportional, die Sauerstoffspannung hingegen proportional dem in der Zeiteinheit austretenden Gasvolumen ist. Ausnahmen von dieser Regel, die, besonders für Kohlensäure, sich zu Beginn und mitunter auch gegen das Ende längerer Versuchsreihen geltend machen, lassen sich immer auf andere, weiter unten noch zu erörternde Ursachen zurückführen.

### Welche Ursachen kommen für die Veränderung der durchgesogenen Luft in Betracht?

Es erhebt sich nun die Frage, wie kommt die Veränderung der durch Pflanzen gesogenen Luft zustande? Wird etwa die chemische Beschaffenheit des austretenden Gasgemisches allein durch ungleiche Durchgangsgeschwindigkeiten der einzelnen Gase bedingt?

Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir erst auf die Eintritts- und Durchgangsbedingungen der Luft eingehen. Infolge der geringen Permeabilität von Kork und Kutikula stellen die Lentizellen und Spaltöffnungen die hauptsächlichsten Eingangsöffnungen dar. Als bewegende Kraft kommt in Betracht einseitiger Überdruck, der Massenströmung bewirkt, oder ungleiche Zusammensetzung der Gasmenge innerhalb und außerhalb der Pflanze, wodurch eine lebhaft Diffusion angeregt wird.

Durch die Lentizellen und Spaltöffnungen strömen die Gase ein und aus nach dem Gesetze, das die Gasbewegung durch poröse Wände beherrscht. Die Durchgangsgeschwindigkeiten sind folglich umgekehrt proportional der Wurzel aus der Dichte der sich mischenden Gase. Da die spezifischen Gewichte von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff 22,132; 16,000 und 14,072 betragen, so besteht für die Durchtrittsgeschwindigkeiten die Proportion:

$$\text{CO}_2 : \text{O} : \text{N} = \frac{1}{\sqrt{22,13}} : \frac{1}{4} : \frac{1}{\sqrt{14,07}} = 0,2125 : 0,25 : 0,2665$$

$$\frac{\text{N}}{\text{CO}_2} = \frac{0,2665}{0,2125} = 1,25; \quad \frac{\text{N}}{\text{O}} = \frac{0,2665}{0,25} = 1,066.$$

Hieraus folgt, daß die Diffusionsgeschwindigkeit für Stickstoff 1,066 mal so groß als für Sauerstoff und 1,25 mal so groß wie für Kohlensäure ist. Die Differenzen sind also relativ gering.

Anders verhält es sich bei der diosmotischen Bewegung durch imbibierte Membranen, wo die Durchgangsgeschwindigkeiten der einzelnen Gase proportional ihrer Löslichkeit im Imbibitionswasser und umgekehrt proportional der Wurzel aus ihrer Dichte sind. Folglich

ist die Geschwindigkeit des Sauerstoffs doppelt so groß, die der Kohlensäure 55mal so groß wie diejenige des Stickstoffs.

Doch geben auch diese Zahlen ebensowenig wie ihre Kombination mit den Diffusionsgeschwindigkeiten durch poröse Scheidewände eine kausal befriedigende Erklärung für die veränderte Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft. Vor allem wären auch dann die großen Schwankungen im Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt bei aufeinanderfolgenden Versuchen mit demselben Zweige völlig unerklärlich, da sich doch in der kurzen Zwischenzeit die Bedingungen für osmotischen Durchgang und Diffusion nur sehr wenig geändert haben können.

Folglich müssen andere Faktoren bei der Veränderung des Gasgemisches mitwirken. Als solche sind zu erwähnen die ungleich starke Absorption der Gase im vegetabilischen Gewebe und im Imbibitionswasser, Entfernung in gelöster Form durch den aufsteigenden Saftstrom, ferner die beiden Phasen des vegetabilischen Betriebsstoffwechsels, Assimilation und Atmung, sowie auch alle Faktoren der Außenwelt, wie Temperatur, Druck, Feuchtigkeit, Belichtung usw., die direkt oder indirekt die vitalen Prozesse beeinflussen, wozu sich noch die großen individuellen Verschiedenheiten in den morphologischen und anatomischen Verhältnissen, im Wassergehalt, Entwicklungszustand usw. gesellen.

Da die chemische Beschaffenheit des austretenden Gasgemisches immer die Resultante aus all den genannten Faktoren ist, und da diese sich meistens nicht nach Belieben regulieren oder ausschalten lassen, ohne die lebende Pflanze schwer zu schädigen, so wird die Untersuchung der für die Veränderung der Binnenluft maßgebenden Ursachen sehr erschwert. Im allgemeinen kann die relative Bedeutung eines solchen Faktors nur durch den Gesamteffekt beurteilt werden, der durch Variation oder Ausschaltung der betreffenden Größe erzielt wird.

Über die Absorption der verschiedenen atmosphärischen Gase in vegetabilischen Geweben habe ich keine besonderen Versuche angestellt; wenn sie auch für Kohlensäure bedeutend größer ist als für Sauerstoff oder gar für Stickstoff, so kann doch dadurch in unserm Fall die durchgesogene Luft nur wenig verändert werden, da die Zweige immer zu einer ganzen Reihe von Versuchen benutzt werden und deshalb die Zellen im Innern mit den Gasen gesättigt sind.

### **Einfluß des Transpirationsstromes auf die Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft.**

Da die Absorptionskoeffizienten des Wassers für Kohlensäure 29mal so groß wie für Sauerstoff und 58,5mal so groß als für Stick-

stoff sind, so muß, in Anbetracht der Tatsache, daß im Innern der Pflanzen infolge der hier allein herrschenden Atmung der Partialdruck der Kohlensäure sehr bedeutend ist, das aufsteigende Wasser sehr viel von diesem Gase lösen und zu den assimilierenden Blattorganen schaffen. Beim Nachlassen der Transpiration muß mithin der Kohlensäuregehalt, eventuell auch in geringerem Maße der Sauerstoffgehalt der durchgesogenen Luft zunehmen. Dies tritt in den meisten Versuchsreihen, wo eine rasche Abnahme der Verdunstung stattfindet, deutlich in die Erscheinung; in den übrigen ist der wahre Sachverhalt durch andere, antagonistisch wirkende Prozesse verdunkelt.

Aus den am Schluß dieser Arbeit zusammengestellten Tabellen IIIA Sorbus; IVA u. IX *Corylus avellana*; VIIA u. B *Salix alba* × *fragilis*; XIII *Populus nigra*; X, 1—5 *Corylus*; VIIIA u. C *Corylus* ersieht man, daß bei rascher Verminderung der in den Pflanzen aufsteigenden Wassermenge sofort die Kohlensäurepressung im austretenden Gasgemisch bedeutend steigt, trotzdem das pro Stunde gewonnene Luftquantum und auch, in den meisten Fällen, der Gehalt an Sauerstoff beständig zunimmt, weshalb die Steigerung im Kohlensäuredruck nicht etwa auf ein Überwiegen des Atmungsprozesses zurückgeführt werden kann.

In den vorliegenden Tabellen weist schon die anfänglich sehr geringe Variation im Prozentgehalt an Sauerstoff darauf hin, daß dieser nur wenig durch die Intensität der Transpiration beeinflusst wird, wie es ja auch auf Grund der relativ geringen Löslichkeit dieses Gases im Wasser zu erwarten ist. Dabei ist noch zu bedenken, daß die jeweilige Kohlensäurepartiärpressung des durchgesogenen Gasgemisches durch den Antagonismus zweier parallel gehender Prozesse, Verminderung des Transpirationsstromes und Zunahme der Gasdurchtrittsgeschwindigkeit, zustande kommt, während der partielle Druck des Sauerstoffs hingegen als die Resultante des Zusammenwirkens dieser Agentien hervorgeht.

Schon Böhm hat auf einen möglichen Zusammenhang zwischen Transpirationsintensität und Kohlensäuregehalt der Binnenluft in Pflanzen aufmerksam gemacht. Doch kommt er auf Grund eines einzigen Experiments mit Weidenstecklingen, dessen mangelhafte Methodik ich schon oben kritisiert habe, gerade zu der entgegengesetzten Ansicht wie ich. Er behauptet nämlich<sup>1)</sup>, „daß die durch die Pflanzen gesaugte Luft um so reicher an Kohlensäure ist, je schneller die Transpiration erfolgt“. Nach meinen, auf zahlreichen Experimenten basierten Darlegungen ist diese Behauptung Böhms, die zudem mit den a priori zu erwartenden Verhältnissen in krassem Widerspruch steht, als widerlegt zu betrachten.

<sup>1)</sup> Böhm l. c. in Landw. Versuchs-Stationen, Bd. XXI, 1878, S. 338.

## Biologische Bedeutung des durch den aufsteigenden Saftstrom bewirkten Kohlensäure-Transports.

Es sei mir noch gestattet, mit einigen Worten auf die nicht zu unterschätzende biologische Bedeutung des Zusammenhangs zwischen Transpiration und Beschaffenheit der Binnenluft in Pflanzen hinzuweisen. Da durch den aufsteigenden Saftstrom ein großer Teil der bei der Atmung produzierten Kohlensäure aus der Pflanze geschafft wird, so wird dadurch eine Anhäufung dieses Gases verhindert, das bei höherer Konzentration unbedingt die Lebensvorgänge schwer schädigen müßte.

Gegenüber der in demselben Sinne wirkenden diosmotischen Entfernung der Kohlensäure in transversaler Richtung ermöglicht der Transpirationsstrom 1. einen viel rascheren Transport auf weite Strecken hin, und zwar in toten trachealen Elementen; 2. eine weitere Verwertung der Atmungsprodukte im vegetabilischen Betriebsstoffwechsel. Denn die im Saftstrom gelöste Kohlensäure wird ja zu den assimilierenden Blattorganen geschafft, wo sie sofort als Material zur photosynthetischen Zucker- und Stärkebildung Verwendung findet.

Gleichzeitig dient sie aber auch zur Steigerung der Assimilationstätigkeit; denn diese ist nach Brown und Escombe<sup>1)</sup> unter günstigen Belichtungsbedingungen und innerhalb gewisser Grenzen der Kohlensäurepartiärpressung proportional; sie muß also bei erhöhtem Kohlensäuregehalt der Binnenluft grüner Blätter an Intensität stark zunehmen. Setzt man nämlich den Assimilationswert in gewöhnlicher Luft gleich 100, so beträgt er nach den Untersuchungen Kreuzlers<sup>2)</sup> bei einer Kohlensäurekonzentration von 0,11% 185 und bei 0,56% schon 209.

Auf diese Weise wird durch den Transpirationsstrom eine Wechselwirkung zwischen Atmungs- und Assimilationsintensität hergestellt, indem eine gesteigerte vitale Oxydation eine energische Assimilation auslöst, und zwar selbstregulatorisch, da ja die Menge der vom Saftstrom in gelöster Form transportierten Kohlensäure, welche die Erhöhung der Chlorophyllfunktion bewirkt, proportional ihrem Partialdruck im Innern der Pflanze und somit abhängig von der augenblicklich herrschenden Respirationsintensität ist. Dank dieser Selbstregulation wird in der verstärkten photosynthetischen Produktion von Kohlenhydraten sehr rasch Ersatz für die im Atmungsprozeß zur Gewinnung von Betriebsenergie verbrauchten organischen Substanzen geschaffen.

---

<sup>1)</sup> Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. I, 1905, S. 431.

<sup>2)</sup> Czapek l. c. S. 430.

So können wir denn auch meines Erachtens in der von Verschaffelt<sup>1)</sup> konstatierten Tatsache, daß bei Kohlensäuremangel die Transpiration der Pflanzen größer als unter normalen Verhältnissen ist, eine vorteilhafte Anpassung erblicken, die selbst in kohlensäurefreier Luft noch eine Assimilation ermöglicht auf Kosten der bei der Atmung produzierten und im Saftstrom zum Chlorophyllapparat geleiteten Kohlensäure.

### **Ursachen der ungleichen Schwankungen im Kohlensäure- und Sauerstoffgehalt, sowie in der Prozentsumme dieser beiden Gase.**

Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß bei den einzelnen Gasportionen derselben Versuchsreihe die Schwankungen im Kohlensäuregehalt fast ausnahmslos geringer sind als im Sauerstoffgehalt, und daß dementsprechend die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff stets kleiner als der Sauerstoffdruck der normalen Luft ist. Diese Tatsachen sind in letzter Linie auf die schon früher dargelegte auffallend große Verschiedenheit im Löslichkeitsgrade der betreffenden Gase in Wasser zurückzuführen.

Durch den Saftstrom wird eine bedeutende Menge der leichtlöslichen Kohlensäure und in geringeren Quantitäten auch Sauerstoff und Stickstoff zu den Blättern transportiert, während von unten her mit dem Transpirationswasser kaum Spuren von Sauerstoff zugeführt werden, da ja dieses im Bodenwasser gelöste Gas höchstwahrscheinlich vollständig im Lebensprozeß der noch im Wachstum begriffenen Wurzelzellen Verwendung gefunden hat und die dabei erzeugte Kohlensäure auf dem weiten Wege von den Wurzeln her größtenteils seitlich wegdiösmiert ist.

Abgesehen von der Transpiration wird die Variabilität in den Zahlenwerten für  $\text{CO}_2 + \text{O}$  noch stark durch den diösmotischen Gasaustausch in transversaler Richtung beeinflußt. Die Intensität dieses Prozesses ist proportional den Differenzen zwischen den Partialdrucken entsprechender Gasbestandteile in der inneren und äußeren Atmosphäre. Diese Konzentrationsunterschiede werden beständig durch die Atmungstätigkeit vegetabilischer Gewebe erzeugt und sind natürlich um so größer, je kleiner das durchgesogene Gasquantum ist und je langsamer es sich durch die Pflanze bewegt. Hieraus ergibt sich, daß die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff proportional dem pro Stunde austretenden Gasvolumen sein muß. Dasselbe gilt im allgemeinen auch für die Partialdrucke des Sauerstoffs, während für den Prozentgehalt an Kohlensäure die umgekehrte

---

<sup>1)</sup> Czapek l. c. S. 431.

Proportionalität besteht. Diese Tatsachen treten als allgemein gültige Erscheinungen in allen Tabellen zutage. Ich verweise hier besonders auf Tabelle VIII C; ferner auf VIII A; I B, III A und B, VI A und B, VII B, XIV A.

In manchen Tabellen wird hin und wieder der wahre Sachverhalt durch andere mitwirkende Faktoren verdeckt. Ausnahmen bei den ersten Gasportionen sind auf eine allmähliche Abschwächung der Transpirations- und Assimilationsenergie, die kontinuierliche Zunahme der Prozentsumme für Kohlensäure und Sauerstoff am Schluß langdauernder Versuchsreihen ist dagegen auf eine Verminderung der Atmungsintensität zurückzuführen.

Die Abnahme der Assimilationsenergie macht sich in einer Verminderung des Wertes für  $\text{CO}_2 + \text{O}$  bemerkbar, da ja die gesteigerte Kohlensäurekonzentration die Intensität des diosmotischen Gasaustausches erhöht. Die Chlorophyllfunktion äußert somit den entgegengesetzten Effekt wie die Transpiration.

Durch die vorangehenden Ausführungen wird uns nun auch das Verständnis für das in der Tabelle auf S. 66 zusammengestellte Tatsachenmaterial erschlossen. Da bei diesen Versuchen die austretende Luft an Stelle des aufgesogenen Wassers abgeschieden wird, so muß natürlich mit der Herabsetzung der Wasseraufnahme die pro Stunde gewonnene Gasmenge allmählich abnehmen, was einerseits eine Verminderung des Prozentgehalts an Sauerstoff und Sauerstoff + Kohlensäure, andererseits eine Erhöhung des Kohlensäuredruckes zur Folge haben muß. Diese Forderung wird denn auch in der betreffenden Tabelle vollkommen realisiert.

### **Einfluß der Lebensvorgänge auf die Zusammensetzung der in Pflanzen eingeschlossenen Gase.**

Neben den bisher erörterten physikalischen Vorgängen sind aber noch zwei vitale Prozesse, Assimilation und Respiration, als die hauptsächlichsten Ursachen zu erwähnen, die in der Binnenluft die Variation im Gehalt an Kohlensäure und Sauerstoff bedingen. Um einen Überblick über die relative Bedeutung eines jeden der beiden antagonistisch wirkenden Lebensvorgänge für die qualitative Veränderung der durchgesogenen Luft zu gewinnen, stellte ich eine Reihe von Parallelversuchen im Hellen und Dunklen an. Zwecks Sistierung der Assimilation wurden die möglichst gleichwertigen Zweige in die Dunkelkammer gebracht oder von einer recht weiten schwarzen Pappschachtel umhüllt, doch immer so, daß die Transpirationsgröße keine wesentlichen Änderungen erlitt. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

## Versuche über den Einfluß der Belichtung.

| Spezies          | H e l l                                |                           |                                         |                          |            |                                 | D u n k e l                            |                           |                                        |                          |            |                                 |
|------------------|----------------------------------------|---------------------------|-----------------------------------------|--------------------------|------------|---------------------------------|----------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------|--------------------------|------------|---------------------------------|
|                  | Dauer<br>der<br>Sau-<br>gung<br>in St. | Gas-<br>vol.<br>in<br>ccm | Gas-<br>vol.<br>pro<br>St.<br>in<br>ccm | CO <sub>2</sub><br><br>% | O<br><br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br><br>% | Dauer<br>der<br>Sau-<br>gung<br>in St. | Gas-<br>vol.<br>in<br>ccm | Gas<br>vol.<br>pro<br>St.<br>in<br>ccm | CO <sub>2</sub><br><br>% | O<br><br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br><br>% |
| Ia. Corylus      | 42                                     | 108,3                     | 2,57                                    | 3,28                     | 12,7       | 15,98                           | 48                                     | 85,9                      | 1,8                                    | 3,49                     | 3,95       | 7,44                            |
| b.               | 24                                     | 63                        | 2,6                                     | 0,8                      | 15,05      | 15,85                           | 25                                     | 81,6                      | 3,2                                    | 3,03                     | 12,5       | 15,53                           |
| IIa. Cotoneaster | 24                                     | 100                       | 4,1                                     | 1,01                     | 19,31      | 20,3                            | 72                                     | 187,6                     | 2,6                                    | 2,6                      | 15,8       | 18,4                            |
| b.               | 48                                     | 13,32                     | 2,5                                     | 1,72                     | 17,7       | 19,4                            | 44                                     | 88,6                      | 2                                      | 1,80                     | 17         | 18,8                            |
| c.               | 44                                     | 62,2                      | 1,4                                     | 0,8                      | 19,23      | 20,03                           | 24                                     | 137                       | 5,7                                    | 1,2                      | 18,18      | 19,38                           |
| III. Tilia       | 44                                     | 48,7                      | 1,1                                     | 1,23                     | 13,75      | 14,98                           | 43                                     | 86,4                      | 2                                      | 1,93                     | 11,88      | 12,91                           |
| IVa. Prunus      | 45                                     | 220                       | 4,5                                     | 2,36                     | 16,12      | 18,48                           | 21                                     | 54,2                      | 2,58                                   | 3,13                     | 12,9       | 16,03                           |
| b.               | 20                                     | 33,4                      | 1,6                                     | 2,1                      | 14,56      | 16,66                           | 30                                     | 66                        | 2,2                                    | 4,4                      | 11,2       | 15,6                            |
| V. Alnus         | 96                                     | 99,2                      | 1,03                                    | 2,21                     | 14,61      | 16,82                           | 96                                     | 100                       | 1,05                                   | 3,5                      | 11,8       | 15,3                            |
| VI. Cotoneaster  | 20                                     | 89                        | 4,45                                    | 1,9                      | 16,38      | 18,23                           | 20                                     | 91                        | 4,55                                   | 4,4                      | 12,58      | 16,98                           |

Differenzen zwischen belichteten und verdunkelten Zweigen  
im Prozentgehalt an CO<sub>2</sub>, O und CO<sub>2</sub> + O.

| Nr.  | CO <sub>2</sub> | O    | CO <sub>2</sub><br>+ O | Nr.  | CO <sub>2</sub> | O    | CO <sub>2</sub><br>+ O |
|------|-----------------|------|------------------------|------|-----------------|------|------------------------|
| Ia.  | 0,2             | 8,75 | 8,5                    | III. | 0,7             | 1,87 | 2,07                   |
| b.   | 2,2             | 2,55 | 0,3                    | IVa. | 0,77            | 3,22 | 2,45                   |
| IIa. | 0,9             | 1,9  | 1                      | b.   | 2,3             | 3,36 | 1,06                   |
| b.   | 0,7             | 2,3  | 1,5                    | V.   | 1,3             | 2,8  | 1,5                    |
| c.   | 0,4             | 1,05 | 0,65                   | VI.  | 2,5             | 3,8  | 1,25                   |

Aus all diesen Versuchen ergibt sich ausnahmslos die a priori zu erwartende Tatsache, daß im Dunklen das durchgesogene Gas bedeutend ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure ist, obwohl hier das in der Zeiteinheit gewonnene Luftquantum immer gleich oder sogar größer als bei den belichteten Zweigen ist.

Ferner ist es allgemein zu konstatieren, daß die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff für die assimilierenden Zweige größer ist als für die im Dunklen gehaltenen. Doch wird im Laufe der Zeit die Differenz immer geringer. Für diese Erscheinung sind folgende Ursachen denkbar: Infolge der im Dunklen allein herrschenden Atmungstätigkeit nimmt in der Binnenluft der Pflanzen die Kohlensäurekonzentration in viel höherem Maße zu, wodurch ein bedeutend lebhafterer Gasaustausch auf osmotischem Wege, sowie ein gesteigerter Kohlensäuretransport im aufsteigenden Saftstrom angeregt wird, was wiederum einen entsprechenden Gasverlust zur Folge hat. Wenn

aber nach einigen Tagen der Wassergehalt der Zweige und die Stärke des Transpirationsstromes abnimmt, so muß die zwischen belichteten und verdunkelten Pflanzen bestehende Differenz in dem Werte für  $\text{CO}_2 + \text{O}$  geringer werden. Mit dieser rein physikalischen Erklärung, die auch mit der aus der Tabelle resultierenden Tatsache harmoniert, daß die Unterschiede in den Kohlensäurekonzentrationen im Hellen und Dunklen geringer sind als die in den Sauerstoffkonzentrationen, könnte man sich vollkommen begnügen, wenn man noch immer wie früher den ganzen Atmungsprozeß als eine einfache, vollständige Oxydation der Kohlenhydrate zu Kohlensäure und Wasser auffaßte.

Doch geht aus neueren Untersuchungen von Wortmann, Berthelot, André, Maquenne<sup>1)</sup> und Purjewicz<sup>2)</sup> eine gewisse Unabhängigkeit der Kohlensäureabgabe von der Sauerstoffaufnahme bei der physiologischen Verbrennung hervor. Aus vielerlei Gründen sieht man sich zu der Ansicht gezwungen, daß die Atmung aus einer Reihe von sukzessiven, partiellen Oxydationsprozessen besteht, bei denen sich zwischen den Sauerstoffkonsum und die Kohlensäureproduktion die Bildung von höheren, sodann auch niedrigen organischen Säuren einschiebt. Unter gewöhnlichen Umständen halten sich nach Purjewicz u. a. die Bildung und Zersetzung der organischen Säuren, die also intermediäre Produkte der Kohlenhydratoxydation darstellen, in den Pflanzen ungefähr das Gleichgewicht. Bei beginnender Verdunklung aber überwiegt der erste Prozeß. Ein Teil des aufgenommenen Sauerstoffs wird in den produzierten Säuren aufgespeichert, ohne daß ein entsprechendes Kohlensäurevolumen frei wird. Mithin muß der Respirationsquotient  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  kleiner als 1 werden. Bei andauernder Verdunklung nimmt aber allmählich der Säurerzerfall überhand, und alsdann steigt der Atmungsquotient konstant im Laufe mehrerer Tage. So beträgt nach Purjewicz in einem Fall der Wert für  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$  gleich nach der Verdunklung 0,44; nach zwei Tagen 0,70; nach weiteren drei Tagen 1,05.

Diese Tatsachen erklären ebenfalls in vollkommen befriedigender Weise, weshalb bei meinen Parallelversuchen bei den verdunkelten Zweigen im Vergleich zu den belichteten die Kohlensäureproduktion viel kleiner ist als der Sauerstoffkonsum, oder mit andern Worten, weshalb die zwischen assimilierenden und nicht assimilierenden Sprossen bestehenden Unterschiede in der Kohlensäurekonzentration

<sup>1)</sup> Wortmann, Berthelot, André, Maquenne zitiert nach Czapek l. c. Bd. II, S. 456/57 (1905).

<sup>2)</sup> Purjewicz, Bildung und Zersetzung der organischen Säuren bei den höheren Pflanzen. Bot. Centr. 1894, Bd. 57/58, S. 368..

geringer als in der Sauerstoffkonzentration sind. Da bei der unvollständigen Oxydation der Kohlenhydrate viel Sauerstoff zur Bildung organischer Säuren verbraucht wird, die im Dunklen größtenteils erst nach längerer Zeit weiter in Kohlensäure und Wasser gespalten werden, so muß auch die Prozentsumme von  $\text{CO}_2 + \text{O}$  kleiner als bei den belichteten Zweigen sein.

So kommt man denn bei einem vergleichenden Studium der Versuchsergebnisse zu der Überzeugung, daß sowohl die physikalische als auch die physiologische Erklärung ihre Berechtigung hat. Die Entscheidung, welcher Faktor maßgebend ist, kann nur durch eine genaue Bestimmung der Acidität des Zellsaftes bei den im Hellen und Dunklen gehaltenen Zweigen herbeigeführt werden, was ich aber zur Zeit der Versuchsanstellung unterlassen habe, da ich erst später auf die zweite Erklärungsmöglichkeit aufmerksam wurde.

Auf weitere Einzeldarstellungen, die doch nur zu Wiederholungen des schon Gesagten führen würden, verzichtend, möchte ich bloß noch einige allgemeine Erscheinungen erörtern. Die schon früher erwähnte Tatsache, daß die erste Gasportion in ihrer Zusammensetzung von der atmosphärischen Luft oft weniger abweicht als die folgenden Portionen, kann meistens auf eine allmähliche Verminderung der Durchgangsgeschwindigkeit des Gases zurückgeführt werden. Doch gibt es auch zahlreiche Fälle, wo diese Erscheinung trotz der Zunahme des pro Stunde austretenden Gasvolumens auftritt. Beispiele hierfür bieten uns die Tabellen III B, 1/2, IV B, VIII A, 1/2, XIII, 3/4, XIV A, 4—6.

Als Ursache dieses abweichenden Verhaltens, das sich gerade bei beginnendem Wassermangel bemerkbar macht, ist der Abfall der assimilatorischen Leistung anzusprechen. Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion vom Wassergehalt der Blätter tritt besonders auffallend zutage, wenn bei Parallelversuchen ein beblätterter Sproß an der Verdunstung verhindert wird. In diesem Falle hält die Kohlensäurezerlegung, durch die der entgegengesetzt wirkende Atmungs-gaswechsel mehr oder minder kompensiert wird, viel länger an.

Aus allen Versuchen ergibt sich die schon von andern Autoren konstatierte Tatsache, daß die Atmung gegen schädliche äußere Einflüsse viel widerstandsfähiger ist, als die Assimilation. Die Respirationsintensität nimmt erst nach langer Zeit beim Austrocknen ab. Das durchgesogene Gas nähert sich dann in seiner chemischen Beschaffenheit immer mehr der normalen Luft, während gleichzeitig die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff bis über 20 Prozent ansteigt. Dies tritt uns in den meisten längeren Versuchsreihen entgegen, z. B. in den Tabellen I B, III A und B, IV B, VI B, 1—8 und XIII.

Oft wird das allmähliche Ausklingen der Atmungsintensität durch

andere Vorgänge, die den entgegengesetzten Effekt äußern, z. B. Verminderung der Durchschnittsgeschwindigkeit der Luft, mehr oder weniger verdeckt. Doch vergleicht man zwei weiter auseinander liegende Versuche derselben Reihe miteinander, bei denen das in der Zeiteinheit austretende Gasquantum ungefähr gleich ist, so sieht man deutlich, daß die später gewonnene Gasportion größere Ähnlichkeit mit der atmosphärischen Luft aufweist.

Daß diese Erscheinung bei verschiedenen Versuchsreihen ungleich rasch auftritt, braucht uns bei einem Prozeß, der aus verschiedenen Variablen resultiert, nicht zu verwundern, um so weniger, als ja die Protoplasmatätigkeit durch die Sterilisation der Schnittfläche mit Sublimat oder Formalin in verschiedenem Maße ungünstig beeinflußt wird.

### Versuche mit abgetöteten Pflanzen.

Zur Orientierung über die relative Bedeutung physikalischer und physiologischer Faktoren für die chemische Beschaffenheit der Binnenluft wurden Zweige in verschiedener Weise abgetötet und sodann einer vergleichenden Untersuchung unterworfen. Die wesentlichen empirischen Daten sind in den drei nächsten Tabellen zusammengefaßt.

#### A. Zweige durch Austrocknung getötet.

| Name der Pflanze                  | Dauer d. Aus-<br>saug-<br>ung | Gas-<br>vol.<br>in ccm | Gas-<br>vol.<br>pro St.<br>in ccm | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>%         | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
|-----------------------------------|-------------------------------|------------------------|-----------------------------------|----------------------|----------------|-----------------------------|
| 1. Prunus<br>1/2 Jahr getrocknet  | 1 Tg.                         | 87,8                   | 3,66                              | 0,23                 | 20,25          | 20,48                       |
| 2. Corylus<br>1/2 Jahr getrocknet | 1 Tg.<br>20 St.               | 145<br>116             | 6<br>5,8                          | 0,1<br>0             | 19,95<br>20,53 | 20,05<br>20,53              |

In welcher Weise auch die Pflanzen abgetötet werden, durch Austrocknen, durch Hitze oder giftig wirkende Chemikalien, immer zeigt das durchgesogene Gas in seinen Partialdrucken nur sehr geringe Abweichungen von der atmosphärischen Luft im Gegensatz zu den vorher gewonnenen Gasportionen. Bei den völlig ausgetrockneten Zweigen, wo ja nicht bloß die Protoplasmatätigkeit, sondern auch der diosmotische Gasaustausch ganz sistiert ist, sind wohl die kleinen Abweichungen, die besonders in den ersten Gasportionen auftreten, auf die Mitwirkung der ursprünglich in den Pflanzen enthaltenen Luft zurückzuführen. Dieser Faktor kommt auch bei den andern Versuchen mehr oder minder in Betracht.

Bei den durch Hitze getöteten Sprossen führt, wie die Versuche B. 1—3 zeigen, schon bloßes Begießen mit siedendem Wasser oder

## B. Zweige durch kochendes Wasser oder siedenden Wasserdampf getötet.

| Name der Pflanze                          | Dauer d. Aus-<br>säu-<br>gung | Gas-<br>vol.<br>in cem | Gas-<br>vol.<br>pro St.<br>in cem | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |                                        |
|-------------------------------------------|-------------------------------|------------------------|-----------------------------------|----------------------|--------|-----------------------------|----------------------------------------|
| 1. <i>Tilia platy-<br/>phyllos</i>        | 25 St.                        | 27,5                   | 1,1                               | 3,8                  | 8,4    | 12,2                        | mit siedendem<br>Wasser begossen       |
|                                           | 24 =                          | 21,9                   | 0,9                               | 1,7                  | 18,4   | 20,1                        |                                        |
|                                           | 42 =                          | 68                     | 1,6                               | 0,5                  | 20,17  | 20,67                       |                                        |
| 2. <i>Quercus</i>                         | 30 =                          | 48,3                   | 1,61                              | 6,64                 | 4,3    | 10,94                       | Zweig mit siedendem<br>Wasser begossen |
|                                           | 22 =                          | 100                    | 4,5                               | 3,07                 | 13     | 16,07                       |                                        |
|                                           | 20 =                          | 81                     | 4,05                              | 0,6                  | 19,5   | 20,1                        |                                        |
| 3. <i>Salix alba</i> ×<br><i>fragilis</i> | 4½ =                          | 24,5                   | 5,4                               | 2,2                  | 9,6    | 11,8                        | 1 Min. gebrüht                         |
|                                           | 16 =                          | 61,6                   | 3,85                              | 2                    | 16,4   | 18,4                        |                                        |
|                                           | 24 =                          | 112                    | 4,7                               | 0,2                  | 19,8   | 20                          |                                        |
| 4. <i>Salix alba</i> ×<br><i>fragilis</i> | 21 =                          | 144                    | 6,8                               | 3,6                  | 14,6   | 18,2                        | 5 Min. gebrüht                         |
|                                           | 15 =                          | 150                    | 10                                | 1                    | 19,8   | 20,8                        |                                        |
|                                           | 18 =                          | 178                    | 10                                | 0,7                  | 20,2   | 20,9                        |                                        |
|                                           | 1 =                           | 45                     | 45                                | 0,3                  | 20,5   | 20,8                        |                                        |
|                                           | 3½ =                          | 62,7                   | 17,9                              | 0,2                  | 20,54  | 20,74                       |                                        |
| 5. <i>Salix alba</i> ×<br><i>fragilis</i> | 22½ =                         | 79                     | 3,5                               | 5,05                 | 11,74  | 16,79                       | ¼ St. gebrüht                          |
|                                           | 45 =                          | 48,3                   | 1,08                              | 0,9                  | 19,54  | 20,44                       |                                        |
|                                           | 20 =                          | 30,4                   | 1,5                               | 0,4                  | 20,58  | 20,98                       |                                        |
| 6. <i>Corylus<br/>avellana</i>            | 23 =                          | 78,4                   | 3,4                               | 1,27                 | 13,77  | 15,04                       | ¼ St. gebrüht                          |
|                                           | 24 =                          | 132                    | 5,5                               | 0,7                  | 20,11  | 20,8                        |                                        |
|                                           | 24 =                          | 145                    | 6                                 | 0,1                  | 20,57  | 20,67                       |                                        |
|                                           | 20 =                          | 116                    | 5,8                               | 0,1                  | 20,7   | 20,8                        |                                        |
| 7. <i>Fagus silvatica</i>                 | 24 =                          | 100                    | 4,2                               | 3,4                  | 15,9   | 19,3                        | ½ St. in siedendem<br>Wasserdampf      |
|                                           | 24 =                          | 96,9                   | 4,04                              | 0,72                 | 19,48  | 20,2                        |                                        |
|                                           | 22 =                          | 84,7                   | 3,85                              | 0,7                  | 19,97  | 20,67                       |                                        |
|                                           | 20 =                          | 72                     | 3,6                               | 0,1                  | 20,6   | 20,7                        |                                        |
| 8. <i>Corylus<br/>avellana</i>            | 43 =                          | 67,3                   | 1,6                               | 1,26                 | 12,61  | 13,87                       | ½ St. gebrüht                          |
|                                           | 44 =                          | 115                    | 2,6                               | 0,6                  | 20,5   | 21,1                        |                                        |
| 9. <i>Quercus<br/>sessiliflora</i>        | 40 =                          | 34,7                   | 0,87                              | 4,03                 | 7,20   | 11,23                       | ½ St. gebrüht                          |
|                                           | 48 =                          | 175                    | 3,64                              | 0,1                  | 20,5   | 20,6                        |                                        |

eine Minute anhaltendes Brühen, wodurch infolge der schlechten Wärmeleitung des Holzes nur in den oberflächlichen Schichten die lebenden Zellen abgetötet werden, sofort zu einer bedeutenden Erhöhung des Sauerstoffgehalts unter gleichzeitiger Erniedrigung des Kohlensäuredruckes.

In den folgenden Portionen steigt beständig der Partialdruck des Sauerstoffs, um bei den durch längeres Brühen getöteten Pflanzen bald den der normalen atmosphärischen Luft zukommenden Wert zu erreichen, während der Gehalt an Kohlensäure allmählich abnimmt.

Bei den durch giftige Lösungen abgetöteten Zweigen ist die auf-

## C. Zweige durch giftige Lösungen abgetötet.

| Name der Pflanze                          | Dauer<br>d. Aus-<br>sau-<br>gung | Gas-<br>vol.<br>in cem | Gas-<br>vol.<br>pro St.<br>in cem | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>%                | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |                                                                           |
|-------------------------------------------|----------------------------------|------------------------|-----------------------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------|
| 1. <i>Salix viridis</i>                   | 6 Tg.<br>8 "                     | 61,5<br>78,4           | 0,42<br>0,4                       | 0,4<br>0,2           | 17,56<br>20,4         | 17,96<br>20,6               | Zweig stand 4 Tage<br>lang in einer 5%<br>Cyankaliumlösung                |
| 2. <i>Salix alba</i> ×<br><i>fragilis</i> | 3 "<br>43 St.<br>50 "            | 71<br>73,7<br>78,6     | 1<br>1,7<br>1,57                  | 0,4<br>0,2<br>0,1    | 18,0<br>19,03<br>20,4 | 18,4<br>20,03<br>20,5       | Zweig hat 6 cem<br>einer 2% Formalin-<br>lösung aufgesogen                |
| 3. <i>Salix</i>                           | 4 Tg.                            | 75,8                   | 0,8                               | 0                    | 20,7                  | 20,7                        | Zweig stand einen<br>Monat in 20%<br>Formalinlösung                       |
| 4. <i>Fagus silvatica</i>                 | 90 St.                           | 40,7                   | 0,44                              | 2,2                  | 18,2                  | 20,4                        | Zweig nimmt in<br>3 Tagen 98 cem<br>einer 10% Kupfer-<br>sulfatlösung auf |

fallende Tatsache zu konstatieren, daß in der ersten, nach mehreren Tagen gewonnenen Gasportion der Sauerstoffgehalt bedeutend geringer ist als in der atmosphärischen Luft, nämlich nur ungefähr 18 Prozent beträgt, während der Kohlensäuregehalt mit Ausnahme des vierten Versuchs sehr gering ist. Dies hat seinen Grund darin, daß die schädlichen Flüssigkeiten mit den lebenden Zellen der komplizierter gebauten Pflanzen nur sukzessiv in Berührung kommen, zumal sie zum Teil, wie Cyankalium, Sublimat, Formalin, das Eiweiß fällen und so eine nur schwer permeable Gerinnungsschicht bilden. Dazu kommt noch die Tatsache, daß auch die stärksten Gifte in sehr geringen Konzentrationen die Atmungsintensität vorübergehend erhöhen. Aus diesen Gründen wird auch noch nach mehreren Tagen Sauerstoff für den Atmungsprozeß entfernter Zellen verbraucht, während die produzierte Kohlensäure bei der langen Versuchsdauer und der fortbestehenden Wasseraufnahme diosmotisch nach außen passiert. Letzteres ist aber nicht oder doch nur in sehr beschränktem Maße bei dem vierten Versuche möglich, wo die von *Fagus* in drei Tagen aufgesogenen 98 cem einer 10prozentigen Kupfersulfatlösung infolge ihrer wasserentziehenden Wirkung das vegetabilische Gewebe rasch austrocknen mußten. Daher enthält die durchgesogene Luft bei *Fagus* fast ebensoviel Kohlensäure, als Sauerstoff verbraucht worden ist.

Aus allen Abtötungsversuchen ergibt sich aber übereinstimmend die Tatsache, daß in der durchgesogenen Luft die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff mit fortschreitendem Absterbeprozess sehr rasch zunimmt und nach dem völligen Erlöschen der Protoplasmafunktion den gleichen Wert erreicht wie in der normalen Luft.

## Gasanalytische Untersuchungen an Freilandpflanzen.

Die hierbei angewendete Methodik wurde schon auf S. 33 beschrieben. Ein Teil der Versuchsergebnisse ist in folgender Tabelle zusammengestellt:

|                                                                         | Saugung<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>St. | Gas-<br>vol.<br>in ccm | Gas-<br>vol.<br>pro St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
|-------------------------------------------------------------------------|------------------------|-------------------------------------|------------------------|-------------------------|----------------------|--------|-----------------------------|
| Salix                                                                   | 20—6                   | 45                                  | 55                     | 1,22                    | 0,6                  | 17,21  | 17,81                       |
| 18.—22. X.                                                              | 25—6                   | 26                                  | 59                     | 2,27                    | 1,02                 | 17,69  | 18,71                       |
|                                                                         | 40—10                  | 21                                  | 83                     | 3,9                     | 0,84                 | 18,55  | 19,39                       |
| Robinia pseud-<br>acacia                                                | 50—30                  | 43                                  | 75                     | 1,74                    | 2,76                 | 20,06  | 22,82                       |
|                                                                         | 70—40                  | 22                                  | 62,6                   | 2,85                    | 2,23                 | 20,8   | 23,03                       |
| 27. IX.—4. X.                                                           | 40—30                  | 66                                  | 46                     | 0,7                     | 3,05                 | 15,28  | 18,33                       |
|                                                                         | 60—50                  | 41                                  | 41                     | 1                       | 2,1                  | 16,25  | 18,42                       |
| Ulmus                                                                   | 60—30                  | 70                                  | 57,4                   | 0,82                    | 0,4                  | 18,38  | 18,78                       |
| 5.—17. X.                                                               | 60—35                  | 85                                  | 86,1                   | 1                       | 0,3                  | 19,9   | 20,02                       |
|                                                                         | 60—30                  | 48                                  | 35                     | 0,73                    | 0,5                  | 17,57  | 18,07                       |
| Zweig entrindet                                                         | 65—40                  | 90                                  | 95,4                   | 1,06                    | 0,36                 | 18,24  | 18,6                        |
|                                                                         |                        | in Tagen                            |                        |                         |                      |        |                             |
| Ulmus (alter Baum)                                                      |                        | 3                                   | 79,5                   | 1,1                     | 2                    | 17,6   | 19,6                        |
| 23. X.—15. XI.                                                          |                        | 4                                   | 81,9                   | 0,85                    | 2,1                  | 16,3   | 18,4                        |
| Der apparattragende Stengel<br>entrindet und mit Gelatine<br>gedichtet. |                        | 5                                   | 50                     | 0,41                    | 4,4                  | 14,8   | 19,2                        |
|                                                                         |                        | 10                                  | 68                     | 0,28                    | 5,93                 | 12,09  | 18,02                       |
| Ulmus (alter Baum)                                                      |                        | 4                                   | 86,6                   | 0,9                     | 2,2                  | 15,2   | 17,4                        |
| 14. X.—18. XI.                                                          |                        |                                     |                        |                         |                      |        |                             |
| Zweig entrindet.                                                        |                        | 10                                  | 80                     | 0,33                    | 3,47                 | 9,5    | 12,97                       |
| Der entrindete Stengelteil<br>mit Gelatine verklebt.                    |                        | 20                                  | 66,4                   | 0,14                    | 8,68                 | 2,79   | 11,47                       |

Die analytischen Befunde an Freilandpflanzen stimmen im großen ganzen mit denen an abgeschnittenen beblätterten Sprossen überein. Nur fallen hier die durch das Austrocknen abgeschnittener Zweige bedingten Veränderungen weg. Das durch Freilandpflanzen gesogene Gasgemisch zeigt ebenfalls in seinem Gehalt an Kohlensäure und Sauerstoff, sowie in der Prozentsumme dieser beiden Gase, die Abhängigkeit von der Quantität der in der Zeiteinheit austretenden Luft und von der Ausgiebigkeit des diosmotischen Gasaustausches, durch den ja ein großer Teil der produzierten Kohlensäure nach außen befördert wird.

Daß das relative Verhältnis von Sauerstoff und Kohlensäure bei Salix, Robinia und Ulmus so verschieden ist, wird durch die Versuchsanordnung erklärt. Bei dem Robiniastrauch war der Apparat in der Krone, also in unmittelbarer Nähe assimilierender Organe, angebracht,

wodurch der Sauerstoffreichtum der ausgesogenen Luft und der hohe Wert für  $\text{CO}_2 + \text{O}$  erklärlich wird. Bei *Salix* und beim ersten Versuch mit *Ulmus* befand sich der Apparat an einem langen unbeblätterten Seitenzweige; bei den letzten Versuchen mit *Ulmus* gingen die benutzten Seitenäste von einem alten Stamme aus, der in der Höhe der Abgliederungsstelle einen Umfang von 2,5 m hatte. Bei einigen Versuchen wurde sogar der Zweig bis zu seiner Ansatzstelle entrindet und mit Gelatine bestrichen, um ein Eindringen von Luft durch die Lentizellen zu verhindern. Ganz gewiß übt auch die Jahreszeit einen Einfluß auf die Zusammensetzung der Binnenluft aus. Nun wurden aber die Untersuchungen an *Robinia* im September, wo das Laub noch frisch war, angestellt, an *Ulmus* I und *Salix* dagegen im Oktober, bei Beginn des Welkens. Die späteren Versuche mit *Ulmus* fanden sogar erst Ende Oktober und Anfang November, also nach Schluß der Vegetationsperiode, statt. Dieser Umstand und die schon vorher erwähnten Versuchsbedingungen, sowie der äußerst langsame Gasaustritt erklären den auffallend niedrigen Sauerstoff- und hohen Kohlensäuregehalt.

Zu beachten ist noch die aus den Tabellen resultierende Tatsache, daß auch bei der durch Freilandpflanzen gesogenen Luft die Prozentsumme aus den beiden im vegetabilischen Betriebsstoffwechsel Verwendung findenden Gasen stets geringer ist als in atmosphärischer Luft. Eine Ausnahme hiervon bildet nur *Robinia* aus dem vorhin erwähnten Grunde. Wie es von vornherein zu erwarten war, wird der Wert für  $\text{CO}_2 + \text{O}$  um so kleiner, je länger die Luft in der Pflanze eingeschlossen und je weiter sie im Stamm von der Laubkrone entfernt ist.

### **Veränderung der durch die Lentizellen eindringenden Luft.**

Bei Parallelversuchen mit Zweigen derselben Spezies, bei denen zwar die Blattkrone ungefähr gleich groß, die unbeblätterten Stengelteile aber verschieden lang sind, fiel mir auf, daß das unter sonst gleichen Umständen aus dem längeren Sproß austretende Gas in seiner Zusammensetzung stärkere Abweichungen zeigte. So ist z. B. in Tabelle V A und B 1 am Schluß der Arbeit das aus dem langen *Corylus*-zweig (V A) gewonnene Gas immer mehr verändert als bei dem kurzen Vergleichszweige, obwohl das pro Stunde austretende Luftvolumen, sowie die aufgenommene Wasserquantität bei A größer als bei B sind. Den Grund hierfür kann man in dem weiteren Wege erblicken, den das durch die Spaltöffnungen eintretende Gas bis zu seinem Austritt aus der Querschnittsfläche zurücklegen muß. In Anbetracht der Tatsache, daß infolge der großen Zahl eingeschalteter Membranen die

Saugungsintensität mit der Entfernung vom Querschnitt stark abnimmt, liegt aber die Möglichkeit nahe, daß für den Lufteintritt in den langen Zweig vor allem die nahe dem Querschnitt gelegenen Lentizellen in Betracht kommen, und daß hauptsächlich dadurch der Unterschied in der chemischen Beschaffenheit des austretenden Gasgemisches bedingt wird.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden die schon im physikalischen Teil (S. 32 ff.) beschriebenen Parallelversuche angestellt. Aus den Analysen ersieht man, daß das Gas, das nur durch die Lentizellen eindringen kann, reicher an Kohlensäure und ärmer an Sauerstoff ist, als die durch die Spaltöffnungen eingesogene Luft [siehe Tabelle I A und B *Fagus* und II *Corylus*]. Im zweiten Falle (bei *Corylus*) sinkt trotz der Zunahme des pro Stunde austretenden Gasvolumens beim Eintauchen der Blattkrone in Wasser der Gehalt an Sauerstoff sehr erheblich, während der Kohlensäuregehalt steigt, wenn auch nur in sehr geringem Maße, da ja ein großer Teil dieses Gases bei seinem hohen Partialdruck auf diosmotischem Wege aus der Pflanze entfernt wird.

Da bei den vorliegenden Untersuchungen die Blätter schon nach dem ersten, unter gleichen Bedingungen ausgeführten Versuch welk oder ganz vertrocknet sind, so ist an eine Mitwirkung der Assimilation nicht zu denken; folglich ist die Ursache der abweichenden Zusammensetzung darin zu erblicken, daß die durch die Lentizellen einströmende Luft bei ihrem Durchgang durch die das Holz in radialer Richtung durchsetzenden Markstrahlinterzellularen mehr verändert wird, was ja leicht verständlich wird, wenn man bedenkt, daß diese Interzellularen zwischen langen Reihen von protoplasmareichen, lebenden Zellen entlang führen, in denen die durchgesogene Luft für den intensiven Atmungsprozeß Verwendung findet.

### **Versuche mit Pflanzen in einem abgeschlossenen Raum.**

Um zu untersuchen, wie sich die durch Zweige gesogene Luft im Vergleich zu der durch die Lebenstätigkeit der betreffenden Pflanzen veränderten Luft eines abgeschlossenen Raumes verhält, wurden Zweige luftdicht in einen Glasbehälter von 12 Liter Voluminhalt eingeführt, und zwar mittels eines dreifach durchbohrten Gummistopfens, in dessen anderen Öffnungen sich die Enden eines Quecksilbermanometers und eines verschließbaren U-förmigen Glasrohrs befanden, das zum Absaugen von Gasproben diente. Der Stengelteil außerhalb des Glaszylinders war entrindet und mit Gelatine verkittet.

Wie die umstehenden Tabellen von *Rhus typhina* zeigen, wird die Luft im Glasbehälter beständig reicher an Kohlensäure und ärmer an Sauerstoff, d. h. der Atmungswechsel ist in diesem Falle intensiver

|            |   | Veränderung                 |                            |              |                                   |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
|------------|---|-----------------------------|----------------------------|--------------|-----------------------------------|--------------------------------------|----------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|--------------|-----------------------------------|
|            |   | 1. der Luft im Glasbehälter |                            |              |                                   | 2. der durch Pflanzen gesogenen Luft |                |                           |                           |                            |              |                                   |
|            |   | Zeit<br>in<br>St.           | CO <sub>2</sub><br><br>o/o | O<br><br>o/o | CO <sub>2</sub><br>+ O<br><br>o/o | Sau-<br>gung<br>in Hg                | Dauer<br>in St | Gas-<br>vol.<br>in<br>cem | Gas-<br>vol<br>pro<br>St. | CO <sub>2</sub><br><br>o/o | O<br><br>o/o | CO <sub>2</sub><br>+ O<br><br>o/o |
| Rhus       | 1 | 50                          | 3,8                        | 16,6         | 20,4                              |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
| typhina I  | 2 | 18                          | 4,6                        | 15,7         | 20,3                              |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
| 25 X. bis  | 3 | 48                          | 6,8                        | 13,4         | 20,2                              |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
| 4. XI.     | 4 | 24                          | 8,0                        | 12           | 20                                | 30-15                                | 144            | 36                        | 0,25                      | 4,79                       | 4,0          | 8,79                              |
|            | 5 | 6                           | 7,5                        | 12,5         | 20                                |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
|            | 6 | 24                          | 8,4                        | 11,4         | 19,8                              |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
|            | 7 | 65                          | 11,1                       | 8,8          | 19,9                              | 50-20                                | 96             | 64                        | 0,66                      | 3,85                       | 11,07        | 14,92                             |
|            | 8 | 6                           | 10,8                       | 9,1          | 19,9                              |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
| Rhus       | 1 | 25                          | 3,2                        | 17,1         | 20,3                              |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |
| typhina II | 2 | 44                          | 3,6                        | 16,6         | 20,2                              | 50-15                                | 68             | 43,5                      | 0,64                      | 3,45                       | 10,34        | 13,79                             |
| 4.—7. XI.  |   |                             |                            |              |                                   |                                      |                |                           |                           |                            |              |                                   |

als die Kohlensäurezersetzung, was dadurch erklärt wird, daß zur Versuchszeit, Ende Oktober und Anfang November, die Assimilationsenergie äußerst gering ist, und daß ferner die Beleuchtungsverhältnisse sehr ungünstig sind. Da der Apparat ungefähr 1 m vom Fenster entfernt stand, so erhielt die Pflanze nur  $\frac{1}{4}$  desjenigen diffusen Lichts zugestrahlt, das ein völlig freier Standort gewährt<sup>1)</sup>. Dazu kommt noch, daß die Rezipientenluft immer ärmer an Sauerstoff wird. Nun nimmt aber nach Friedel<sup>2)</sup> die Assimilationsintensität mit sinkender Partiärpressung des Sauerstoffs gesetzmäßig ab.

Bei Rhus I. 5 und 8 ist die Luft im Glasbehälter abends zwischen 5 und 6 Uhr reicher an Sauerstoff und ärmer an Kohlensäure als mittags zwischen 11 und 12 Uhr. Die Assimilationstätigkeit tritt also noch nach 10 Tagen in die Erscheinung, während sie hingegen bei den andern Zweigen mit ungehinderter Transpiration schon nach ganz kurzer Zeit erlosch. Dies ist mithin wieder ein Beweis für die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion vom Wassergehalt der Pflanzen.

Die Erscheinung, daß bei Rhus I. 8 die durch Assimilation bewirkte Differenz in der Zusammensetzung gegenüber der mittags entnommenen Gasprobe trotz gleicher Dauer der Einwirkung geringer ist als bei Rhus I. 5 (0,3 gegen 0,5%), ist auf die Abnahme des Sauerstoffs zurückzuführen, dessen Partialdruck bei der 7. Analyse 8,8%, bei der 4. dagegen noch 12% des Gesamtdrucks beträgt. Auch mußte die beständig zunehmende Anhäufung des Assimilationsproduktes bei der geringen Lichtintensität allmählich schädigend wirken.

<sup>1)</sup> Detlefsen, Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg 1884, Bd. 3 S. 88.

<sup>2)</sup> Vgl. Czapek, 1, S. 432.

Die Abweichungen in der Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff, die bei der Rezipientenluft freilich nur äußerst gering sind, haben ihre Ursache in dem Überwiegen des Atmungsprozesses, bei dem ja bekanntlich das entwickelte Kohlensäurevolumen etwas geringer ist, als die Quantität des aufgenommenen Sauerstoffs<sup>1)</sup>. Mit der allmählichen Verminderung des assimilatorischen Gasaustausches, der den entgegengesetzten Effekt äußert, müssen die Abweichungen gegenüber der normalen Luft deutlicher werden, wie es ja auch die vorliegenden Tabellen zeigen.

Vergleicht man die durch die Pflanze gesogene Luft mit derjenigen im Glasbehälter, so sieht man, daß erstere ärmer sowohl an Kohlensäure als an Sauerstoff ist; mithin ist auch die Prozentsumme dieser beiden Gase bedeutend kleiner. Sie beträgt im 1. Versuch bei der Rezipientenluft 20, bei dem durchgesogenen Gasgemisch nur 8,79. Folglich ist auch hier ein bedeutender Gasverlust mit dem Durchgang durch die Pflanze verbunden.

Bei der zweiten, erst nach 10 Tagen gewonnenen Gasportion hat der Kohlensäuregehalt noch weiterhin abgenommen, während er in derselben Zeit im Rezipienten infolge der Lebenstätigkeit der Pflanze von 8% auf 11,1% gestiegen ist. Die auffallend große Differenz in der Kohlensäurekonzentration, die zwischen dem durchgesogenen und im Glasbehälter enthaltenen Gasgemisch  $11,1 - 3,85 = 7,25$  beträgt, offenbart uns, daß die in die Blätter eintretende Kohlensäure gleich an Ort und Stelle verbraucht wird und selbst bei hoher Saugkraft nur in sehr geringem Maße in das Innere der Pflanze eindringt.

Da die zweite Analyse des aus dem Zweige austretenden Gasgemisches eine Verminderung des Kohlensäuredruckes und gleichzeitig eine Erhöhung der Sauerstoffspannung angibt, so muß in der Zwischenzeit die Respirationsintensität gesunken sein. Als Ursache hierfür kommt nur die Anhäufung der Kohlensäure in der Rezipientenluft in Betracht, da ja die Atmung in weiten Grenzen vom Sauerstoffdruck unabhängig ist. Hieraus erkennt man, daß eine Kohlensäurekonzentration von 8—11% bereits eine stark retardierende Wirkung auf den Atmungsprozeß ausübt, selbst dann, wenn kein Sauerstoffmangel vorliegt, woraus wiederum die hohe physiologische Bedeutung der Entfernung der Atmungsprodukte durch den Transpirationsstrom und diosmotischen Gasaustausch hervorgeht.

Mit der partiellen Hemmung der vitalen Oxydation geht eine deutliche Verminderung des Gasverlustes Hand in Hand; denn die Prozentsumme von Kohlensäure und Sauerstoff steigt vom 6. bis 10. Versuchstage von 8,79 auf 14,92.

<sup>1)</sup> Vgl. Czapek l. c. Bd. II, S. 381/82.

Das zweite Experiment mit *Rhus typhina* führte zu ganz denselben Resultaten.

Bei diesen Versuchen fiel mir noch auf, daß die Zweige beständig Wasser absorbieren, trotzdem sie sich in dunstgesättigter Atmosphäre befinden. Nun können sie ja auch unter diesen Verhältnissen Wasser abgeben, nämlich dann, wenn sie infolge ihrer Atmungsfähigkeit höher temperiert sind als ihre Umgebung. Doch ist der dadurch bewirkte Wasserverlust zu gering. Mithin muß der größte Teil des aufgesogenen Wassers für die vitalen Vorgänge Verwendung gefunden haben, und zwar wohl vor allem bei der Kohlenhydratsynthese.

### **Indirekte Mitwirkung der lebenden Zellen beim Wasseraufstieg der Pflanzen.**

In den vorliegenden gasanalytischen Untersuchungen habe ich mich vor allem bemüht, die für die Veränderung der Binnenluft maßgebenden Faktoren in ihrer Wirkung zu präzisieren, da uns ohne ihre genaue Kenntnis völlig das Kausalverständnis für die überaus variable Zusammensetzung der aus lebenden Pflanzen gesogenen Luft abgeht und so eine richtige Interpretation der gasanalytischen Befunde unmöglich wird. Zum Schluß möchte ich noch auf einen Punkt, der von höherem physiologischen Interesse ist, kurz eingehen.

Ich habe in mehreren Hundert Analysen übereinstimmend gefunden, daß bei lebenden Pflanzen, sowohl bei abgeschnittenen Zweigen als auch bei Freilandgewächsen, die Prozentsumme für Kohlensäure und Sauerstoff stets kleiner ist als der Sauerstoffgehalt der atmosphärischen Luft. Eine Ausnahme bildet nur ein Versuch an einem Robiniastrauch, wo der Apparat direkt innerhalb der Blattkrone angebracht war. Da nun der atmosphärische Stickstoff in dem vegetabilischen Stoffwechsel keine Verwendung findet, so ist also der Luftdurchgang durch Pflanzen mit einem Gasverlust verknüpft, der — wie die Tabellen zeigen — in demselben Maße geringer wird, wie die Lebensvorgänge an Intensität abnehmen und somit bei völlig abgestorbenen Pflanzen den Wert Null erreicht.

Der Gasverlust in vegetabilischen Organismen ist folglich eine Funktion des lebenden Protoplasmas und wird reguliert durch ein harmonisches Zusammenwirken der Atmungstätigkeit und der Entfernung der Kohlensäure in gelöster Form, sei es im aufsteigenden Saftstrom, sei es durch Diösmose in transversaler Richtung. Im Respirationsprozeß wird durch beständige Erhöhung der Kohlensäurepartiärpressung die für einen regen diösmotischen Gasaustausch erforderliche Potentialdifferenz geschaffen, während durch den Kohlensäuretransport aus der Pflanze die für eine energische Atmung schädliche Anhäufung der Endprodukte des Betriebsstoffwechsels verhindert

und gleichzeitig, wenn auch in viel geringerem Maße, die diosmotische Zufuhr von Sauerstoff zur Fortführung der vitalen Oxydation bedingt wird.

Würde nun infolge ungünstiger Verhältnisse die Atmung sistiert, so müßte bald ein osmotischer Gleichgewichtszustand in der Pflanze auftreten. Daher ist es bei der starken Herabsetzung der Sauerstoffspannung in der Binnenluft von hoher Bedeutung, daß die Atmungstätigkeit eine in weiten Grenzen sich bewegende Unabhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration offenbart. Obwohl die Pflanzen einer Sauerstofftension von 20% des Atmosphärendruckes angepaßt sind, wird doch die Kohlensäureausscheidung erst vermindert, wenn der Partialdruck des Sauerstoffs auf  $\frac{1}{5}$  seines normalen Wertes herabsinkt, also bei 4%. Infolge dieser außerordentlichen Anpassungsfähigkeit der Pflanzen wird auch unter recht ungünstigen Bedingungen die Triebkraft für eine ausgiebige diosmotische Entfernung der Kohlensäure erhalten und somit auch für die Erzeugung eines beträchtlichen Unterdrucks in der Gefäßluft.

Dieser wurde von v. Höhnel<sup>1)</sup> auf die durch Transpiration bewirkte Wasserentziehung als alleinige Ursache zurückgeführt. Aber schon Pfeffer<sup>2)</sup> schrieb: „Doch muß dahingestellt bleiben, ob, wie v. Höhnel will, der tägliche Wasserwechsel nur in dieser einfachen Weise wirkt, oder ob in Verbindung mit diesem Wechsel und mit der Transpiration noch andere Umstände die Erhaltung einer Luftverdünnung in den Gefäßen unterstützen.“ Später hat „Noll<sup>3)</sup> darauf aufmerksam gemacht, daß Gase, die in das Gefäßsystem injiziert werden, Veränderungen erfahren; und Devaux<sup>3)</sup> hat einen negativen Druck in der Gefäßluft bei Ausschluß der Transpiration beobachtet, den er auf die Entziehung von Sauerstoff aus den Gefäßen durch Atmung der lebenden Zellen zurückführt“.

Ich habe nun durch die vorangehenden umfangreichen experimentellen Untersuchungen und theoretischen Deduktionen gezeigt, daß Devaux' Annahme wirklich den Tatsachen entspricht, und habe ferner an Hunderten von Beispielen dargelegt, wie in den lebenden vegetabilischen Geweben infolge der auf Selbstregulation beruhenden, innigen Wechselwirkung zwischen vitalen und rein physikalischen Vorgängen ein Gasverlust und somit eine Verdünnung der Gefäß- und Interzellularluft zustande kommt. Da nun die negativ gespannten Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen eine Saugwirkung ausüben müssen, so ist hierdurch eine indirekte Mitwirkung der lebenden Zellen beim Wasseraufstieg in Pflanzen als eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung bewiesen.

1) v. Höhnel l. c. in Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 1897, S. 185.

3) Noll und Devaux zitiert nach Jost l. c. 1913, S. 99.

## Tabellen.

### Versuche mit *Fagus silvatica*.

Tabelle I A.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in ccm |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 30                       | 24                                     | 72                 | 3     | 3,61                 | 10,14  | 13,75                    |
| 2 | 30                       | 24                                     | 49,4               | 2,06  | 3,64                 | 8,3    | 12 *                     |
| 3 | 40                       | 42                                     | 62,5               | 1,5   | 3,70                 | 9,82   | 13,5                     |
| 4 | 50—40                    | 44                                     | 46,4               | 1,05  | 3,45                 | 9,48   | 13                       |
| 5 | 50                       | 70                                     | 67,2               | 0,96  | 4,02                 | 12,20  | 16,2                     |

\* Blattkrone im Wasser getaucht.

Tabelle I B.

|   |    |    |       |      |      |       |       |
|---|----|----|-------|------|------|-------|-------|
| 1 | 30 | 24 | 40,7  | 1,7  | 3,93 | 4,66  | 8,59  |
| 2 | 30 | 24 | 67    | 2,8  | 3,72 | 9,98  | 13,70 |
| 3 | 30 | 23 | 78,6  | 3,4  | 3,18 | 13,5  | 16,68 |
| 4 | 30 | 22 | 75    | 3,4  | 1,86 | 15,35 | 17,21 |
| 5 | 30 | 23 | 97,6  | 4,24 | 1,64 | 17,3  | 18,94 |
| 6 | 30 | 19 | 102   | 5,37 | 1,6  | 18,4  | 20,0  |
| 7 | 20 | 23 | 198,2 | 6,0  | 1,0  | 18,6  | 19,6  |

### Versuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle II.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in ccm |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 30—10                    | 39                                     | 189                | 4,8   | 4,1                  | 9,9    | 14,0                     |
| 2 | 30—15                    | 24                                     | 146                | 6,08  | 4,2                  | 7,5    | 11,7 *                   |
| 3 | 30                       | 19                                     | 92,5               | 4,8   | 2,17                 | 7,7    | 9,87                     |
| 4 | 30                       | 23                                     | 100                | 4,3   | 2,4                  | 7,6    | 10                       |
| 5 | 30                       | 23                                     | 81,4               | 3,5   | 2,46                 | 7,37   | 9,8                      |
| 6 | 35—30                    | 29                                     | 87                 | 3,0   | 3,1                  | 6,9    | 10                       |
| 7 | 50—20                    | 40                                     | 130                | 3,25  | 4,4                  | 8,06   | 12,46 †                  |

\* Blattkrone in Wasser getaucht.

† Blattkrone entfernt.

Versuche mit *Sorbus*.

Tabelle III A.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 15—10                    | 18                                     | 74,5               | 4,1   | 2,55                 | 14,76  | 17,31                    |
| 2 | 30—18                    | 14                                     | 103                | 7,3   | 3,6                  | 14,1   | 17,7                     |
| 3 | 30                       | 5                                      | 45                 | 9     | 3,22                 | 14,66  | 17,88                    |
| 4 | 30—14                    | 15                                     | 84                 | 5,6   | 3,33                 | 14,76  | 18,09                    |
| 5 | 30—20                    | 8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 59,5               | 7,0   | 2,0                  | 15,46  | 17,46                    |
| 6 | 30—15                    | 21                                     | 45,5               | 2,2   | 2,2                  | 14,72  | 16,92                    |
| 7 | 30—25                    | 20                                     | 60                 | 3     | 1,66                 | 17,33  | 18,99                    |
| 8 | 30                       | 21                                     | 52,8               | 2,5   | 1,7                  | 17,42  | 19,12                    |
| 9 | 30—18                    | 22                                     | 43,2               | 2     | 1,62                 | 17,6   | 19,22                    |

Tabelle III B.

|   |       |    |      |      |      |       |       |
|---|-------|----|------|------|------|-------|-------|
| 1 | 15—10 | 18 | 68   | 3,5  | 2,2  | 14,7  | 16,9  |
| 2 | 15—9  | 15 | 57,6 | 3,8  | 2,3  | 12,54 | 14,84 |
| 3 | 15—10 | 22 | 89   | 4,0  | 2,01 | 13,36 | 15,37 |
| 4 | 30—20 | 8  | 85,2 | 10,6 | 1,76 | 16,66 | 18,42 |
| 5 | 30    | 21 | 67,3 | 3,2  | 1,33 | 16,34 | 17,67 |
| 6 | 30—24 | 16 | 65,5 | 4,1  | 1,22 | 16,49 | 17,71 |
| 7 | 30    | 21 | 80   | 3,8  | 1,5  | 16,25 | 17,75 |
| 8 | 35—18 | 20 | 86,5 | 4,3  | 1,15 | 16,64 | 17,79 |

Parallelversuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle IV A.

|    | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|----|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|    |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1  | 30                       | 9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 9                  | 0,9   |                      |        |                          |
| 2  | 40—30                    | 32                                     | 52                 | 1,6   | 3,42                 | 3,80   | 7,22                     |
| 3  | 50—30                    | 16                                     | 87                 | 5,4   | 7,12                 | 6,09   | 13,21                    |
| 4  | 50                       | 4                                      | 50                 | 12,5  | 4,1                  | 9,80   | 13,9                     |
| 5  | 50—20                    | 16                                     | 93,5               | 5,8   | 4,7                  | 9,73   | 14,43                    |
| 6  | 50—38                    | 5                                      | 60                 | 12    | 3,18                 | 11,57  | 14,75                    |
| 7  | 40—21                    | 14                                     | 84                 | 6,0   | 3,44                 | 10,45  | 13,89                    |
| 8  | 70—65                    | 1 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>          | 25                 | 20    |                      |        |                          |
| 9  | 70—65                    | 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 49,2               | 11    | 3,45                 | 12,4   | 15,85                    |
| 10 | 40—20                    | 20                                     | 87                 | 4,35  | 3,68                 | 10,0   | 13,68                    |

Tabelle IV B.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in ccm |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 50                       | 20                                     | 64                 | 3,2   | 6,56                 | 8,90   | 15,46                    |
| 2 | 50—40                    | 5                                      | 31,4               | 6,3   | 4,14                 | 4,77   | 8,91                     |
| 3 | 50—32                    | 15                                     | 70                 | 4,66  | 5,67                 | 6,66   | 12,3                     |
| 4 | 70                       | 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 43                 | 9,55  | 3,97                 | 10,0   | 18,97                    |
| 5 | 40—20                    | 20                                     | 88,7               | 4,43  | 3,15                 | 10,58  | 13,73                    |
| 6 | 40—15                    | 22                                     | 68,1               | 3,1   | 5,44                 | 6,62   | 12,0                     |
| 7 | 70                       | 5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 49                 | 9     | 8,6                  | 6,69   | 15,3                     |

Versuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle V A.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in Std. | Gas-Vol.<br>in ccm |       | H <sub>2</sub> O-Vol.<br>in ccm |       | Prozentgehalt an     |        |                             |
|---|--------------------------|-----------------------------------------|--------------------|-------|---------------------------------|-------|----------------------|--------|-----------------------------|
|   |                          |                                         | t-St.              | 1 St. | t-St.                           | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
| 1 | 20—30                    | 18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 24                 | 1,3   | 106                             | 5,73  | } siehe 4            |        |                             |
| 2 | 30—31                    | 8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>           | 13,2               | 1,55  | 42                              | 5     |                      |        |                             |
| 3 | 31                       | 20                                      | 36                 | 1,8   | 83                              | 4,15  |                      |        |                             |
| 4 | 30—10                    | 18                                      | 110                | 6,1   | 26                              | 1,44  | 5,6                  | 6,5    | 12,1                        |

Tabelle V B.

|   |       |                                |      |      |      |      |           |      |       |
|---|-------|--------------------------------|------|------|------|------|-----------|------|-------|
| 1 |       | 18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 10,6 | 0,57 | 85,6 | 4,63 | } siehe 4 |      |       |
| 2 |       | 8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>  | 9    | 1,06 | 37   | 4,35 |           |      |       |
| 3 |       | 20                             | 31   | 1,55 | 80   | 4    |           |      |       |
| 4 | 30—16 | 22                             | 95,7 | 4,35 | 27   | 1,32 | 4,4       | 7,42 | 11,82 |

Versuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle VI A.

|    | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in |       | H <sub>2</sub> O-Vol.<br>in |       | Prozentgehalt an     |        |                             |
|----|--------------------------|----------------------------------------|----------------|-------|-----------------------------|-------|----------------------|--------|-----------------------------|
|    |                          |                                        | t-St.          | 1 St. | t-St.                       | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
| 1  | 20—34                    | 26                                     | 64             | 2,46  | 106                         | 4,0   | 4,53                 | 4,7    | 9,23                        |
| 2  | 30                       | 24                                     | 79,5           | 3,3   | 14,5                        | 0,6   | 4,27                 | 5,3    | 9,57                        |
| 3  | 30—10                    | 14                                     | 105            | 7,5   | 1,4                         | 0,1   | 3,7                  | 5,9    | 9,6                         |
| 4  | 40                       | 5                                      | 78             | 15,6  | 0,4                         | 0,1   | 3,07                 | 9,2    | 12,27                       |
| 5  | 30—17                    | 15                                     | 99             | 6,6   | 1,5                         | 0,1   | 3,0                  | 9,5    | 12,5                        |
| 6  | 40—30                    | 4                                      | 55             | 13,7  |                             |       | 2,37                 | 11,7   | 14,07                       |
| 7  | 40                       | 4                                      | 48             | 12    |                             |       | 2,73                 | 12,4   | 15,13                       |
| 8  | 30—20                    | 16                                     | 81,6           | 5,1   |                             |       | 2,7                  | 10,8   | 13,5                        |
| 9  | 24—10                    | 45                                     | 103            | 2,3   |                             |       | 2,9                  | 10,9   | 13,8                        |
| 10 | 45—35                    | 5                                      | 71             | 14,2  |                             |       | 2,25                 | 15,5   | 17,75                       |

In 158 St. 784,1 ccm Gas

Tabelle VI B.

|    |       |                               |      |      |    |      |      |       |       |
|----|-------|-------------------------------|------|------|----|------|------|-------|-------|
| 1  | 20—30 | 26                            | 90   | 3,5  | 75 | 9,9  | 3,77 | 10,89 | 14,66 |
| 2  | 30    | 24                            | 60   | 2,5  | 7  | 1,3  | 2,5  | 10,16 | 12,66 |
| 3  | 30—15 | 15                            | 90   | 6,0  | 1  | 0,06 | 1,7  | 16,1  | 17,8  |
| 4  | 40—20 | 5                             | 97,7 | 19,5 |    |      | 1,99 | 16,88 | 18,87 |
| 5  | 30—10 | 15                            | 106  | 7,06 |    |      | 1,8  | 16,6  | 18,4  |
| 6  | 40—20 | 3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 88,6 | 25,3 |    |      | 0,8  | 18,2  | 19,0  |
| 7  | 40—30 | 1 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> | 71   | 56,8 |    |      | 0,84 | 18,5  | 19,34 |
| 8  | 40—26 | 1 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> | 75,4 | 43   |    |      | 0,8  | 18,9  | 19,7  |
| 9  | 30—10 | 15                            | 108  | 7,2  |    |      | 1,8  | 17,0  | 18,8  |
| 10 | 12—9  | 46                            | 62   | 1,35 |    |      | 1,6  | 14,68 | 16,28 |
| 11 | 50—35 | 4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 94   | 21   |    |      | 0,85 | 18,97 | 19,82 |

## Versuche mit Salix.

Tabelle VII A.

|    | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|----|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|    |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1  | 20—17                    | 15                                     | 85,4               | 5,7   | 1,64                 | 13,11  | 14,75                    |
| 2  | 20— 9                    | 5                                      | 73,5               | 14,7  | 1,5                  | 14,01  | 15,51                    |
| 3  | 30— 7                    | 17                                     | 180,6              | 10,6  | 2,9                  | 15,3   | 18,2                     |
| 4  | 30—10                    | 5                                      | 198                | 39,6  | 2,6                  | 16,2   | 18,8                     |
| 5  | 30— 6                    | 14                                     | 154                | 11    | 2,2                  | 15,3   | 17,5                     |
| 6  | 30—20                    | 1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 108                | 72    | 1,1                  | 17,3   | 18,4                     |
| 7  | 30—20                    | 1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 108,6              | 72    | 1,2                  | 17,3   | 18,5                     |
| 8  | 30—14                    | 3                                      | 94,5               | 31,5  | 2,43                 | 16,08  | 18,51                    |
| 9  | 30— 8                    | 13                                     | 145                | 11,1  | 2,6                  | 14,8   | 17,4                     |
| 10 | 30—20                    | 1 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>          | 90,6               | 51,77 | 1,43                 | 17,0   | 18,43                    |
| 11 | 50—20                    | 2                                      | 146                | 73    | 1,2                  | 18,3   | 19,5                     |
| 12 | 50—45                    | 1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 56,6               | 113,2 | 0,9                  | 18,87  | 19,77                    |
| 13 | 60—40                    | 1                                      | 106                | 106   | 1,2                  | 18,2   | 19,4                     |
| 14 | 30—14                    | 14                                     | 108                | 7,7   | 2,6                  | 12,87  | 15,47                    |
| 15 | 70—65                    | 1                                      | 37,4               | 37,4  | 1,33                 | 15,24  | 16,57                    |
| 16 | 70—60                    | 2 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>          | 43,6               | 19,3  | 2,3                  | 14,45  | 16,75                    |

Tabelle VII B.

|    |       |                                |      |      |      |       |       |
|----|-------|--------------------------------|------|------|------|-------|-------|
| 1  | 20— 7 | 16                             | 50,6 | 3,16 | 4    | 9,1   | 13,1  |
| 2  | 30—14 | 22                             | 103  | 4,68 | 7,8  | 9     | 16,8  |
| 3  | 30—13 | 21 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 112  | 5,2  | 8,9  | 8,4   | 17,3  |
| 4  | 30—20 | 7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>  | 72,2 | 9,6  | 5,81 | 11,35 | 17,16 |
| 5  | 30—14 | 15                             | 91,0 | 6    | 6,37 | 9,77  | 16,14 |
| 6  | 50—40 | 3                              | 51   | 17   | 3,62 | 15,26 | 18,88 |
| 7  | 50—40 | 2 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>  | 41,6 | 15,1 | 3,36 | 14,42 | 17,78 |
| 8  | 30—24 | 15                             | 50   | 3,3  | 4,2  | 7,4   | 11,6  |
| 9  | 50—40 | 3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>  | 54   | 15,4 | 3,6  | 14,81 | 18,41 |
| 10 | 40—20 | 20                             | 68,2 | 3,4  | 4,7  | 10,3  | 15    |

Tabelle VII C.

|    |       |                               |       |       |      |       |       |
|----|-------|-------------------------------|-------|-------|------|-------|-------|
| 1  | 20—   | 16                            | 93,2  | 5,9   | 3,64 | 15,98 | 19,62 |
| 2  | 20— 6 | 5 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> | 80    | 15,2  | 2,37 | 16,25 | 18,62 |
| 3  | 30— 6 | 18                            | 126   | 7     | 2,5  | 16,25 | 18,75 |
| 4  | 30—10 | 4                             | 183   | 45,7  | 2,3  | 17,5  | 19,8  |
| 5  | 40— 5 | 14                            | 112,7 | 8     | 2,4  | 16,0  | 18,4  |
| 6  | 30—14 | 1 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> | 92,5  | 52,8  | 1,73 | 16,86 | 18,59 |
| 7  | 30—20 | 1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 112   | 74,7  | 2    | 18,2  | 20,2  |
| 8  | 40—12 | 3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 156   | 44,57 | 2,8  | 17,6  | 20,4  |
| 9  | 40— 6 | 13                            | 117   | 9     | 1,8  | 15,9  | 17,7  |
| 10 | 30—20 | 2                             | 108   | 54    | 1,45 | 17,4  | 18,85 |
| 11 | 40—20 | 2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> | 137   | 54,8  | 1,7  | 17,8  | 19,5  |
| 12 | 40—10 | 15                            | 121   | 8     | 2    | 14,8  | 16,8  |

Versuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle VIII A.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in ccm |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 30—48                    | 15                                     | 7,8                | 0,5   | 2,5                  | 13,5   | 16,0                     |
| 2 | 50—51                    | 24                                     | 24                 | 1     | 2,7                  | 13,0   | 15,7                     |
| 3 | 50—49                    | 24                                     | 43                 | 1,8   | 2,09                 | 14,2   | 16,29                    |
| 4 | 50—20                    | 24                                     | 176                | 7,3   | 1,6                  | 16     | 17,6                     |
| 5 | 50—19                    | 19                                     | 198                | 10,4  | 0,4                  | 18,8   | 19,2                     |
| 6 | 50—28                    | 4 <sup>1/4</sup>                       | 145                | 34,1  | 0,1                  | 19,2   | 19,3                     |
| 7 | 35—15                    | 16                                     | 137                | 8,56  | 0,2                  | 18,3   | 18,5                     |
| 8 | 30—14                    | 23                                     | 112                | 5     | 0,1                  | 18,2   | 18,3                     |
| 9 | 70—40                    | 5                                      | 150                | 30    | 0,1                  | 19,9   | 20,0                     |

Tabelle VIII C.

|   |       |    |      |      |      |       |       |
|---|-------|----|------|------|------|-------|-------|
| 1 | 30—23 | 15 | 20,3 | 1,35 | 1,47 | 10    | 11,47 |
| 2 | 50—46 | 24 | 22   | 9,09 |      |       |       |
| 3 | 50    | 24 | 32   | 1,33 | 1,85 | 15,55 | 17,40 |
| 4 | 50—40 | 23 | 63,4 | 2,75 | 0,3  | 19    | 19,3  |
| 5 | 55    | 27 | 61,6 | 2,3  | 0,2  | 18,18 | 18,38 |
| 6 | 60—20 | 40 | 54   | 1,35 | 0,2  | 17,24 | 17,44 |
| 7 | 65—30 | 23 | 42   | 1,8  | 0,1  | 17,8  | 17,9  |

Versuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle IX A.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in ccm |       | H <sub>2</sub> O-Vol.<br>in ccm |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|---------------------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | t-St.                           | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 40—25                    | 43                                     | 156                | 3,6   | 185                             | 4,3   | 2,6                  | 10,38  | 12,88                    |
| 2 | 50—15                    | 17 <sup>1/2</sup>                      | 175                | 10    | 7                               | 0,4   | 3,5                  | 14,0   | 17,5                     |
| 3 | 60—20                    | 3                                      | 149                | 50    | 1                               | 0,36  | 0,2                  | 19,6   | 19,8                     |
| 4 | 30—16                    | 42                                     | 168                | 4,0   | 6                               | 0,17  | 3                    | 14,5   | 17,5                     |
| 5 | 70—40                    | 4 <sup>1/2</sup>                       | 75                 | 16,6  |                                 |       | 1,73                 | 15,46  | 17,19                    |
| 6 | 30—15                    | 8                                      | 40                 | 5     | 1,5                             | 0,1   | 2                    | 10,8   | 12,8                     |

Versuche mit *Corylus avellana*.

Tabelle X.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | H <sub>2</sub> O-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                             |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|---------------------------------|-------|----------------------|--------|-----------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | t-St.                           | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
| 1 | 30—15                    | 23                                     | 93                 | 4,0   | 33                              | 1,4   | 5,5                  | 2,9    | 8,4                         |
| 2 | 30—10                    | 20                                     | 86                 | 4,3   | 3                               | 0,1   | 5,44                 | 2,9    | 8,34                        |
| 3 | 40—10                    | 16 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>         | 106                | 6,4   |                                 | 0,3   | 6,5                  | 6,9    | 13,4                        |
| 4 | 70—44                    | 2                                      | 51,1               | 25,5  | 0                               | —     | 4                    | 9      | 13                          |
| 5 | 60—31                    | 3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>          | 71                 | 20,3  | 1                               | 0,1   | 4,22                 | 12,25  | 16,47                       |

Versuche mit *Populus nigra*.

Tabelle XIII.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | H <sub>2</sub> O-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                             |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|---------------------------------|-------|----------------------|--------|-----------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | t-St.                           | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
| 1 | —                        | 1                                      | —                  | —     | 5                               | 5     | —                    | —      | —                           |
| 2 | 20—24                    | 19                                     | 9                  | 0,5   | 76                              | 4     | —                    | —      | —                           |
| 3 | 30—26                    | 24                                     | 30                 | 1,25  | 88                              | 3,66  | 1,2                  | 12     | 13,2                        |
| 4 | 30                       | 46                                     | 72,4               | 1,57  | 115                             | 2,5   | 1,8                  | 11,74  | 13,54                       |
| 5 | 30—21                    | 27                                     | 70,6               | 2,61  | 40,6                            | 1,50  | 0,56                 | 16,14  | 16,70                       |
| 6 | 30—18                    | 24                                     | 78,8               | 3,28  | 21,2                            | 0,88  | 0                    | 18,53  | 18,53                       |

Versuche mit *Salix alba* × *fragilis*.

Tabelle XIV A.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | H <sub>2</sub> O-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                             |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|---------------------------------|-------|----------------------|--------|-----------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | t-St.                           | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub><br>+ O<br>% |
| 1 | 20—15                    | 22                                     | 30                 | 1,4   | 50,5                            | 2,3   | } 2,55               | 10,2   | 12,75                       |
| 2 | 20—14                    | 24                                     | 92                 | 3,8   | 48                              | 2     |                      |        |                             |
| 3 | 20—12                    | 47                                     | 106                | 2,25  | 105                             | 2,23  | 1,8                  | 11,4   | 13,2                        |
| 4 | 20—11                    | 27                                     | 94,7               | 3,5   | 35                              | 1,3   | 5,17                 | 9      | 14,17                       |
| 5 | 20—10                    | 24                                     | 80,8               | 3,36  | 20                              | 0,83  | 5,44                 | 7,92   | 13,36                       |
| 6 | 20—14                    | 21                                     | 67                 | 3,19  | 7                               | 0,33  | 5,06                 | 18     | 13,24                       |
| 7 | 20—16                    | 44                                     | 88                 | 2,0   | 9                               | 0,7   | 3,86                 | 11,82  | 15,68                       |
| 8 | 50—20                    | 52                                     | 136                | 2,6   | 6                               | 0,11  | 2,8                  | 13,3   | 16,1                        |
| 9 | 60—40                    | 16                                     | 92,4               | 5,78  | 1                               | 0,06  | 2,7                  | 14,82  | 17,5                        |

Tabelle XIV B.

|   | Saugkraft<br>in<br>cm Hg | Dauer<br>der Aus-<br>saugung<br>in St. | Gas-Vol.<br>in cem |       | Prozentgehalt an     |        |                          |
|---|--------------------------|----------------------------------------|--------------------|-------|----------------------|--------|--------------------------|
|   |                          |                                        | t-St.              | 1 St. | CO <sub>2</sub><br>% | O<br>% | CO <sub>2</sub> + O<br>% |
| 1 | 50—20                    | 72                                     | 70                 | 1     | 0,4                  | 18     | 18,4                     |
| 2 | 65—50                    | 43                                     | 73,7               | 1,7   | 0,2                  | 19,83  | 20,03                    |
| 3 | 65—40                    | 50                                     | 78,6               | 1,57  | 0,1                  | 20     | 20,1                     |

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, 1914.

# Inhalt.

|                                                                                                                                                                               | Seite     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>I. Physikalischer Teil . . . . .</b>                                                                                                                                       | <b>1</b>  |
| <b>Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen . . . . .</b>                                                                                                              | <b>1</b>  |
| Einleitung . . . . .                                                                                                                                                          | 1         |
| Orientierungsversuche . . . . .                                                                                                                                               | 1         |
| Möglichkeiten für den Gasdurchgang . . . . .                                                                                                                                  | 7         |
| Kritik früherer experimenteller Befunde von F. v. Höhnelt und<br>E. Strasburger . . . . .                                                                                     | 8         |
| <b>Untersuchung der für die Gasbewegung in dikotylen<br/>Holzgewächsen maßgebenden Faktoren . . . . .</b>                                                                     | <b>16</b> |
| Schwierigkeiten beim Vergleich infolge individueller Verschiedenheiten der<br>Versuchsobjekte . . . . .                                                                       | 16        |
| Abhängigkeit der Diffusionsgeschwindigkeit von der Größe der Saugung . . . . .                                                                                                | 17        |
| Abhängigkeit des Luftdurchganges vom Wassergehalt der Pflanzen . . . . .                                                                                                      | 18        |
| Allmähliche Zunahme der Durchgangsgeschwindigkeit bei konstanter Saugung . . . . .                                                                                            | 18        |
| Untersuchung der Ursachen für die allmähliche Abnahme der Permeabilität<br>dikotyler Pflanzen für Luft . . . . .                                                              | 20        |
| Abhängigkeitsverhältnis zwischen Gasaustritt und Wasseraufnahme . . . . .                                                                                                     | 22        |
| Ursachen der Verminderung des Wassertransports in Pflanzen bei Saug-<br>versuchen . . . . .                                                                                   | 25        |
| Verhalten der Leitungsbahnen verschiedener Jahresringe gegenüber Luft-<br>durchgang . . . . .                                                                                 | 27        |
| Beginn des Gasaustritts . . . . .                                                                                                                                             | 28        |
| Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität imbi-<br>bierter Membranen für Luft . . . . .                                                               | 29        |
| Abhängigkeit der Geschwindigkeit des Luftdurchganges durch Pflanzen von<br>der Weite der Gefäße . . . . .                                                                     | 30        |
| Einfluß von Erschütterungen der Pflanzen auf die Gasbewegung . . . . .                                                                                                        | 31        |
| Untersuchung der relativen Bedeutung der Spaltöffnungen und Lentizellen<br>als Eingangspforten für das durch Pflanzen gesogene Gas . . . . .                                  | 32        |
| Versuch über die Gasbewegung mit dikotylen Freilandpflanzen . . . . .                                                                                                         | 33        |
| Die in unversehrten dikotylen Holzgewächsen auftretenden negativen Span-<br>nungen, die ein Einsaugen von Luft in die trachealen Bahnen zur<br>Folge haben . . . . .          | 35        |
| Über den negativen Druck der Gefäßluft . . . . .                                                                                                                              | 36        |
| Erklärung der widerspruchsvollen Ansichten über die Permeabilität trockener<br>vegetabilischer Membranen für Luft an der Hand der Nägeli'schen<br>Micellarhypothese . . . . . | 38        |

# **Theoretische Betrachtungen über die Mechanik des Zusammenwirkens von Gas- und Wasserbewegung in den trachealen Bahnen dikotyler Holzgewächse** 41

Kausalerklärung für das Zustandekommen der Funktion der Wasserreservoirs, sowie der sukzessiven Ausschaltung einzelner Bahnen aus der Wasserleitung dikotyler Pflanzen . . . . . 41

Die aus der Gasbewegung resultierenden fundamentalen Bedingungen für jede Theorie der Wasserbewegung in dikotylen Bäumen . . . . . 45

Kritische Betrachtungen über die Bedeutung der von Dixon, Joly und Askenasy aufgestellten Kohäsionstheorie für die Erklärung des Saftsteigens . . 49

Teleologische Betrachtungen über Zweck und Funktion der Luftblasen in den trachealen Leitungsbahnen . . . . . 51

Bedeutung der Differenzierung im Bau der Leitungsorgane dikotyler Pflanzen für die Arbeitsteilung bei der Wasserhebung . . . . . 53

## **Versuche zur Markierung der Bahnen des Luftstromes** 54

1. Methodik . . . . . 54

2. Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung und ihre Bedeutung für das Saftsteigeproblem . . . . . 56

## **II. Chemischer Teil** . . . . . 60

### **Über die chemische Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft in ihrer Abhängigkeit von physikalischen und physiologischen Faktoren** . 60

Historische und kritische Betrachtungen . . . . . 60

Methodik . . . . . 62

Untersuchung der durch verschiedene Absorption der einzelnen Gase im Wasser bedingten Fehlerquelle . . . . . 63

Besprechung allgemeiner analytischer Befunde . . . . . 65

Welche Ursachen kommen für die Veränderung der durchgesogenen Luft in Betracht? . . . . . 67

Einfluß des Transpirationsstromes auf die Zusammensetzung der durch Pflanzen gesogenen Luft . . . . . 68

Biologische Bedeutung des durch den aufsteigenden Saftstrom bewirkten Kohlensäure-Transports . . . . . 70

Ursachen der ungleichen Schwankungen im Kohlensäure- und Kohlenstoffgehalt, sowie in der Prozentsumme dieser beiden Gase . . . . . 71

Einfluß der Lebensvorgänge auf die Zusammensetzung der in Pflanzen eingeschlossenen Gase . . . . . 72

Versuch mit abgetöteten Pflanzen . . . . . 76

Gasanalytische Untersuchungen an Freilandpflanzen . . . . . 79

Veränderung der durch die Lentizellen eindringenden Luft . . . . . 80

Versuche mit Pflanzen in einem abgeschlossenen Raum . . . . . 81

Indirekte Mitwirkung der lebenden Zellen beim Wasseraufstieg der Pflanzen 84

Tabellen . . . . . 86