

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Januar 1907.

№ 2 u. 3.

Inhalt: Ursprung, Studien über die Wasserversorgung der Pflanzen (Schluss). — Driesch, Analytische und kritische Ergänzungen zur Lehre von der Autonomie des Menschen. — Detti, Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen. — Vogler, Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde.

Studien über die Wasserversorgung der Pflanzen.

Von A. Ursprung.

(Schluss.)

2. Abgabe des Wassers und der gelösten Stoffe an die Leitungsbahnen.

a) Abgabe des Wassers.

Die Abgabe von Wasser ist einmal physikalisch zu erklären, wenn — entsprechend der Wasserausscheidung der Nektarien — der osmotische Wert des Gefäßinhaltes größer ist als derjenige der parenchymatische Mantelzellen. Dieser Erklärungsversuch ist daher in allen jenen Fällen a priori ausgeschlossen, in welchen der Blutungs-saft nur Spuren gelöster Stoffe enthält. Bei Vorhandensein der nötigen Konzentrationsdifferenz handelt es sich aber — auch ohne Berücksichtigung der quantitativen Seite — höchstens bei dem Vorgang des Wasserübertrittes aus den Mantelzellen in die Leitungsbahnen um einen rein physikalischen Prozess, während die Herstellung und Erhaltung des Diffusionsgefälles ohne die Lebenstätigkeit der Mantelzellen undenkbar ist. Da die Ausscheidung osmotisch wirksamer Substanz in die Gefäße physikalisch nur bis zum Diffusionsgleichgewicht erfolgen kann, eine Wasserabgabe aber erst möglich wird, wenn dieses Gleichgewicht überschritten ist, so muss noch ein anderer Faktor eingreifen, um das nötige Diffusionsgefälle zu erzeugen. Bei den Nektarien besteht der einfachste Modus

darin, dass die Konzentration der ausgeschiedenen Lösung durch Wasserverdunstung erhöht wird; dies ist natürlich beim Bluten der Wurzeln von vornherein ausgeschlossen. Eine weitere Möglichkeit ist dann gegeben, wenn auf irgendeine Weise, etwa durch Umwandlung des Zuckers in Stärke, der osmotische Wert der sezernierenden Zellen abnimmt. Damit aber die osmotisch wirksame Substanz nicht wieder in die Mantelzellen zurückdiffundiert, muss man auch hier, wie bei den Nektarien, eine Änderung der Permeabilität der Plasmahaut annehmen. Dieser neue Permeabilitätszustand darf aber nicht lange beibehalten werden, da sonst das Diffusionsgefälle nach kurzer Zeit wieder ausgeglichen und ein weiterer Wassertransport unmöglich würde. Wir sind also genötigt, einen beständigen rhythmischen Wechsel der Permeabilität, verbunden mit entsprechenden Schwankungen im osmotischen Wert des Mantelzelleninhaltes, anzunehmen. Endlich aber kann das Gefälle auch durch eine aktive Arbeitsleistung des Protoplasten gegen die osmotischen Kräfte entstanden sein.

Ist der Blutungssaft substanzarm, so finden sich zur physikalischen Erklärung in der Literatur¹⁾ die folgenden Möglichkeiten vor:

1. Differenzen des osmotischen Wertes im Innern der blutenden Zellen.
2. Entsprechende Temperaturunterschiede.
3. Periodische Volumschwankungen der Zellen verbunden mit Verschiedenheiten des Filtrationswiderstandes.

Die Differenzen im osmotischen Werte müssen so beschaffen sein, dass der höhere Wert auf der vom Gefäß abgekehrten Seite der Mantelzelle sich findet²⁾. Die Erhaltung dieser Differenz ist nur unter ständiger Arbeitsleistung der lebenden Zelle möglich, da die Diffusionsenergie natürlich eine gleichmäßige Mischung anstrebt. Ob die geforderte Differenz aber auch wirklich besteht, ist unbekannt.

Die Vorstellung der Wirksamkeit von Temperaturdifferenzen ist zwar physikalisch zulässig, verliert aber sofort ihre Bedeutung, wenn man bedenkt, wie außerordentlich gering der Einfluss der Temperatur auf den osmotischen Druck ist.

Die periodischen Volumschwankungen können durch periodische Schwankungen des Turgordruckes hervorgerufen werden, so lange die Membran die nötigen elastischen Eigenschaften besitzt. Nun sind aber solche Volumschwankungen im Wurzelparenchym rein hypothetischer Natur und durch gar keine Beobachtungen wahrscheinlich gemacht³⁾. Ferner ist eine ständige Auspressung von

1) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Leipzig 1892, p. 265.

2) Das Gefälle muss also in entgegengesetztem Sinne verlaufen als das in der Wurzelrinde zur Ermöglichung einer Diffusionsströmung des Wassers nötig war.

3) Die periodischen Schwankungen im Volum der Stämme (Zunahme während der Nacht, Abnahme am Tag; Sachs, Vorlesungen, p. 601) sind natürlich nicht

Wasser auf einer Seite ohne nachherige Einsaugung auf derselben Seite nur unter Annahme einer periodischen Regulierung der Filtrationsfähigkeit möglich. Wenn in einem mit Wasser gefüllten, zylindrischen, porösen Gefäß, das oben mit einem Kolben verschlossen ist, die Wand auf der linken Hälfte einen kleineren Filtrationswiderstand besitzt als auf der rechten, dann wird beim Herabstoßen des Kolbens mehr Wasser auf der linken Seite ausfließen, als auf der rechten; umgekehrt muss aber auch beim Heraufziehen des Kolbens in gleichem Verhältnis auf der linken Seite mehr Wasser aufgenommen werden, so dass auf diese Weise ein einseitiger Wassertransport nicht zustande kommen kann. Dagegen lässt sich dies durch einen periodischen Wechsel des Filtrationswiderstandes erreichen, indem derselbe auf der linken Seite zur Zeit der Volumabnahme kleiner, zur Zeit der Volumzunahme aber größer ist als auf der rechten Seite. Da Zellhaut und Plasma imbibitionsfähig und daher für Wasser permeabel sind, so müsste bei der Kontraktion der Mantelzelle, selbst bei Vorhandensein der vorausgesetzten Periodizität im Filtrationswiderstand, Wasser nicht nur in das Gefäß, sondern auch in das angrenzende Parenchym und event. in den Boden gepresst werden, was jedenfalls vom rein physikalischen Standpunkt aus eine sehr wenig zweckmäßige Einrichtung wäre. Dieser Übelstand ließe sich durch eine vollständige Verhinderung des zentrifugalen Wasseraustrittes beseitigen, was aber nur durch eine direkte Arbeitsleistung des Protoplasten der Mantelzellen oder durch eine zentripetale Druckwirkung der anstoßenden Parenchymzellen möglich ist. Zu diesen Schwierigkeiten gesellt sich noch eine weitere, die sich auf die physikalische Möglichkeit einer Kontraktion bezieht. Grundbedingung ist natürlich eine elastisch gedehnte Zellhaut, so dass also der ganze Vorgang sowohl bei Fehlen der Dehnung, wie bei Fehlen der Elastizität undenkbar bleibt. Bei einer in der Wurzel befindlichen Zelle sind nun aber solche Volumveränderungen nicht so leicht ausführbar, wie bei einer isolierten, da eben in einem Gewebe Zelle an Zelle grenzt und infolgedessen die Vergrößerung einer Zelle nur unter entsprechender Verkleinerung der Nachbarinnen vor sich gehen kann, wenn der Umfang des ganzen Organs (Wurzel) derselbe bleibt und entsprechende Interzellularen fehlen.

Wenn somit eine einseitige Wasserauspressung durch periodische Volumveränderungen der Mantelzellen auch nicht a priori unmöglich ist, so erfordert sie doch eine solche Menge weiterer Annahmen, dass sie zum mindesten unwahrscheinlich erscheint. Als bester physikalischer Erklärungsversuch bleibt somit der erste übrig, der

in diesem Sinne zu verwerten, da eine täglich einmal erfolgende Volumabnahme nur einen minimalen Bruchteil des tatsächlich beförderten Wassers liefern könnte.

innerhalb der Zelle Verschiedenheiten im osmotischen Wert voraussetzt. Aber auch er verliert bedeutend an Glaubwürdigkeit, wenn man ausrechnet, wie stark ungefähr diese Differenzen bei größerem Blutungsdrucke sein müssten. Da der Blutungsdruck bis 2,5 Atm. betragen kann, so müsste in diesem Falle jede Mantelzelle Wasser mit einer Kraft auspressen, die 2,5 Atm. übersteigt¹⁾. Um aber eine solche Kraft zu erzeugen, sind ganz enorme Konzentrationsunterschiede erforderlich. Nehmen wir an, der Zellsaft der Mantelzelle habe auf der dem Gefäß zugekehrten Seite den geringsten osmotischen Wert, er sei z. B. isosmotisch mit einer 2%igen Rohrzuckerlösung, dann wird Wasser in das Gefäß eingepresst, sobald und solange der Turgor größer ist als 101,6 cm Hg. Der maximale Druck, unter welchem die Wasserausscheidung erfolgt, ist natürlich bedingt durch den osmotischen Wert des übrigen Zellsaftes. Bei einem Blutungsdruck von 2,5 Atm. muss der mittlere osmotische Druck der Zelle mindestens 2,5 Atm. + 101,6 cm Hg betragen, was nur möglich ist, wenn der osmotische Wert an anderen Stellen derselben Zelle größer ist als der einer 6%igen Rohrzuckerlösung. Falls der osmotische Druck durch Rohrzuckerlösung erzeugt würde und an den einen Stellen eine Konzentration von 2% besteht, so müsste an anderen eine solche von mehr als 6% erzeugt und erhalten werden. Die Herstellung und Erhaltung eines solch enormen Gefälles innerhalb der minimalen Dimensionen einer Zelle ist aber mehr als unwahrscheinlich. Sollten die den physikalischen Erklärungsversuchen zugrunde liegenden unwahrscheinlichen Voraussetzungen wirklich nicht erfüllt sein, so würde man auch beim Bluten ein direktes Eingreifen der Lebenstätigkeit anzunehmen haben und nicht nur ein indirektes, wie bis jetzt.

Statt die Pumpwirkung nur in die Mantelzellen zu verlegen, könnte man sich dieselbe auch auf die Epidermiszellen und Wurzelhaare oder eine zwischenliegende Zellschicht lokalisiert denken; ferner liegt die Möglichkeit vor, dass die ganze Wurzelrinde gleichmäßig beteiligt ist. Eine Einschränkung der Pumpwirkung auf die Epidermis ist a priori wenig wahrscheinlich, da die Wurzelrinde einen recht unzweckmäßigen Filtrationswiderstand verursachen würde; direkt widerlegt wird diese Annahme durch die Tatsache, dass die Wurzel auch nach der Entrindung blutet²⁾. Schon früher (p. 6) waren wir übrigens zum Schlusse gelangt, dass allen Rindenzellen der Wurzel Blutungstätigkeit zuzuschreiben ist.

Die Schwierigkeiten einer physikalischen Erklärung der Wasser-

1) Würde in einer Zelle die Kraft nicht so groß sein, so müsste eine Filtration des Wassers in die Wurzelrinde und den Boden erfolgen und es wäre daher in anderen Zellen eine noch viel stärkere Pumpwirkung nötig, um das Zustandekommen des Blutungsdruckes zu ermöglichen.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 250.

abgabe an die Leitungsbahnen werden noch größer bei Betrachtung der quantitativen Seite. Die Abgabe einer genügenden Wassermenge hängt nicht nur von der Stärke der Pumpwirkung der einzelnen Zellen, sondern auch von der Anzahl der wirksamen Zellen ab. Unter sonst gleichen Umständen ist die gelieferte Wassermenge gleich dem Produkt aus dem Erguss einer Pumpe und der Zahl der Pumpen, so dass also auch wenig leistungsfähige Pumpen genügen können, wenn nur ihre Menge groß genug ist. Die starke Reduktion, welche das Wurzelsystem oft erleiden kann, ohne die Wasserversorgung nachweisbar zu schädigen, zeigt übrigens, dass die Leistungsfähigkeit recht bedeutend sein kann. Jedenfalls muss den Mantelzellen, damit sie genügend Wasser abgeben können, eine entsprechende Wassermenge zugeführt werden, was nur durch eine Blutungstätigkeit der Rindenzellen möglich erscheint, da die Diffusion zu langsam wirkt. Solange man aber das Bluten auf die bekannte Weise physikalisch erklären will, ist die Möglichkeit eines genügenden Wassernachschubes nicht einzusehen, da auch hier dieselbe langsam wirkende Diffusion als bewegende Kraft angenommen wird. Von der Bedeutung der Plasmaströmung, Druckfiltration und Kohäsion für die Wasserbewegung durch die Wurzel wurde früher schon gesprochen.

Ein experimenteller Beweis für die Unmöglichkeit einer physikalischen Erklärung des Blutens ist durch Abtötungs- oder Narkotisierungsversuche nicht zu erbringen. Die betreffenden Versuche (Abtötung, Entziehung von Sauerstoff, Einwirkung von Chloroform, niederer Temperatur)¹⁾ haben — wie a priori zu erwarten war — gezeigt, dass die Lebenstätigkeit der aktiven Zellen zum Bluten nötig ist; ob aber die Einwirkung eine direkte oder indirekte ist, lässt sich hieraus nicht ersehen.

b) Abgabe der gelösten Stoffe.

So lange die gelösten Stoffe als vom Wasser mitgeführt betrachtet werden können, decken sich die Erklärungen der Salz- und Wasserbewegung im wesentlichen. Der verschiedene Gehalt des Blutungssaftes kann durch verschiedenen Gehalt der Wurzelzellen an gelösten Stoffen oder durch Differenzen in der Permeabilität der Hautschicht erklärt werden. Der Fall eines Blutungssaftes, der größere Konzentration als der Zellsaft besitzt, wurde schon früher besprochen.

Aus dem Bisherigen geht hervor, dass ein genügender Wassertransport durch die Wurzelrinde bis in die Leitungsbahnen selbst

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 246.

dann zurzeit nicht physikalisch erklärt werden kann, wenn man von der Erzeugung und Erhaltung der Semipermeabilität und der Diffusionsgefälle absieht.

II. Bewegung des Wassers und der gelösten Stoffe durch das Blattparenchym und Abgabe des Wassers an die Luft.

Da tote Blätter — *ceteris paribus* — mehr Wasser verlieren als lebende¹⁾, so ist damit erwiesen, dass eine genügende Wasserabgabe auch ohne Lebenstätigkeit vor sich gehen kann; diese ist vielmehr notwendig, um eine zu starke Transpiration zu verhindern. Das raschere Vertrocknen einer toten Spreite kann sowohl auf stärkerem Wasserverlust, wie auch auf schwächerer Wasserzufuhr beruhen. Dass der Verlust größer ist, wurde bereits erwähnt; wie es sich mit der Zufuhr verhält, ist zurzeit noch nicht untersucht. Die Bewegung der Salze im Blattparenchym bietet für uns kein Interesse und kann daher übergangen werden.

Was die Natur der physikalischen Kräfte betrifft, so kommen jedenfalls Imbibition und Osmose in erster Linie in Betracht. Die eigentümlichen Ansichten Böhm's wurden von Godlewski²⁾ einer sachlichen Kritik unterzogen.

III. Wanderung des Wassers und der gelösten Stoffe von der Stelle der Aufnahme in die Leitungsbahnen bis zur Stelle der Abgabe aus denselben³⁾.

A. Die an der Leitung (als Leitungsbahnen oder in anderer Weise) beteiligten Zellen.

Im Holzkörper, der bei der genauer hierauf geprüften Buche⁴⁾ für eine genügende Leitung (vielleicht mit Ausnahme der jüngsten Teile) ausreicht, finden wir 1. Parenchym, 2. Libriform, 3. Gefäße und Tracheiden. Was die rein qualitative Seite betrifft, so besteht kein Zweifel, dass in jeder dieser Zellformen Wasser geleitet werden kann.

1. Wäre das Parenchym nicht leitungsfähig, so könnte überhaupt kein Wasser in die Pflanze kommen. Bei der Beurteilung der Größe des Leistungsvermögens beruft man sich auf die Versuche Westermaier's⁵⁾, nach denen in schlaffen Wassergewebs-

1) Bürgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, p. 158.

2) Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1884, p. 571.

3) Wir rechnen hier das Wurzel- und Blattparenchym nicht zu den Leitungsbahnen, obschon natürlich ohne die Leitfähigkeit dieser Gewebe die Existenz der Pflanze unmöglich wäre.

4) Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, p. 526.

5) Westermaier, Unters. über die Bedeutung toter Röhren. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1884, p. 1105.

streifen, die in feuchter Luft sich befinden und unten in Wasser tauchen, eine bis zur Turgeszenz gehende Wasseraufnahme nur etwa 3 cm weit erfolgt. Damit nun aber die am Wassergewebe einiger Blätter gefundenen Resultate auf das Holzparenchym übertragen werden können, genügt es nicht, dass beide Gewebe in die von uns aufgestellte Gruppe des Parenchyms eingereiht werden. Wichtiger als die äußere Gestalt ist der Inhalt und das physiologische Verhalten einer Zelle, und die Verteilung der Farbstoffe, Reservestoffe etc. zeigt, dass die parenchymatischen Zellen in dieser Beziehung starke Verschiedenheiten besitzen. Man ist also nicht berechtigt zu generalisieren und dem Holzparenchym deshalb eine größere Leitungsfähigkeit abzusprechen, weil sie dem Wassergewebe fehlt. Dass das Holzparenchym in quantitativer Hinsicht nicht ausreicht, wurde experimentell durch die Verstopfungsversuche bewiesen, bei denen das Holzparenchym lebend blieb. Andererseits geht aber aus meinen Abtötungsversuchen hervor, dass bei den Versuchspflanzen die lebenden parenchymatischen Elemente des Holzes am Saftsteigen beteiligt sind.

2. Wenn die Tracheiden als Leitbahnen fungieren, dann kann man dem Libriform ein ähnliches Verhalten a priori nicht absprechen, da anatomisch sehr viele Übergänge vorkommen und es sich um tote Elemente handelt. Die Unterschiede in der Funktion werden voraussichtlich quantitativer Natur sein und es wird von den speziellen Verhältnissen abhängen und nur durch entsprechende Versuche zu entscheiden sein, ob und wie stark das Libriform in einem bestimmten Falle an der Leitung teilnimmt¹⁾.

3. Dass in erster Linie das Lumen der Gefäße und Tracheiden als Leitbahn dient, kann als erwiesen betrachtet werden. Näheres über die Art und Weise, in der sich das Wasser bewegt, ist aber zurzeit nicht bekannt, denn Beobachtungen an intakten Stengeln fehlen vollständig und bei den vorliegenden Untersuchungen von Vesque und Capus wurde die quantitative Seite der Frage nicht berücksichtigt.

B. Die für die Leitung in Betracht kommenden Kräfte.

Um die Größe der zur Leitung nötigen Kräfte richtig beurteilen zu können, ist es vor allem notwendig, außer der Menge und der Geschwindigkeit des zu leitenden Wassers auch die Widerstände zu kennen, die einer Verschiebung des Wassers entgegentreten.

In erster Linie kommen hier die Bestimmungen von Janse²⁾

1) Nach Schwendener (Unters. über d. Saftsteigen. Sitz-Ber. d. preuß. Akad. 1886, p. 587) ist das Weidenholz nach Verstopfung der Gefäße mit Kakao-butter in hohem Grade durchlässig, weil das Libriform dünnwandig ist.

2) Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Pringsh. Jahrb. Bd. XVIII, 1887.

in Betracht. Derselbe stellte experimentell die Höhe der Wassersäule fest, die in der Zeiteinheit durch ein Sprosstück so viel Wasser pressen konnte, als in demselben Sprosstück bei der Transpiration Wasser geleitet werden musste¹⁾. Hiernach dürfte bei einem Druckunterschied von 1 Atm. *Ginkgo* nicht höher als 0,5 m, *Abies* nicht höher als 0,5 m, *Pinus Strobus* nicht höher als 1 m werden, da bei dem vorhandenen Filtrationswiderstand das Wasser nicht über eine größere Strecke in genügender Menge gepresst werden konnte. Da nun aber in diesen Pflanzen das Wasser faktisch höher hinauf in ausreichender Weise transportiert wird, so müssen entweder die zur Verfügung stehenden Kräfte größer oder der Filtrationswiderstand kleiner sein. Janse machte auch, in richtiger Erkenntnis der Sachlage, darauf aufmerksam, dass es nicht nur darauf ankommt, dass eine Druckdifferenz ausgeglichen wird, sondern vor allem auch darauf, wie rasch dies geschieht. Er unterschied zwischen dem statischen Widerstand einer Membran, der gemessen wird durch die Höhe der Druckdifferenz, die dauernd an einer Seite einer Membran bestehen kann ohne durch Filtration ausgeglichen zu werden, und dem dynamischen Widerstand, der durch den Überdruck gemessen wird, der die Flüssigkeit mit einer bestimmten Geschwindigkeit durch die Membran befördert. Der statische Widerstand des Coniferenholzes ist nach den Bestimmungen von Janse annähernd Null, dürfte aber bei größerem Luftgehalt des Holzes bedeutend höhere Werte erreichen²⁾. Der dynamische Filtrationswiderstand hängt natürlich ganz von der verlangten Geschwindigkeit ab; seine Bestimmung wird daher besonders dann physiologisches Interesse besitzen, wenn, wie das bei den Versuchen Janse's der Fall war, entweder der angewendete Überdruck, oder die erzielte Geschwindigkeit mit den Verhältnissen in der Pflanze übereinstimmen. Weil hierauf gewöhnlich keine Rücksicht genommen wurde, so können an dieser Stelle die Versuchsergebnisse von Sachs, Nägeli, Schwendener etc. unerwähnt bleiben.

1. Die in Betracht kommenden rein physikalischen Kräfte.

a) Kapillarität. Dass in einem kapillaren System bei Vorhandensein entsprechender Menisken die Kapillarität eine gewisse

1) Da die Zahl der funktionierenden Leitungsbahnen geringer sein kann als die Zahl der Bahnen, durch die Wasser gepresst wurde, so kann die Höhe der Wassersäule zu gering ausgefallen sein. Da ferner das geleitete Wasser nicht gleich dem abgegebenen sein muss, so brauchen die erhaltenen Zahlen auch aus diesem Grunde nicht die wünschbare Genauigkeit zu besitzen. Die Versuche wurden an kürzeren Sprosstücken ausgeführt und für den ganzen Spross der Widerstand berechnet, unter der richtigen Voraussetzung, dass — ceteris paribus — der Filtrationswiderstand der Länge des Holzstückes proportional sein wird.

2) Schwendener, Unters. über das Saftsteigen. Sitz-Ber. d. preuß. Akad. 1886, p. 19.

Rolle spielt, ist ohne weiteres klar und es kann sich daher von vornherein nur darum handeln, die Bedeutung der Kapillarkräfte zu ermitteln. Fasst man als Kapillarsystem nur die Lumina der Gefäße und Tracheiden ins Auge, so genügt die Kapillarität (auch bei Vernachlässigung der Querwände und Luftblasen) schon rein qualitativ nicht, entsprechend dem Zusammenhang zwischen Steighöhe und Durchmesser¹⁾, der nicht nur für Glaskapillaren gilt, sondern für alle Kapillaren, deren Wände benetzbar sind. Bei dem Vorhandensein Jamin'scher Ketten wirkt die Kapillarität bekanntlich in erster Linie auf die Wassersäulchen nicht bewegend, sondern haltend. Fehlen dagegen Jamin'sche Ketten, sind also in der Pflanze die Gefäße und Tracheiden vollständig mit Wasser gefüllt, dann fehlen in dem genannten Kapillarsystem auch die Menisken. Eine Kapillarwirkung ist daher ausgeschlossen und es können dann, als in ähnlichem Sinne wirkend, nur noch die Imbibitionskräfte gedeutet werden, die mit Hilfe der Kohäsion ihren Einfluss auch auf den Inhalt der Leitungsbahnen auszuüben hätten. Liegen aber die Verhältnisse so (zusammenhängende Wassersäulen mit Menisken, entsprechende Steighöhe), dass die Kapillarkräfte in qualitativer Hinsicht genügen, dann reichen sie — wie Nägeli und Schwendener experimentell zeigten — quantitativ nicht aus um selbst bei relativ geringer Höhe einen auch nur mäßigen Verbrauch zu ersetzen.

Fasst man als Kapillarsystem die Membraninterstitien ins Auge, so geht aus den zur Widerlegung der Imbibitionshypothese ausgeführten Versuchen deutlich hervor, dass eine genügende Menge Wasser auf diese Weise nicht befördert werden kann. Dasselbe zeigt auch das Verhalten gestutzter Äste und Zweige.

b) Wurzeldruck. Eine von den Wurzeln ausgehende Druckwirkung kann schon deshalb keine allgemeine Bedeutung haben, weil sie zur Zeit des stärksten Transportes fehlt oder doch jedenfalls im Vergleich zur Baumhöhe sehr gering ist.

c) Saugwirkung der Blätter. Da das denkbare Maximum 1 Atm. nicht übersteigen kann, so ist eine Hebung über 10 m Höhe auch bei Vernachlässigung aller Widerstände ausgeschlossen²⁾. Nach Schwendener's Berechnungen geht die Saugwirkung nicht über 4—5 m hinaus. Sie reicht also für Pflanzen, die höher als die angegebene Länge sind, schon in qualitativer Hinsicht nicht aus.

1) Z. B. Durchmesser = 0,1 mm, Steighöhe = 30 cm,
 „ „ = 0,01 mm, „ „ = 3 m.

2) Dieses Resultat bedarf einer Korrektion, sobald die Verhältnisse so liegen, dass die Kohäsion des Wassers zur Wirkung kommen kann. Wenn ferner statt zusammenhängender Wassersäulen Jamin'sche Ketten vorhanden sind, so hängt die Tragweite der Saugung von der Gliederlänge ab und kann unter Umständen 13—14 m betragen (Schwendener, Kritik der neuesten Unters., p. 25).

Die Berücksichtigung der Quantitätsfrage hat nur einen Sinn für Pflanzen unter 4—5 m Höhe. Aus den Untersuchungen von Janse folgt, dass selbst bei einer Druckdifferenz von 1 Atm. bei den verwendeten Versuchspflanzen eine genügende Menge Wasser nur über eine Länge von 0,5—1 m geleitet werden konnte. Da aber die faktisch vorkommenden Druckunterschiede viel geringer sind, so muss die Leistung der Saugung noch bedeutend reduziert werden. Ob in niederen Kräutern die von den Blättern ausgeübte Saugung zu einem genügenden Wassertransport ausreicht, ist noch näher zu untersuchen.

d) Kohäsion. Die Kohäsion wirkt nicht bewegend in ähnlichem Sinne wie etwa die Saugung der Blätter; ihre Bedeutung kann nur darin bestehen, dass sie eine durch andere Kräfte verursachte Bewegung über eine längere Strecke ermöglicht, als das sonst der Fall sein würde. Askenasy¹⁾ nahm an, dass das Saftsteigen durch die Imbibitionskraft der Zellwände der Blätter und die Kohäsion des Wassers erfolgt. Hiernach bewirkt die Sonnenwärme die Verdunstung an der Außenfläche der Mesophyllzellen, die Imbibitionskraft der Wand dieser Zellen saugt Wasser aus dem Innern auf und vermehrt dadurch die osmotische Kraft. Diese übt einen Zug aus, der sich vermöge der Kohäsion des Wassers bis zur Wurzel fortsetzt und so an die lebenden Zellen der Wurzel gelangt. Hier setzt er sich wieder in osmotische Kraft um, die dann, wenn die Wurzeln an Wasser grenzen, zur Aufnahme desselben in die Pflanze führt. Hiernach liegt die eigentliche Hebungskraft in der Imbibition, denn wenn die Membran kein Wasser mehr an sich reisst, dann findet auch, trotz der Kohäsion, keine Wasserbewegung mehr statt. Jeder Trockenast, der wenige Dezimeter rückwärts an frisches Holz grenzt, zeigt, dass die Imbibitionskräfte wenig leistungsfähig sind und dass daher eine quantitative Erklärung auf diesem Wege ausgeschlossen ist. Dasselbe zeigen auch meine Versuche, bei welchen durch partielle Abtötung von Stämmen und Ästen die Imbibitionskraft der Mesophyllzellen nicht verringert werden konnte, während ein ausreichender Wassertransport unmöglich wurde. Es ist daher kaum nötig, darauf hinzuweisen, dass sich durch die weitere Zuhilfenahme der osmotischen Saugung der Mesophyllzellen eine neue Schwierigkeit ergibt, die so lange bestehen bleibt, als nicht nachgewiesen ist, dass diese Saugung einen größeren Wert besitzt als der Zug der — hypothetischen — durch Kohäsion zusammenhängenden Wassersäule, vermehrt um die Filtrationswiderstände von der Wurzel bis zum Blatt.

Die Kohäsionswirkung, welche zwei aufeinanderfolgende Quer-

1) Askenasy, Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verh. d. nat. Ver. zu Heidelberg, 1896, p. 3.

schnitte einer Wassersäule aufeinander ausüben, hört auf, sobald diese Querschnitte voneinander getrennt werden. Bei partieller Trennung besitzt sie noch einen Bruchteil des anfänglichen Wertes, bei vollständiger Trennung verschwindet sie ganz. In den Jamin'schen Ketten, in welchen die aufeinanderfolgenden Wassersäulen beinahe vollständig getrennt sind, kann daher kein Kohäsionszug angenommen werden. Die letzte Möglichkeit liegt in der Voraussetzung, die notwendigen zusammenhängenden Wassersäulen seien durch seitliche Verbindungen durch die Gefäß- und Tracheidenwände hindurch hergestellt. Diese Voraussetzung ist aber nichts weniger als selbstverständlich und die besten Untersuchungen, die wir zurzeit hierüber besitzen, sprechen gegen ihre Richtigkeit¹⁾. Aber selbst dann, wenn diese Voraussetzung zutreffen würde, so wäre erst ein System geschaffen, in dem eine Wirkung der Kohäsion denkbar ist, ob dieselbe aber auch wirklich in ausschlaggebender Weise eingreift, wäre erst noch nachzuweisen. Nach unseren jetzigen Kenntnissen ist dies mindestens sehr unwahrscheinlich. Bei dem Durchsetzen der außerordentlich zahlreichen Zellwände wird der dynamische Filtrationswiderstand sehr gesteigert und es geht aus den Versuchen Janse's, die doch nur Minimalwerte ergaben, zur Genüge hervor, dass schon in einem relativ kurzen Holzstück die Filtrationswiderstände größer werden als das Maximum der vorausgesetzten Kohäsion. In Wirklichkeit ist aber die Bedeutung der Kohäsion, wie aus dem Vorhandensein der Jamin'schen Ketten hervorgeht, eine noch viel geringere. Wenn diese nicht einmal imstande ist, in einem in der Spitze der Baumkrone befindlichen Gefäßrohr die Kontinuität der Wassersäule zu wahren, wie sollte sie es dann bei der Einschaltung einer Unzahl von Zwischenwänden auf eine mehr als hundertmal längere Strecke zu tun vermögen? Die Kohäsionshypothese wird ferner a priori unwahrscheinlich gemacht durch die notwendige Voraussetzung einer enorm starken osmotischen Saugung des Blattparenchyms, bei hohen Bäumen, durch die resultierende große negative Spannung des Wassers in den Zweigspitzen, durch die Zunahme der Gefahr des Reißens der Wassersäulen mit der Zunahme der Notwendigkeit dieses Reißens zu vermeiden (Baumhöhe, Erschütterung). Es besitzt also erstens die Imbibitionskraft, die das Wasser nach der Kohäsionshypothese bewegen soll, nicht im entferntesten die genügende Leistungsfähigkeit. Zweitens ist das physikalische Maximum der Kohäsion im Vergleich zum Filtrationswiderstand in höheren Bäumen äußerst gering. Drittens kann die Kohäsion in der Pflanze nur eine relativ unbedeutende Größe erreichen.

1) Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1886, p. 581.

Endlich ist leicht einzusehen, dass auch durch das Zusammenwirken der verschiedenen physikalischen Kräfte ein ausreichender Wassertransport wenigstens bei höheren Bäumen nicht erzielt werden kann.

2. Die Tätigkeit der lebenden Zellen.

Eine Tätigkeit der lebenden Zellen muss angenommen werden, wenn sich dieselbe entweder direkt nachweisen lässt oder wenn gezeigt werden kann, dass die vorhandenen physikalischen Kräfte nicht ausreichen. Dass es zurzeit nicht möglich ist, das Saftsteigen in höheren Bäumen mit den bekannten physikalischen Kräften zu erklären, ist von Schwendener¹⁾ schon längst nachgewiesen worden und andererseits habe ich²⁾ gezeigt, dass bei sämtlichen (krautigen und baumartigen) Versuchspflanzen eine ausreichende Wasserversorgung unmöglich wird, wenn die lebenden Zellen der leitenden Organe auf eine gewisse Strecke abgetötet worden sind.

Auf die Frage, welche lebende Zellen in Betracht kommen, gaben meine Versuche mit *Fagus* einigen Aufschluss. Sie zeigten, dass in den älteren Teilen der untersuchten Buchensprosse die Rindenzellen ohne Einfluss auf das Saftsteigen sind und dass auch in den jüngsten Teilen eine event. Einwirkung nicht bedeutend sein kann. Dagegen haben die lebenden Zellen des Holzkörpers Bedeutung und zwar an der Basis, der Spitze und den dazwischenliegenden Teilen der leitenden Organe. Wenn somit das Vorhandensein lebender Holzzellen für die ganze Länge der untersuchten Pflanzen zu einer ausreichenden Wasserleitung nötig ist, so genügt doch schon, wenigstens auf eine kürzere Strecke, ein kleiner Teil des Querschnittes. Das Entfernen von drei Vierteln des Querschnittes auf eine Länge bis zu beinahe 3 dm hatte während der Versuchsdauer (2 Wochen bis 1 Monat) keinen nachteiligen Einfluss. Ein Vergleich mit den Abtötungsversuchen zeigt, dass es nicht etwa in erster Linie auf die Menge der abgetöteten oder entfernten Holzpartien ankommt, denn die Ausschaltung derselben Menge lebender Zellen wird in dem einen Fall (Intaktklassen von $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{4}$ Querschnitt) schadlos erhalten, während in dem andern (Abtöten des ganzen Querschnittes auf entsprechend kürzere Strecke) die Blätter bald vertrocknen.

Die Funktion der lebenden Zellen kann eine verschiedene sein, sie liefern entweder einen Teil der zur Hebung nötigen Kraft oder

1) Schwendener, Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. der preuß. Akad. 1886, p. 561. — Ders., Zur Kritik der neuesten Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. 1892, p. 911.

2) Ursprung, Unters. über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beitr. z. Bot. Centralbl. 1904, p. 147. — Ders., Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, p. 503.

sie haben die Aufgabe, die Gefäße und Tracheiden im leitungs-fähigen Zustand zu erhalten, durch Verhinderung einer unvorteil-haften Veränderung des Inhaltes oder der Membran. Die Beteiligung an der Erzeugung der Hebungskraft kann ebenfalls in mehrfacher Weise angenommen werden. Es ist denkbar, dass die Lebenstätig-keit nur notwendig ist, um die Grundbedingungen (z. B. Konzen-trationsdifferenzen, Diffusionsgefälle) für das Zustandekommen der Hebungskräfte zu schaffen. Es ist aber auch möglich, dass die lebenden Zellen durch eine direkte Arbeitsleistung, wenn nötig entgegen den osmotischen Kräften, am Wassertransport beteiligt sind.

Das Verhältnis der Kraftkomponenten, die teils von den leben-den Zellen herrühren, teils rein physikalischer Natur sind, ist jeden-falls bei verschiedenen Pflanzen verschieden. Bei *Primula* waren die physikalischen Kräfte ganz oder beinahe ausreichend, während bei *Fagus* den vitalen Komponenten im Vergleich zu den physi-kalischen eine große Bedeutung zukommt. Je stärker die physi-kalischen Kräfte sind, um so länger wird auch, *ceteris paribus*, die tote Strecke sein, über die genügend Wasser befördert werden kann. Bei *Fagus* konnte, bei partieller Abtötung auf 80 cm Länge, das Absterben schon am folgenden Tag beginnen, während die Blätter bis 20 Tage lang turgeszent zu bleiben vermochten, wenn die tote Strecke nur 3 cm lang war. Die Saugwirkung der Blätter konnte nicht einmal dann auch nur während kurzer Zeit genügend Wasser über eine 10 cm lange tote Strecke befördern, wenn diese den saugenden Blattflächen möglichst nahe lag. War die abgetötete Partie nur kurz, so trat das Welken um so später ein, je größer die Zahl der Blätter war; bei langer toter Strecke zeigte sich gerade das umgekehrte Verhalten. Da, wie die Abtötungsversuche zeigten, bei *Fagus* schon eine partielle Abtötung auf eine relativ kurze Strecke sich in verhältnismäßig kurzer Zeit durch unzureichende Wasserzufuhr bemerkbar macht, so ist daraus einmal, wie schon erwähnt, zu schließen, dass der physikalischen Komponente im Vergleich zu der vitalen eine geringe Bedeutung zukommt. Aus den Versuchsergebnissen ergibt sich dann ferner, dass die von den ein-zelnen lebenden Zellen gelieferten vitalen Teilkräfte, deren Gesamt-heit die vitale Komponente ausmacht, keine bedeutende Hebung be-wirken können. Denn wäre dies nicht der Fall, dann müssten relativ wenige Teilkräfte genügen und die Abtötung kleinerer Zonen könnte nicht von so nachteiligem Einfluss sein. Diese Verhältnisse lassen sich vergleichen mit dem Transport von Wasser aus einem basalen Reservoir auf eine Turmspitze durch ein System super-ponierter Pumpen, die durch Leitungsröhren miteinander verbunden sind; je geringer die Leistungsfähigkeit der Pumpen ist, um so größer muss, unter sonst gleichen Umständen, ihre Zahl sein. Weiteren Aufschluss gibt der große Unterschied im Versuchsergebnis,

je nachdem der ganze Querschnitt oder nur ein Stück desselben tot ist. Diese Versuche zeigen, dass die Hubkraft der Pumpen immer gering bleibt, dass aber der Erguss ganz bedeutend gesteigert werden kann, denn sonst wäre eine ausreichende Wasserversorgung bei Reduktion des Querschnittes auf die Hälfte oder auf ein Viertel undenkbar. Eine solche Einrichtung der Pumpen ist offenbar auch sehr zweckmäßig, denn es wird dadurch vermieden, dass die partielle Verletzung eines Querschnittes tödlich wirkt; dagegen hätte bei einer beinahe oder ganz zusammenhängenden Reihe von Pumpen eine große Hubhöhe keinen Sinn, da die völlige Ausschaltung eines Querschnittes doch den Tod der apikalen Achsenpartie herbeiführt¹⁾.

Um über die Art und Weise, wie die lebenden Zellen an der Erzeugung der Hebungskraft mitbeteiligt sind, eine Orientierung anzubahnen, dürfte es am besten sein, zuerst die denkbaren Möglichkeiten anzugeben und diese dann an Hand der vorliegenden Tatsachen zu diskutieren. Es ist von vornherein klar, dass hierbei leicht etwas übersehen werden kann; wenn hier dennoch eine Aufzählung der verschiedenen Möglichkeiten versucht wird, so geschieht dies deshalb, weil ich glaube, dass hierdurch eine Förderung der ganzen Frage wird erzielt werden können. Bestimmt formulierte Vorstellungen lassen sich auf ihre Richtigkeit und Vollständigkeit prüfen, bei unbestimmten und in allgemeiner Form gehaltenen Andeutungen ist dies nicht der Fall.

Da sich zurzeit nicht mit Sicherheit sagen lässt, ob die Leitbahnen nur von den Gefäßen und Tracheiden (das event. auch leitende Libriform einbegriffen) oder auch teilweise vom Parenchym gebildet werden, so haben wir zwei Fälle zu unterscheiden.

I. Die Leitung findet nur in den Gefäßen und Tracheiden statt.

Für die lebenden Parenchymzellen sind dann m. E. folgende Tätigkeiten denkbar.

1. Einwirkung auf die Wände der Gefäße und Tracheiden.
2. Einwirkung auf das Volumen der Gefäße und Tracheiden.
3. Einwirkung auf den Inhalt der Gefäße und Tracheiden.

a) Wassersäulen.

a) Regulation des seitlichen Ein- oder Austrittes von Wasser (Verhinderung bzw. Zulassung des Ein- oder Austrittes).

β) Einwirkung auf die physikalischen oder chemischen Eigenschaften der Flüssigkeitssäulen (Luftgehalt, Spannung, Gehalt an gelösten Stoffen).

b) Luftblasen.

a) Regulation des seitlichen Ein- oder Austrittes von

1) Bei völliger Abtrennung ist dies ohne weiteres klar und bei der Abtötung eines Querschnittes würden Gefäßverstopfungen oder Zersetzungserscheinungen ein längeres Leben unmöglich machen.

Gasen (Verhinderung bzw. Zulassung des Ein- oder Austrittes).

- β) Regulation des seitlichen Eintrittes von Wasser in die Blasen.
- γ) Einwirkung auf die physikalischen oder chemischen Eigenschaften der Blasen (Druck, chemische Zusammensetzung).

II. Die Leitung findet in den Gefäßen, den Tracheiden und dem Parenchym statt.

Hier sind zwei Fälle denkbar.

1. Die einen Wassermolekeln legen den Weg ganz in den Gefäßen oder Tracheiden, die andern ganz im Parenchym zurück. Zum Teil haben wir dann wieder dieselben Verhältnisse wie in I; die Parenchymzellen müssten aber auch die Fähigkeit besitzen, Wasser in sich selbst von unten nach oben zu heben.
2. Dasselbe Wassermolekel passiert beim Gang nach oben teils Gefäß oder Tracheiden, teils Parenchym. Die längere Strecke des Weges kann entweder in den Gefäßen und Tracheiden oder im Parenchym zurückgelegt werden. Es liegt nun wieder die Möglichkeit vor, dass das Parenchym auf die Gefäße und Tracheiden in ähnlicher Weise wirkt, wie in I; wenn es aber zum Teil als Leitbahn dient, dann kann dies in verschiedener Weise geschehen, entweder ist es rein passiv beteiligt und wird nur deshalb durchwandert, weil es einen relativ geringen Filtrationswiderstand besitzt, oder aber es greift aktiv in die Leitung ein; dann muss es auch die Fähigkeit besitzen, Wasser aus den Gefäßen und Tracheiden aufzunehmen, es auf eine kürzere oder längere Strecke zu leiten und wieder an die Gefäße oder Tracheiden abzugeben.

Endlich ist natürlich auch denkbar, dass die einen Wassermolekeln im Sinne von I, die andern im Sinne von II, 2 sich bewegen.

Es soll nun untersucht werden, was für Erklärungsversuche mit den vorhandenen physikalischen Kräften und der Tätigkeit der lebenden Zellen denkbar sind.

Vor allem hat man zu unterscheiden zwischen niederen und hohen Pflanzen. Nach den vorliegenden Berechnungen dürfte eine Hebung von Wasser physikalisch bis auf ziemliche Höhe erfolgen, meine Abtötungsversuche haben dagegen gezeigt, dass zu einem genügenden Wassertransport schon bei Pflanzen von wenigen Dezimetern Höhe eine Arbeitsleistung der lebenden Zellen nötig werden kann. Bei welchen Pflanzen die physikalischen Transportkräfte ausreichen, ist nur von Fall zu Fall zu entscheiden und macht aus-

gedehnte experimentelle Untersuchungen an niederen Gewächsen nötig. Obschon das Saftsteigungsproblem, besonders für weitere Kreise, in erster Linie bei hohen Bäumen von Interesse ist, so erweist sich doch die Erforschung des Wassertransportes bei niederen Kräutern als nicht minder notwendig, da auch hier unsere Kenntnisse um so mehr zusammen zu schrumpfen scheinen, je näher man die Sache untersucht.

Es ist a priori klar, dass man nicht eine bestimmte Höhe wird finden können, bis zu welcher die physikalischen Kräfte ausreichen. Dies wäre nur dann möglich, wenn der Wasserverbrauch, die physikalischen Kräfte und der Leitungswiderstand überall dieselbe Größe hätten. Nun ändern sich aber diese Faktoren, und zwar nicht nur von Art zu Art, sondern auch bei derselben Pflanze im Laufe der Entwicklung. An demselben Individuum erhalten sicher oft nicht nur die absoluten Größen von physikalischer Kraft und Leitungswiderstand mit zunehmendem Alter andere Werte, sondern auch ihr Verhältnis. Wenn es auch an Untersuchungen hierüber, trotz ihrer Wichtigkeit, noch vollständig fehlt, so ist doch die Änderung dieses Verhältnisses z. B. dann a priori sehr wahrscheinlich, wenn bei gleichbleibender Blattzahl und konstanter Dicke des Stammes seine Länge bedeutend zunimmt.

Die Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten geschieht in derselben Reihenfolge wie deren Aufzählung.

I, 1. Die Einwirkung auf die Wände der Gefäße oder Tracheiden wird von Bedeutung sein können, wenn sie eine Veränderung der Benetzbarkeit, des Filtrationswiderstandes oder der Imbibitionsfähigkeit zur Folge hat. Zurzeit liegen keine Beobachtungen vor, die es wahrscheinlich machen, dass eine Veränderung der genannten Eigenschaften in der intakten Pflanze vorkommt. Ein Erklärungsversuch, bei welchem die lebenden Zellen nur auf die Wände der Gefäße und Tracheiden einwirken, ist unmöglich, weil auch bei den denkbar günstigsten Eigenschaften der Wände (Maximum der Benetzbarkeit und Imbibitionsfähigkeit, Minimum des Filtrationswiderstandes der Querwände) die physikalischen Kräfte nach allen vorliegenden Berechnungen und Versuchen (von ganz niederen Pflanzen event. abgesehen) nicht ausreichen.

I, 2. Eine Vergrößerung oder Verkleinerung des Gefäß- und Tracheidenvolumens ist sowohl durch ventilartige Bewegungen der Tüpfelschließhaut, wie auch durch Formveränderungen der Wand denkbar. Bei einer Verkleinerung der Querschnittsfläche (z. B. durch Zusammenpressen) wird an der betreffenden Stelle auf den Inhalt ein Druck ausgeübt und es ist klar, dass bei allmählichem Fortschreiten dieses Druckes von unten nach oben das Wasser gegen die Blätter befördert wird, ähnlich wie man in einem Schlauche,

den man mit den Fingern zusammenpresst, den Inhalt dadurch verschieben kann, dass man die Finger von dem einen bis zum entgegengesetzten Ende des Schlauches hinzieht. Kleine Volumveränderungen sind, wenn auch vollständig hypothetisch, doch wenigstens nicht undenkbar; sie können durch Bewegungen der Tüpfelschließhäute sowie der dünnen Membranstellen in Schrauben- oder Ringgefäßen hervorgerufen werden. Es ist aber ohne weiteres klar, dass solch kleine Volumveränderungen unmöglich eine Bedeutung haben können, zudem müssten diese Volumveränderungen durch den ganzen Stamm hindurch in einem bestimmten Rhythmus erfolgen, was a priori mindestens höchst unwahrscheinlich ist. Größere Volumveränderungen aber, die allein auf den Wassertransport von Einfluss sein könnten, sind an einem im Gewebeverbande befindlichen Gefäß unmöglich. Wenn somit auch an eine Erklärung des Saftsteigens auf diesem Wege nicht zu denken ist, so können hierdurch doch kleinere lokale Druckveränderungen erzielt werden.

I, 3, a, a. Dass durch die lebenden Zellen eine Verhinderung des seitlichen Wasseraustrittes stattfinden kann, geht aus den Versuchen mit *Primula* hervor, bei welchen das Welken der Spreite nach Abtöten des Stiels in erster Linie auf seitliche Wasserabgabe zurückzuführen war. Da aber auch bei völliger Verhinderung eines seitlichen Wasseraustrittes die physikalischen Kräfte nicht ausreichen, so genügt eine solche Tätigkeit der lebenden Zellen nicht. Ein seitlicher Austritt von Wasser aus den Gefäßen oder Tracheiden muss übrigens in der intakten Pflanze schon deshalb stattfinden, weil die Stengel und Zweige immer etwas Wasser nach außen verlieren und weil die beim Dickenwachstum zur Neubildung der Zellen nötige Wassermenge jedenfalls nicht auf andere Weise geliefert wird.

Ein seitlicher Eintritt von Wasser aus den Mantelzellen in die Gefäße oder Tracheiden findet sicher statt beim Bluten abgeschnittener oberirdischer Teile; es ist ferner in allen jenen Fällen nachgewiesen, in welchen abgeschnittene Zweige nach partieller Entrindung und Verklebung der Schnittfläche bei Einstellen in Wasser längere Zeit turgeszent bleiben.

Einen regen Stoffverkehr zwischen den toten Leitbahnen und den Mantelzellen macht schon die außerordentlich reiche Tüpfelung der Längswände wahrscheinlich. Ferner hat Schulz¹⁾ nachgewiesen, dass die Markstrahlzellen, da wo sie an Gefäße angrenzen, große Tüpfel besitzen. Weitere anatomische Belege, die für einen Stoffaustausch zwischen den lebenden und toten Teilen des

1) Schulz, Das Markstrahlgewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes. Berl. Dissert. 1882.

Holzes sprechen, finden sich bei Troschel¹⁾, Krah²⁾ und Guentzsch³⁾.

Während ein seitlicher Austritt von Wasser natürlich an und für sich für einen ausreichenden Wassertransport nur hinderlich sein kann, hat ein seitlicher Eintritt von Wasser in doppelter Hinsicht einen günstigen Einfluss, es wird sowohl die Wassermenge in den Leitungsbahnen vermehrt, als auch der Druck vergrößert; zudem kann eine Verminderung der Luftblasen und hierdurch bedingt eine leichtere Beweglichkeit des Gefäß- und Tracheideninhaltes eintreten. Der Eintritt des Wassers ist entweder eine Folge der Saugung der Leitungsbahnen oder der Druckwirkung der lebenden Zellen. Die Saugung der Leitungsbahnen, soweit sie nicht etwa durch das Holzparenchym hervorgerufen wird, braucht nicht weiter berücksichtigt zu werden, da sie zu den physikalischen Kräften gehört, die bekanntlich unzureichend sind. Die Bedeutung der lebenden Holzzellen für die Erzeugung eines negativen Druckes in den Gefäßen wird unter I, b besprochen werden. Pressen dagegen die lebenden Zellen Wasser in die toten Leitungsbahnen ein, so wird deren Inhalt in Richtung des größten Potentialgefälles bzw. des geringsten Widerstandes sich so lange verschieben, bis die bewegenden Kräfte den hemmenden gleich geworden sind. Wenn die Pumpwirkung der lebenden Zellen stark genug ist, so kann natürlich der Verbrauch in ausreichender Weise gedeckt werden. Die komplizierten und variierenden Spannungen innerhalb der Leitungsbahnen werden in den Blättern infolge der stärksten Wasserabgabe immerhin ein Minimum erreichen, so dass in letzter Linie das Wasser an diese Stellen hinfließt. Wenn auch die Leistung der einzelnen Mantelzellen gering ist, so kann doch bei der außerordentlich großen Zahl durch die Summierung der einzelnen Komponenten eine ausreichende Wirkung erzielt werden. Damit aber die Mantelzellen diese Pumpwirkung ausüben können, muss ihnen vor allem auch das nötige Wasser zur Verfügung stehen. Vorübergehend kann das Wasser aus gleich hoch oder höher stehenden, dauernd aber nur aus tiefer gelegenen Zellen entnommen werden. Da an eine ausreichende Zufuhr des nötigen Wassers im Parenchym nicht zu denken ist, so sieht man sich zur Annahme gezwungen, dass die wandernden Wassermolekeln abwechselnd Gefäße oder Tracheiden und Parenchym passieren. Hiermit ist dieser Erklärungsversuch auf den später zu behandelnden Fall II zurückgeführt.

1) Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holze der dikotylen Laubbäume. Berl. Dissert. 1879.

2) Krah, Über die Verteilung der parenchymatischen Elemente im Xylem und Phloëm der dikotylen Laubbäume. Berl. Dissert. 1883.

3) Guentzsch, Über radiale Verbindungen der Gefäße und des Holzparenchyms zwischen aufeinanderfolgenden Jahresringen. Berl. Dissert. 1888.

I, 3, a, β . Was die Einwirkung der lebenden Zellen auf die physikalischen Eigenschaften der Wassersäulen betrifft, so ist durch seitlichen Wasseraustritt eine Verminderung, durch Wassereintritt eine Steigerung der Spannung zu erzielen. Solche Veränderungen können natürlich für die Lösung des Saftsteigungsproblems nur dann in Betracht kommen, wenn sie nicht nur gelegentlich, sondern regelmäßig auftreten. Der regelmäßige Ein- und Austritt von Wasser ist bereits besprochen worden. Änderungen in der chemischen Zusammensetzung, die für den osmotischen Wert Bedeutung haben, sind außerhalb der Blutungsperiode nicht bekannt und können schon deshalb nicht als wirksam betrachtet werden. Der Gasgehalt der Leitbahnen wird bei Besprechung der Luftblasen behandelt werden.

I, 3, b, a. Der Ein- oder Austritt von Gasen kann nur in gelöster Form erfolgen und wird daher, soweit es sich nicht um Diffusionsvorgänge handelt, mit einer entsprechenden Wasserbewegung zusammenhängen.

I, 3, b, β . Aus den Untersuchungen Zimmermann's¹⁾ geht hervor, dass eine Jamin'sche Kette gleich nach ihrer Bildung eine große Beweglichkeit besitzt, was jedenfalls damit zusammenhängt, dass die Oberflächenspannung noch nicht ihren definitiven Wert erreicht hat. Durch das Einpressen von Wasser in die Luftblasen sind nun zweifellos ähnliche Verhältnisse zu erzielen wie in der frisch gebildeten Kette und es ist daher sehr wahrscheinlich, dass durch einen derartigen Wassereintritt die Beweglichkeit der Kette gesteigert und dadurch der Leitungswiderstand verringert werden kann.

I, 3, b, γ . Durch die Verdünnung der Luft in den Blasen der Jamin'schen Ketten wird eine Potentialdifferenz geschaffen, die auf eine Ausgleichung der Spannungen hinarbeitet. Die in der angrenzenden Flüssigkeit enthaltenen Gase dringen in die Blase ein, mit einer Geschwindigkeit und in einer Menge, die von dem Gasgehalt der Flüssigkeit und von den Spannungsdifferenzen abhängen. Andererseits wurde von Noll²⁾ und Devaux³⁾ nachgewiesen, dass die lebenden Zellen der leitenden Organe eine Veränderung des Druckes und der chemischen Zusammensetzung der Gefäß- und Tracheidenluft verursachen können. Hiernach wirkt außer der Transpiration auch die Atmung der lebenden Zellen auf eine Verdünnung der Gefäß- und Tracheidenluft hin. Dehnt sich diese Verdünnung gleichmäßig auf alle Luftblasen aus, so wird die Kurve, welche das Potentialgefälle darstellt, parallel verschoben, das Gefälle innerhalb der

1) Zimmermann, Über die Jamin'sche Kette. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1883, p. 384.

2) Noll, Über die Luftverdünnung in den Wasserleitungsbahnen der höheren Pflanzen. Sitz.-Ber. d. niederrhein. Ges. für Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1897.

3) Devaux, Comptes rendus, T. 134, 1902.

Leitungsbahnen bleibt aber dasselbe. Ist die Verdünnung auf einzelne Luftblasen lokalisiert, so kann hierdurch die Bewegung gefördert oder gehemmt werden, je nach der Lage der verdünnten Stelle und den Spannungsverhältnissen im Stamme. Die experimentellen Bestimmungen geben nur über die Gesamtverdünnung Aufschluss, nicht aber über die räumliche Verteilung der Spannungsdifferenzen. In Anbetracht der geringen Größe der durch die Lebenstätigkeit der Stammzellen bedingten Verdünnung ist es übrigens ohne weiteres klar, dass hierdurch das nicht möglich werden kann, was mit den physikalischen Kräften unmöglich ist.

II, 1. Nach den Untersuchungen Troschel's¹⁾ liegen bei den dikotylen Laubbäumen einer Wanderung im Parenchym keine anatomischen Schwierigkeiten im Wege, da die parenchymatischen Elemente ein zusammenhängendes System bilden. Ein Wassertransport im Parenchym, bei dem dieses gar nichts zur Hebung beiträgt, sondern nur die Leitbahn darstellt, ist natürlich mit den vorhandenen physikalischen Kräften nicht möglich. Ob die notwendigen physikalischen Vorbedingungen gegeben sind, um eine osmotische Wanderung von Wasser von der Wurzel bis in die Baumspitze zu ermöglichen, ist zum mindesten höchst unwahrscheinlich. Zudem würde diese Leitung so langsam erfolgen, dass der auf diese Weise transportierten Wassermenge keine Bedeutung zukommen könnte. Ein anderer leistungsfähigerer Bewegungsmodus ist durch eine der Blutungstätigkeit analoge Pumpwirkung denkbar. Wenn den lebenden Zellen eine solche Tätigkeit zukommt, so ist die Möglichkeit eines Wassertransportes im Parenchym zuzugeben, jedenfalls folgt aber sowohl aus den bisherigen Versuchen, wie auch aus den Befunden der physiologischen Anatomie, dass die Menge des auf diese Weise geleiteten Wassers zu gering ist, um eine wesentliche Bedeutung besitzen zu können.

II, 2. Die Tatsache, dass Farbstoffe, die in lebende Zellen nicht eindringen, rasch mit dem Wasser emporsteigen²⁾, beweist natürlich nicht, dass in der intakten Pflanze die Wassermolekel keine lebenden Stammzellen passieren³⁾. Da das lebende Parenchym eine gewisse Leitfähigkeit besitzen muss und da andererseits kein Grund vorliegt, die Nichtbeteiligung des Stammparenchyms als Leitbahn anzunehmen, so ist die Aufstellung und Diskussion dieser Möglichkeit berechtigt. Da man sich im Parenchym eine Aufnahme, Abgabe und Leitung von Wasser aktiv und passiv denken kann, so sind verschiedene Fälle zu unterscheiden, die aber nicht der Reihe

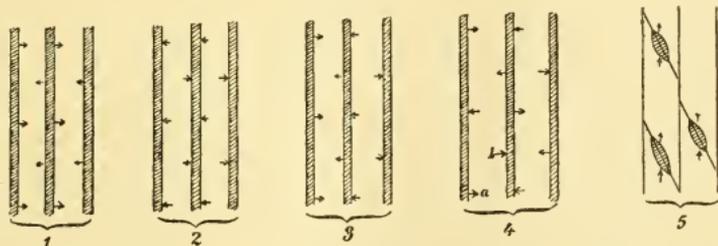
1) Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holz der dikotylen Laubbäume. Berl. Dissert. 1879.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. I, p. 203.

3) Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1892, p. 34 u. 35.

nach aufgezählt und diskutiert zu werden brauchen. Es genügt, die beiden extremen Fälle zu behandeln, in denen alle drei Vorgänge aktiv oder passiv verlaufen. Die vollständige Passivität der lebenden Zellen kann nicht in Betracht fallen, da hierdurch die Leitung nur erschwert würde. Bei voller Aktivität sind die einzelnen Parenchymzellen oder die Komplexe solcher Zellen mit Saug- und Druckpumpen zu vergleichen, die auf einer Seite der Zelle oder des Zellsystems Wasser einsaugen und auf einer anderen Seite auspressen¹⁾. Diese Saug- und Druckpumpen können mit den toten Leitungsbahnen in verschiedener Weise kombiniert werden. Stellt man die zwischen den toten Leitungsbahnen liegenden Parenchymzellen durch Schraffierung und die Richtung der Pumpwirkung durch einen Pfeil dar, so geben die nebenstehenden Figuren m. E. die Grundtypen, auf die sich die verschiedenen Möglichkeiten zurückführen lassen.

Fig. 1—5.



Fall 1 ist unbrauchbar, da den Gefäßen kein Wasser entzogen wird und somit die Leitung, soweit das Stammparenchym in Betracht kommt, einzig in diesem zu erfolgen hätte, was, wie schon früher erwähnt wurde, vom kausalmechanischen und kausalfinalen Standpunkt aus ausgeschlossen ist.

Noch weniger brauchbar ist Fall 2, da hier den toten Leitbahnen seitlich nur Wasser entzogen wird.

Dass auch Fall 3, der nur eine Kombination von 1 und 2 darstellt, untauglich sein muss, ist ohne weiteres klar. Bei Fall 4 kann dasselbe Gefäß eine seitliche Zu- und Abfuhr von Wasser erhalten. Ein etwa bei *a* in das Gefäß eingepresstes Wassermolekel wird im allgemeinen nach oben wandern²⁾ infolge von Druckdifferenzen, die teils rein physikalischen Kräften, teils der Pump-

1) Dass ein Wassertransport nicht denkbar ist, wenn man annimmt, dass die Zelle im rhythmischen Wechsel an derselben Stelle gleich viel Wasser einsaugt und auspresst, liegt auf der Hand. Auf solche Weise wäre natürlich auch kein Blüten möglich.

2) Im speziellen Falle wird es eben ganz auf die Druckverhältnisse ankommen und es ist sehr leicht möglich, dass lokale Bedingungen ein kleines Abwärtswandern verursachen. Im großen und ganzen wird aber, entsprechend dem ständigen Verbrauch am oberen Ende des Leitungssystems die Stelle geringeren Druckes höher liegen und daher auch die Wanderung nach oben erfolgen.

wirkung lebender Stammzellen ihre Entstehung verdanken. An einer anderen Stelle, etwa bei *b*, wird es in das Parenchym gelangen, in diesem eine gewisse Strecke weiter transportiert und dann in das benachbarte Gefäß eingepresst werden. Das Wassermolekel wird natürlich auch weiter oben wieder in das erste Gefäß zurückgelangen können.

Endlich ist, nach Fall 5, in einem Tracheidensystem eine derartige Tätigkeit der lebenden Zellen denkbar, dass sie Wasser aus der unteren direkt in die angrenzende obere Tracheide pumpen.

Ob die parenchymatischen Stammzellen beständig wie Saug- und Druckpumpen wirken können, ist eine Frage, die noch sehr der Untersuchung bedarf. Die allgemeinen inneren Bedingungen zur Erzeugung einer blutenden Tätigkeit des Parenchyms sind unbekannt. Eine besonders große Anhäufung osmotisch wirksamer Substanzen dürfte, aus dem Vorkommen von Sommertrieben zu schließen, kaum nötig sein. Wenn das Bluten für die Pflanze die Bedeutung hat, eine genügende Menge Wasser und Nährstoffe der Krone zu einer Zeit zuzuführen, in welcher, teils wegen des starken Verbrauchs plastischer Baustoffe, teils wegen des Fehlens der Transpiration, die anderen Kräfte nicht ausreichen, so ist eine Blutungstätigkeit nicht nur im Frühjahr anzunehmen, sondern auch später, sobald infolge von Frost etc. die für das nächste Jahr bestimmten Knospen auszutreiben beginnen. Soweit die — allerdings unsicheren — Bestimmungen gehen, reicht der Wurzeldruck allein meist nicht aus und man ist gezwungen, in diesen Fällen auch den lebenden Stammzellen zur Zeit des Blutens Aktivität zuzuschreiben. Wenn aber die Blutungstätigkeit ein oder zweimal im Jahre eingreift, um ein starkes Defizit in den Transportkräften zu decken, dann ist a priori nicht einzusehen, warum sie nicht auch imstande sein soll, in der übrigen Zeit nachzuhelfen. Man wird natürlich einwenden, das Fehlen einer Pumpwirkung zur Zeit stärkster Transpiration sei experimentell festgestellt. Ich halte es jedoch nicht für erlaubt, aus den vorliegenden Tatsachen diesen generellen Schluss zu ziehen. Von Chamberlain¹⁾ wurde deutlich gezeigt, dass man das Verhalten einer dekapitierten Pflanze nicht ohne weiteres auf die unverletzte Pflanze übertragen darf, indem durch Variation des auf die Schnittfläche ausgeübten Druckes das Auspressen von Saft in Einsaugen umgewandelt werden kann und umgekehrt. Auch schließt das Vorhandensein einer negativen Spannung das gleichzeitige Vorkommen von Druckkräften nicht aus, wie ja schon aus der Tatsache des Saftsteigens hervorgeht, das ohne solche Druckkräfte unmöglich ist. Auf eine auch außerhalb

1) Chamberlain, Recherches sur la sève ascendante. Attinger frères, Neuchâtel 1897.

des Blutens vorkommende pumpende Tätigkeit der lebenden Stammzellen deuten verschiedene Umstände hin. So schloss Schwendener¹⁾ aus Manometerversuchen, dass eine lokale, in mittlerer Stammhöhe beobachtete Überführung der Saugung in Pressung nur durch die Tätigkeit lebender Stammzellen zu erklären ist. Auch die Zunahme des Wassergehaltes des Holzkörpers während der Wintermonate bleibt ohne die lebende Tätigkeit des Parenchyms unverständlich. Eine Angabe von Noll²⁾, wonach ein Zweig trotz des im Holzkörper herrschenden Luftüberdruckes noch Wasser aufnimmt, dürfte am ehesten in der Aktivität der lebenden Holzzellen ihre Erklärung finden. Einer eingehenden Untersuchung bedarf ferner die Entstehung der Jamin'schen Ketten. Die geläufige Vorstellung ist die, dass die im Gefäßwasser gelöste Luft frei wird, wenn bei der Transpiration dem Gefäß oben mehr Wasser entzogen als unten zugeführt wird. Nun ist es allerdings möglich, dass durch die Saugung in den Blättern in den obersten Partien der Zweige die gelöste Luft frei wird. Es ist aber nicht einzusehen, wie auf diese Weise Jamin'sche Ketten von oft ganz regelmäßigem Bau über lange Strecken sich bilden können und vor allem ist es nach den Berechnungen Schwendener's undenkbar, dass auch im unteren Teile hoher Bäume Jamin'sche Ketten entstehen, da eben die Saugkraft der Blätter gar nicht so weit hinabreicht. Es muss also notwendigerweise noch ein anderes Moment bei der Kettenbildung hinzukommen. Dieses ist in der Tätigkeit der lebenden Zellen gegeben, die natürlich, sobald sie als Saug- und Druckpumpen wirken, in allen Teilen des Stammes den Gefäßen Wasser entziehen und damit Jamin'sche Ketten erzeugen können.

Ein weiterer Umstand, der eine pumpende Tätigkeit des Parenchyms auch außerhalb der Blutungsperiode wahrscheinlich macht, liegt in der Tatsache, dass die Mehrzahl der Holzpflanzen in den Wasserbahnen zu allen Jahreszeiten Glykose führen³⁾. Der Zucker kann a priori durch Diffusion oder durch Pumpwirkung in die Wasserbahnen gelangt sein. Beiderlei Vorgänge kommen im Pflanzenreich vor; während man aber früher glaubte, alle diese Erscheinungen auf Diffusion zurückführen zu können, haben die neueren Untersuchungen gezeigt, dass dies unmöglich ist, und dass in den wenigen genauer studierten Fällen sehr häufig eine pumpende Tätigkeit der lebenden Zellen angenommen werden muss. Da bei der Einwanderung der Glykose in die Gefäße und Tracheiden die

1) Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1886, p. 601, 602.

2) Noll, Über die Luftverdünnung in den Wasserleitungsbahnen der höheren Pflanzen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1897.

3) A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, p. 129.

alleinige Einwirkung der Diffusion nicht nachgewiesen ist, so liegt es mindestens ebenso nahe, anzunehmen, die Einwanderung geschehe in ähnlicher Weise wie beim Bluten. Wir waren früher zum Schlusse gelangt, dass beim Bluten die gelösten Stoffe wahrscheinlich passiv vom Wasser mitgeführt werden und so in die Leitungsbahnen gelangen. Sollte dies auch später für die Glykose zutreffen, dann würde die von Fischer beobachtete auffällige Ansammlung der Oxydulkörnchen bei der Angrenzung der Gefäße an die Markstrahlen zugleich auch auf einen entsprechenden Wassertransport hindeuten. Dass die Glykose nicht etwa nur aus der Wurzel, sondern auch in ganz wesentlicher Menge aus dem Stamme kommt, das ist besonders in jenen Fällen sehr einleuchtend, in welchen die toten Leitungsbahnen in der Wurzel weniger Glykose führen als im Stamme¹⁾. Bei den wenigen Hölzern (*Fraxinus excelsior*, *Juglans regia*), deren Gefäße glykosefrei gefunden wurden, ist damit natürlich weder bewiesen, noch auch nur wahrscheinlich gemacht, dass ein Stoffverkehr zwischen dem Parenchym und den toten Leitungsbahnen fehlt. Es ist nur gezeigt, dass die Gefäße keinen reduzierenden Inhalt führen.

Die Vorstellungen, die wir über die Pumpwirkung der parenchymatischen Stammzellen haben können, sind dieselben wie beim Wurzelparenchym. Es hat daher keinen Sinn, die Annahme einer Pumpwirkung bei den Stammzellen wegen des Fehlens einer ausreichenden Erklärung als unzulässig zu bezeichnen, während sie beim Wurzelparenchym Zulassung findet.

Ob eine parenchymatische Stammzelle Wasser einsaugt oder auspresst, wird von der Gesamtheit der inneren und äußeren Umstände abhängen und nicht durch einen einzelnen Faktor bedingt sein. Jedenfalls kann ein äußerer Druck, nach Chamberlain, bald ein Einsaugen, bald ein Auspressen verursachen. Es ist sehr leicht denkbar und m. E. sogar wahrscheinlich, dass die Transpirationssaugung nicht nur direkt, sondern auch indirekt bei der Hebung des Wassers mitwirkt, indem die lebenden Zellen durch den auf sie ausgeübten Reiz zum Einsaugen oder Auspressen von Wasser veranlasst werden. Unter sonst gleichen Umständen wird mit Zunahme des negativen Druckes in den Gefäßen die Wasserabgabe aus dem angrenzenden Parenchym erleichtert. Wenn auch der Luftdruck im Vergleich zu den Blutung erzeugenden Kräften nur eine geringe Rolle spielen wird, so muss er eben doch überwunden werden und seine Beseitigung wird daher — ceteris paribus — die Wasserabgabe erleichtern.

Das seitliche Einpressen von Wasser in ein Gefäß, das Jamin'sche Ketten enthält, kann entweder in die Wassersäulen oder

1) Strasburger, Leitungsbahnen, p. 894.

in die Luftblasen erfolgen. Im letzteren Falle wird nicht nur eine lokale Erhöhung des Druckes, sondern sehr wahrscheinlich, wie schon früher erwähnt, auch eine leichtere Verschiebbarkeit erzielt. Soweit sich das zurzeit aprioristisch übersehen lässt, wird die Bewegung des Wassers in den Leitbahnen nicht strenge nach einem der denkbaren Schemata vor sich gehen. Es ist anzunehmen, dass Verschiebungen kleinerer Stücke der Jamin'schen Ketten, Wanderungen in zusammenhängenden Wassersäulen etc. vorkommen. Wie viel Wasser durch eine bestimmte Bewegungsform transportiert wird, dürfte von den speziellen Verhältnissen abhängen und nicht nur von Querschnitt zu Querschnitt wechseln, sondern auch für denselben Querschnitt zu verschiedenen Zeiten verschieden sein können.

Unter sonst gleichen Umständen wird diejenige Leitbahn am zweckmäßigsten sein, die am wenigsten Querwände führt. Schon aus diesem Grunde wird daher diejenige Hypothese den Vorzug verdienen, bei der die im Parenchym zurückgelegte Wegstrecke möglichst kurz ist.

C. Die bereits bestehenden Erklärungsversuche, die auf die Mitwirkung lebender Zellen basiert sind.

Einige der verschiedenen Möglichkeiten wurden bereits von Westermaier¹⁾ und Godlewski²⁾ zur Aufstellung von Erklärungsversuchen verwendet. Westermaier nimmt an, dass sich das Wasser im Parenchym des Holzkörpers durch endosmotische Saugung nach oben bewegt. Diese Bewegung stellt er sich etappenartig vor, indem das Wasser, nachdem es eine gewisse Strecke im Parenchym nach oben gewandert ist, in die Gefäße und Tracheiden abgegeben und dort so lange durch Kapillarität gehalten wird, bis es von neuem vom Parenchym aufgenommen und weitertransportiert wird. Die toten Leitungsbahnen dienen hiernach einfach als Reservoir. Es wurde schon früher darauf aufmerksam gemacht, dass eine Wanderung auf rein osmotischem Wege viel zu langsam erfolgt, um eine genügende Wassermenge liefern zu können. Zu diesem Resultat führten uns die Untersuchungen Stefan's, auf die an dieser Stelle wieder hingewiesen sei. Gegen die Annahme Westermaier's sprechen aber außer den physikalischen Gesetzen auch die anatomisch-physiologischen Verhältnisse. Von einer Leitungsbahn, die ihrem Zwecke entsprechen soll, verlangt man in erster Linie eine möglichst Beseitigung der Bewegungshindernisse, also eine möglichst starke Reduktion der Querwände, ferner möglichst große Diffusionsflächen, wenn die Wände nicht zu vermeiden sind

1) Westermaier, Zur Kenntnis der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1883.

2) Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsh. Jahrb. Bd. XV, Heft 4, 1884.

und große Durchmesser. Während die toten Leitbahnen diesen Forderungen im weitesten Maße genügen, ist das Holzparenchym beinahe nach dem entgegengesetzten Schema gebaut. Die strenge Kontinuität der toten Leitbahnen wäre zwecklos, wenn sie bloß als Reservoir dienen würden. Dem Einwande Godlewski's, das Westermaier'sche Schema passe nicht auf die *Abies*-Arten, weil das die Markstrahlen verbindende Holzparenchym fehlt, suchte Schwendener¹⁾ dadurch zu begegnen, dass er darauf hinwies, dass die Markstrahlen durch das Rindenparenchym in der Längsrichtung verbunden sind. Ein solcher Transport auf endlosen Zickzackwegen mit kleiner Steigung und langen horizontalen Wegstrecken ist aber schon a priori höchst unwahrscheinlich und mit dem anerkannt zweckmäßigen Bau der Pflanze kaum in Einklang zu bringen. Von mir wurde experimentell nachgewiesen, dass die Rinde für *Fagus* für den Wassertransport entbehrlich ist; sollten die zurzeit noch fehlenden Versuche bei den Koniferen dasselbe Resultat ergeben, so wäre damit die Frage nach der Bedeutung der Rinde definitiv erledigt. Dass es Westermaier bei der hypothetischen Annahme von Differenzen im osmotischen Wert bewenden ließ und keinen experimentellen Nachweis zu liefern versuchte, kann ihm nicht mehr verargt werden, als jenen Autoren, die auf ähnliche Weise den Blutungsdruck erklären wollen. Mit Recht hält Godlewski die völlige Nichtberücksichtigung der Transpirationssaugung für fehlerhaft. Außer dem von ihm gegebenen Hinweis auf die Einsägungsversuche Hartig's ist auch noch anzuführen, dass bei dem harmonischen Ineinandergreifen der Vorrichtungen in der lebenden Pflanze nicht anzunehmen ist, dass keine nähere Beziehung zwischen Zufuhr und Verbrauch des Wassers besteht²⁾. Ferner sind auch die Resultate der Verstopfungs- und Quetschungsversuche mit der Westermaier'schen Annahme kaum in Einklang zu bringen.

1) Schwendener, Unters. über das Saftsteigen. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1886.

2) Die Regulation der Zufuhr des Wassers durch die Abgabe, die faktisch bis zu einem gewissen Grade besteht, lässt sich auf verschiedene Weise deuten. Man kann annehmen, die Wurzel strebe immer so viel Wasser aufzunehmen, als der stärksten, nicht zum Welken führenden Transpiration entspricht. Die Wasseraufnahme würde in diesem Falle dann aufhören, wenn der Überdruck im Innern der Pflanze einen weiteren Wassereintritt unmöglich macht. Nun existiert aber, außer zur Zeit des Blutens ein solcher Überdruck nicht und somit ist auch eine Regulation auf diesem Wege ausgeschlossen. Nimmt die Wurzel aber für gewöhnlich nicht so viel Wasser auf, so muss bei andauernder starker Transpiration auch eine stärkere Wasseraufnahme erfolgen. Da dies nicht rein mechanisch durch eine Saugwirkung geschehen kann, so bleibt nur noch eine Reizwirkung übrig, die entweder im zusammenhängenden Parenchym nach unten geleitet wird, die aber, wenigstens bis zu einer gewissen Länge, auch dadurch sich fortpflanzen kann, dass die in den toten Leitungsbahnen entstehenden negativen Spannungen in ähnlicher Weise auslösend wirken, wie die positiven Spannungen in der Mimosa.

Ungefähr gleichzeitig wurde von Godlewski ein anderer Erklärungsversuch aufgestellt. Hiernach wirken die Markstrahlzellen als Saug- und Druckpumpen, durch welche das Wasser in die Höhe getrieben wird; die Gefäße und Tracheiden stellen die Röhren dar, in denen sich das Wasser fortbewegt. Eine Markstrahlzelle saugt aus allen Tracheiden, mit denen sie in Berührung steht, Wasser auf und presst es dann in eine Tracheide ein. Dass beim Saugen das Wasser von unten (und nicht etwa von oben) nachrückt und dass das ausgepresste Wasser nach oben wandert, wird mit einer kontinuierlichen Abnahme des Druckes in den Luftblasen von unten nach oben in Beziehung gebracht. Es ist allgemein klar, dass beim Einpressen von Wasser in ein Gefäß Bewegung eintreten wird, sobald die bewegenden Kräfte größer als die hemmenden sind. Wenn auch ein gewisser Prozentsatz dieser Verschiebungen nach unten erfolgt, so muss doch, entsprechend dem ständigen Wasserverbrauch in der Baumspitze, die Pumpwirkung in der Hauptsache ein Wandern nach oben erzielen. Auf diese Weise kann natürlich durch eine genügend große Zahl von Pumpen Wasser bis in die höchsten Baumspitzen gehoben werden, wenn auch die einzelne Pumpe nur eine geringe Verschiebung bewirkt. Der Enderfolg ist derselbe, ob die Jamin'schen Ketten als Ganzes sich verschieben oder ob ein anderer Bewegungsmodus vorhanden ist, es wird eben immer der Weg eingeschlagen werden, der unter sonst gleichen Umständen den geringsten Widerstand bietet. Wenn daher auch die Betrachtungen Zimmermann's¹⁾, wonach man bei bestimmten Voraussetzungen zu physikalischen Unmöglichkeiten gelangt, keine allgemeine Bedeutung haben, so sind doch die Annahmen Godlewski's wenig wahrscheinlich. Es ist nicht anzunehmen, dass eine Markstrahlzelle immer aus allen benachbarten Tracheiden Wasser aufnimmt, es aber nur an eine einzige wieder abgibt; besonders beim Vorhandensein Jamin'scher Ketten ist an ein solches Verhalten gar nicht zu denken. Für die Ursache der einseitigen Pumpwirkung liegen natürlich außer der von Godlewski angeführten auch noch alle anderen Möglichkeiten vor, die bei Besprechung des Blutens erwähnt wurden. Dass dieser Erklärungsversuch des Saftsteigens nicht als Theorie bezeichnet werden darf, ist wohl selbstverständlich, müssen wir doch schon von einer Hypothese verlangen, dass die zu erklärenden Tatsachen nicht ebensogut auf andere Weise sich erklären lassen.

Ein Blick auf die aufgezählten Möglichkeiten zeigt, dass dieselben mit diesen beiden Erklärungsversuchen nicht erschöpft sind.

1) Zimmermann, Zur Godlewski'schen Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1885, p. 290.

Die nächste Aufgabe wird aber nicht darin bestehen, durch die Aufstellung der denkbaren Kombinationen die Zahl der Erklärungsversuche zu vergrößern. In erster Linie sollte geprüft werden, ob die aufgezählten Möglichkeiten auch wirklich nach dem heutigen Stande unseres Wissens erschöpfend sind. Erst später wird man dann, nach wesentlicher Erweiterung der experimentellen Untersuchungen, mit Erfolg an einen neuen Erklärungsversuch treten können.

Analytische und kritische Ergänzungen zur Lehre von der Autonomie des Lebens.

Von Hans Driesch.

Mein erster Beweis der Autonomie von Lebensvorgängen gründet sich auf die Analyse der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme, d. h. solcher Organbildung leistenden Teile des Embryo oder, bei Restitutionen, des Erwachsenen, welche das Kennzeichen haben, dass jedes ihrer Elemente dasselbe Einzelne unter dem zu Leistenden gleichermaßen leisten kann, wobei aber die Gesamtheit alles Geleisteten zueinander in Harmonie steht. Unter Elementen ist in dieser allgemeinen Fassung etwas Unbestimmtes verstanden, das in jedem Realfall näher festgelegt werden muss: es kann, bei Protozoen, die Raunteile innerhalb einer Zelle, kann aber auch, z. B. bei Furchungsstadien oder Keimblättern, die einzelnen Zellen selbst und kann endlich in sich komplizierte, aus verschiedenen Zellarten zusammengesetzte Gebilde, z. B. bei *Tubularia* die Querschnitte des Stammes bedeuten. Je nachdem das Wort Elemente verschiedenes bedeutet, bedeutet auch, immer in Zuordnung dazu, das Wort „Einzelnes“ verschiedenes. Der Grundcharakter der Analyse bleibt aber immer derselbe.

Mein zweiter Beweis gründet sich auf die Analyse der Genese komplex-äquipotentieller Systeme, d. h. solcher Organbildung leistenden Teile im Organismus, welche das Kennzeichen haben, dass aus jedem ihrer Elemente gleichermaßen dieselbe spezifische organisierte Totalität werden kann.

Der Ausgang beider Beweise ist verschieden, einmal durch das, was die Worte harmonisch und komplex ausdrücken, und was auch durch die Worte „Einzelnes“ und „Totalität“ kontrastierend gekennzeichnet wird, zum anderen dadurch, dass es sich im ersten Falle um von den gegebenen Systemen ausgehende Differenzierungen handelt, im zweiten um die Genese der Systeme als solcher. Das ist oft, wenn nicht meist, übersehen worden.

Das Ende beider Beweise ist dasselbe, nämlich jedesmal die Einsicht in die Unmöglichkeit, eine Maschine, d. h. eine geordnete chemo-physikalische Mannigfaltigkeit beliebiger Komplikation zu er-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Ursprung Alfred

Artikel/Article: [Studien u`ber die Wasserversorgung der Pflanzen. 33-60](#)