

Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden.

Von **Hans Holle** †.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Bei den Untersuchungen, deren Ergebnisse im folgenden mitgeteilt werden, wurde das Ziel verfolgt über das Verhalten von Zellen, Geweben und Organen beim Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden Erfahrungen zu sammeln, die für die Theorie der Wasserversorgung nutzbar gemacht werden könnten. Der Stoff ist im folgenden Sinn gegliedert.

I. Das Welken.

- A. Die mikroskopisch zu verfolgenden Vorgänge beim Welken parenchymatischer Gewebe; Plasmolyse?; Schrumpfen; Dampfspannung; Kohäsionszug.
- B. Der Zustand der Leitbahnen in Sprossen, die trotz Wasserzufuhr welken. Zusammenhang zwischen dem Welken der Blätter und dem Abtöten von Achsenstücken.

II. Das Vertrocknen.

- A. Das Verhalten lebender Parenchymzellen. Blätter der Moose. Auftreten von Gasblasen in lebend bleibenden Zellen.
- B. Das Auftreten von Luft in normal luftführenden Zellen. Unterschiede der vor der Entleerung des Wassers sich einstellenden Kohäsionsspannungen. Wasserzellen von Sphagnum, Velamen der Orchideenwurzeln, Haare, Mark, Speichertracheiden, Blattgefäße, Holz.

III. Das Wiederstraffwerden.

- A. Das Verhalten trockener Moosblätter bei Befeuchtung. Permeabilität des trockenen Plasmas.
- B. Einwirkung der Wassertemperatur auf das Turgeszentwerden welker Organe.

IV. Folgerungen für die Theorie der Wasserversorgung.

V. Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

I. A. Die Vorgänge beim Welken von Parenchym.

Mit den mikroskopisch zu verfolgenden Erscheinungen beim Wasserverlust lebender und toter Zellen hat sich vor allem Steinbrinck in

einer langen Reihe von Studien beschäftigt. Er versichert, daß das Plasma ganz allgemein auch bei weitgehendem Wasserverlust sich von der Membran nicht löst, sondern daß die Zellwand unter Faltung dem schwindenden Zellinhalt folgt. Von Plasmolyse beim Welken spricht dagegen Livingston¹⁾. Vielleicht ist der Ausdruck gar nicht wörtlich zu nehmen und soll nur Aufhebung des Turgors bedeuten. Aber unter gewissen Bedingungen kann tatsächlich beim Welken Plasmolyse herbeigeführt werden.

Läßt man Flächenschnitte vom Blatt der *Rhoeo discolor* auf dem Objektträger langsam austrocknen, so sieht man, wie der tiefrote Zellinhalt der Epidermiszellen sich von den Wänden zurückzieht, zuerst in den äußersten unverletzten Zellen der Schnitte, allmählich auch weiter innen, aber immer nur an sehr dünnen Schnittstellen, wo außer der Epidermis nur zerrissene Reste des Mesophylls vorhanden sind. Um irgend eine Art von Reizplasmolyse handelt es sich dabei nicht. Es ist nur der sich konzentrierende Zellsaft der angeschnittenen Zellen, der aus unverletzten Zellen Wasser herauszieht und hinter dem zusammensinkenden Plasmaschlauch dieser Zellen her durch die Wände dringt. Denn wenn die Schnitte, bevor sie zum Welken ausgelegt werden, mit destilliertem Wasser ausgewaschen werden, so unterbleibt die Plasmolyse. Ist sie an nicht so behandelten Schnitten einmal eingetreten, so geht sie bei Wasserzugabe langsam zurück. An ganzen Blattstücken ist in einiger Entfernung vom Rand auch nach starkem Welken von Plasmolyse nichts zu sehen. Auch bei vielen anderen Objekten wurde abseits von Wunden nie Plasmolyse aufgefunden.

Für die Folgen von Verwundungen ergibt sich aus dieser Beobachtung, daß in mäßig feuchter Luft die unverletzten Zellen in der Nähe der Wundränder Gefahr laufen, durch Plasmolyse geschädigt zu werden. Ist die Verdunstung in trockener Luft stark, so mag der Zellsaft auf den Wundflächen so rasch eintrocknen, daß die Wirkung nicht weit in die Tiefe dringt. Bei Experimenten, in denen Wunden angebracht und mäßig feucht gehalten werden, kann es aber unter Umständen geraten sein, die Wunden mit Wasser abzuwaschen.

Im übrigen wurden die Angaben Steinbrinck's überall bestätigt gefunden. Die Zellwände „schrumpfen“ beim Welken, wie Steinbrinck sagt (1900, pag. 217), d. h. sie werden, soweit sie an die Atmosphäre grenzen, von außen her eingedrückt und soweit sie Zellen voneinander trennen gefaltet und zerknittert. Läßt man einfache

1) 1911, pag. 418. Es heißt da: „the cells are plasmolyzed and general wilting occurs“, und weiter unten: „long before plasmolysis occurs.“

Zellschichten austrocknen, so werden die Außenwände der Zellen einander genähert und zuletzt aufeinander gepreßt, während in der Nähe der Seitenwände, wo die Tangentialwände am längsten voneinander fern gehalten werden, sich flüssiger Zellinhalt bzw. Plasma am längsten hält. An abgezogener Epidermis von *Rhoeo discolor* tritt ein farbloser Fleck in der Mitte auf, umsäumt von einem tiefroten Ring. In den chlorophyllreichen Zellen der einschichtigen Blattflächen von *Mnium*, *Funaria*, *Hymenophyllum*, *Trichomanes* verschwinden die Chloroplasten aus der Zellmitte, wenn die Außenwände sich eindellen, und häufen sich um die farblose Mitte zu einem ringförmigen Klumpen an. Alle diese Zellen nehmen eine im senkrecht zur Fläche geführten Schnitt hantelförmige Gestalt an, wie an mit Alkohol fixierten Blättern von *Trichomanes* beobachtet wurde. Von vollständig ausgetrockneten Laubmoosblättern hat Steinbrinck dasselbe mehrfach dargestellt (z. B. 1903, Tafel V; 1910, pag. 22).

Die Deformation der schrumpfenden Zellen ist natürlich um so schwächer, je starrer die Zellwände sind. So werden die zartwandigen Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa* alsbald zu flachen Bändern zusammengepreßt, während die dickwandigen Epidermiszellen der Blätter von *Hakea suaveolens* lange Zeit fast unverändert bleiben.

Die Schrumpfung lebender Gewebe beim Welken führt bei nachgiebigen Wänden zu einer viel stärkeren Verkleinerung des Volumens, als sie bei Plasmolyse, die ja die Zellwand nur entspannt aber nicht zerknittert, zu erreichen ist. Sehr starke Zerknitterung erfahren z. B. die zarten Wände in den weit zusammensinkenden Wassergeweben der sukkulenten Blätter mancher *Peperomien*; eine Abbildung gibt Haberlandt¹⁾. Daß ein leistungsfähiges lebendes Wassergewebe diese Eigenschaft notwendig haben muß, hat schon Westermaier (1884, pag. 51) klar auseinandergesetzt. Die notwendige Folge ist, daß solche geschrumpften Gewebe sich ausdehnen, wenn sie in eine hypertonische, nicht permeierende Lösung gelegt werden, die den Zusammenhang zwischen Plasmaschlauch und Membran aufhebt und der Wand die Möglichkeit gibt, sich elastisch zu entfalten und zu strecken. Blattfiedern von *Hymenophyllum* z. B., die an der Luft sich etwas gekräuselt haben, entfalten sich langsam, wenn sie in eine gesättigte Kalisalpetrolösung gelegt werden, und erscheinen nach der Entfaltung plasmolysiert; die vorher eingedrückten Außenwände sind vom zusammengezogenen Protoplasten frei geworden und haben sich nach außen gebogen.

Der Wasserentzug aus den kollabierenden Zellen führt natürlich zu einer Steigerung des osmotischen Druckes, und diese Konzentration

1) Physiologische Anatomie, 3. Aufl., pag. 360.

der Säfte macht eine Wasserabgabe aus den Speicherzellen an die zu speisenden Gewebe mit der Zeit immer schwieriger. Bei Oberflächenzellen ist andererseits die Erniedrigung des Dampfdruckes, die sich mit dem Welken und mit dem weiter fortschreitenden Schrumpfen einstellt, ein Schutz gegen Verdunstung. Das Blatt von *Hymenophyllum demissum* aus dem Hymenophyllumhaus des Münchener Botanischen Gartens wird von einer Lösung, die $\frac{1}{2}$ GM KNO_3 im Liter enthält, eben plasmolysiert, es hat also einen osmotischen Druck von rund 20 Atmosphären und muß, wenn es eben bis zur Aufhebung des Turgors welk geworden ist, noch weiter Wasser verlieren, falls die umgebende Atmosphäre eine relative Feuchtigkeit von weniger als 98,5 % besitzt¹⁾. Blattfiedern der Pflanze können aber ohne Schaden für Stunden in Kölbchen aufgehängt werden, die eine gesättigte Lösung von Kalisalpeter oder gar von Kochsalz enthalten und in denen eine Luftfeuchtigkeit von 93 % bzw. von 76 % herrscht²⁾. Die Zellen schrumpfen stark, wie an der Kräuselung der Fiederchen und Fiedern schon makroskopisch zu sehen ist, sie erhöhen auf diese Weise ihren osmotischen Druck und setzen ihren Dampfdruck allmählich ins Gleichgewicht mit der Dampftension in der Luft, so daß sie nicht weiter Wasser abgeben. Bei epiphytischen Farnen und Moosen, die sich häufig ohne Wasserzufuhr behelfen müssen, aber dabei oft in mäßig trockener Luft sich befinden, ist deshalb vielleicht ein vollständiges „Lufttrockenwerden“ im Sinne des Laboratoriumsarbeiters am natürlichen Standort gar nicht so häufig. Das ist bemerkenswert, weil Moose wiederholtes, mit Befeuchtung abwechselndes scharfes Austrocknen nicht gut vertragen (Irmscher, pag. 397).

An Epidermen sind meistens die Seitenwände dünner und nachgiebiger als die Außenwände, und sie sind es deshalb, die sich in Falten legen, lange bevor an der Epidermis von außen eine Eindrückung der Wände zu sehen ist. Auch die großen halbkugeligen Wasserblasen auf den Blättern eines *Mesembrianthemum* zeigten auffallend lange keine Faltung der Wand in ihrem kuppelförmigen Teil. Es erwies sich dann aber, daß eine niedrige Ringzone der Membran von sehr nachgiebiger Beschaffenheit am Grund der Blase ausgebildet ist, da wo die Blase sich zwischen die viel kleineren gewöhnlichen Epidermiszellen einfügt. Diese basale Zone faltet sich je nach dem Wasservorrat des Blattes ein oder aus, während der derbere Kuppelteil des Haares sich

1) Renner 1915, pag. 640.

2) Ebenda, pag. 639, 661.

ohne Formveränderung senkt und hebt. Die Blasen sind also doch typische Wasserspeicher, die von ihrem Wasservorrat abgeben können.

Anders sollte es mit den großen Epidermisblasen der kapländischen *Rochea* (*Crassula*) *falcata* nach Kerner¹⁾ und nach Pringsheim (pag. 131) stehen. Kerner gibt an, die dicke Zellhaut dieser Blasen sei so stark verkieselt, daß man durch Glühen ein Kieselskelett wie von Diatomeen erhalten könne. Trotzdem meint er, daß die Zellen als Wasserspeicher fungieren. Pringsheim dagegen weist mit Recht darauf hin, daß die extreme Starrheit der Membran, wie Kerner sie schildert, die Entnahme von Wasser aus den Zellen unmöglich machen müsse, solange sie leben²⁾. Andere Autoren erwähnen aber nichts von Verkieselung, so de Bary (pag. 68), Chodat (pag. 301), und auch an dem Gewächshausmaterial des Münchener Botanischen Gartens ist von einer solchen nichts zu finden. Nach dem Glühen von Epidermisschnitten bleibt von den Blasenwänden ein dünnes Maschenwerk unverbrennlicher Substanz übrig, aber keineswegs ein fest zusammenhängendes Skelett, das die Form der Zellen bewahren würde. In Säuren löst sich der unverbrennliche Rest der Epidermisschnitte unter starkem Aufbrausen größtenteils auf, nur lose kleine Körnchen bleiben erhalten. Größere Mengen von Kalksalzen dürften in der Asche nicht enthalten sein, denn bei Anwendung von Schwefelsäure scheiden sich keine Gipsnadeln aus. Ein Kieselpanzer, wie ihn Kerner schildert, ist also bei den untersuchten Materialien sicher nicht vorhanden.

Läßt man junge, noch nicht ausgewachsene Blätter oder Epidermisschnitte von solchen Blättern austrocknen, so fallen die noch dünnwandigen Blasen zusammen und werden von allen Seiten her nach innen eingedrückt. Reife Blasen von ausgewachsenen Blättern zeigen bei weitgehendem Wasserverlust der Schnitte lange Zeit kaum eine Veränderung, dann aber birst die fein maschig skulptierte, wohl mit Aschenstoffen besonders reich imprägnierte Cuticula vom Scheitel der Blasen her in mehrere Lappen auseinander, die bei Berührung in Splitter zerfallen, also sehr spröde sind. Der übrige, viel dickere, aber weniger starre Teil der Blasenmembran zieht sich nach der Abhebung der Cuticula noch weiter von dieser zurück, faltet sich nach innen an mehreren Stellen ein und zerknittert sich zuletzt fast so stark, wie es mit der ganzen Haut jugendlicher Blasen geschieht. Die Schrumpfung der weicheren Membranteile und die Zersprengung der spröden

1) Pflanzenleben, 1. Aufl., 1888, Bd. I, pag. 299. Kerner-Hansen, 3. Aufl., 1913, Bd. I, pag. 240.

2) Bei Renner, Xerophyten, pag. 675, ist diese Darstellung wiedergegeben.

Cuticula erfolgt natürlich nur an unverletzten Blasen; Zellen, die durch den Schnitt unten geöffnet sind, deformieren sich nicht, weil Luft eindringen kann in dem Maß, wie der wässerige Inhalt verschwindet.

Es scheint demnach, daß die Blasen tatsächlich die Dienste von Wasserspeichern tun können. Doch wird der in ihnen enthaltene Wasservorrat augenscheinlich erst in der höchsten Not angegriffen und ist auch dann nur zu einem kleinen Teil verfügbar. Denn die Blasen fangen auf dem Blatt erst dann zu schrumpfen an, wenn das Mesophyll schon auf einen geringen Teil seiner ursprünglichen Dicke geschwunden ist, und die Zerreißung und Abhebung der Cuticula vollends tritt erst ein, wenn der Wasserverlust zu einer Schädigung der Gewebe geführt hat.

Das Aufbrechen der Cuticula an Blasen, denen durch Verdunstung Wasser entzogen wird, deutet auf Spannungen hin, die in der starren Wand auftreten. Steinbrinck hat seit lange betont, daß der Kohäsionszug des schwindenden Füllwassers durchweg für die Erscheinung des Schrumpfens verantwortlich zu machen ist, daß das Schrumpfen der Wand durch den Zug des Zellinhalts herbeigeführt wird, im Gegensatz zum Schrumpfen, das durch Entquellung der Membran verursacht ist. Das Vorhandensein lebenden Plasmas ist nicht Bedingung für das Schrumpfen, denn tote Zellen zeigen die Erscheinung ebenso; das ist auch an den Blasen der *Rochea* bestätigt gefunden worden.

Mit der Größe der auftretenden Spannungen hat sich Steinbrinck nicht eingehender beschäftigt. Er ist jedoch aus Gründen, von denen unten die Rede sein wird (pag. 106) der Meinung, daß der Spannungsunterschied zwischen der Atmosphäre und dem Zellinhalt höchstens eine Atmosphäre betragen kann. Renner hat nun kürzlich Methoden zur Messung der im Annulus der Farnsporangien zur Entwicklung kommenden negativen Drucke beschrieben (1915), und die eine der beiden Methoden ist allgemein anwendbar. Die zu prüfenden Objekte werden in eine Atmosphäre von bekanntem Feuchtigkeitsgehalt gebracht und der Gleichgewichtszustand betrachtet, in dem die Dampfspannung in den Zellen gleich der in der umgebenden Atmosphäre ist. Enthalten die Zellen reines Wasser, so ist aus der Größe der Dampfspannung unmittelbar die Höhe des negativen Druckes im Zellwasser zu erschließen. Am einfachsten ist es die gewünschte Luftfeuchtigkeit durch Lösungen herzustellen, in denen ja die Dampftension unter die reinen Wassers erniedrigt ist. Wenn der osmotische Druck der Lösung bekannt ist, brauchen wir die Luftfeuchtigkeit gar nicht zu kennen, denn die negative Spannung in einer wassergefüllten Zelle, die in einem geschlossenen Raum von gleichmäßiger Temperatur mit

einer Lösung im Gleichgewicht ist, ist so groß wie der osmotische Druck der Lösung.

Die Untersuchung geschah meist in Schälchen, wie Fig. 1 eines darstellt und wie sie Renner (1915) beschrieben hat. Die Objekte befinden sich auf Deckgläsern liegend über einer Lösung und unter einer mit Vaseline luftdicht aufgesetzten Glasplatte. Größere Objekte wurden mit Draht an dem Korkstopfen von Kölbchen aufgehängt, die bis zu einiger Höhe mit Lösung gefüllt waren. Schälchen und Kölbchen wurden zur Vermeidung von Temperaturschwankungen in Watte gepackt.

Damit die Dampfspannung in den Zellen erst durch Zugspannung im Füllwasser und nicht schon durch das Vorhandensein gelöster Stoffe erniedrigt wird, müssen die Zellen getötet und die löslichen Stoffe so gut wie möglich herausgewaschen werden.

Die Blattfiedern von *Hymenophyllum demissum* halten sich wie die Blätter von Laubmoosen ziemlich straff, wenn sie plasmolysiert oder getötet werden. Die Zellwände dieser Blätter sind also starr genug, um ohne Turgorspannung die wassergesättigten Blattflächen in Luft ausgebreitet zu halten.

Gekochte Blätter von *Catharinea undulata* und ebenso behandelte Fiederchen von *Hymenophyllum* wurden über Normallösung von KNO_3 in die Schälchen gelegt. Die Blätter des Mooses rollen sich zum Ring, die Fiederchen des Farns kräuseln sich etwas und zeigen stark eingedrückte Zellen. Über einer Lösung, die $\frac{1}{2}$ GM KNO_3 im Liter enthält, kräuseln sich auch die *Catharinea*-Blätter ziemlich schwach, eingedrückte Zellwände sind bei beiden Objekten vorhanden. Ein Druck von 20 Atmosphären, wie ihn die $\frac{1}{2}$ -normale Kalisalpeterlösung entwickelt, genügt also, die Zellen der beiden Pflanzen stark zu deformieren.

An lebenden Blasen von *Rochea falcata* platzt die Cuticula schon über einer Normallösung von KNO_3 . Der osmotische Druck im Blatt ist wie gewöhnlich bei Sukkulenteu niedrig, denn das Mesophyll wird von derselben Lösung sehr stark plasmolysiert. Tote, ausgewaschene Epidermisschnitte zeigen über einer $\frac{1}{2}$ -normalen Kalisalpeterlösung nach 5 Tagen stark deformierte Blasen. Der Widerstand, den die Blasenwand gegen die Einfaltung leistet, darf natürlich nicht gar zu hoch sein, wenn das Wasser der Blasen für das Mesophyll verfügbar sein soll. Denn dieser mechanische Widerstand addiert sich ja in der lebenden Blaszelle zu dem Widerstand, den die osmotische Energie

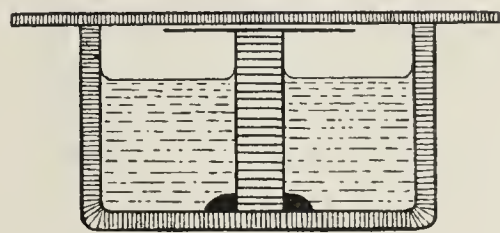


Fig. 1. Glasschälchen im Längsschnitt. $\frac{3}{4}$ nat. Gr. Das Deckglas ruht auf einem Glasstab, der mit Siegelack auf den Boden des Schälchens geklebt ist.

des Zellsaftes der Wasserentnahme entgegengesetzt. Die Epidermisblasen von Rochea sind aber ein vielsagendes Beispiel dafür, daß die Kraft, mit der eine Zelle ihr Füllwasser festhält und umgekehrt Wasser an sich zu reißen vermag, außer von der Höhe des osmotischen Druckes auch von den mechanischen Eigenschaften der Membran und den Kohäsionsverhältnissen abhängt. Gerade bei Epidermiszellen kann die Wandbeschaffenheit neben dem osmotischen Druck beträchtliches Gewicht bekommen. Und von da ist nur noch ein Schritt zu den Fällen, in denen ein semipermeables Strukturelement und damit die Möglichkeit osmotischer Wirkungen ganz fehlt und die Saugkraft der toten Zelle nur durch Kohäsionszug bedingt ist.

I. B. Der Zustand der Leitbahnen in welkenden Sprossen.

Es ist seit lange bekannt, daß bei guter Wasserversorgung der Wurzeln oder der Schnittfläche die Blätter nach kürzerer oder längerer Zeit welken und vertrocknen, wenn die tragende Achse auf ein Stück getötet ist. Die Ursachen des Welkens werden verschieden gedeutet. Unbestritten ist, daß mit der Zeit immer eine Verstopfung der Leitbahnen durch gummiartige Stoffe und durch Thyllen erfolgt (Weber 1885), wodurch den Blättern die Wasserzufuhr abgeschnitten wird. Roshardt (pag. 355) findet aber bei bewurzelten Pflanzen, deren Wasseraufnahme gemessen wird: „Der Ausfall im Wassertransport tritt sofort nach dem Abtöten mit Wasserdampf ein.“ Aus seinen Angaben ist jedoch nicht zu entnehmen, ob die Ursache der verminderten Wasseraufnahme nicht eine Herabsetzung der Transpiration ist, und die Entscheidung, welcher Faktor primär verändert wird, Wasseraufnahme oder Wasserabgabe, ist natürlich von der größten Wichtigkeit. Sobald allerdings Welken sich einstellt, besteht kein Zweifel, daß die Wasserzufuhr primär unter die Wasserabgabe herabgedrückt ist, falls die Blätter wirklich infolge von Wassermangel welken. Ursprung und Roshardt sind überzeugt, daß das tatsächlich mitunter früher geschieht, als wahrscheinlichweise die oben erwähnten Verstopfungen sich herausgebildet haben können. Sie glauben deshalb zu dem Schluß berechtigt zu sein, daß für das Welken und Vertrocknen der Blätter die Ausschaltung der Arbeit lebender Zellen in den Leitbahnen verantwortlich zu machen ist. Dixon und Overton hingegen glauben nachgewiesen zu haben, daß jedenfalls in gewissen Fällen die Blätter durch Stoffe, die aus den durch Hitze getöteten Stengelteilen in den Gefäßen aufsteigen, geschädigt, vergiftet werden und daß sie aus diesem Grund sekundär sich schlecht mit Wasser versorgen und zugrunde

gehen. Immer dürfte das nicht der Fall sein, und in eigenen Versuchen sind kaum Anzeichen vorgekommen, die auf Vergiftung hinwiesen.

Es lag nahe, die Geschwindigkeit der Wasserfiltration durch getötete Sproßstücke zu vergleichen mit der durch lebende. Schon Weber (pag. 361—364) hat gefunden, daß ein Druck von 50—80 cm Quecksilber kaum imstande ist, durch die abgetöteten Zonen Wasser zu pressen, zu einer Zeit, wenn die Blätter darüber schon zugrunde gegangen sind. Dixon (1909, pag. 9), Roshardt (pag. 349), Ursprung (1912, pag. 315) haben durch eben getötete Stengelstücke Wasser unter geringem Druck filtrieren lassen und gefunden, daß durch Erhitzen bis zum Tod die Filtration zunächst etwas, mitunter sogar beträchtlich erleichtert wird; das hängt wahrscheinlich mit der Verminderung des Luftgehalts durch das Brühen zusammen. Falls, wie Roshardt meint, die Wasserzufuhr zu den Blättern gleich nach dem Töten primär vermindert wäre, während doch nachgewiesenermaßen die Filtrationswiderstände zunächst nicht erhöht sind, würde das sehr für seine und Ursprungs Deutung sprechen; dieser Punkt muß also noch geklärt werden.

Wir beschäftigen uns nur mit den späteren Phasen, mit dem Welkwerden der Blätter. Es sind die Widerstände in den Leitbahnen beim Beginn des Welkens zu bestimmen, und zwar in Beziehung zu der Saugkraft der welkenden Blätter. Solche direkten Bestimmungen sind jedenfalls viel wichtiger als die von Ursprung so oft vorgenommene mikroskopische Untersuchung der Gefäße auf Verstopfungen; der mikroskopische Befund ist sogar in qualitativem Sinn unsicher und liefert nie quantitativ verwertbare Daten. Nach der von Renner (1911) angegebenen Methode wird zuerst mit Hilfe des Potetometers die Wasseraufnahme des Stengels oder Zweiges durch eine frische, unter der getöteten Stelle angebrachte Schnittfläche gemessen, dann wird der beblätterte Gipfel über der toten Zone abgeschnitten und die Luftpumpe angeschaltet, deren Saugung die der Blätter ersetzt. Aus dem Verhältnis der von den beiden Saugkräften erzwungenen Filtrationsgeschwindigkeiten kann auf die Größe der von den Blättern ausgeübten Zugkraft geschlossen werden.

An Topfpflanzen von *Coleus hybridus* hort. und von *Helianthus annuus* wurden 5—10 cm lange Stengelstücke nahe dem Grund, unter dem beblätterten Teil, durch 30—60 Minuten dauernde Behandlung mit heißem Dampf getötet; die Stengel waren dabei wagrecht über der Mündung einer Kochflasche befestigt, in der Wasser kochend erhalten wurde, die Blätter waren vor der Berührung mit dem Dampf geschützt. Nach dem Versuch

erwies sich die so behandelte Zone immer bis aufs Mark gebräunt und getötet. Nach 5—14 Tagen, wenn das Welken begann oder schon vorgeschritten war, wurden die Stengel unter der gebräunten Stelle in Luft abgeschnitten, unter Wasser um ein Stück gekürzt und auf das Potetometer gesetzt. Es wurden dabei Apparate verwendet, wie Renner (1911) sie beschrieben hat. Zum Vergleich wurden öfters frische, in allen Teilen lebende Stengel beobachtet.

Auch auf andere Weise wurden Stengel und Zweige bei reichlich zur Verfügung stehendem Wasser zum Welken gebracht, nämlich durch tagelanges Stehenlassen abgeschnittener Objekte in Wasser. Die Schnittfläche verstopft sich dabei mit Bakterien und anderen Fremdkörpern. Weil gerade diese Widerstände erhalten bleiben sollen, wurden solche Objekte ohne Erneuerung der Schnittfläche aufs Potetometer gebracht.

Versuche mit dem Potetometer. Die Zahlen geben die aus dem Potetometer in je 5 Minuten verschwundenen Wassermengen in Millimetern der in der Kapillare enthaltenen Wassersäule an, deren Querschnitt etwa 1 Quadratmillimeter betrug. Die Saugung der Wasserstrahlluftpumpe hielt sich immer in der Nähe von 65 cm Quecksilber.

1. Lebende, frische Zweige von *Coleus*, 40—55 cm lang.

Versuch 1. Frisch aufgesetzt saugt der beblätterte Zweig in je 5 Minuten: 25,5, 23,5, 25,5 29 mm.

Der beblätterte Gipfel wird abgeschnitten; der Stumpf saugt: 5,5, 6,5, 6, 6,5, 6,5, 6,5.

An den Stumpf wird die Luftpumpe angeschaltet; jetzt saugt der Stumpf: 84,5, 79,5, 73, 70, 68.

Das Mittelstück des Stumpfes wird 20 Minuten lang mit heißem Dampf behandel; die Pumpe saugt jetzt durch den Stumpf 60, 54, 52, 50, 49.

Versuch 2. Mit Blättern: 12,5, 12, 12, 12,5, 13, 12,8.

Stumpf ohne Gipfel: 3,8, 3,5, 3,3, 3,5, 3,8, 3,8.

Stumpf mit Pumpe: 84, 80, 77, 72, 68, 75, 64, 60.

Stumpf mit Pumpe, nach Abtöten des Mittelstückes: 58, —, —, —, 53, 53. Am nächsten Tag Stumpf mit Pumpe: 27, —, 20. Am dritten Tag 7.

Versuch 3. Mit Blättern: 20, 21, 20, 20, 19, 19, 20, 20, 20, 22, 21.

Stumpf ohne Gipfel: 3, 2,8, 2,3, 2,3, 3, 2,5.

Stumpf mit Pumpe: 48, 42, 42; später 80; dann 65; dann 50; dann 40.

Versuch 4. Mit Blättern: 12, 12, 13, 13, 13,8, 13,5, 13,5, 13,3.

Stumpf ohne Gipfel: 2,5, 2,8, 2,8 2,5, 2,8, 2,8, 2,8, 2,8.

Stumpf mit Pumpe: 43, 42, 40, 40, 40, 41, 41, 40.

Stumpf wieder ohne Pumpe: 5,5, 5,5, 4,8, 4, 4,8, 4,5.

Versuch 5. Mit Blättern: 17, 16, 14, 12, 12, 11,5, 10,5, 10,8, 10,5, 10,8, 10,8, 10, 10, 11.

Ein Stück des Stengels 30 Minuten lang mit heißem Dampf behandelt; der beblätterte Zweig saugt jetzt: 15, 15,5, 15,5, 15,5, 17, 17,5, 18,5, 18,5, 20, 20,5, 21, 21,5, 21,5. Am nächsten Tag: 4,5, 4, 4,5, 4,3, 4,3, 4,3, 4,3.

Nach Erneuerung der Schnittfläche: 5,8, 5, 4,8, 5, 5, 4,5, 5.

Der Stumpf, 25 cm lang, ohne Gipfel: 2, 2, 2, 2,3, 2, 2,3.

Stumpf mit Pumpe: 79, 68, 65, 62, 58, 55, 54, 54, 52, 48, 50, 50.

Der abgeschnittene Gipfel saugt, nachdem er 2^h in Wasser gestanden: 5,2, 5, 5, 5,2.

Versuch 6. Mit Blättern: 15, 15, 14; nach 1 Stunde 12.

Jetzt ein Stengelstück durch Dampf getötet: 20, 15, 13, 12, 11, 11, 10, 11, 10, 10; nach 2^h noch 10. Am nächsten Tag: 6,5, 6,5, 6,5.

Stumpf ohne Blätter: 4,5, 4,5, 4,5, 4,5, 4,5, 4,5.

Stumpf mit Pumpe: 28,5, 28, 27, 26.

Versuch 7. Mit Blättern: 14, 13, 13, 12, 12.

Stumpf ohne Gipfel, 30 cm lang: 2,8, 2,5, 2,5, 2,5, 2,5.

Stumpf mit Pumpe: 40, 37, 37, 36, 35, 34, 34, 33, 32, 31, 30, 29, 28,5, 28, 28, 28.

Versuch 8. Mit Blättern: 41, 41, 40, 34, 33, 32, 30, 27, 27, 27, 26, 25.

Stumpf ohne Gipfel: 8,5, 7, 7, 6,8 6,3, 6,5.

Stumpf mit Pumpe: 17, 17, 17, 17, 16,5, 16.

Stumpf wieder ohne Pumpe: 7, 6,8, 7.

Versuch 9. Mit Blättern: 26, 22, 21, 21, 21, 20.

Stumpf ohne Gipfel: 2,5, 1,8, 2, 2, 2, 2, 2.

Stumpf mit Pumpe: 45, 42, 41, 40, 40, 39, 37.

2. Stengel mit einer abgetöteten Zone.

Zweige von Coleus und Stengel von Helianthus, alle etwa 50 cm lang, wurden von der Wurzel getrennt, wenn infolge der Abtötung eines Stengelstückes die Blätter zu welken begannen oder schon stark gewelkt waren, und aufs Potetometer gesetzt; das wasseraufnehmende Stück war lebend, die Schnittfläche 6—10 cm von der getöteten Zone entfernt.

Versuch 10. Coleus, 6 Tage nach dem Abtöten; Blätter kaum welk. Der beblätterte Zweig saugt: 1, 1, 1, 1,3, 1,8, 1,3, 1,8, 1,8.

Stumpf ohne Blätter, 40 cm lang: 1,8, 1,8, 1,8, 2, 2,3, 2,3, 2,3, 2,5.

Stumpf mit Pumpe: 2,5, 2,8, 2,5, 3, 3. (Die Zunahme der Saugung des Stumpfes ist unverständlich.)

Versuch 11. Coleus, nach 14 Tagen; Blätter sehr welk, fallen teilweise bei Berührung ab. Mit Blättern: 2, 2, 2, 1,8, 2, 2, 2.

Stumpf ohne Blätter, 35 cm lang: 2, 2, 2, 2, 2,3, 2,5, 2, 2,3, 2,3, 2.

Stumpf mit Pumpe: 2,3, 2,5, 2,3, 2,3, 2,5, 2,5, 2,5, 2,5.

Von dem unteren Teile des Stumpfes werden 15 cm samt dem toten Stück abgeschnitten; die Pumpe saugt jetzt: 9, 8,5, 8,3, 8, 8, 8, 7; nach $\frac{1}{2}^h$: 3.

Der Stumpf ohne Pumpe: 0,5, 0,5, 0,5, 0,5.

Versuch 12. Coleus, nach 15 Tagen; Blätter sehr welk. Mit Blättern: 1,5, 1,5, 1,8, 1,5, 2, 1,8, 2,2, 2,3, 2,5, 2,7, 2,7.

Stumpf ohne Blätter: 3,2, 3,7, 3,3, 3,7, 3,5, 3,8, 4, 4,3, 4,7.

Stumpf mit Pumpe: 3,3, 3,3, 3,3, 3,3, 3,3, 4,2, 4,2, 5, 4,5.

Stumpf wieder ohne Pumpe: 5, 5, 5,5, 5,5, 6. (Die dauernde Zunahme der Saugung ist unverständlich.)

Versuch 13. Coleus, nach 10 Tagen. Mit Blättern: 1,2, 1,3, 1,3, 1,2, 1,3, 1,2, 1,2, 1,3.

Stumpf ohne Blätter, 40 cm lang: 1,3, 1,2, 1,2, 1,3, 1,2, 1,2.

Stumpf mit Pumpe: 1, 1, 1, 1, 1, 1.

Versuch 14. Coleus. Blätter welk. Mit Blättern: 4, 4, 3,5, 3,3, 3, 3, 3, 3, 3, 2,8.

Stumpf ohne Blätter: 3, 2,8, 2,8, 2,5, 2,8, 2,5, 2,8, 3.

Stumpf mit Pumpe: 1,8, 2,3, 2,3, 2,5, 2,5, 2,5, 2,3, 2,5, 2,3, 2, 2,3, 2,5.

Versuch 15. Coleus, nach 9 Tagen. Mit Blättern: 4, 3,8, 3,8, 3,8, 3,8, 3,8.

Stumpf ohne Blätter: 3,8, 3,5, 3, 3,8, 3,5, 3,8, 3,8.

Stumpf mit Pumpe: 2,5, 2,5, 3, 3, 2,8, 2,8, 3.

Der abgeschnittene Gipfel saugt, nachdem er 2^h in Wasser gestanden hat: 23,5, 21, 20, 20, 20.

Versuch 16. Helianthus. Blätter ziemlich welk. Mit Blättern: 40, 35, 38, 38, 38, 38, 37.

Stumpf ohne Blätter, 35 cm lang: 26, 22, 21, 20, 19, 17, 18, 18.

Stumpf mit Pumpe: 18,5, 17, 16, 15, 15.

Versuch 17. Helianthus, 5 Tage nach dem Abtöten. Mit Blättern: 44, 46, 48, 47,5, 47,5, 50, 47, 50, 50.

Stumpf ohne Blätter, 35 cm lang: 14,5, 12,5, 12,5, 11,5, 11, 11, 11.

Stumpf mit Pumpe: 18, 20, 18, 17,5, 17,5, 17.

Stumpf ohne Pumpe: 9,5, 8,5, 7,5, 8, 7,5.

Versuch 18. Helianthus, 6 Tage nach dem Abtöten. Blätter nicht stark welk. Mit Blättern: 65, 60, 60, 56, 54, 51, 50, 50, 47, 47.

Stumpf ohne Blätter: 16, 14,5, 11,5, 10, 10, 8,5, 8, 7,5, 7.

Stumpf mit Pumpe: 12,5, 12,5, 12,5, 12, 12

Versuch 19. Helianthus, 11 Tage nach dem Abtöten. Blätter sehr stark welk. Mit Blättern: 36,5, 27, 23,5, 21, 19, 17, 16,5, 17,5, 17,5, 17,5, 17,5.

Stumpf ohne Blätter: 9,5, 9, 10, 9, 11, 10.

Stumpf mit Pumpe: 33, 33, 32, 32, 31, 30, 30, 30, 30.

3. Stengel und Zweige, die bei längerem Stehen in Wasser welk geworden sind.

Versuch 20. Coleus, 7 Tage nach dem Abschneiden. Zweig mit den Blättern: 1, 1,5, 1,3, 0,8, 1, 0,8.

Stumpf ohne Blätter, 35 cm lang: 1, 0,8, 0,8, 0,8, 0,8, 0,8.

Stumpf mit Pumpe: 0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5.

Stumpf ohne Pumpe: 0,5 0,5.

Stumpf mit Pumpe: 0,5.

Versuch 21. Coleus, nach 9 Tagen. Zweig mit Blättern: 0,5 0,8 0,5.

Nach Erneuerung der Schnittfläche: 10, 8,5, 8, 7,5 7,5 ... 6,5 6.

Stumpf ohne Blätter: 4,3, 4,2, 4, 3,8, 3,8, 4,5, 4,5; nach 2^h: 2,7, 2,5.

Stumpf mit Pumpe: 2,5 1,8, 1,8, 2.

Versuch 22. Coleus, nach 7 Tagen. Blätter sehr welk, fallen leicht ab. Mit Blättern: 1,3, 1,3, 1, 1, 0,8, 0,8, 1.

Stumpf ohne Blätter: 0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5.

Stumpf mit Pumpe: 0,25, 0,25, 0,25, 0, 0, 0.

Versuch 23. Coleus, nach 5 Tagen. Saugt zunächst gar nicht merkbar. Nach Erneuerung der Schnittfläche, mit Blättern: 2, 2,3, 2,5, 2, 2, 2, 2.

Stumpf ohne Blätter, 30 cm lang: 1,8, 2, 1,5, 1,5.

Stumpf mit Pumpe: 1,8, 1,3, 1,3, 1,3, 1,8, 1.

Versuch 24. Syringa, 65 cm langer Zweig, 6 Tage nach dem Abschneiden; Blätter ziemlich welk. Mit Blättern: 16,5, 16, 15,5, 16, 16, 16,5.

Stumpf ohne Blätter: 11, 11, 10,5, 10,5, 10, 8,5, 10, 8,5.

Stumpf mit Pumpe: 8, 7,5, 7,5, 7,5, 6,5, 7.

Stumpf ohne Pumpe: 5, 5, 5, 5.

Der beblätterte Gipfel, seit 2^h in Wasser stehend, wieder vollkommen frisch geworden: 33,5, 31, 31.

Versuch 25. *Syringa*, 80 cm langer Zweig, 7 Tage nach dem Abschneiden; Blätter teilweise welk, hängend. Mit Blättern: 16, 16, 16, 17, 19.

Stumpf ohne Blätter, 40 cm lang: 9,5, 9, 7,5, 7,5, 6.

Stumpf mit Pumpe: 4,5, 4,5, 4, 3.

Stumpf ohne Pumpe: 3,5, 3, 2,5.

Der beblätterte Gipfel, seit 1½^h in Wasser stehend: 16, 16, 17, 16, 17, 17, 17, 18.

Ergebnis. Durch Abtöten eines Zweigstückes wird der Filtrationswiderstand zunächst nicht verändert (Versuch 1, 2, 5, 6). — Die Luftpumpe saugt durch kurze Zweigstücke, frische oder eben getötete, mehr Wasser als die transpirierenden Blätter verbrauchen und durchsaugen. Sind aber die Blätter zum Welken gebracht, trotzdem dem Stengel Wasser zur Verfügung steht, so sind die Widerstände in den Leitbahnen so hoch, daß die Pumpe gewöhnlich so gut wie kein Wasser durchzusaugen vermag; der blattlose Stumpf für sich saugt meistens ebensoviel oder fast so viel Wasser, wie wenn er durch die Saugung der Pumpe unterstützt wird. (Ausnahme der Versuch 19). Die Widerstände sind zum größten Teil auf beschränkte Strecken der Leitbahnen lokalisiert; bei Abtötung ist es das gebrühte Stücke, beim Stehen in Wasser die (durch Bakterien und andere Stoffe) verstopfte unterste Strecke, die die Filtration am meisten erschwert. In einiger Entfernung von diesen verstopften Strecken sind die Leitbahnen noch gut leitfähig, wie sich nach dem Abschneiden der betreffenden Stücke ergibt: sowohl die Pumpe wie die Blätter vermögen nach Beseitigung des lokalen Hindernisses wieder kräftig zu saugen (Versuch 11, 15, 21, 24, 25). Die Blätter können, nachdem sie tagelang welk gewesen sind, wieder ganz straff werden (Versuch 24), die Leitfähigkeit der Nerven und der zu den Blättern führenden Bahnen hat also, weil Verstopfungen nur in größerer Entfernung von ihnen aufgetreten sind, nicht gelitten. Um Blätter, deren Leitbahnen selber intakt sind, zum Welken zu bringen, müssen in den zuführenden Bahnen sehr beträchtliche Widerstände auftreten; so beträchtlich, daß Druckunterschiede von mehreren Atmosphären nicht ausreichen, das Wasser mit der Geschwindigkeit, die zum Ersatz der Transpiration nötig ist, durchzupressen. Bei *Helianthus* z. B., Versuch 17, saugen die Blätter 50 mm, der Stumpf

ohne Blätter 10 mm, die Pumpe 18 mm; die selbständige Saugung des Stumpfes abgerechnet, saugen die Blätter 40, die Pumpe 8 mm; die Saugkraft der Blätter beliefe sich darnach auf etwa 5 Atmosphären. Es ist aber nicht zu vergessen, daß der Pumpe unter allen Umständen der ganze Querschnitt des leitenden Gewebekörpers zur Verfügung steht, was für die Blätter nicht notwendig zutreffen muß, sodaß die Saugkraft der Blätter eher noch höher zu veranschlagen ist.

Das Urteil über die Wirkung des Abtötens läßt sich darnach mit ziemlicher Bestimmtheit abgeben. Wenn die Blätter über einem abgetöten Achsenstück welken, ohne vergiftet zu sein, dann geschieht das mindestens hauptsächlich deswegen, weil in dem toten Stück und in seiner Nachbarschaft sehr hohe Filtrationswiderstände sich herausbilden. Die Ausschaltung einer aktiven Mitarbeit lebender Zellen bei der Wasserbeförderung kann keinen ausschlaggebenden Einfluß haben, weil dieser Einfluß sich z. B. bei den dünnen, wenig Wasser enthaltenden und sehr leicht welkenden Blättern von *Helianthus* sehr bald nach dem Abtöten zeigen müßte, nicht erst nach Tagen; zudem ist es bei der Kürze der in den mitgeteilten Versuchen abgetöteten Stücke unmöglich, daß die rein physikalischen Energiequellen nicht ausreichen. Wie die Erhöhung der Filtrationswiderstände herbeigeführt wird, ist noch nicht ohne Rest klargelegt. Zwei Quellen sind seit lange bekannt: gummiartige Massen als Pfropfen in den Gefäßen, und Thyllen. Ob außerdem sich in den Leitbahnen ungünstige Veränderungen deshalb vollziehen, weil lebende Zellen nicht mehr vorhanden sind, die sonst solche einem physikalischen Gleichgewicht zustrebende Vorgänge unter Energieaufwand dauernd verhindern, das wissen wir nicht. Mindestens für einen Fall, in den Versuchen von Overton mit *Cyperus alternifolius*, scheint aber festgestellt, daß über toten Stengelstücken der Gipfel monatelang (bis 76 Tage) fortwachsen kann. Nach Overton (pag. 59) macht es sehr viel aus, ob man die Abtötung durch heißen Dampf herbeiführt oder durch andere Mittel, wie Gifte, Alkohol, heißes Wachs, und die Dampfbehandlung, die am häufigsten angewendet wird, soll die ungünstigste Wirkung haben. Wenn also der Weg, auf dem die Tötung erreicht wird, Einfluß hat, und wenn bei einem gewissen Verfahren der Tötung (Vergiftung) kaum merkbare Störungen der Leitfähigkeit eintreten, dann ist es nicht der Tod der Parenchymzellen als solcher, der im allgemeinen das Leitungsvermögen aufhebt, sondern es sind Begleiterscheinungen, die sich nur sehr schwer ausschalten lassen. Ursprung (1912) hat allerdings bei Wiederholung der Versuche von Overton mit demselben Objekt (*Cyperus alternifolius*) abweichende Ergebnisse bekommen.

Auch wenn Zweige, die mit ursprünglich gut saugender Schnittfläche in Wasser stehen, nach Tagen welk werden, sind die Filtrationswiderstände hoch, jedenfalls infolge von Verstopfung durch Bakterien und andere Verunreinigungen des Wassers. In den oberen Achsenteilen, entfernt von der Schnittfläche, können die Leitbahnen noch wohl funktionstüchtig sein, wie das kräftige Saugen des Gipfels und das Straffwerden der Blätter nach dem Abschneiden des unteren Achsenstücks zeigt (Versuch 24, 25). Die Versuche bestätigen den von Renner (1911, pag. 224) bei einem gelegentlichen Experiment gemachten Befund.

II. A. Das Verhalten lebender Parenchymzellen beim Vertrocknen.

Wenn der Wasserverlust, den wir oben in seinen Anfängen betrachtet haben, bis zur Lufttrockenheit der vorher saftreichen Zellen weitergetrieben wird, so werden bei genügender Zartheit der Zellwände diese samt dem durch Entquellung geschrumpften Protoplasten zu einer kompakten, nirgends von Zwischenräumen unterbrochenen Masse zusammengepreßt. Das geschieht nach Steinbrinck (1906, pag. 671) z. B. bei saftigem Fruchtfleisch. Nach eigenen Beobachtungen können auch noch Gewebe wie die Blattepidermis von *Oenothera muricata* in dieser Weise zusammengedrückt werden.

Sind die Zellwände derber, so vermögen sie dem schrumpfenden Plasmakörper nicht durch Zerknitterung bis zu allerletzt zu folgen. Schon G. Schröder (1886, pag. 43) findet an trocknen Blättern des Laubmooses *Grimmia pulvinata*, daß an gewissen Stellen das Plasma sich von der Haut abhebt und daß hier Luft in die Zellen eindringt, und Steinbrinck (1903) hat das für verschiedene andere Moose bestätigt. Austrocknung bis zur Blasenbildung in den Zellen kommt an den natürlichen Standorten jedenfalls häufig vor; in den Blättern von *Catharinea undulata* wurden an Stämmchen, die im Mai auf Waldböden einige Stunden der direkten Sonne ausgesetzt gewesen waren, sehr viele Blasen gefunden.

Am trockenen Moosblatt sind die gaserfüllten Räume in Alkohol, Toluol, Paraffinöl als schmale Striche meistens in der Nähe der Seitenwände zu finden, wo ja natürlicherweise der Zellinhalt sich während des Welkens und Austrocknens sammendrängt (vgl. oben pag. 75). Deutlicher werden die Blasen, wenn man der Zellwand die Möglichkeit gibt durch Wasseraufnahme zu quellen und sich zu entfalten. Bei den Laubmoosen *Mnium*, *Funaria*, *Catharinea* u. a. kann man große Blasen zu sehen bekommen und längere Zeit beobachten, wenn man die

trockenen Blätter einfach in Wasser legt. Bei anderen Formen, wie *Orthotrichum*, *Leucodon*, bei dem Lebermoos *Frullania* muß man den Blättern die Wasseraufnahme schwerer machen; man kann sie z. B. erst in hochprozentigen Alkohol legen und diesem unter dem Deckglas Wasser zusetzen, oder man kann die Blätter in starke Zuckerlösung bringen (1 Teil Rohrzucker auf 1 Teil Wasser). Die Behandlung mit Zuckerlösung ist wohl der sicherste Weg über das Vorhandensein oder Fehlen von Gasblasen in trockenen Zellen sich Aufschluß zu verschaffen. In den oben genannten Flüssigkeiten, die ein Quellen der Membranen nicht gestatten, sind die kleinen Blasen oft schwer unter den gefalteten Zellhäuten zu sehen, und in Wasser verschwinden die Blasen oft sehr rasch (vgl. unten pag. 107). In Zuckerlösung quellen die Zellhäute, die natürlich durch das Austrocknen mächtige Imbibitionskräfte erworben haben, recht gut, aber weil der Zucker schwer durch die Membran wandert, werden die Blasen, deren Volumen infolge der Entfaltung und Streckung der Zellhaut sich auf ein Vielfaches vergrößert, nur sehr langsam durch eindringende Flüssigkeit verdrängt.

Epiphytische Lebermoose. An lufttrockenen Stämmchen von *Radula complanata* und von *Madotheca platyphylla* wurde immer die Mehrzahl der Blattzellen blasenfrei gefunden, aber ebenso regelmäßig traten in Zuckerlösung in einzelnen Zellen kleine Blasen einzeln oder zu mehreren auf. *Frullania dilatata* verhielt sich recht verschieden; sogar am selben Stämmchen kommen fast blasenfreie Blätter vor und andere, die in den meisten Zellen Blasen führen.

Laubmoose. In trockenen Blättern von *Funaria hygrometrica*, *Mnium undulatum* und affine, *Catharinea undulata*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme* waren in vielen, mitunter in den meisten Zellen Blasen vorhanden. Noch regelmäßiger, oft in jeder Zelle, fanden sich Blasen bei Epiphyten: *Orthotrichum spec.*, *Ulota spec.*, *Anomodon viticulosus*, *Leucodon sciuroides*. Die letztgenannten Formen haben für die Kleinheit ihrer Zellen recht derbe Membranen, die Deformation ist also erschwert. Auch sonst ist eine Beziehung zwischen der Wandstärke und dem Auftreten von Blasen unverkennbar. Am regelmäßigsten finden die Blasen sich nämlich in den schmalen, dickwandigen Zellen der Nerven und der Blattsäume.

Der Ort der Blasen scheint, wie schon Schröder angibt, im allgemeinen der Raum zwischen der Zellwand und dem zusammengezogenen Plasmakörper zu sein. Das ist z. B. bei *Leucodon* und *Catharinea* mehrmals beobachtet worden. Ob nicht auch im Plasma Risse

auftreten, bleibt dahingestellt; besonders für die Lebermoose ist das recht wahrscheinlich.

Auch in den einschichtigen Blattflächen von *Hymenophyllum* und *Trichomanes* treten oft Blasen auf (vgl. auch Shreve, pag. 207). Desgleichen fanden sich Blasen in der Epidermis der Blätter von *Ceterach officinarum*, *Asplenium septentrionale*, *Asplenium ruta muraria*. Die genannten Polypodiaceen ertragen das Austrocknen wie Moose. Ob die weniger extrem xerophilen Formen, wie *Asplenium ruta muraria*, durch ein Maß des Austrocknens, das bis zur Blasenbildung in der Epidermis führt, nicht geschädigt werden, wurde nicht untersucht. Die an Mauern und Felsen wachsenden *Ceterach* und *Asplenium septentrionale* werden jedenfalls zeitweise sehr trocken. Von *Hymenophyllum* und den Moosen wird unten zu sprechen sein.

Blütenpflanzen. In derbwandigen Blattepidermen, z. B. der von *Populus pyramidalis*, *Hakea suaveolens*, treten beim Austrocknen regelmäßig Blasen auf. Durch so beträchtlichen Wasserverlust werden die Blätter selbstverständlich getötet. Die Blasenbildung ist also physiologisch hier ohne Interesse.

An toten Blättern von *Catharinea undulata* wurde festgestellt, daß sie über einer gesättigten Kalisalpetatlösung (osmotischer Druck 100 Atmosphären, Luftfeuchtigkeit 93 %) sich zwar sehr stark zusammenrollen und kräuseln, aber noch keine Blasen in den Zellen entstehen lassen. Daß der Kohäsionszug, den die Zellwand dabei erleidet, 100 Atmosphären erreicht, ist nicht wahrscheinlich. Die Membran liegt bei der starken Deformation dem toten geschrumpften Plasmakörper jedenfalls schon dicht an, ohne durch Wasser von ihm getrennt zu sein, und der Dampfdruck in der Zelle ist dann bis zum Gleichgewicht mit der Lösung erniedrigt nicht durch negativen Druck in reinem Wasser, sondern entsprechend dem Quellungsdruck des wasserarmen Plasmas.

II. B. Das Auftreten von Luft in normal luftführenden, absterbenden Zellen.

Bei den bis jetzt behandelten Zelltypen folgt die Zellhaut dem Kohäsionszug des schwindenden Inhaltes sehr lange. Falls bei sehr beträchtlichem Wasserverlust zuletzt der Zusammenhang zwischen Wand und Inhalt stellenweise doch aufgehoben wird, hat die Membran durch Entquellung ihre Beweglichkeit schon so weit verloren, daß sie sich vom Inhalt nicht loszureißen, ihre Deformation nicht rückgängig zu machen vermag. Erst Befeuchtung erlöst sie aus diesem Starrezustand (Steinbrinck).

In anderen Fällen ist das Verhältnis zwischen der Elastizität der Zellwand und den möglichen Kohäsionsspannungen derart, daß bei einem gewissen Grad der Deformation der Zusammenhang zwischen Wand und Inhalt aufgehoben wird, die Deformation zurückgeht und der flüssige Inhalt nun vollends durch Verdunstung verschwindet, ohne die Zellhaut weiter beeinflussen zu können. Dieses „gutwillige“ Freigeben des wässerigen Inhaltes, ohne dauernde Deformation der Zellwand, steht im Dienst der verschiedensten Aufgaben des Pflanzenkörpers. Am frühesten wurden Zellformen studiert, bei denen der Kohäsionszug und seine plötzliche Überwindung zu auffälligen Bewegungen führt. Als solche „Kohäsionsmechanismen“ sind vor allem erkannt worden: der Ring (Annulus) am Farnsporangium durch Steinbrinck (1897) und die Elateren der Lebermoose durch Kamerling (1898). Die Zugspannungen, die in diesen Zellen vorkommen, hat kürzlich Renner (1915) gemessen und zu 200—350 Atmosphären bestimmt. Andere Zelltypen, in denen regelmäßig Gasfüllung an die Stelle der Wasserfüllung tritt, werden im folgenden studiert. Das letzte Ziel ist dabei das Verständnis der bei der Wasserversorgung tätigen Elemente, der Gefäße.

Daß innerhalb des Füllwassers die Unterbrechung des Zusammenhanges zuerst erfolgt, ist nicht wahrscheinlich. Die Zugfestigkeit des Wassers muß wohl innerhalb jeder Zellform gleich groß sein, wir werden aber die Zugspannungen beim Reißen sehr verschieden hoch finden. Die Beschaffenheit der Zellwand muß also, ganz abgesehen von ihrer Elastizität, die ja nur für das Maß der Deformation von Bedeutung ist, für die mögliche Höhe des negativen Druckes allein maßgebend sein. Ob nun die Adhäsion des Wassers an verschiedenen Zellhäuten verschieden groß ist, oder ob verschiedene Membranen bei verschiedenen Druckdifferenzen Luft ins wassergefüllte Lumen eintreten lassen, wissen wir noch nicht. Es soll deshalb im weiteren von der Kohäsion des Wassers in dem Sinne die Rede sein, daß wir darunter den Zusammenhalt des ganzen Systems verstehen.

Wasserzellen von *Sphagnum* und *Leucobryum*.

Wenn die Außenwände von Zellen, die je nach den Umständen mit Wasser gefüllt oder entleert werden sollen, grobe Löcher besitzen, wie in den Blättern vieler Laubmoose, dann kann einerseits Wasser leicht, unter dem Nachdringen von Luft, herausgezogen werden, ohne daß Kohäsionsspannungen entstehen, andererseits kann in die trockene Zelle leicht Wasser kapillar, unter Hinausdrängung der Luft, eindringen.

Bei den Sphagnen hat jede tote Zelle mehrere Poren. Bei *Leucobryum* und den verwandten Dicranaceen sind die Zellen der zusammenhängenden toten Schichten untereinander durch Perforationen gut verbunden; schlechter ist die Kommunikation nach außen, aber sie fehlt nicht ganz. Bei *Leucobryum* sind in den Außenwänden vereinzelte weite Löcher am Blattgrund und (nach Lorch 1894, pag. 446) andere Durchbrechungen an der Spitze zu finden.

Im fertigen Zustand können bei diesem Typus von Wasserspeichern keine Kohäsionswirkungen auftreten. Wie es bei der Entwicklung steht, ist nicht bekannt. Lorch hat die Entstehung der Löcher bei *Sphagnum* wiederholt verfolgt (1901, pag. 451; 1903), aber sich die Fragen, die uns beschäftigen, nicht gestellt. Er glaubt, daß in den Außenwänden die Membranstücke durch die Tätigkeit des Plasmas, das sogar gelegentlich aus den jungen Poren austreten soll, herausgelöst werden (1903, pag. 96); die Poren sollen auf der abaxialen Seite früher gebildet werden als auf der adaxialen (pag. 96); und sie sollen nachträglich beträchtlich vergrößert werden können (pag. 95). Dem Verhalten des Plasmas in solchen geöffneten, sich noch weiter verändernden Zellen müßte aber wohl noch nachgegangen werden. Daß in einer Wand, die zwei Zellen voneinander trennt, ein Stück durch das Plasma vollständig aufgezehrt wird, etwa in den Seitenwänden von *Leucobryum*, hat nichts Auffallendes. Aber daß das Plasma in einer Außenwand ein stattliches Loch herausfrißt, ohne daß der dünne, eine große Vakuole einschließende Protoplast durch die lokale Entblößung gleich leidet, ist schwer vorzustellen. Lorch hat nun auch beobachtet, daß das von einer Ringleiste („Schwiele“) eingeschlossene Wandstück sich löst und durch Druck aufs Deckglas herausgehoben werden kann. Danach könnte man denken, daß das Plasma die Auflösung oder auch nur Erweichung eines schmalen ringförmigen Wandstreifens besorgt, und daß die Beseitigung der Kreisplatte durch äußere Einwirkung geschieht. Z. B. könnte, wenn das Blatt aus der Knospe an die freie Luft kommt, beim ersten Austrocknen die Platte durch Kohäsionszug losgerissen werden; oder bewegtes Wasser könnte dasselbe herbeiführen. Eine Antwort auf die Frage konnte trotz mehrmaligen Bemühungen nicht gefunden werden, weil die Wandstücke, die den Durchbohrungen Platz machen sollen, sich sehr schlecht färben lassen.

Velamen der Orchideenluftwurzeln.

Man hat die toten Wurzelhüllen der Orchideen von jeher als einen kapillaren Apparat aufgefaßt, der sich mit den Wasserzellen von *Sphagnum*

und *Leucobryum* vergleichen läßt. Daß die Wände zwischen den Velamenzellen vielfach von großen Poren durchbrochen sind, ist leicht zu beobachten und ist vielfach beschrieben worden. Aber ob dieses Kapillarensystem von vornherein nach außen geöffnet ist, läßt sich nach den Angaben in der Literatur nicht entscheiden. An älteren Velamina sind Löcher in den oberflächlichen Membranen da, das haben Leitgeb (pag. 187) und Goebel (pag. 190) durch Injektion mit Zinnoberkörnchen nachgewiesen. Von direkter Beobachtung solcher Poren in der Oberfläche, wie sie in den inneren Zellwänden überall vorkommen, scheint aber niemand zu berichten¹⁾. Wenn von außen kein Zugang zu dem Kapillarensystem führt, kann das Wasser nicht wie in einen Schwamm von außen eindringen und auch nicht wie aus einem Schwamm an die inneren, lebenden Wurzelgewebe abgegeben werden. Goebel sagt deshalb: „Indes scheint mir noch nicht hinreichend erwiesen, ob nicht doch bei der Wasseraufnahme die Beschaffenheit der Membran eine wichtige Rolle spielt.“

Der einzige Autor, der über die Löcher in den Außenwänden sich ausdrücklich äußert, Leitgeb (pag. 191), läßt sie entstehen „teils durch Zerreißen der Zellmembranen an den von sekundären Ablagerungen frei gebliebenen Stellen, teils aber durch den Verlust der Haare“. Das wären also mehr zufällige Verletzungen der oberflächlichen Zellwände, wie sie allerdings bei der Beschaffenheit der Wände der toten Velamenzellen wohl recht regelmäßig zustande kommen. Uns geht aber die Frage nahe, ob Durchlöcherung der Außenwände notwendige Bedingung für das Auftreten von Luft im Velamen ist. Nach Untersuchungen von *Oncidium flexuosum* ist das nicht der Fall. Man sieht nämlich mitunter an der Wurzelspitze außerhalb des schon reifen, luftgefüllten Velamen einzelne luftführende Zellen in die sonst noch lebende oberste Zellschicht eingestreut, und diese Zellen sind zweifellos unverletzt. Auch Zellen und Zellgruppen vollkommen ausgebildeter Wurzelhüllen können in ihrem Verhalten gegen Wasser mehr einem Markgewebe als den toten Zellen von *Leucobryum* ähneln. Bei Wasserzugabe zu den weißen, luftgefüllten Zellen tritt wohl bald soviel Wasser ein, daß die Lufträume als abgerundete Blasen erscheinen, aber diese Blasen erhalten sich teilweise sehr lange in unverminderter Größe.

Werden solche Gewebestücke durch mehrmaliges Aufkochen in Wasser vollkommen mit Wasser gefüllt, so muß bei der Entleerung an der Luft die Kohäsion in den Zellen aufgehoben werden; denn

1) Vgl. z. B. de Bary, pag. 240; Meinecke; Haberlandt, 3. Aufl., pag. 205.

Löcher in den Außenwänden fehlen hier sicher ganz, und in den übrigen Wänden müssen sie auch selten sein, weil die Luft selbst durch Aufkochen schwer aus den meisten Zellen zu vertreiben ist. Das Reißen der Wasserfüllung erfolgt aber schon bei geringer Zugspannung. Denn die Zellen werden im Schälchen über $\frac{1}{2}$ GM KNO_3 (osmotischer Druck etwa 20 Atmosphären) in 2 Tagen ganz frei von Wasser. Ein recht geringer Widerstand gegen die Entleerung muß diesen Zellen natürlich eigen sein, wenn sie imstande sein sollen, ihr Wasser an den lebenden Rindenkörper der Wurzel abzugeben. Die Velamenzellen haben, wenn sie nicht poröse Wände besitzen, die mechanischen Eigenschaften von Speichertracheiden (vgl. unten). Und als ein Wasserspeichergewebe vom tracheidalen, nicht vom Sphagnum-Typus müssen wir das Velamen allgemein in seinen früheren Stadien ansehen¹⁾. Solange Löcher in den Außenwänden fehlen, kann auch die Durchbohrung der Zwischenwände das Gewebe noch nicht in den Stand setzen nach Art der toten Schichten von *Leucobryum* zu arbeiten. Es treten nur die Tracheiden zu tracheenartigen Komplexen zusammen²⁾, doch nach allen Seiten, nicht in einer Dimension wie in den Gefäßen. Die Umwandlung des Tracheidenkörpers in ein stellenweise nach außen offenes, dann wie ein Schwamm arbeitendes Kapillarensystem dürfte unter natürlichen Verhältnissen, durch mechanische Beschädigung und vielleicht auch Verwitterung, allerdings recht oft vorkommen.

Haare.

Deckhaare füllen sich in einem gewissen Alter mit Luft und werden damit erst für ihre schützenden Leistungen geeignet. Sie stehen wohl mit lebendem, wasserreichem Gewebe dauernd in Verbindung, aber bei ihrer großen Oberfläche und dem kleinen Wasser zuführenden Querschnitt kann es wohl geschehen, daß der Ersatz des durch Transpiration verloren gehenden Wassers schwer wird, daß in ihrem Zellsaft hohe Zugspannungen auftreten, falls die Zellwand das gestattet, und daß auch hohe Kohäsion überwunden wird. Andererseits können die Haare aber auch auf den Verlust des Füllwassers durch eine Membranbeschaffenheit, die keine bedeutenden Spannungen aufkommen läßt, vorbereitet sein.

Junge, lebende, dünnwandige Haare werden beim Austrocknen allgemein zu flachen Bändern zusammengedrückt, die sich nicht mehr

1) de Bary (pag. 237) spricht von der „Tracheidenhülle der Orchideenwurzeln“.

2) Auch das sagt schon de Bary, pag. 240.

entfalten, auch wenn dieselben Haare im reifen Zustand an der Pflanze Luft führen. Die Haare erwerben also erst mit dem Altern die Eigenschaften — vor allem wohl die nötige Starrheit der Wände —, die sie vor dem Zerdrücktwerden schützen.

Lychnis coronaria.

Die Haare (Fig. 2) stellen eine sechs- bis achtgliedrige Zellreihe dar, sind gebogen und bilden eine dichte wollige Decke auf den Blättern. Die zwei bis drei untersten Zellen haben dickere Wände als die übrigen, sind gedrunken von Form und führen noch lebenden Inhalt, wenn der übrige Haarteil abgestorben ist.

An frisch aus dem Garten geholten Blättern waren die oberen Zellen der meisten Haare bandförmig zusammengequetscht. Bei Wasserzutritt entfalten sich diese Zellen, und es zeigen sich große Blasen. Läßt man die Haare nun neuerdings austrocknen, so verschwindet das eingedrungene Wasser unter Dehnung der Blasen, und die Zellen bleiben entfaltet. Die Zusammendrückung muß also an vollkommen wassergefüllten Zellen durch Kohäsionszug bewerkstelligt worden sein. Läßt man die Blasen in Wasser vollständig verschwinden, so drücken sich die Zellen tatsächlich beim Austrocknen zu Bändern zusammen, trotzdem zuletzt kleine flache Bläschen sich bilden.

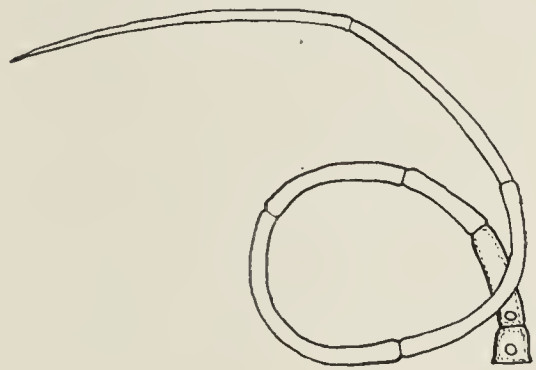


Fig. 2. Wollhaar von *Lychnis coronaria*.

Durch Kochen von Flächenschnitten in destilliertem Wasser und Stehenlassen über Nacht werden in allen Zellen die Blasen zum Verschwinden gebracht. In Schälchen über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung beginnt an den abgetrockneten Haaren nach kurzer Zeit die Abplattung der Spitzenzellen. Die mittleren Zellen, die stärkere Wände haben als die obersten, dellen sich zunächst unter Krümmung ein, an einer oder an mehreren Stellen, aber dann springen gewöhnlich die eingedrückten Wandpartien mit einem Ruck nach außen, während im Lumen eine Blase erscheint, und darauf verschwindet das Wasser vollends. Diese Zellen verhalten sich also beim Austrocknen dank der Elastizität ihrer kräftigen Wände ganz ähnlich wie die Ringzellen am Farnsporangium; manche Haare bleiben aber fast ihrer ganzen Länge nach bandförmig deformiert.

Wassergesättigte, dann abgetrocknete Epidermisstücke wurden über Lösung in die Schälchen gebracht, bei niedrigen Konzentrationen die Schälchen in Watte gepackt.

Über einer Lösung von zwei Teilen Rohrzucker in einem Teil Wasser: in allen Haaren Luft.

Über $\frac{1}{2}$ -gesättigter NaCl-Lösung: ebenso.

Über gesättigter KNO_3 -Lösung: ebenso.

Über 1 GM NaCl-Lösung: nach 12 Stunden ebenso.

Über $\frac{1}{2}$ GM NaCl-Lösung: nach 2 Tagen ebenso.

Die lebende Epidermis der Blätter von der Oberseite über den Nerven (mit zahlreichen kleinen, deutlich grünen Chromatophoren, die sich im Schatten der dichten Haardecke entwickeln können), wird von einer Mollösung von NaCl stark plasmolysiert, von einer $\frac{1}{2}$ GM-Lösung nicht. Der osmotische Druck der Epidermiszellen ist also höher als die Kohäsion, die das Wasser in den toten Haaren besitzt und die sich auf weniger als 20 Atmosphären beläuft. Das wassererfüllte tote Haar vermag also im Zustand starker Deformation der welken Epidermis kein Wasser zu entziehen.

Ob die Haare auf dem Blatt ebenso wie die Zellen des Annulus am Farnsporangium dann absterben, wenn sie einmal ungenügend mit Wasser versorgt sind und deshalb austrocknen, oder ob sie erst absterben und dann austrocknen, wurde nicht untersucht.

Verbascum thapsiforme.

Das Blatt trägt einen dichten Filz von den bekannten mehrstöckigen Sternhaaren; ein ziemlich kleines Haar zeigt die Fig. 3. Der Haarstamm besteht aus einer Reihe zylindrischer, dicker, dickwandiger Zellen; jede Stammzelle außer der untersten trägt am oberen Ende einen Wirtel von drei bis sechs spitzen schlanken Astzellen.

An jungen lebenden Haaren werden alle Zellen beim Austrocknen flach zusammengedrückt. An etwas älteren Haaren platten sich zuerst nur die Zellen des Stammes ab, dann folgen die Astzellen. Sind die Haare noch jung genug, so bleiben die Zellen bandförmig. Es werden wohl kleine flache Bläschen sichtbar, im Stamm wie in den Ästen, aber die aufeinandergepreßten Wände vermögen sich ohne Befeuchtung nicht mehr voneinander zu lösen. Das vollständige Vertrocknen der lebenden Haare geht sehr langsam vor sich.

In Astzellen mit dickerer Wand tritt nach mäßiger Abflachung plötzlich eine Blase auf, das Haar nimmt mit einem Ruck seine ursprüngliche Gestalt an und bewegt sich dabei. Der Rest des in der

Zelle noch enthaltenen Wassers verschwindet sehr langsam; die Membranen transpirieren also schwach.

Die erst lebend beobachteten Haare wurden nach dem völligen Austrocknen in Wasser aufgekocht, bis in den meisten Zellen die Blasen verschwunden waren. Beim Austrocknen drückten sich wieder viele Zellen zu Bändern zusammen. Die Deformation ist also von dem Vorhandensein lebenden Plasmas unabhängig.

Aus reifen, kürzeren Haaren, die schon auf dem Blatt abgestorben sind, verschwindet die Luft beim Erwärmen in Wasser rasch. Beim Abtrocknen an der Zimmerluft erscheinen in den Astzellen sehr rasch wieder Blasen. Bequemer ist die Blasenbildung im Schälchen über 0.9-gesättigter NaCl-Lösung zu verfolgen. Die Blasen erscheinen in vorher ganz wassergefüllten Haarästen nach wenigen Minuten, doch in Ästen desselben Wirtels zu verschiedener Zeit. Die Blasen kommen bald vom Grund der Zellen her, bald von der Spitze, bald von beiden Seiten; mehrmals wurde eine Blase beobachtet, die in der Mitte der Zelle entstand und sich nach beiden Seiten ausdehnte. Von den luftgefüllten Wirteln her scheinen die Blasen in die Stammzellen einzudringen, in denen sie sich sehr langsam vergrößern. Nach einer Stunde sind alle Haarzellen im Schälchen wasserfrei.

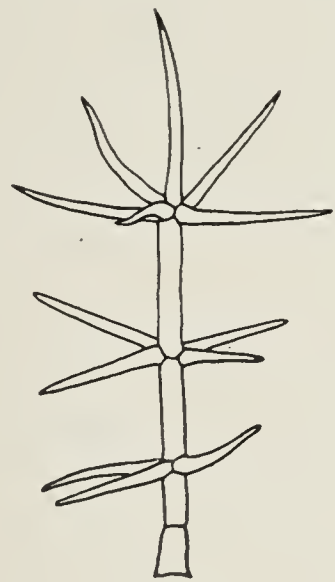


Fig. 3. Haar von *Verbascum thapsiforme*.

Durch Kochen und Stehenlassen über Nacht werden alle Haare auf Flächenschnitten von starken Nerven blasenfrei gemacht. Darauf kommen die Schnitte, rasch abgetrocknet, in Schälchen mit Lösung.

Über 1 GM NaCl-Lösung über Nacht in Watte: die Haare noch wassergefüllt. Beim Öffnen des Schälchens treten augenblicklich Blasen auf.

Über gesättigter KNO₃-Lösung über Nacht in Watte: die Haare sind noch wassergefüllt.

Über 1/2-gesättigter NaCl-Lösung über Nacht in Watte: viele Zellen sind noch wassergefüllt. In manchen Zellen kommen die Blasen nach kurzem Aufenthalt über der Lösung zum Vorschein.

Über einer Lösung von zwei Teilen Rohrzucker in einem Teil Wasser über Nacht: wenige Zellen der kleinsten, einstöckigen Haare haben noch Wasser; beim Öffnen des Schälchens treten gleich Blasen auf, und zwar oft mehrere in einer Zelle.

Über 0,75-gesättigter NaCl-Lösung 2 Tage lang in Watte: noch immer sind einige, ganz wenige Zellen wassergefüllt, aus denen erst an trockener Luft das Wasser verschwindet.

Die $\frac{3}{4}$ -gesättigte Kochsalzlösung entwickelt einen osmotischen Druck von etwa 250 Atmosphären¹⁾; so hoch ist also in seltenen Fällen die Zugspannung, die in den Haaren des *Verbascum* tagelang sich erhält. Die mittlere Höhe der Kohäsion entspricht einer halbgesättigten NaCl-Lösung, beträgt also etwa 150 Atmosphären²⁾. Eine Zugspannung von 100 Atmosphären, entsprechend einer gesättigten Kalisalpeterlösung vermag die Haare noch nicht zu entleeren.

Der osmotische Druck in den Epidermiszellen der Blattunterseite über den Nerven beträgt weniger als 20 Atmosphären; denn diese Zellen werden durch eine $\frac{1}{2}$ -normale Kochsalzlösung kräftig plasmolysiert. Selbst tote, wassergefüllte Haarzellen vermöchten also der welken Epidermis noch Wasser zu entnehmen. Trotzdem vertrocknen die Haare auf der lebenden Epidermis, weil ihre Oberfläche im Verhältnis zum Querschnitt des wasseraufnehmenden Fußes sehr beträchtlich ist.

Die beiden auf gut Glück herausgegriffenen Fälle haben uns gleich zwei recht verschiedene Typen von Haaren kennen gelehrt. Die Haare von *Lychnis coronaria* haben im toten Zustand geringes Saugvermögen, dem die osmotische Energie der lebenden Epidermis überlegen ist. Die von *Verbascum thapsiforme* erzeugen eine Kohäsion von über 100 Atmosphären; diese Eigentümlichkeit der Haarwände wird den Haaren, solange sie noch leben, gute Dienste tun und ihnen zusammen mit dem osmotischen Druck ihres Zellsaftes bei der Beschaffung von Wasser behilflich sein.

Stengelmark.

Das abgestorbene Mark in Stengeln usw. füllt sich mit Luft, ohne daß die betreffenden Gewebemassen auch nur einigermaßen beträchtlich transpirieren können. Der wässerige Inhalt muß dem Mark also wohl durch die umgebenden Gewebe entzogen werden. Mikroskopisch sichtbare Durchbohrungen der Wände, etwa der an die Interzellulargänge grenzenden Teile, sind nicht bekannt. Es ist also zu vermuten, daß die Kohäsion des Wassers in diesen Zellen gering ist.

Kohäsionswirkungen fehlen nicht ganz. Steinbrinck gibt an,

1) Bei Renner, 1915, pag. 662 ist der osmotische Druck einer 0,8-gesättigten Lösung zu 279 Atmosphären berechnet.

2) Ebenda.

daß reifes Mark von *Helianthus*, das erst mit Wasser gefüllt und dann dem Austrocknen überlassen wird, stark schrumpfelt, bevor es sich mit Luft füllt (1906, pag. 673). Ebenso behandeltes Holundermark schrumpfelt kaum, weil es viel starrere Wände hat. Wird lebendes Mark aus Holunderzweigen herausgeschnitten, so schrumpfelt es sehr stark, auch wenn es vor dem Austrocknen mit Chloroform gelötet wird. Die Wände sind hier eben noch nachgiebig und vielleicht ist auch die Kohäsion von anderer Größe.

Die Größe der beim Austrocknen von reifem Holunder- und Sonnenblumenmark auftretenden Zugspannungen wurde wie sonst bestimmt. Längsschnitte aus käuflichem *Sambucus*-Mark und aus dem Mark dicker Blattstiele von *Helianthus annuus*, mit 1—2 unverletzten Zellen in der Dicke, wurden mehrmals in destilliertem Wasser erwärmt, bis alle Luftblasen verschwunden waren, dann abgetrocknet und in die Schälchen gebracht oder in Kölbchen mit Salzlösung am Kork mit Draht aufgehängt. Die Gefäße wurden in Watte gepackt.

Sambucus.

Über gesättigter KNO_3 -Lösung: alle Zellen mit Luft.

Über $\frac{1}{3}$ -gesättigter NaCl -Lösung: ebenso.

Über 1 GM KNO_3 im Liter: ebenso.

Über $\frac{1}{2}$ GM KNO_3 : nach einigen Tagen ebenso; nur einige wenige, isolierte Zellen lassen erst beim Öffnen des Schälchens Blasen auftreten.

Über $\frac{1}{4}$ GM KNO_3 : nach 1 Woche noch die meisten Zellen voll Wasser; nach $1\frac{1}{2}$ Wochen schon mehr Zellen luftgefüllt; nach $3\frac{1}{2}$ Wochen alle Zellen ohne Wasser, luftgefüllt.

Über 50 % Rohrucker (d. h. 1 Teil Zucker auf 2 Teile Wasser): nach 1 Tag noch zahlreiche Zellen wassergefüllt; nach 3 Tagen alle Zellen mit Luft.

Über 30 % Zucker: nach 2 Tagen überall Luft.

Über 20 % Zucker: nach 4 Tagen noch mit Wasser; nach 1 Woche mit Luft.

Über destilliertem Wasser: nach 1 Woche noch voll Wasser.

Helianthus.

Über 1 GM KNO_3 : nach 1 Tag ganz verschrumpft; nach 2 Tagen herausgenommen und voll Luft gefunden.

Über 5 % Zucker: nach 2 Tagen noch voll Wasser, nach 5 Tagen noch viele Zellen mit Wasser.

Die Zugspannungen, die in den untersuchten Markgeweben möglich sind, sind also ziemlich niedrig. Sie entsprechen bei *Helianthus* noch nicht einmal einer $\frac{1}{4}$ -normalen Lösung von Kalisalpeter oder 10 Atmosphären. Eine genauere Bestimmung wurde nicht unternommen, weil bei den niedrigen Konzentrationen die Temperatur mit aller Sorgfalt gleichmäßig und konstant gehalten werden müßte. Es genügt zunächst zu wissen, daß solchem Mark, wie zu erwarten war, Wasser viel leichter entzogen werden kann, als etwa den Zellen des Farnannulus.

Wenn man unverletzte Markzellen von *Sambucus* beim Austrocknen an der Luft beobachtet, so sieht man, nachdem die Wände deutlich eingedrückt sind, von einer Stelle der Wand eine kleine Blase weit weg ins Zellinnere springen und dort sich rasch vergrößern, ohne daß weitere Blasen von der Wand her folgen. Läßt man bald, nachdem die Blasen die Zellräume ganz ausgefüllt haben, Wasser Zutreten, so verkleinern sich die Blasen ziemlich rasch, rascher als wenn der Schnitt schon längere Zeit trocken gelegen hat. Die Blasen scheinen demnach zunächst aus verdünnter Luft zu bestehen, während die Zellen später Luft von Atmosphärendruck enthalten.

Speichertracheiden.

Von den Speichertracheiden wird, seit sie bekannt sind, angegeben, daß sie bei Wassermangel des Blattes gasförmigen Inhalt führen. Die Möglichkeit der Entleerung unter Dampfbildung bzw. unter Eindringen von Luft macht diese Elemente eben fähig, trotz der Starrheit ihrer Wandungen als Wasserspeicher zu dienen, deren Vorrat dem Parenchym bequem zur Verfügung steht. Dieser Vorrat läßt sich viel gründlicher ausnützen als der in lebenden Wassergeweben, und damit mag es zusammenhängen, daß die Speichertracheiden nie in so mächtigen Komplexen auftreten wie lebende Wasserzellen. In lebenden, kollabierenden Zellen wird mit dem Wasserverlust die weitere Entnahme immer schwieriger (vgl. oben pag. 76), und eine vollständige Entleerung ist unmöglich. Der Inhalt einer toten Speichertracheide ist bis zum letzten Rest verfügbar, sobald die Kohäsion einmal aufgehoben ist. Bei der Wiederfüllung allerdings sind die lebenden Wasserzellen mit ihren mehrere Atmosphären betragenden Saugkräften in günstigerer Lage als die Tracheiden, die wahrscheinlich durch Blutungsdruck gefüllt werden müssen, wenn sie beträchtliche Luftmengen aufgenommen haben. Übrigens soll die Luft in den Speichertracheiden im allgemeinen verdünnt sein (Kny und Zimmermann, Gramse).

Die großen, schlauchförmigen, mit Spiralleisten versteiften Speichertracheiden in den Blättern von *Nepenthes* lassen sich am unverletzten Blatt auf ihren Inhalt hin untersuchen. Kny und Zimmermann empfehlen die zartblättrige *N. phyllamphora*, doch ist in den derben Blättern etwa von *N. compacta* der Inhalt der Faserzellen, die unter der oberen Epidermis verlaufen, im auffallenden Lichte ebenfalls gut zu erkennen. Am frisch abgenommenen Blatt sind die Schläuche durchsichtig, schon bei mäßigem Wasserverlust des Blattes fangen einzelne Faserzellen an, das Licht zu reflektieren, sie sind von Gas erfüllt. Die Kohäsionsspannungen vor dem Reißen der Wasserfüllung entsprechen der Turgorsenkung des erschlaffenden Parenchyms, sie können also nur einige Atmosphären betragen; falls nicht gar die lebenden Zellen aktiv Gas in die Speichertracheiden abscheiden, um die Kohäsion aufzuheben und sich in den Besitz des gespeicherten Wassers zu setzen.

In den Blättern und Knollen epiphytischer Orchideen sollen Speichertracheiden sehr verbreitet sein (vgl. z. B. Haberlandt, pag. 365, *Physosiphon Landsbergii*). Bei *Physosiphon Loddigesii* aus den Münchener Gewächshäusern sind aber die farblosen, mit zahlreichen Membranleisten versehenen Zellen unter der oberen Epidermis auch an sehr welken Blättern immer wassergefüllt und kollabiert gefunden worden. Sie enthalten nämlich wie die benachbarten glattwandigen Wassergewebszellen noch einen lebenden Protoplasten, wie nach Plasmolyse leicht zu sehen ist.

Gefäße der Blattspreiten.

Daß auch in den Gefäßen der Blattspreiten, vor allem in den stärkeren Nerven, bei kräftiger Transpiration und vollends beim Welken Gas auftritt, ist des öfteren beobachtet worden. Die früheren Untersuchungen (z. B. von Volkens, Strasburger) sind aber an Schnitten gemacht, und es erschien wünschenswert, die Beobachtung an unverletzten Blättern auszuführen. Unter vielen zarten Blättern, die geprüft wurden, erwies sich das der Crucifere *Alliaria officinalis* als allein brauchbar, aber auch wirklich gut geeignet. Das Parenchym über den Blattnerven (Mittelnerv und Seitennerven 1. und 2. Ordnung; die noch schwächeren Bündel sind von lockerem Gewebe überlagert und weniger gut sichtbar) ist sehr dünn, vollkommen farblos und frei von Interzellularen und macht deshalb die Betrachtung der Gefäße und Tracheiden sehr leicht. Ob ein Bündel ganz frei von Gasblasen ist oder luftegefüllte Elemente besitzt, läßt sich ohne jede weitere Behandlung bei Betrachtung von der Blattoberseite im durchfallenden Lichte mit schwacher Vergrößerung entscheiden.

An abgetrennten Blättern sieht man vom Stiel her mit der Zeit Luftblasen in die Gefäße des Mittelnervs und auch noch in einzelne Seitennerven eindringen, während das frisch abgepflückte Blatt zunächst ganz luftfrei ist. Sind die unmittelbar mit der Schnittfläche in Verbindung stehenden Gefäße ihres Wassers beraubt, so ändert sich bei stundenlangem Welken nichts weiter. Die Luft kann augenscheinlich in nicht angeschnittene Gefäße nicht übertreten. Bringt man irgendwo einen Schnitt an, so sieht man meistens augenblicklich Luftfäden von der Wunde her auf eine längere oder kürzere Strecke in die geöffneten Gefäße hineinschießen. Hier und da kommt es vor, daß solche frisch durchschnittenen Nerven längere Zeit luftfrei bleiben; hier ist wohl der Schnitt gleich durch ausgeflossenes Plasma verstopft worden. Nach dem raschen Vordringen bleiben die Luftblasen wieder für lange un-

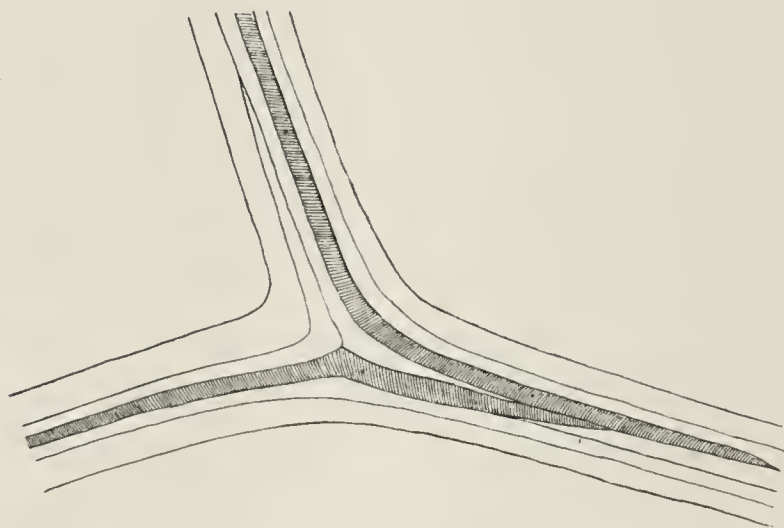


Fig. 4. Ein kleines Stück aus dem Nerven-netz eines Blattes von *Alliaria officinalis*. Die äußeren Konturen geben den Umriß der Parenchymscheide an. Die beiden schraffierten Gefäßenden sind luftgefüllt, die übrigen Gefäße führen Wasser.

verändert; sie sind am Ende der geöffneten Gefäße angekommen. Fig. 4 zeigt zwei solche luftgefüllte Gefäßenden (schraffiert) zwischen wassergefüllten Elementen. Auch bei weit vorgeschrittenem Welken, wenn das zarte Blatt vollkommen schlaff geworden ist, fehlt Luft in nicht geöffneten Gefäßen vollkommen.

An alternden Blättern findet man häufig gleich nach dem Abpflücken, ja sogar so lange das Blatt noch an der Pflanze sitzt, einen großen Teil der Randnerven luftgefüllt. Die Luft geht zweifellos von den verfärbten, abgestorbenen Epithemhydathoden am Blattrand aus. Hier werden wohl Gefäßwände zerrissen, und Luft kann eindringen, wenn das Blatt transpiriert und nicht durch Wurzeldruck die Gefäße überflutet werden. Aber dem Vordringen der Luft ist durch undurchbrochene Gefäßquerwände wieder bald nach innen hin eine unüberwindliche Grenze gezogen.

Für genauere Betrachtung mit starken Vergrößerungen wurden bemerkenswerte Blattstellen mit Toluol oder Paraffinöl oder noch besser mit Schwefelsäure bedeckt und die Flüssigkeit mit einem Deckglas ausgebreitet. Besonders wenn die Schwefelsäure anfängt das Gewebe aufzuhellen, es aber noch nicht zerstört hat, sieht man die Gefäßwände mit ihren Spiralleisten in höchster Schärfe. Einzelne Gefäße bzw.

Tracheiden können bis in die äußerste Spitze schwarz von Luft sein, während ihre ganze Umgebung wasserhell ist (Fig. 4).

In allen Versuchen bestanden die Blasen in den Gefäßen aus Luft von Atmosphärendruck. Das Wasser in den luftfreien Gefäßen muß im Gleichgewicht mit dem angrenzenden Parenchym sein, also, wenn das Parenchym vollkommen welk ist, unter einem negativen Druck stehen, der gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes im Parenchym ist. Zwischen den wassergefüllten und den luftgefüllten Gefäßen besteht also ein Druckunterschied von mehreren Atmosphären, und trotzdem kann die Luft in die wassergefüllten Elemente nicht übertreten. Dasselbe läßt sich für Objekte, die ihre Gefäße der unmittelbaren Beobachtung entziehen, aus dem Verhalten bei Verwundungen erschließen. Bei Luftdurchlässigkeit der Gefäßwände wäre zum mindesten für ein welkes Blatt die kleinste Verwundung eines Nervs der sichere Tod; das ganze Gefäßsystem der Spreite müßte sich mit Luft verstopfen und die Spreite müßte vertrocknen.

Wenn bei kräftiger Transpiration in einzelnen Gefäßen der Spreite die Kohäsion des Wassers durch die Saugkraft des Parenchyms überwunden wird, dann können sicherlich unmittelbar anstoßende Gefäße wassergefüllt und leitfähig bleiben. Die visuelle Beobachtung durchsichtiger Elemente neben und zwischen den gaserfüllten, schwarz erscheinenden wird im einzelnen Fall schwer oder unmöglich sein. Aber die einfache Erfahrung, daß ein Blatt transpiriert, ohne zu vertrocknen, ist der sicherste Beweis für das Vorhandensein eines ununterbrochenen wassergefüllten Bewässerungssystems. Die Tatsache der Entleerung von Wasserspeichern, wie sie in starken Nerven ebenso oft vorkommen mag wie in den Achsenorganen, muß durch mikroskopische Betrachtung ermittelt werden; ob das Leitungssystem noch ungestört arbeitet, wird allein aus der Wasserbilanz erschlossen.

Holz.

Dünne Späne aus Fichtenholz, 3—5 cm lang, wurden mehrmals in Wasser erwärmt, bis alle Luft verschwunden war. An trockener Luft ist dann in den Tracheiden, die unter der Oberfläche liegen, das Auftreten von Blasen nicht schwer zu sehen, wenn man auf die sich verschiebenden Wassermenisken achtet. Glückt es nicht diesen Augenblick zu treffen, so ist es schwer zu entscheiden, ob eine Tracheide mit Wasser oder mit Gas gefüllt ist.

In Spänen, die 2—5 Tage lang im Schälchen oder Kölbchen mit 30- bzw. 50 %iger Zuckerlösung (d. h. Lösung mit 30 bzw. 50 g Zucker

auf 100 g Wasser) gehalten waren, ließen sich an trockener Luft keine wandernden Menisken mehr entdecken; das Wasser war ganz verschwunden. Versuche mit niedrigeren Konzentrationen haben wechselnde Ergebnisse gebracht.

Es wäre natürlich sehr wichtig zu wissen, ob die Kohäsion in den jüngsten Jahresringen einen anderen Wert hat als in den älteren, und ob bei Differenzierung der Holzelemente, wie bei den Dikotylen, die Größe der Kohäsion in den verschiedenen Zelltypen wechselt. Aber die Schwierigkeiten der Beobachtung haben sich beim Holz bis jetzt nicht überwinden lassen. Es wird wohl nötig sein, hierfür besondere Wege zu suchen.

Der Inhalt „luftführender“ Zellen.

Es hat merkwürdige Schwierigkeiten gemacht zu erfahren und zu verstehen, welcher Art der Inhalt der in geschlossenen Zellen¹⁾ auftretenden Blasen gleich nach ihrer Bildung ist. Am meisten sind die Blasen in den Annuluszellen der Farnsporangien diskutiert worden, deren rasches Verschwinden in Wasser so auffällig ist. Ein Vakuum enthalten diese Zellen nicht, wenn das Sporangium an der Luft gelegen hat, denn wie Schrodtt zuerst angegeben hat, treten nach Zerstörung der Zellwände durch konzentrierte Schwefelsäure veritable Blasen aus. Diese Blasen sind aber meistens recht klein, viel kleiner als das Lumen der Zellen, und wie Steinbrinck (1899, pag. 108; 1903, pag. 107) mitteilt und nach eigener Beobachtung bestätigt werden kann, sind sie besonders klein, wenn die Sporangien nach dem Springen in Luft sogleich in Schwefelsäure gebracht werden, größer, wenn das Sporangium längere Zeit trocken der Luft ausgesetzt war. Man möchte also annehmen, daß die Ringzellen gleich nach dem Springen nur sehr verdünnte Luft enthalten und daß mit der Zeit etwas mehr Luft eindringt. Merkwürdig ist aber, daß es noch niemals gelungen ist Annuluszellen zu sehen, in denen ein wirkliches Vakuum bzw. bloß Wasserdampf enthalten ist. Wenn man z. B. Sporangien, die man eben in Wasser ausgekocht hat, durch konzentrierte H_2SO_4 zum Springen bringt, so bleibt nach der Zerstörung der Wände doch meistens ein längere Zeit bestehendes Bläschen übrig, das man aus der gequollenen Membranhaut herausdrücken kann. Ob dieses Gas Luft ist und woher es stammt, ist noch immer unklar (vgl. Steinbrinck z. B. 1903). Sicher ist, daß die Annuli beim Austrocknen im Vakuum und auch in ausgekochtem

1) Von den Gefäßen, über deren Gasgehalt viele Untersuchungen vorliegen, soll nicht die Rede sein.

Wasser bei Zugabe ausgekochten Glyzerins springen (beides bei Schrodtt 1887, pag. 186, 184). Davon, daß das Springen unter solchen Bedingungen durch das Eindringen von Luft durch die Wand herbeigeführt wird, kann keine Rede sein. Es kann hier die Adhäsion zwischen Wasser und Wand (kaum die Kohäsion des Wassers) durch den mehrere hundert Atmosphären betragenden Zug der eingedrückten Wand überwunden oder irgendwoher eine kleine Menge Gas entbunden werden. Ob beim Springen an der Luft dasselbe geschieht und die Luft nachträglich in den von Wasserdampf erfüllten Raum eindringt oder ob eindringende Luft die Veranlassung zum Springen gibt, ist für die Fragen, die uns nahegehen, verhältnismäßig unwichtig. Wir sehen jedenfalls, daß auch bei einem außerordentlich hohen negativen Druck in der Wasserfüllung der Zellen zunächst keine Luft in die wassergefüllten Räume einzudringen vermag, daß aber, wenn die Zellen einmal ihren wässerigen Inhalt verloren haben, Luft in nachweisbarer Menge ihren Weg in die Zellen findet. In Ergänzung der Versuche von Renner (1915) wurde festgestellt, daß Sporangien von *Scolopendrium*, die 4 Wochen lang im Schälchen über gesättigter Kalisalpeterlösung, teilweise stark deformiert, lagen, an der Luft noch sprangen. Das Wasser in den Ringzellen hatte also die ganze Zeit unter einer Zugspannung von 100 Atmosphären gestanden. Soweit die Sporangien schon vorher geöffnet waren, deformierten sie sich im Schälchen stark und schlossen sich dann beim Springen an trockener Luft, wohl infolge der langen Dehnung der Membranen, nicht mehr ganz; dem Springen ging natürlich eine Verstärkung der konkaven Ringkrümmung voraus. Jüngere Sporangien waren im Schälchen kaum geöffnet, und diese führten an der Luft vollkommen normale Öffnungs- und Springbewegungen aus.

Bei Haaren, Markzellen, Moosblättern usw. stoßen wir auf dieselben Erscheinungen und Fragen. Mit den Moos- und Markzellen hat Steinbrinck sich eingehend beschäftigt (1900, pag. 280; 1903, pag. 127). Bei den Haaren von *Verbascum* ist mit Hilfe der Schwefelsäureprobe leicht nachzuweisen, daß die Blasen in der ersten Zeit nach ihrer Bildung aus sehr verdünntem Gas, später aus Gas von Atmosphärendruck bestehen. Denn in dem Augenblick, wo die Membran einer eben „gesprungenen“ Haarzelle von der Säure an irgendeiner Stelle ganz aufgelöst ist, zieht die Blase, die das Lumen der Zelle vollständig erfüllte, sich mit einem plötzlichen Ruck auf ein vielmal kleineres Volumen zusammen; die Blasen in Haaren, die schon vor längerer Zeit ihr Wasser verloren haben, bleiben dagegen nach der Zerstörung der Zellwände fast unverkleinert. Sehr rasch läßt nach Steinbrinck (1900, pag. 280)

das Mark von Sambucus und Helianthus, wenn es im Vakuum getrocknet war, unter dem Druck der Atmosphäre Luft eindringen. Die Rolle die der Imbibitionszustand der Zellwände gegenüber dem Eindringen der Luft spielt, ist nach Steinbrincks Studien wechselnd; bald tritt Luft durch gequollene Membranen ebenso leicht wie durch trockene (1903, pag. 130), bald sind wassergetränkte Zellwände für Luft viel weniger durchlässig als trockene (1900, pag. 281).

Ein Satz Steinbrincks (1900, pag. 391) hat sich aber nicht bestätigen lassen, nämlich, „daß das Fortschreiten der Kontraktion (unter dem Zug des schwindenden Füllwassers) stets dann sistiert werde, wenn der wachsende Zug der Membranen auf die in den Poren befindlichen Wasserteilchen die Höhe derjenigen Druckdifferenz übersteigt, bei welcher man gelegentlich anderer experimenteller Untersuchungen eine reichliche Durchlässigkeit der betreffenden Zellhaut für Luft konstatiert hat“. Steinbrinck kannte die Größe der im Annulus usw. auftretenden Zugspannungen noch nicht. Er wußte nur, daß bei dem zartwandigen Sonnenblumenmark „der Atmosphärendruck genügt, um die bei der Schrumpfung stattfindende Kompression hervorzubringen“ (1900, pag. 88). Aber während eine höhere Druckdifferenz als 1 Atmosphäre für das Eindringen von Luft in eine luftleere Zelle nicht zur Verfügung steht, treten z. B. bei den Haaren von Verbascum, die einmal ihres Wassers beraubt sich mit Luft füllen, mächtige negative Drucke auf, bevor sie ihr Füllwasser loslassen. Die Luftdurchlässigkeit einer Membran ist noch viel weniger „ein Hindernis für ihre Schrumpfung“ als Steinbrinck meinte (1900, pag. 275). Denn diese Luftdurchlässigkeit beobachten wir mit Sicherheit erst dann, wenn die Zelle ihres Füllwassers beraubt ist.

III. A. Das Wiederstraftwerden trockener Moosblätter.

Ausgetrocknete Moose stellen nach Befeuchtung ihren vollen Turgor wieder her und nehmen die Lebenstätigkeit auf. Die physikalischen Vorgänge beim „Schwellen“ der Moose hat Steinbrinck (z. B. 1906, pag. 675) eingehend behandelt. Uns interessiert zunächst das Verhalten der Luftblasen. Wie schon oben (pag. 88) erwähnt, bleiben sie in großen Zellen, wie denen von Funaria, Mnium, Catharinea, oft viele Minuten lang erhalten. Sie liegen dann, allmählich kleiner werdend, im Zellinneren, einzeln oder zu mehreren, und über wie unter den Rändern der Blasen können nicht selten Chloroplasten beobachtet werden. In dem Augenblick, in dem die Blase nach punktförmiger Verkleine-

rung vollends verschwindet, sieht man an der Stelle, wo sie lag, kleine Körnchen des Zellinhaltes in wirbelnde Bewegung geraten, und nicht selten nehmen auch einzelne Chloroplasten durch ruckförmige Verschiebung an der Bewegung teil. Vor dem Verschwinden liegen die Blasen also zweifellos innerhalb des Plasmakörpers, während sie in der trockenen Zelle wahrscheinlich vorzugsweise zwischen Zellwand und Plasma vorkommen (s. oben pag. 88).

Bei den epiphytischen Lebermoosen (*Radula*, *Madotheca*, *Frullania*) verschwinden die Blasen in Wasser sehr rasch, und bei epiphytischen Laubmoosen (*Orthotrichum*, *Ulota*, *Anomodon*, *Leucodon*) so blitzschnell, daß man Mühe hat sie zu sehen, wenn man den trockenen Blättern gleich Wasser zusetzt. Dem Verschwinden geht auch hier eine Vergrößerung infolge der Entfaltung der quellenden Zellhaut voran, aber die Vergrößerung und das darauffolgende Einströmen von Wasser verlaufen hier außerordentlich rasch.

Eine Beziehung der Geschwindigkeit des Schwellens und der Blasenverdrängung zu den Lebensbedingungen ist unverkennbar. Epiphyten und Xerophyten (z. B. *Grimmia*) sind darauf eingerichtet die kleinsten Wassermengen, die ihnen ein günstiger Augenblick bietet, rasch auszunützen. Erdbewohnende Hygrophyten beeilen sich viel weniger mit der Schwellung, wenn sie befeuchtet werden; bei vorübergehender schwacher Benetzung verändern sie sich nur wenig.

Gleich nach vollendeter Quellung und nach Verdrängung der Blasen können die Zellen schon plasmolysiert werden, wie G. Schröder (pag. 44) für *Grimmia pulvinata* angibt und wie für *Funaria*, *Mnium*, *Catharinea* bestätigt werden kann. Bei *Mnium* (*affine* und *undulatum*) muß man übrigens aus dem Grund vorsichtig sein, weil manche Materialien das Austrocknen nicht vertragen und auch nach langsamer Schwellung in einer feuchten Kammer, auf nassem Fließpapier, sich abgestorben erweisen.

Beim Einlegen trockener Blätter in eine Lösung, die die turgeszenten Blätter plasmolysiert, müßten die Membranen sich entfalten und die Protoplasten kontrahiert bzw. schwach gequollen bleiben, wenn sie im trockenen Zustande sich der Lösung gegenüber ebenso verhielten wie im turgeszenten. Das ist aber nicht der Fall. In Lösungen von Kalisalpeter quollen die Protoplasten oft wie in Wasser und erwiesen sich nach der Quellung meist als abgestorben; wurden die trockenen Stämmchen aber zuerst in Wasser gebracht und nach Stunden oder auch nur Minuten in die Salpeterlösung, so trat Plasmolyse ein.

Diese Erscheinung verlangte genauere Analyse.

Versuche mit KNO_3 an *Mnium affine*.

FrISCHE Blätter. In $\frac{1}{2}$ GM kräftige Plasmolyse, die mehrere Stunden erhalten bleibt, ebenso in höheren Konzentrationen. Von $\frac{1}{3}$ GM nicht plasmolysiert.

FrISCHE Blätter in 1 GM. Nach 2 Tagen die Zellen nur noch teilweise schwach plasmolysiert, andere nicht mehr plasmolysiert aber lebend, viele abgestorben. Die noch lebenden werden von 2 GM NaCl stark plasmolysiert.

Ausgetrocknete, dann 1 Tag in Wasser gehaltene Blätter: in 1 GM starke Plasmolyse; nach 10 Stunden noch ebenso.

Ausgetrocknet, dann 1 Stunde in Wasser. Von 1 GM stark plasmolysiert.

Ausgetrocknet, dann 5 Minuten in Wasser, bis die Schwellung eben zur Hauptsache vollendet ist. In 1 GM Plasmolyse. Die Zellen gehen aber größtenteils nach kurzer Zeit zugrunde, und nach 8 Stunden sind fast keine lebenden, plasmolysierten Zellen mehr da.

Trockene Blätter in 1 GM. Meistens quellen die Protoplasten und gehen zugrunde, was vor allem an der Verfärbung der Chloroplasten zu erkennen ist. Einzelne Zellen bleiben unter Abhebung der Membran am Leben, doch ist die Plasmolyse viel schwächer als in Blättern, die in turgeszentem Zustand in die Lösung gebracht werden.

Trockene Blätter in $\frac{1}{2}$ GM: keine Plasmolyse. Darauf in 1 GM: vereinzelte Zellen plasmolysiert, die meisten abgestorben.

Versuche mit KNO_3 an *Catharinea undulata*.

FrISCHE Blätter:

1 GM plasmolysiert alle Zellen stark. Nach 15—24 Stunden ist die Plasmolyse weit zurückgegangen, die Zellen erscheinen eben noch plasmolysiert. Nach 2 Tagen sind nur noch vereinzelte Zellen schwach plasmolysiert. Manche Blätter sterben in der Lösung schon im Laufe eines Tages ab. Die Chloroplasten sind nach 1—2 Tagen vielfach auch in den noch turgeszenten Zellen geschädigt.

Wenn die Plasmolyse in 1 GM zurückgegangen ist (nach 2 Tagen), werden die Zellen durch 2 GM NaCl kräftig plasmolysiert.

Trockene, dann $\frac{1}{2}$ Stunde in Wasser gehaltene Blätter:

1 GM plasmolysiert rasch.

Trockene Blätter:

In 1 GM sind nach $\frac{1}{4}$ Stunde die meisten Zellen vollkommen gequollen, ohne Plasmolyse; in vielen Zellen ist der Protoplast eben

abgehoben. Nach 1 Stunde in vielen Blättern gar keine Plasmolyse, in anderen noch einzelne Zellen schwach plasmolysiert. Nach 15 Stunden keine Spur von Plasmolyse, die Chloroplasten sehr geschädigt. Die nicht plasmolysierten Zellen lassen sich mitunter noch nach 15 Stunden mit 2 GM NaCl plasmolysieren. Viele Zellen und Blätter sterben aber schon nach wenigen Stunden ab.

Versuche mit NaCl an Mniun.

Frische Blätter werden schon von $\frac{1}{3}$ GM leicht plasmolysiert. In $\frac{1}{2}$ GM kräftige Plasmolyse in wenigen Minuten. In 1 GM starke Plasmolyse, die nach 2 Tagen noch erhalten ist, wenn auch vermindert.

Trockene Blätter, $\frac{1}{4}$ Stunde in Wasser bis zur vollständigen Herstellung des Turgors. Von $\frac{1}{2}$ GM und 1 GM jetzt ebenso wie länger turgeszent gewesene plasmolysiert.

Trocken in $\frac{1}{2}$ GM: keine Plasmolyse nach dem Schwellen.

Trocken in 1 GM: nach wenigen Minuten viele Zellen deutlich plasmolysiert, die Membran beim Schwellen abgehoben. Nach 1 Tag keine Zelle mehr plasmolysiert, die meisten Zellen tot; die noch lebenden Zellen haben geschädigte Protoplasten, werden durch 2 GM NaCl plasmolysiert.

Trocken in 1,5 GM: nach dem Schwellen liegen die Protoplasten teilweise als eckige Klumpen innerhalb der abgehobenen Zellhaut; bei Wasserzugabe quellen die Plasmakörper, bis sie die Wände überall berühren.

Versuche mit NaCl an Catharinea.

Frische Blätter (meistens ganze Stämmchen verwendet): von $\frac{1}{2}$ GM NaCl kräftig plasmolysiert (Fig. 5a); nach 12 Stunden in $\frac{1}{2}$ GM ist die Plasmolyse größtenteils zurückgegangen; 1,5 GM plasmolysiert wieder stark.

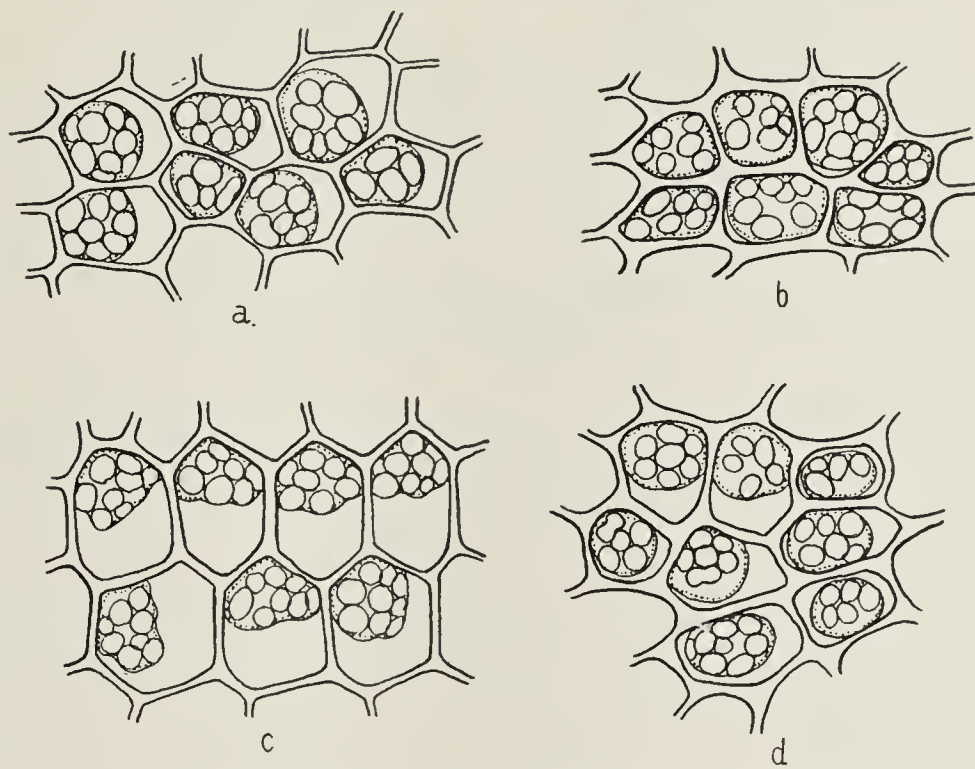


Fig. 5. Blätter von *Catharinea undulata* in NaCl-Lösungen. a frisch in $\frac{1}{2}$ GM; b trocken in $\frac{1}{2}$ GM; c frisch in 1,5 GM; d trocken in $\frac{1}{2}$ GM, dann in 1,5 GM.

In 1 GM ist nach 15 Stunden die Plasmolyse teilweise zurückgegangen, nach 1 Tag noch starke Plasmolyse, nach 2 Tagen ebenso.

In 2 GM (Fig. 6*d*) nach 1 Tag noch starke Plasmolyse.

Trockene Blätter werden $\frac{1}{4}$ Stunde in Wasser gelegt. Darauf tritt bei Übertragung in $\frac{1}{2}$ GM NaCl Plasmolyse ein, aber langsamer und schwächer als bei frischen Blättern. In 1 GM starke Plasmolyse.

Trockene Blätter:

In $\frac{1}{2}$ GM stellenweise schwache Plasmolyse nach der Schwellung (Fig. 5*b*), viel schwächer als bei frischen Blättern. Andere Zellen gar

nicht plasmolysiert. Von 1,5 GM NaCl jetzt stark plasmolysiert (Fig. 5*d*), doch viel weniger stark als bei Blättern, die frisch in 1,5 GM kommen (Fig. 5*c*).

In 1 GM. Die Zellwände heben sich von den zunächst wenig gequollenen, eckigen Plasmaklumpen ab, besonders deutlich in den Zellen der Lamellen (Fig. 6*b*). Nach 1 Stunde sind die Klumpen

abgerundet, die Zellen sehen plasmolysiert aus (Fig. 6*a*). Nach 15 Stunden keine Plasmolyse mehr, aber durch 2 GM jetzt wieder herbeizuführen (Fig. 6*c*).

In 1,5 GM. Die Zellwände heben sich von den wenig gequollenen Plasmaklumpen ab.

Versuche mit Rohrzucker.

Rohrzucker scheint langsam durch die Zellwände der Moosblätter zu dringen, besonders langsam durch die Außenwände. In 30%iger Lösung beginnt die Plasmolyse meistens an Wundstellen der Blätter von Mnium und schreitet sehr langsam nach innen vor.

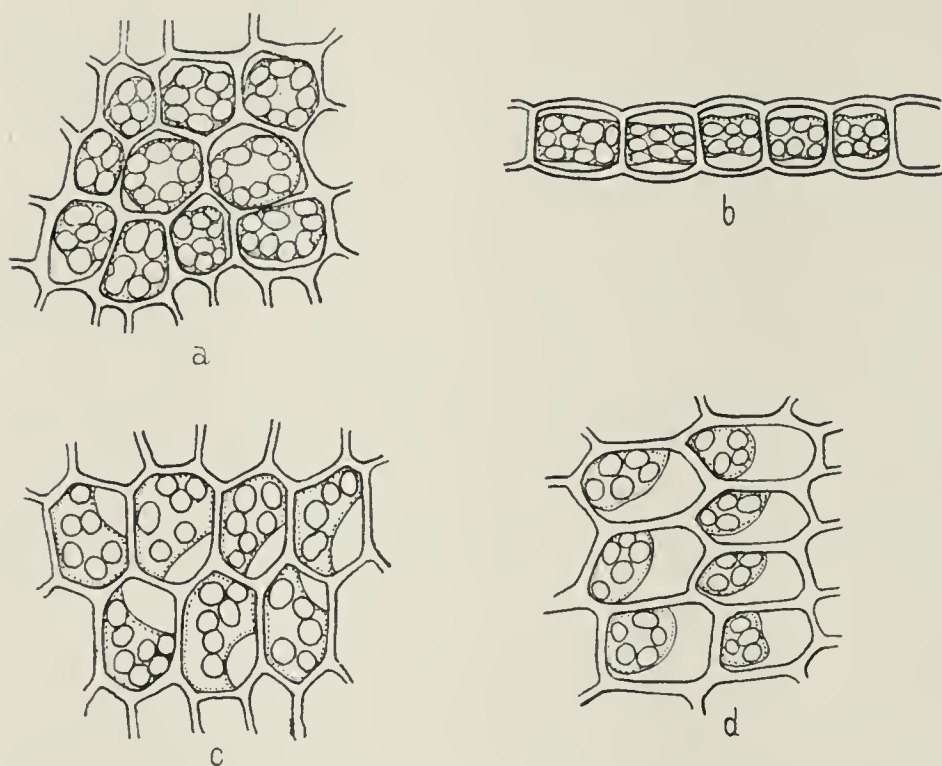


Fig. 6. Blätter von *Catharina undulata* in NaCl-Lösungen. *a* trocken in 1 GM; *b* ebenso, Lamelle von der Kante gesehen; *c* trocken in 1 GM, dann in 2 GM; *d* frisch in 2 GM.

Mnium.

Frische Blätter in 30 ‰. Nach einigen Stunden plasmolysiert. Nach 1 Tage in den meisten Zellen die Plasmolyse ganz zurückgegangen.

Trockene Blätter in 30 ‰. Zellen teilweise plasmolysiert.

Catharinea.

Frische Blätter in 30 ‰. Nach einigen Stunden deutlich plasmolysiert. Nach 1 Tag die meisten Zellen nicht mehr plasmolysiert. Diese Zellen lassen sich jetzt mit 1 GM NaCl plasmolysieren, aber ziemlich schwach; der osmotische Druck des Zellsafts ist also während des Aufenthalts in der Zuckerlösung gestiegen.

Ergebnis. Wenn turgeszente Moosblätter in eine plasmolysierende Lösung von KNO_3 , NaCl oder Rohrzucker gebracht werden, so geht die Plasmolyse im Laufe eines Tages weit zurück. Wahrscheinlich beruht der Rückgang auf einem Eindringen des Plasmolytikum, nicht auf aktiver Erhöhung des osmotischen Druckes im Zellsaft (Anatonose im Sinne von Rysselberghe), denn die Plasmolyse verringert sich in Salpeterlösung merklich rascher als in Kochsalzlösung.

Wenige Minuten nach der Wiederherstellung des Turgors durch Befeuchtung lassen sich trocken gewesene Blätter wieder plasmolysieren, und zwar von denselben Konzentrationen wie Blätter, die lange Zeit turgeszent gewesen sind.

Werden trockene Blätter in die Salzlösungen gebracht, so erfolgt in Lösungen, die mit dem Zellsaft der turgeszenten Zellen ungefähr isosmotisch sind ($\frac{1}{2}$ GM KNO_3 und NaCl), ein Quellen der Protoplasten fast wie in Wasser, vor allem in der Salpeterlösung. In der Kochsalzlösung erscheinen nach vollendeter Schwellung der Blätter einige Zellen schwach plasmolysiert. Vielfach sterben die Zellen während des Schwellens der Blätter ab. Die noch lebenden Zellen lassen sich durch stärkere Salzlösungen plasmolysieren, aber die Plasmolyse fällt beträchtlich schwächer aus als bei turgeszenten Blättern in derselben Salzkonzentration.

Bei der Überführung trockener Blätter in Lösungen mit 1 bis 1,5 GM Salz im Liter liegen die Protoplasten nach der Entfaltung der Zellwände meistens deutlich kontrahiert im Zellinneren, soweit sie noch leben. Die Quellung schreitet aber langsam weiter fort, und nach

einigen Stunden ist die Plasmolyse viel schwächer, als wenn turgeszente Blätter dieselbe Zeit in derselben Lösung liegen. Durch Anwendung konzentrierterer Lösungen läßt sich die Plasmolyse wieder verstärken.

Im trocknen Zustand ist also die Permeabilität des Plasma für Salze gegenüber der im wassergesättigten beträchtlich erhöht. Das Salz wird vom trocknen Plasma, wenn dieses in einer Salzlösung quillt, zunächst aufgenommen, und dabei kommt es häufig zu schwerer Schädigung der Protoplasten. Ziemlich rasch stellt sich aber ein gewisser Grad von Impermeabilität her, so daß bei hohen Salzkonzentrationen die Erscheinung der Plasmolyse sich darbietet, wenn die Zellwände sich infolge der Quellung entfaltet haben. Die Konzentration, bei der eben Plasmolyse wahrnehmbar wird, liegt für trockne Blätter höher als für turgeszente, und bei beträchtlichen Konzentrationen ist der Grad der Plasmolyse bei trocknen Blättern niedriger als bei frischen. In einer schwachen Lösung gequollene, wenig kontrahierte Protoplasten können durch eine stärkere Lösung zu stärkerer Kontraktion gebracht werden; bei gleicher Konzentration der plasmolysierenden Lösung ist die Plasmolyse aber schwächer, wenn das Blatt vorher in einer Lösung erst aus dem trocknen Zustand in den gequollenen übergeführt worden ist, als wenn es vorher längere Zeit turgeszent in Luft oder in Wasser gelegen hat. Läßt man trockne Blätter in Wasser schwellen, so ist nach wenigen Minuten die normale Semipermeabilität hergestellt.

Werden trockne Blätter, z. B. von *Catharinea*, in eine Lösung gebracht, so verschwinden die Blasen allgemein langsamer, oft viel langsamer als in Wasser. Lagen die Blasen zwischen Zellwand und Plasmakörper, so könnte die Verdrängung der Blasen vor allem in Zuckerlösung langsamer erfolgen als in Wasser; denn der sehr langsame Verlauf der Plasmolyse frischer Blätter zeigt, daß die Zellwände für Zucker recht schwer permeabel sind. Aber auch in Lösungen von KNO_3 oder NaCl bleiben die Blasen oft sehr lange erhalten. Nach dem Verschwinden einer Blase (z. B. bei *Catharinea* in 1 GM NaCl) zeigt der Protoplast an der betreffenden Stelle eine Aushöhlung von der entsprechenden Größe, meist etwa halbkugelig, aber manchmal auch tief nach innen reichend, fast kegelförmig. Die Aushöhlung scheint unmittelbar an die Zellhaut anzugrenzen, nicht von Plasma außen überzogen zu sein. Aber daß die Blasen vorher rings von Plasma umschlossen sind, ist kaum zu bezweifeln. Es wäre sonst nicht zu verstehen, warum die Salzlösung sich so außerordentlich langsam an die Stelle der Blase setzt. Das Erhaltenbleiben von Blasen dürfte also darauf hinweisen, daß der Protoplast für den verwendeten Stoff (in

unserem Fall NaCl) schon recht schwer durchlässig ist, das endliche Verschwinden der Blasen wäre ein Zeichen für das Permeieren des Salzes, wenn man nachweisen könnte, daß bis zuletzt eine Plasmahaut über der Blase liegt.

Daß dem ausgetrockneten Plasma die Eigenschaft der Semipermeabilität abgeht, hat Atkins für die Samen von *Phaseolus vulgaris* und *Lathyrus odoratus* nachgewiesen. Diese Samen nehmen im trocknen Zustand z. B. $\frac{1}{10}$ -normale Kochsalzlösung ohne Veränderung der Konzentration auf, während in Wasser gekeimte Samen aus der Lösung mehr Wasser als Salz sich aneignen. Aus dem Erfolg des Versuchs hat Atkins geschlossen, daß die genannten Samen nicht wie viele andere¹⁾ in der Samenhülle eine tote semipermeable Schicht besitzen und H. Schroeder hat das bei einer genaueren Prüfung bestätigt. Das Plasma lufttrockener Samen ist also, vor der Quellung, gegenüber gelösten Stoffen wehrlos, es gewinnt die Fähigkeit, gegen von außen mit dem Wasser herantretende Stoffe sich durch Semipermeabilität zu schützen, erst mit der Quellung. Aus diesem Grunde ist die Ausbildung semipermeabler Schichten in der toten Samenhülle als höchst zweckmäßig zu betrachten. Hinter der für Wasser wohl durchlässigen Schutzwand kann der Embryo ungestört quellen und sich auf die Begegnung mit den gelösten Stoffen in seiner Umgebung vorbereiten.

III. B. Einfluß der Wassertemperatur auf das Turgeszentwerden welker, abgeschnittener Organe.

Die Literatur enthält einige wenige Angaben, die darauf hinzuweisen scheinen, daß das Straffwerden welker Objekte durch höhere Wassertemperaturen begünstigt wird. De Vries (1873, pag. 296) schnitt Sprosse von *Helianthus* und Zweige von *Sambucus* in Luft ab und sah sie in kaltem Wasser welken; nach der Übertragung in Wasser von 35° erholten sie sich. Weil aber Kontrollen fehlen, ist nicht zu entscheiden, ob die Sprosse nicht auch in kaltem Wasser frisch geworden wären. Weber (1885, pag. 347) sah Sprosse, deren Schnittfläche verkohlt worden war, in Wasser von 19° welken, bei Übertragung in Wasser von 40° frisch werden. Bei den Versuchen 2 und 3 (pag. 347, mit *Sambucus nigra* und *Corylus avellana*) erfolgt aber das Straffwerden um 9 Uhr abends, es kann also durch die Herabsetzung der Transpiration bedingt sein. Beim vierten Versuch (pag. 348, mit *Sambucus nigra*) gelingt

1) Vgl. Shull; hier auch die frühere Literatur.

die Wiederherstellung des Turgors allerdings kurz nach Mittag. Doch ist auch hier wegen des Fehlens eines Kontrollversuchs ein sicheres Urteil nicht möglich.

In eigenen Versuchen wurde die Geschwindigkeit des Wiederstraffwerdens an Sprossen beobachtet, die einige Stunden lang ohne Wasserzufuhr ausgelegt und dann, gewöhnlich in einem Zimmer von etwa 18° C, in Wasser von verschiedener Temperatur eingestellt wurden. „Kaltes“ Wasser ist solches von 15—17°, „warmes“ solches von 35—40°, „heißes“ solches von 80° oder darüber. Beim Einstellen in Wasser wurde die Schnittfläche der Sprosse teils nicht erneuert, teils wurde ein 3—5 cm langes Stück der Achse unter Wasser abgeschnitten.

Versuche.

Sinapis arvensis. Drei Versuche mit je 5—9 blühenden Stengeln in jeder Gruppe. Nach Erneuerung der Schnittfläche ist kein Unterschied zwischen kaltem und warmem Wasser. Ohne Kürzung der Stengel erholen sich die Blätter in einem Versuch im warmen Wasser deutlich rascher als im kalten, in den zwei anderen Versuchen ist der Unterschied schwächer, doch auch vorhanden.

Hypericum perforatum. Vier Versuche mit je fünf Stengeln in jeder Gruppe. Schnittfläche immer erneuert. Kein Unterschied zwischen warmem und kaltem Wasser.

Melandrium album. Ein Versuch mit gekürzten Stengeln. Die Sprosse werden, nach Erneuerung der Schnittfläche, im warmen und im heißen Wasser viel rascher straff als im kalten.

Ligustrum vulgare. Diesjährige Triebe im Mai. Drei Versuche mit je 4—5 Zweigen in jeder Gruppe. Schnittflächen erneuert. Zweimal wird der Turgor im warmen Wasser etwas rascher hergestellt als im kalten, einmal ist kein Unterschied zu finden.

Syringa vulgaris. Diesjährige Triebe im Mai, 30—40 cm lang. Je sechs Zweige gleich vorbehandelt, dann je drei in kaltes und je drei in warmes Wasser gestellt.

a) Schnittfläche erneuert. 1. Die Zweige waren 4^h lang ohne ohne Wasser ausgelegt; 1^h nach dem Einstellen in Wasser sind die im warmen Wasser ganz frisch, die im kalten weniger. 2. 5^h lang ausgelegt; nach 1/2^h alle gleich frisch. 3. 7 1/2^h lang ausgelegt; nach 1^h kein Unterschied, alle nicht ganz straff. 4. Über Nacht ausgelegt; nach 1/2^h alle gleich frisch. 5. 24^h lang ausgelegt; in warmem Wasser werden die Zweige bald frisch, die in kaltem nicht.

b) Schnittfläche nicht erneuert. 1. 5^h lang ausgelegt. Nach 5^h noch nicht erholt, ohne Unterschied. 2. Über Nacht ausgelegt; nach 5^h nicht erholt, ohne Unterschied. 3. 24^h lang ausgelegt; nach einigen Stunden nicht erholt, ohne Unterschied.

Sambucus nigra. Je vier Zweige in jeder Gruppe, diesjährige Sprosse im Mai.

a) Schnitt erneuert. 1. 7^h ausgelegt; nach 2^h im warmen Wasser die meisten Blätter straff, im kalten erst wenige. 2. Wenige Stunden lang ausgelegt; im warmen Wasser beginnen zwei Zweige schon nach $\frac{1}{4}$ ^h straff zu werden, nach $\frac{3}{4}$ ^h sind im warmen Wasser drei Zweige ziemlich erholt, im kalten einer. 3. Wenige Stunden ausgelegt; nach $\frac{1}{2}$ ^h sind im warmen Wasser zwei Zweige halbfrisch, im kalten einer; nach 1^h ist im warmen Wasser ein Zweig fast ganz erholt, die anderen weniger, die im kalten sind alle noch zurück.

b) Schnittfläche nicht erneuert. 1. Im warmen Wasser werden einzelne Zweige frisch, im kalten bleiben alle welk. 2. Im kalten wie im warmen Wasser werden die Zweige sehr spät straff.

Die meisten Versuche, mit mehreren hundert Stengeln, wurden an etwa 3 Wochen alten Keimpflanzen von *Vicia faba* ausgeführt. Die Ergebnisse waren wieder nicht sehr einheitlich, doch können folgende Erfahrungen als gesichert gelten. Werden die Stengel nach mehrstündigem Welken ohne Erneuerung der Schnittfläche in Wasser gestellt, so erholen sie sich in warmem Wasser meist merklich rascher als in kaltem, in heißem (etwa 80° warmem) Wasser etwas langsamer als in mäßig warmem (40°), aber doch noch rascher als in kaltem (17°). Der Beginn des Wiederstraffwerdens ist in günstigen Fällen nach 15' deutlich, vollkommene Turgeszenz wird in warmem Wasser etwa in 1^h erreicht.

Wird von den gewelkten Stengeln beim Einstellen in Wasser ein etliche Zentimeter langes Stück unten abgeschnitten, also die Schnittfläche erneuert, so ist zwischen der Wirkung warmen und kalten Wassers meist kein deutlicher Unterschied zu finden; die Stengel sind mitunter nach 15—30' wieder vollkommen straff. Längere Zeit dagegen braucht die Erholung in heißem Wasser.

Auch die Temperatur des Raumes, in dem den gewelkten Stengeln nach Erneuerung der Schnittfläche Wasser dargeboten wird, hat keinen deutlichen Einfluß. Es wurden z. B. 40 Stengel im Zimmer mehrere Stunden lang dem Welken überlassen, dann wurden 10 Stück auf $\frac{1}{2}$ ^h in einen Raum von 15°, die andere Hälfte in einen Raum von 35° gebracht. Darauf wurden unter Erneuerung der Schnittfläche in

jedem Raum je 10 Stengel in Wasser von 15° und ebensoviel in Wasser von 40° eingestellt. Von allen vier Gruppen waren nach 5' einige Stengel deutlich straffer geworden und nach 10' waren einige ganz turgeszent. Von den im warmen Raum in warmes Wasser eingestellten Stengeln waren nur zwei den anderen etwas voraus. Bei einem anderen ganz ähnlichen Versuche war nicht einmal dieser geringe Unterschied zu finden; die Wiederherstellung des Turgors brauchte etwa 15'.

Wird an den Stengeln, bevor sie zum Welken ausgelegt werden, das unterste, etwa 10 cm lange Stück durch heißes Wasser getötet, so wirken warmes und kaltes Wasser gleich, einerlei ob die Schnittfläche erneuert ist oder nicht. Im Vergleich mit nicht abgetöteten Stengeln verläuft das Wiederstraffwerden bei den abgetöteten etwas langsamer. Ohne Erneuerung der Schnittfläche braucht das Turgeszentwerden auch bei den unten abgetöteten Stengeln mehr Zeit als wenn die Schnittfläche erneuert wird.

Ergebnis. Eine günstige Wirkung des warmen Wassers ist vielfach unverkennbar vorhanden. Die Bedingungen, unter denen warmes Wasser das Turgeszentwerden beschleunigt, lassen sich aber noch nicht genau angeben. In den zahlreichen Versuchen mit *Vicia faba* ist die Förderung durch warmes Wasser hauptsächlich dann beobachtet worden, wenn die Stengel ohne Erneuerung der Schnittfläche in Wasser eingestellt wurden; nach Abschneiden eines Stengelstückes wurden in warmem wie in kaltem Wasser die Blätter so rasch straff, daß ein Unterschied sich nicht zu erkennen gab. *Sinapis* verhielt sich ebenso, *Sambucus* und *Syringa* dagegen eher umgekehrt, und auch bei *Melandrium* erfolgt das Straffwerden trotz Erneuerung der Schnittfläche in warmem Wasser deutlich rascher als in kaltem. Diese wechselnden Befunde sind wohl so zu deuten: Bei mäßiger Luftverstopfung der Schnittfläche wirkt warmes Wasser günstiger als kaltes. Je nach dem Grad des Welkseins und der Beschaffenheit der Gefäßelemente war dieser kritische Grad der Verstopfung gegeben entweder an der primären, der Luft ausgesetzten Schnittfläche, oder aber erst nach Abschneiden eines Stengelstückes. Wird durch Abschneiden eines Achsenstückes die Luftverstopfung ganz oder zu einem großen Teil beseitigt, so ist die Wasseraufnahme sehr erleichtert und eine Förderung durch höhere Temperatur macht sich nicht bemerkbar. Ist umgekehrt das Aufnahmevermögen der Schnittfläche durch den Aufenthalt an der Luft sehr weit vermindert, so braucht das Turgeszentwerden, wenn es überhaupt noch erreicht wird, sehr lange

Zeit, und eine Beschleunigung durch höhere Wassertemperatur ist bei den individuellen Unterschieden wieder nicht erkennbar.

Daß ein Unterschied zwischen warmem und kaltem Wasser fehlt, wenn das Ende abgetötet ist, kann mit der Ausschaltung der Tätigkeit lebender Zellen zusammenhängen, es kann aber auch durch irgendwelche Veränderungen der physikalischen Zustände bedingt sein. Daß gewisse Veränderungen durch das Brühen hervorgerufen werden, wird durch folgenden Versuch angezeigt. Gewelkte Blütenschäfte von *Primula officinalis* wurden in Eosinlösung von 17°, 40° und 80° eingestellt. Bei den beiden niedrigeren Temperaturen erschien der Farbstoff sehr bald in den Kelchblättern der Blüten; aus der heißen Lösung stieg das Wasser wohl auch rasch auf, denn die Stengel wurden straff, aber der Farbstoff wurde in den unteren Stengelteilen zurückgehalten, er erreichte die Blüten nicht.

Daß das Einstellen in heißes, manchmal kochendes Wasser weniger günstig wirkt als die Verwendung von warmem Wasser, rührt vielleicht von denselben Veränderungen her. Auch die Ausdehnung der Luftblasen in den Gefäßen kann der Aufnahme und Leitung des Wassers nicht förderlich sein. Austreibung von Luft aus der Schnittfläche, wie sie mitunter beobachtet wird, müßte allerdings die Wasseraufnahme begünstigen, wenn nachträglich die ausgedehnte Luft sich bei Abkühlung wieder zusammenzieht.

Falls die Gewebe in ihrer Gesamtheit durch die Temperatur des gebotenen Wassers beeinflußt würden, wäre der geringe Ausschlag nicht verständlich. Denn wir wissen, daß die Quellung der Membranen, die Filtration des Wassers durch die Gefäße und die Aufnahme von Wasser in die Vakuole lebender Parenchymzellen durch Steigerung der Temperatur beträchtlich beschleunigt wird. Über die Geschwindigkeit der Quellung wurden ein paar Versuche an Stämmchen von *Polypodium formosum* gemacht. Trockne Stämmchen wurden in Wasser von 15° und solches von 40° ganz untergetaucht; im warmen Wasser entfalteten sich die gekräuselten Blätter fast augenblicklich, im kalten dauerte es 1—2 Minuten, bis die Blätter straff erschienen. Ewart (1905, pag. 68) findet die Filtrationsgeschwindigkeit des Wassers im Holz bei 25° doppelt so groß wie bei 0°, bei 30° doppelt so groß wie bei 3°; zwischen Wasser von 15° und solchem von 40° muß also auch ein beträchtlicher Viskositätsunterschied vorhanden sein. Nach van Rysselberghe (pag. 245) nimmt die Permeabilität des Plasma für Wasser mit der Temperatur zu, und zwar ist das Verhältnis für die Temperaturen 16° und 30° wie 6:8. Eigene Versuche, in denen welke Blätter und krautige Internodien von *Sambucus nigra* ganz in Wasser

untergetaucht wurden, zeigten tatsächlich einen beträchtlichen Einfluß der Wassertemperatur; in Wasser von 35 ° war der Turgor deutlich früher hergestellt als in solchem von 17 °.

Wenn der ganze Raum, in dem die welken Sprosse in Wasser eingestellt werden, die Temperatur des Wassers hat, sollte die Wasseraufnahme auch bei erneuerter Schnittfläche durch höhere Temperatur deutlich gefördert sein; es werden ja die Gewebe, durch die das Wasser wandert, im warmen Raum höher temperiert sein als im kalten. Das Wiederstraftwerden hängt aber von dem Überschuß der Wasseraufnahme gegenüber der Transpiration ab, und weil in dem warmen, trocknen Zimmer von 35 ° die Verdunstung jedenfalls viel stärker war als in dem 15 ° warmen Zimmer, ist es zu verstehen, daß ein Unterschied in der Geschwindigkeit des Turgeszentwerdens nicht zu finden war. Versuche, in denen die Transpiration ganz unterdrückt werden sollte, sind nicht zur Ausführung gekommen.

Befinden sich die Pflanzen, denen Wasser von verschiedener Temperatur geboten wird, im selben Raume von etwa 18 °, wie es gewöhnlich der Fall war, so hat die Wassertemperatur sehr geringen Einfluß auf die Temperatur der Gewebe.

Die untergetauchten Teile müssen natürlich die Temperatur des umgebenden Wassers annehmen. Aber daß die Temperatursteigerung bei Darbietung warmen Wassers sich nur auf kurze Strecken fühlbar machen kann, ist schon aus dem Erfolg der vielfach angestellten Versuche zu entnehmen, in denen ein Stengelstück durch Hitze getötet wird. Was dabei abstirbt, ist immer nur das unmittelbar behandelte, gebrühte Stück. Entferntere Stengelteile und Blätter leiden nicht, sie werden also sicher nicht hoch erwärmt.

Im Parenchym würde allerdings eine geringe Temperaturerhöhung ausreichen, um das Straftwerden zu beschleunigen. Daß in den Blattspreiten die Temperatur nicht wesentlich verschieden ist, einerlei ob das dem Stengel dargebotene Wasser Zimmertemperatur hat oder auf 40 ° gebracht ist, konnte mit gewöhnlichen Thermometern, um deren Kugel die Blätter gewickelt wurden, ermittelt werden. Andere genauere Messungen wurden mit Thermoelementen (Kombination Eisen-Konstantan) ausgeführt. Die dünnen, mit Firnis überzogenen Nadeln wurden an verschiedenen Stellen in Stengel und Blätter eingebohrt und so wurde festgestellt, daß der Temperaturabfall im Pflanzenkörper über der Oberfläche warmen und selbst heißen Wassers sehr rasch erfolgt. Die Wärmeleitung in den Geweben ist von unten, vom Wasser her, eben sehr gering und die dünnen Fäden erwärmten Wassers, die in den

Gefäßen aufsteigen, verlieren ihre Wärme rasch an die massigen Gewebe der Umgebung, ohne daß deren Temperatur merklich beeinflußt werden könnte. In den Blättern vollends verbraucht der Transpirationsvorgang solche Mengen Wärme, daß hier eine Temperaturerhöhung durch das etwa noch erwärmt ankommende Gefäßwasser erst recht nicht herbeigeführt werden kann.

Die Wirkung warmen Wassers muß sich also zur Hauptsache auf die untergetauchten Teile beschränken. Ist hier der Filtrationswiderstand an und für sich gering, wie an frischen, unter Wasser angebrachten Schnittflächen nach Entfernung eines längeren Achsenstückes, dann fällt die Erleichterung der Filtration auf der kurzen Strecke im Verhältnis zu den Gesamtwiderständen sehr geringfügig aus, und die Wasseraufnahme ist durch die Erhöhung der Wassertemperatur praktisch nicht gefördert. Von der Erleichterung der Wasseraufnahme durch Kürzung der Sproßachse hängt jedenfalls viel ab, und aus der ungleichen Beschaffenheit der neuen Schnittflächen erklärt sich der unterschiedliche Ausfall der Versuche. Sind aber in der Nähe der Schnittfläche beträchtliche lokale Widerstände vorhanden, wie nach längerer Berührung des Schnittes mit der Luft, oder nach Abschneiden eines kurzen Stückes von dem wasserarmen Achsenende, dann ist mit der Herabsetzung dieser ausschlaggebenden Widerstände die Wasseraufnahme beträchtlich erleichtert. Wenn bei langem Liegen an der Luft die Schnittfläche sehr schlecht geworden ist, so daß das Wasser auf längere Strecken keinen anderen Weg mehr findet als Gefäßwände, dann kann freilich auch bei einer beträchtlichen Erleichterung der Filtration das Wasser durch diese Hindernisse nicht mit einer Geschwindigkeit befördert werden, die den Blättern ermöglicht, trotz ausgiebiger Transpiration den Turgor wieder herzustellen.

IV. Folgerungen für die Theorie der Wasserbewegung.

Einer der Haupteinwände, die gegen die Kohäsionstheorie von jeher erhoben worden sind, betrifft die experimentell nachgewiesene Durchlässigkeit der Gefäßwände für Luft (z. B. Strasburger, pag. 717; Claußen). Steinbrinck z. B. (1900, pag. 392) meint, in den Gefäßen hoher Bäume müßten Luftblasen auftreten, weil die Gefäßwände schon bei einem Druckunterschied von weniger als 1 Atmosphäre Luft permeieren lassen und nach seiner Ansicht die Spannung, die in einer Zellwand auftreten kann, bei diesem Wert ihre Grenze findet (vgl. das Zitat oben pag. 106). Die Untersuchungen am Farnannulus und an Haaren haben aber die Erfahrung gebracht, daß einseitig an Luft grenzende

Wände wassererfüllter Zellen Zugspannungen von über 200 Atmosphären aushalten können, ohne Luft eindringen zu lassen, auch wenn dieselben Wände, sobald sie auf beiden Seiten von Gas bzw. Dampf umspült sind, der Luft den Durchtritt nicht mehr verwehren. An Gefäßzellen ist das noch nicht mit derselben Schärfe geprüft. Aber von den Tracheiden im Blatt von *Alliaria* ist mit aller Sicherheit anzunehmen, daß sie in Berührung mit welchem Parenchym negativ gespanntes Wasser enthalten, und trotzdem lassen sie keine Luft eindringen, wenn anstoßende, durch eine dünne Wand getrennte Gefäßelemente Luft von Atmosphärendruck enthalten. Die von Renner (1914, pag. 553) ausgesprochene Vermutung, „daß ein wassergefülltes Gefäß sich gegenüber dem Eindringen von Luft ganz anders verhält als ein mit Luft oder Wasserdampf gefülltes“, hat sich also bestätigt.

Höhere Werte, als der osmotische Druck in gewelktem Parenchym beträgt, braucht die Kohäsion des Wassers in den Gefäßen nicht zu erreichen, wenn auch im Zustand der Wassernot zusammenhängende Wasserfäden erhalten bleiben sollen. Diese osmotischen Drucke, die gewöhnlich etwa 20 Atmosphären, sehr selten bis 100 Atmosphären betragen, sind gering gegenüber den Zugspannungen, die im Farnannulus und in den Haaren von *Verbascum* gemessen sind (200—300 Atmosphären). Die Kohäsion des Wassers in einer Zelle ist eine Funktion der Zellwand, das geht aus unseren Studien mit aller Sicherheit hervor, und es ist nicht einzusehen, warum in den Leitbahnen solche Wände, die hohe Zugspannungen zu erzeugen befähigt sind, fehlen sollen; diese Eigenschaft muß hier ja viel wichtiger sein als z. B. in Haaren, die von vornherein fürs Austrocknen bestimmt sind. In den Tracheiden der Blattnerven haben wir tatsächlich solche Gefäßzellen kennen gelernt, und daß Gefäßelemente von ähnlichen Eigenschaften überall in den Leitbahnen vorkommen, läßt sich aus dem Leitfähigbleiben der Bahnen in stark gewelkten Stengeln mit Sicherheit erschließen. Daneben, vielleicht sogar vorwiegend, finden wir aber in den Leitbahnen Elemente, die schon bei geringer Beanspruchung Blasen im Füllwasser auftreten lassen, und das hat seinen guten Grund. Die Gefäße sind ja nicht bloß leitende, sondern auch speichernde Elemente, und Speicher müssen entleert werden können. Eine Tracheide, die einen Kohäsionszug von mehreren hundert Atmosphären auftreten zu lassen vermag (falls es überhaupt solche gibt), ist sehr dienlich in Sachen der Wasserleitung, aber ein großes weites Gefäß von derselben Eigenschaft würde sich bei der stärksten Beanspruchung von seiten der Blätter nur um ein Weniges zusammenziehen und im übrigen den größten Teil seines

Wasservorrates ungenützt für sich behalten. Die lang vermutete Arbeitsteilung zwischen weiten Gefäßen einerseits und engen Gefäßen und Tracheiden andererseits dürfte also ihre physikalische Grundlage in der verschiedenen Höhe haben, die die Kohäsion des Wassers in ihnen erreicht. Einen Typus mit sehr niedriger Kohäsion haben wir wenigstens einmal in den Speichertracheiden kennen gelernt. Wo eine Differenzierung im Morphologischen fehlt, wie im Koniferenholz, muß sie eben allein auf physiologischem oder physikalischem Gebiet liegen. Wenn es Ursprung (1913, pag. 407) als unmöglich hinstellt, daß die Kohäsion des Wassers in einer Tracheide höher ist als in einer anderen, benachbarten, so ist im Gegenteil zu betonen, daß solche Unterschiede vom Standpunkt der Kohäsionstheorie aus nötig erscheinen, wenn anders der Holzkörper als Leitungsbahn und zugleich als Wasserspeicher Dienste tun soll. Um nicht einseitig zu sein, wollen wir auch auf die Möglichkeit hinweisen, daß die lebenden Zellen bei der Veränderung der Membranbeschaffenheit oder anderer für die Kohäsion maßgebender Faktoren in Tätigkeit treten könnten. Eine ausgesprochen vitale Funktion der Markstrahlzellen wäre es z. B., wenn sie aus den Interzellularen herbeigeschaffte Gase aktiv in solche Gefäße sezernieren würden, aus denen das Wasser sollte herausgezogen werden können. Das Problem hat sich ja jetzt gegen früher weit verschoben: die Frage, wie es möglich ist, daß bei einem Zug von nur einigen Atmosphären eine ringsum geschlossene, tote Zelle ihre Wasserfüllung hergibt, ist jetzt fast dringender geworden als die früher allein gestellte Gegenfrage, wie es möglich sei, daß eine Zelle unter solchen Bedingungen ihr Wasser behält.

Lebende Zellen erhalten sich auch bei sehr weit gehendem Wasserverlust in einem Zustand, der ihnen das Vermögen Wasser auf osmotischem Weg anzusaugen verbürgt. Dazu ist ja nur nötig, daß in ihnen keine Gasblasen auftreten. Der osmotischen Energie des Zellsaftes können auch in lebenden Zellen Kohäsionsspannungen bei der Wasserbeschaffung zu Hilfe kommen; das ist wohl vor allem in derbwandigen Epidermiszellen und Haaren der Fall.

Wenn an Sprossen, die entweder abgeschnitten in Wasser stehen oder mit einer ausreichend mit Wasser versorgten Wurzel in Verbindung sind, die Blätter welk werden, dann sind irgendwo hohe Filtrationswiderstände vorhanden. Das gilt vor allem für abgetötete Stengelstücke. Die früher von verschiedenen Autoren vorgenommenen Bestimmungen der Filtrationswiderstände sind zu unrichtiger Zeit, nämlich gleich nach dem Abtöten, ausgeführt worden. Für die allein maßgebende

Zeit, nämlich für den Beginn des Welkens, haben unsere Versuche beträchtliche Filtrationswiderstände ergeben. Diese Widerstände sind bei der Herbeiführung des Welkens mindestens mit beteiligt. Ob die Ausschaltung der Tätigkeit lebender Zellen bei dem Erfolg der Abtötung ebenfalls eine Rolle spielt, kann erst bei sehr genauer Kenntnis der quantitativen Verhältnisse entschieden werden. — Wichtig ist die noch ausstehende Aufklärung der Fälle, in denen Welken der Blätter nach Abkühlung eines Achsenstückes eintritt (Ursprung).

V. Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

Plasmolyse tritt beim Welken lebender Parenchymzellen nur in nächster Nähe von Wunden auf, wo der ausgeflossene, sich konzentrierende Zellsaft den unverletzt gebliebenen Zellen Wasser entzieht. Sonst folgt überall die Zellhaut dem Zug des schwindenden Zellinhaltes. Mit dem lebenden Zustand des Plasma hat die Schrumpfung der Zellwände nichts zu tun, sie tritt auch an toten Zellen ein. Die Kohäsionsspannungen beim Welken sind in gewöhnlichem Parenchym infolge der Nachgiebigkeit der Membran gering; auch die derbwandigen Zellen der Blätter von *Catharinea undulata* werden durch einen Kohäsionszug von 20 Atmosphären schon stark deformiert. Bei den Epidermisblasen von *Rochea falcata* genügen die bei starkem Wasserverlust auftretenden Spannungen die spröde Cuticula zu sprengen und abzuheben.

Bei vollständigem Austrocknen erscheinen in derbwandigen Parenchymzellen kleine gasgefüllte Räume, so in Moosblättern ganz allgemein. Das Auftreten von Gasblasen führt aber nicht zu einer Entfaltung der zerknitterten Zellhaut. Dünnhäutige Parenchymzellen werden ohne Bildung von Gasblasen zu ganz kompakten Massen zusammengedrückt.

Die Geschwindigkeit, mit der trockne Moosblätter bei Befeuchtung schwellen und die Gasblasen aus den lebenden Zellen verschwinden lassen, zeigt Beziehung zu den Lebensbedingungen. Bei Epiphyten und Xerophyten erreichen die Zellen den turgeszenten Zustand viel rascher als bei Hygrophyten.

Wenn tote, auf Entleerung eingerichtete Zellen ihr Füllwasser verlieren, treten allgemein Kohäsionsspannungen auf, bevor sich Gasblasen bilden. Diese Spannungen sind von sehr verschiedener Größe, also jedenfalls von der Wandbeschaffenheit abhängig. Ob es sich dabei um Adhäsion handelt, ist noch nicht klar. Negative Drucke von derselben Höhe wie beim Annulus der Farnsporangien (300 Atmosphären und darüber) sind bei keinem anderen Objekt gefunden worden. In

den Sternhaaren von *Verbascum thapsiforme* wurden aber doch Spannungen von 250 Atmosphären gefunden, in den Wollhaaren von *Lychnis coronaria* dagegen solche von weniger als 20 Atmosphären. Der Aufhebung der Kohäsion geht in solchen Haarzellen eine beträchtliche Deformation voran, die zuletzt mit einer ruckförmigen Bewegung ausgeglichen wird, ähnlich wie beim Farnsporangium. Niedrig (unter 20 Atmosphären) ist die Kohäsion auch in rings geschlossenen Zellen des Velamen der Orchideenluftwurzeln und in Stengelmark, das ja innerhalb lebender Gewebe seines Wassers beraubt wird; im Mark von *Sambucus* wurde die Kohäsion zu weniger als 10 Atmosphären bestimmt.

Direkte Bestimmung der negativen Drucke wie in den genannten Fällen (durch Vergleichung der Dampftension) sind bei Gefäßen noch nicht ausgeführt, doch erlaubt der Turgeszenzzustand des an wassergefüllte Gefäße grenzenden Parenchyms einen Schluß auf die Druckverhältnisse in den toten Elementen. In den Blättern von *Alliaria officinalis* lassen die Gefäße sich unmittelbar beobachten. Sie sind auch an sehr welken Blättern wassergefüllt, und unter diesen Umständen muß der negative Druck des Gefäßwassers gleich dem osmotischen Druck des Mesophylls sein. Luft von Atmosphärendruck, die durch Wunden in geöffnete Gefäße eingedrungen ist, vermag durch Querswände nicht in andere, wassergefüllte, unter negativem Druck stehende Gefäße überzugehen.

Speichertracheiden (z. B. von *Nepenthes*) entleeren sich schon in Berührung mit mäßig welkem Parenchym; die Kohäsion des Wassers erreicht demnach in ihnen nur den Wert von wenigen Atmosphären.

Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß die Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Gefäßelementen auf die verschiedene Größe der Kohäsion gegründet ist. Vorzugsweise leitende Elemente werden hohe negative Spannungen im Füllwasser auftreten lassen können, in vorzugsweise speichernden Elementen wird die Kohäsion niedrig sein.

Daß Membranen für Luft bei einem Druckunterschied von einer Atmosphäre (oder noch weniger) durchlässig sind, gilt nur für den Fall, daß die Membran beiderseits mit Gas in Berührung steht, nicht wenn die Zelle wassergefüllt ist. Denn in die wassergesättigten Haarzellen von *Verbascum* z. B. dringt Luft bei einem Überdruck von 200 Atmosphären nicht ein; erst wenn das Wasser verschwunden ist, wandert Luft in beträchtlicher Menge in die Zellen bei einem Druckunterschied, der auch anfangs höchstens eine Atmosphäre beträgt, später immer geringer wird.

Wenn nach dem Abtöten eines Achsenstückes die über der getöteten Zone eingefügten Blätter welken, so ist dafür die experimentell festgestellte Erhöhung der Filtrationswiderstände in dem toten Stück (oder auch noch in dessen Nähe) jedenfalls mit verantwortlich zu machen. Solche Abtötungsversuche sagen also über die aktive Mitwirkung lebender Zellen in den Leitbahnen noch nichts aus.

Das Wiederstraftwerden abgeschnittener welker Sprosse verläuft bei Darbietung warmen Wassers (30—40°) etwas rascher als beim Einstellen in kaltes Wasser (15°), wenn die Filtrationswiderstände an der Schnittfläche nicht zu niedrig (und nicht zu hoch) sind.

Im trockenen Zustand vermag das lebende Plasma von Moosblättern Salzlösungen den Eintritt zunächst nicht zu verwehren. Bei der Quellung, in Wasser und auch in Salzlösungen, stellt sich aber die Semipermeabilität rasch wieder her.

Zitierte Literatur.

- Atkins, Absorption of water by seeds. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 1909, XII, 35.
 Auch in Notes fr. the bot. school Trin. coll. Dubl. 1909, II, 19.
- De Bary, Vergleichende Anatomie. 1877.
- Chodat, Principes de botanique, 2. édit., 1911.
- Dixon, Vitality and the transmission of water through the stems of plants. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 1909, XII, 21. Auch in Notes bot. school Trin. coll. Dubl. 1909, II, 5.
- Ewart, The ascent of water in trees. Philos. Trans. Roy. Soc. London 1905, CXCVIII, Ser. B, 41.
- Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I, 1889.
- Gramse, Über die physiologische Bedeutung der Speichertracheiden. Diss. Berlin 1907.
- Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie.
- Irmscher, Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, L, 387.
- Kerner, Pflanzenleben.
- Kny u. Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen bei Nepenthes. Ber. D. bot. Ges. 1885, III, 123.
- Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse 1865, XXIV, 179.
- Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894, LXXVIII, 424.
- Ders., Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1901, LXXXIX, 434.

- Meinecke, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora 1894, LXXVIII, 133.
- Overton, Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap-flow in *Cyperus*. Bot. Gaz. 1911, LI, 28 u. 102.
- Pringsheim, Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot. 1906, XLIII, 89.
- Renner, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 1911, III, 171.
- Ders., Wasserversorgung der Pflanzen. In Handwörterb. d. Naturw. 1913, X, 538.
- Ders., Xerophyten. Ebenda 664.
- Ders., Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Pfefferfestschrift. Jahrb. wiss. Bot. 1915, LVI.
- Roshardt, Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. Beih. z. Bot. Cbl., 1. Abt. 1910, XXV, 243.
- van Rysselberghe, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Rec. de l'inst. bot. Bruxelles 1901, V, 209.
- Schrodt, Neue Beiträge zur Mechanik der Farnsporangien. Flora 1887, LXX, 177.
- Schröder, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Unters. Bot. Inst. Tübingen 1886, II, 1.
- Schroeder, H., Über die selektiv permeable Hülle des Weizenkorns. Flora 1911, CII, 186.
- Shreve, Studies on Jamaican Hymenophyllaceae. Bot. Gaz. 1911, LI, 184.
- Shull, Semipermeability of seed coats. Bot. Gaz. 1913, LVI, 169.
- Steinbrinck, Über elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmaßliche Saugwirkung gedehnten Wassers. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1899, XVII, 99.
- Ders., Zur Terminologie der Volumänderungen pflanzlicher Gewebe. Ebenda 1900, XVIII, 217.
- Ders., Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfung? Ebenda 1900, XVIII, 275.
- Ders., Über die Grenzen des Schrumpfens. Ebenda 1900, XVIII, 386.
- Ders., Versuche über die Luftdurchlässigkeit der Zellwände von Farn- und Sela-ginella-Sporangien, sowie von Moosblättern. Flora 1903, XCII, 102.
- Ders., Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biolog. Cbl. 1906, XXVI, 657.
- Ders., Weiteres über den Kohäsionsmechanismus von Laubmoosblättern. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1910, XXVIII, 19.
- Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. 1891.
- Ursprung, Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beih. z. Bot. Cbl., 1. Abt. 1912, XXVIII, 311.
- Ders., Über die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1913, XXXI, 401.
- Volken, Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. d. botan. Gart. Berlin 1883, II, 166.
- De Vries, Über das Welken abgeschnittener Sprosse. Arb. Bot. Inst. Würzburg 1873, I, 287.

Weber, Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten. Ber. Deutsch. bot. Ges. 1885, III, 345.

Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes. Jahrb. wiss. Bot. 1884, XIV, 43.

Nachwort des Herausgebers.

Hans Holle hat im Dezember 1912 als Assistent am pflanzenphysiologischen Institut in München auf Veranlassung von Herrn Geheimrat v. Goebel und unter meiner Leitung begonnen, die Wirkung der Wassertemperatur auf das Straffwerden welcher Sprosse zu untersuchen. Weitere Fragen über die mit dem Welken und Vertrocknen zusammenhängenden Vorgänge schlossen sich an, und im Juli 1914 waren die experimentellen Studien zur Hauptsache abgeschlossen. In den ersten Tagen des August zog Hans Holle als Leutnant der Reserve ins Feld nach Frankreich, und schon am 10. September erlag er einer schweren Verletzung, die er vor dem Feind erlitten. Es ist mir eine ernste Pflicht, die Erstlingsarbeit meines lieben Mitarbeiters, die seine Dissertation sein sollte, nach seinen Aufzeichnungen und mit einigen schon vorher geplanten Ergänzungen herauszugeben.

München, im Mai 1915.

O. Renner.