

Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung.

Von

O. Renner.

Mit Tafel IX und 4 Textfiguren.

I. Theoretisches zur Energetik der Wasserversorgung.

Die im folgenden mitgeteilten Überlegungen betrachten die Energetik der Wasserbewegung von dem rein physikalischen Standpunkt der Kohäsionstheorie aus. Solche ins einzelne gehende Deduktionen, wie sie andere Autoren schon früher angestellt haben, scheinen mir jetzt um so eher erlaubt, als ich der Überzeugung bin, daß die Richtigkeit des Kerns der Kohäsionshypothese unwiderleglich und ausreichend bewiesen ist. In der dritten Auflage von Josts Vorlesungen, deren jeweilige Stellungnahme zu den aktuellen Fragen im allgemeinen als autoritativ angesehen wird, sind die Schlüsse, die ich aus meinen Experimenten ziehe, in der Hauptsache nicht abgelehnt. Jost schreibt aber (S. 95): „Wenn man nachweisen könnte, daß solche Saugkräfte (von mehreren Atmosphären) im intakten Baum existierten, ohne daß die Blätter welk sind, und wenn diese Kräfte dauernd erhalten blieben, dann würde das stark für die Kohäsionstheorie sprechen. Einstweilen fehlt es an solchen positiven Beweisen für diese Theorie.“ Dem gegenüber weise ich darauf hin, daß ich über Unterdrucke von 5 Atmosphären im Holz bewurzelter Sträucher, und zwar in regnerischer Jahreszeit, berichtet habe¹⁾. In trockener Zeit sind die Saugkräfte, wie das zeitweilige Welken zeigt, jedenfalls noch höher, sie bleiben also in wechselnder Größe solange erhalten, als die Pflanze sie eben nötig hat. Wie

1) 1912 b, S. 578.

mächtig die von den Blättern ausgehenden Saugkräfte werden können, das zeigt besonders schlagend das Auftreten von „Hitzerissen“ am lebenden, nicht vertrocknenden Baum¹⁾.

Man wird sich später einmal darüber wundern, daß die Erscheinung des Welkens bewurzelter Pflanzen mit all ihren Eigentümlichkeiten: Fortdauer starken Wasserverlustes ohne Vertrocknen, Möglichkeit augenblicklicher Wiederherstellung des Turgors bei genügender Wasserzufuhr, nicht als eindeutiger, ausreichender Beweis für die Richtigkeit der Kohäsionshypothese anerkannt worden ist, nachdem sie einmal als solcher erkannt war²⁾. Die erschlafte Parenchymzellen müssen eine Saugkraft von mehreren Atmosphären entfalten. Die Gefäße in der Blattspreite müssen mindestens teilweise wassergefüllt sein, wenn das Blatt bei starker Transpiration stundenlang welk bleibt statt zu vertrocknen. In Berührung mit den erschlafte Parenchymzellen muß das Wasser in den Gefäßen negativ gespannt sein. Dieses Gefäßwasser muß, um in den gespannten Zustand zu geraten und sich darin zu erhalten, in Zusammenhang mit Wassersäulen stehen, die ununterbrochen bis in die Wurzel reichen. Das sind Selbstverständlichkeiten, die aus der Betrachtung der physikalischen Gleichgewichte mit unausweichlicher Notwendigkeit sich ergeben, die aber im folgenden einmal ausführlicher erörtert werden müssen, weil die Literatur sie vorläufig noch nicht als Selbstverständlichkeiten anerkennt.

Was an dem Gebäude der Kohäsionstheorie noch fehlt, ist allein der anatomische Nachweis der zusammenhängenden Wassersäulen. Nun wird von niemand bestritten, daß tätige Leitbahnen neben Wasser auch Gasblasen enthalten, und zwischen den luftführenden Elementen das Netz der ganz mit Wasser gefüllten Gefäße zu verfolgen, ist natürlich sehr schwer. Der Mangel dieses unmittelbaren Nachweises hat aber kein Gewicht neben der regelmäßig zu wiederholenden Beobachtung von Leistungen, die ohne Kohäsionswirkung im Wasser unmöglich sind³⁾. Über die Kohäsion des Wassers in Pflanzenzellen wird unten und demnächst ausführlicher an anderer Stelle berichtet werden.

Die Erscheinungen des Blutungsdrucks sind zweifellos in ihrem Endergebnis für die Wasserversorgung hochbedeutsame Vorgänge⁴⁾.

1) Renner 1914 a, S. 552; daselbst Literatur.

2) Renner 1912 b, S. 576.

3) Renner 1911, 1912 b, 1912 c.

4) Vergl. Renner 1914 a, z. B. S. 554.

Die beim Bluten wirksamen Energiepotentiale dürften aber, mit der Saugwirkung der Blätter verglichen, bescheidene Größe haben. Das komplizierende Eingreifen des Blutungsdruckes ist deshalb im folgenden nirgends berücksichtigt, trotzdem es, soweit es sich um Wurzeldruck handelt, sehr leicht in Rechnung zu stellen wäre.

1. Osmotischer Druck, hydrostatischer Druck, Dampfdruck.

Eine mit einer osmotisch wirksamen Lösung gefüllte, oben offene, unten mit einer semipermeablen Membran verschlossene Röhre tauche aufrecht stehend mit dem unteren Ende in ein Gefäß mit reinem Wasser (Textfig. 1, rechts). Das Ganze befinde sich in einem luftdicht abgeschlossenen Raum, in dem überall die gleiche, konstante Temperatur herrscht. Dann steigt die Lösung in der Röhre so weit, bis der hydrostatische Druck am Grund der Säule gleich dem osmotischen Druck der Lösung ist; genau genommen ist die Höhe der Flüssigkeitssäule von dem spezifischen Gewicht des Lösungsmittels, nicht der Lösung, abhängig¹⁾, weil die Konzentration der Lösung nicht auf der ganzen Länge der Säule gleich ist. Die Verhältnisse der Dampfspannung in der eingeschlossenen Atmosphäre liegen, wenn sich Gleichgewicht eingestellt hat, so: über der Wasserfläche am Grunde der Röhre herrscht der Sättigungsdruck des Wasserdampfes bei der gegebenen Temperatur, mit der Entfernung von der Wasserfläche nimmt der Teildruck des Dampfes ebenso ab wie der Gesamtdruck der Atmosphäre, und in der Höhe der freien Oberfläche der aufgestiegenen Lösung muß der Dampfdruck in der Atmosphäre gleich dem der Lösung sein. Man kann also sagen, die osmotisch wirksame Lösung steigt so hoch, bis ihr Dampfdruck mit dem der umgebenden Atmosphäre übereinstimmt.

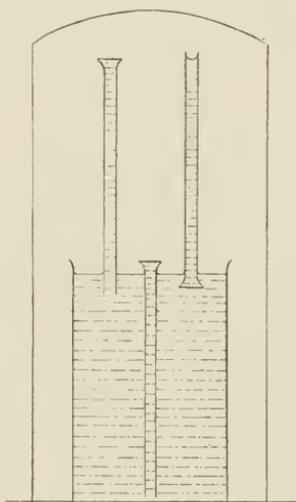


Fig. 1.

Neben der Röhre mit der Lösung haben wir nun eine zweite, die mit dem unteren offenen Ende in das Wasser taucht und oben mit einer fein porösen, für Wasser, aber nicht für Gase durch-

1) Literatur bei Renner 1912 a, S. 493.

lässigen Membran abgeschlossen ist. Genügende Tiefe des Wasserbeckens angenommen, halten wir die Röhre erst bis zu der Membran ins Wasser eingetaucht (Fig. 1, Mitte). Dann ziehen wir die Röhre heraus (Fig. 1. links). Falls die Kohäsion des Wassers und die Festigkeit der Membran ausreichen, können wir die Membran so weit von der Wasserfläche entfernen, wie wir wollen. der Dampfdruck in der Membran muß doch bei jeder Länge der Röhre mit dem in der umgebenden Atmosphäre im Gleichgewicht sein; wenn nicht, könnten wir ja ein perpetuum mobile zweiter Art konstruieren. Mit der Entfernung von der Wasserfläche nimmt natürlich nicht bloß der Dampfdruck, sondern auch der hydrostatische Druck in der Wassersäule ab. Die Erniedrigung des hydrostatischen Drucks ist die Ursache der Verminderung des Dampfdrucks.

Geben wir nun der oben geschlossenen Röhre mit Wasser dieselbe Länge wie die Steighöhe der Lösung in der oben offenen Röhre beträgt (wie in der Figur), so ist der Dampfdruck in der wassergetränkten Membran gleich dem der Lösung, weil beide gleich der Dampftension in der umgebenden Atmosphäre sind.

Der osmotische Druck der Lösung sei 10 Atm., dann ist die Steighöhe $10 \cdot 10,33 = 103,3$ m; wir setzen ja den osmotischen Druck gleich dem hydrostatischen Druck einer Säule, die wir aus reinem Wasser bestehend uns denken. In der ebenso langen Wassersäule, die an der wassergetränkten Membran hängt, statt wie die Lösung auf der semipermeablen Membran zu stehen, muß der hydrostatische Druck vom Grund, d. h. von der Wasserfläche, bis zur Membran ebenfalls um 10 Atm. abnehmen, entsprechend dem Gewicht der aufgehängten Säule. Am Grund ist der Druck $+1$ Atm., über der Membran beträgt er also -9 Atm. Allgemein entspricht in unserem Schema einem osmotischen Druck von P Atm. in einer Lösung, ein negativer Druck von $(P-1)$ Atm. in reinem Wasser, und die Dampftension einer Lösung vom osmotischen Druck P Atm. ist gleich der Dampfspannung reinen Wassers, das einen negativen Druck von $(P-1)$ Atm. besitzt. Einem osmotischen Druck von 1 Atm. z. B. entspricht reines Wasser, in dem der Barometerdruck durch Hebung auf 10 m eben aufgehoben, der hydrostatische Druck Null ist. Bei hohen Werten sind osmotischer Druck und negativer Druck, die beide gleiche Dampfdruckerniedrigung hervorbringen, praktisch gleich.

Wird auf die Membran, unter der ein negativer Druck von 9 Atm. herrscht, ein Tropfen Wasser aufgesetzt, der unter Barometer-

druck steht, so wird das Wasser mit derselben Kraft von 10 Atm. eingesogen, wie wenn reines Wasser durch Vermittlung einer semipermeablen Membran mit einer Lösung in Berührung kommt, die einen osmotischen Druck von 10 Atm. entwickelt.

Wie in der Röhre mit reinem Wasser, so nimmt auch in der Steigröhre mit Lösung der Dampfdruck von oben nach unten zu. Oben ist die Dampfspannung gegenüber dem Sättigungsdruck des Wassers vermindert, unten, an der semipermeablen Membran, ist die Lösung im Gleichgewicht mit reinem Wasser, hat also denselben Dampfdruck. Die Erhöhung der Dampftension wird natürlich durch die Zunahme des hydrostatischen Drucks verursacht. Eine Lösung vom osmotischen Druck P , die unter einem hydrostatischen Druck von der gleichen Größe P steht, hat also dieselbe Dampfspannung wie das reine, unter Barometerdruck stehende Lösungsmittel, keine niedrigere: die Wirkung der osmotischen Konzentration ist durch den hydrostatischen Druck aufgehoben¹⁾. Auch an jeder anderen Stelle in der Steigröhre unter der Oberfläche ist der Dampfdruck höher als dem osmotischen Druck der Lösung entspricht. Wenn P der osmotische Druck ist, T der hydrostatische Druck an der entsprechenden Stelle, so entspricht die Dampftension einem osmotischen Druck von der Höhe $(P - T)$.

Die zuletzt betrachteten Beziehungen interessieren uns nur in ihrer Anwendung auf die lebende Zelle. Eine Zelle vom osmotischen Druck P liege in reinem Wasser, dann herrscht Gleichgewicht, wenn die Dampfspannungen sich ausgeglichen haben. In der Vakuole ist durch gelöste Körper der Dampfdruck zunächst erniedrigt, aber durch den Turgordruck T , den die gespannte Zellwand auf den Inhalt ausübt und der gleich P ist, ist er wieder zur Dampftension des reinen Wassers erhöht. Ebenso ist die Dampfspannung des Wassers in der Zellhaut gleich der des umgebenden Wassers, weil die Membran vollkommen gequollen, gesättigt ist.

Wird die Zelle in nicht dampfgesättigte Luft gebracht, so verliert sie so lange Wasser, bis der Dampfdruck in der Membran dem in der Luft gleich geworden ist. Mit der Zellhaut setzt sich der Zellinhalt ins Gleichgewicht. Der osmotische Druck des Zellsafts soll durch Regulation auf der Höhe von P Atm. konstant erhalten werden. Der Turgordruck ist durch den Wasserverlust von T auf

1) Bei Tammann finde ich den Satz: „Der osmotische Gleichgewichtsdruck macht die Dampfspannung der Lösung gleich der Dampfspannung des Lösungsmittels“ (S. 179).

T_1 Atm. vermindert, die Dampfspannung des ganzen Systems muß also einem osmotischen Druck von $(P - T_1)$ Atm. entsprechen. Reinem Wasser gegenüber entwickelt die Zelle jetzt eine Saugkraft von $(P - T_1)$ Atm.

Jede maximal turgeszente Zelle besitzt also den Dampfdruck reinen Wassers, gleichgültig wie hoch der osmotische Druck des Zellsaftes ist, und erst bei vollkommenem Verlust der Turgeszenz sinkt die Dampfspannung der Zelle auf die Größe, die dem osmotischen Druck des Zellsaftes entspricht¹⁾.

Die quantitative Wirkung des osmotischen Drucks auf die Dampfspannung berechnet sich nach der Formel²⁾

$$\ln \frac{p}{p_1} = \frac{P \cdot M}{1000 \cdot s \cdot R \cdot T} \text{ oder ungenauer } p - p_1 = \frac{P \cdot M \cdot p}{1000 \cdot s \cdot R \cdot T}$$

Dabei bedeutet p den Sättigungsdruck des Wassers; p_1 den Dampfdruck der Lösung; P den osmotischen Druck der Lösung in Atmosphären; M das Molekulargewicht des Lösungsmittels, also 18; s das spezifische Gewicht des Lösungsmittels, also 1; R die Gaskonstante in Literatmosphären, also 0,0821; T die absolute Temperatur. Bei $T = 293^\circ$ ($t = 20^\circ$) ist $p = 17,54$ mm Hg. Für $P = 100$ Atm. berechnet sich dann (nach der ersten Formel) p_1 zu 16,28 mm Hg. Der Dampfdruck ist also bei einem osmotischen Druck von 100 Atm., und somit auch bei einem negativen Druck von 99 Atm., um 7,2 % erniedrigt³⁾.

1) Dixon hat diese Beziehung in der Hauptsache richtig, doch noch nicht ganz exakt dargestellt (Progr. S. 7).

2) Nernst, S. 136.

3) Reinganum berechnet, daß im Askenasyschen Versuch das Quecksilber auf 105 m steigen würde, wenn die verdunstende Gipsplatte bei 17° in Luft von 90 % Dampfsättigung sich befände. Das heißt, ein negativer Druck von 138 Atm. (1423 m Wasser) erniedrigt die Dampfspannung des Wassers bei 17° um 10 %. — Nathanson (S. 157) hat aus den 105 m Quecksilber 150 m Wasser gemacht. — Hulett (S. 461) findet im Askenasyschen Versuch die Geschwindigkeit des Quecksilberaufstiegs bei einer Höhe der Quecksilbersäule zwischen 565 und 589 mm zu 1,56, von 857 bis 878 mm zu 1,40, von 838—857 mm sogar zu 1,26. Der Quecksilberaufstieg zeigt die Größe der Verdunstung des Wassers von der porösen Platte an, aber die Verringerung der Verdunstung mit zunehmender Höhe der Quecksilbersäule ist viel zu bedeutend, als daß sie auf Erniedrigung des Dampfdrucks infolge der negativen Spannung des Wassers zurückzuführen sein könnte, wie Hulett meint. Wahrscheinlich weicht das Wasser in den groben Poren des Gipses ziemlich weit von der Oberfläche zurück, wenn das Quecksilber höher steigt. Der Dampfdruck braucht dann nicht vermindert zu sein, aber die Diffusion des Dampfes durch die engen Röhren ist verlangsamt.

In einer Parenchymzelle, deren Zellsaft einen osmotischen Druck von 100 Atm. entwickelt, tritt diese Verminderung der Dampfspannung erst bei vollständiger Aufhebung des Turgors ein.

2. Wasserverschiebung in Parenchym.

Pfeffer hat die energetischen Verhältnisse bei der osmotischen Saugung in Parenchymzellen in einer Weise klargelegt (1892, 1897), daß man meinen sollte, die von ihm gewonnene und mitgeteilte Erkenntnis hätte unverlierbarer Besitz der Physiologie bleiben müssen. In Wirklichkeit ist aber seine exakte Fassung in der ganzen neueren Literatur durch unscharfe, wenn nicht unrichtige Darstellungen ersetzt worden. Die von mir bisher geübte, der Polemik sich enthaltende Verfechtung der Pfefferschen Einsicht hat nicht den gewünschten Erfolg gehabt, es ist deshalb nötig, den springenden Punkt in aller Schärfe hervorzuheben. Ganz kurz ist das schon an anderer Stelle geschehen¹⁾.

Pfeffer schreibt²⁾: „Natürlich kommt für die Wasseranziehung nur die Senkung des Turgors unter den Gleichgewichtszustand, nicht aber die absolute Höhe der Turgorkraft in Betracht. Jedoch ist es selbstverständlich, daß mit fortschreitendem Wasserverlust in einem Gewebe die Zellen mit geringerer osmotischer Energie bereits kollabieren, während die Zellen mit höherer Energie noch straff erscheinen.“

In den neueren Darstellungen ist überall darauf Gewicht gelegt, daß durch Wasserverlust in der Zelle der osmotische Druck steigt. Jost³⁾ spricht von Wasserbewegungen, „die durch Störung des osmotischen Gleichgewichts zustande kommen und so lange dauern müssen, als Konzentrationsunterschiede zwischen den einzelnen Zellen bestehen.“ Nathansohn sagt z. B. S. 53: „Ist ursprünglich der osmotische Druck überall gleich, so wird er zunächst bei den verdunstenden Zellen eine gewisse Erhöhung erfahren. Dadurch werden diese in die Lage versetzt werden, den unter ihnen liegenden Wasser zu entziehen.“ Ganz ähnlich drückt sich Livingston⁴⁾ aus. Bei Pringsheim steht neben allerhand

1) Renner, 1914 a, S. 550.

2) Physiologie I, S. 195. Ganz ähnlich 1892, S. 259.

3) Vorlesungen. 1. Aufl. S. 58; 3. Aufl. S. 67.

4) 1903, S. 96; ob er auch später noch (1913, S. 174) unter increase in osmotic forces dasselbe versteht, ist nicht ganz klar.

einwandfreien Sätzen z. B. der Passus (S. 107): „Solange eine osmotische Potentialdifferenz benachbarter Zellen besteht, wird bis zum Ausgleich der Konzentrationen ein Wasserstrom in umgekehrter Richtung unterhalten.“ Hier wie in dem Zitat aus Jost müßte nur das Wort Konzentration durch Sättigung ersetzt werden, dann wäre nichts zu beanstanden. Bei Hannig beruht die ganze Fragestellung, die ihn bei dem Vergleich der osmotischen Drucke in Wurzel und Blatt leitet, auf der unzutreffenden Annahme, Unterschiede im osmotischen Druck der Zellen könnten zu einer Wasser-verschiebung führen.

Die Steigerung des osmotischen Druckes, die bei Turgorverminderung sich einstellt, ist neben der Turgorsenkung ganz unwesentlich und keineswegs die Ursache dafür, daß die Zelle ihren Nachbarzellen gegenüber saugfähig wird. Oben (S. 621) ist der Einfachheit wegen angenommen, daß der osmotische Druck trotz dem Wasserverlust konstant bleibt. Sehen wir jetzt von dieser Vereinfachung ab, so ändert sich doch sehr wenig. Der osmotische Druck der turgeszenten Zelle sei 10 Atm., die Volumverminderung der Zelle bei vollständigem Erschlaffen betrage 10 %, dann erhöht sich infolge der Konzentration des Zellsaftes der osmotische Druck auf etwa 11 Atm. Ebenso groß ist die Saugkraft der gewelkten Zelle. Durch das Welken ist also der osmotische Druck um 1 Atm. gestiegen, von 10 auf 11, die Saugkraft aber um 11 Atm., von 0 auf 11.

Zwei aneinanderstoßende Zellen dürfen so verschiedene osmotische Drucke haben wie sie wollen: so lange das Plasma für die Stoffe des Zellsaftes impermeabel ist und so lange die Zellen wassergesättigt sind, findet kein Wasseraustausch statt¹⁾. Wird das Plasma permeabel, so wandert Zellsaft von der Zelle mit höherem osmotischem Druck zu der mit niedrigerem, bis zum Ausgleich der Konzentrationen: die Wasserverschiebung erfolgt in diesem Fall in umgekehrter Richtung, als die oben genannten Autoren durch Konzentrationsunterschiede zustande kommen lassen wollen. Wird aber bei impermeablem Plasma von den beiden Zellen die mit niedrigerem osmotischem Druck welk, so entzieht sie der anderen Zelle Wasser, trotzdem diese höheren osmotischen Druck hat.

Die Dehnung der Zellwand unter der Wirkung des Turgor-

1) Pfeffer 1892, S. 259. Das sagt auch Pringsheim ausdrücklich (S. 107).

drucks ist eine Funktion der Dehnbarkeit; danach hängt auch die Turgorsenkung, außer vom osmotischen Druck und vom Wasserverlust, von den elastischen Eigenschaften der Zellhaut ab. Bei vollkommen starrer Wandung ist keine Turgorsenkung möglich. Je dehnbarer die Wand ist, desto mehr Wasser muß die Zelle verlieren, um eine Turgorsenkung oder Saugkraft von einer bestimmten Größe zu erreichen. Oder wenn wir das Sättigungsdefizit¹⁾ definieren als die — etwa in Prozenten ausgedrückte — Differenz zwischen dem bei voller Turgeszenz möglichen und dem jeweils gegebenen Wassergehalt, so bedeutet ein Sättigungsdefizit von gewisser Größe je nach der Dehnbarkeit der Zellwand eine verschieden große Turgorsenkung. Zellen mit verschiedenen dehnbaren Wänden kommen bei verschiedenem Wasserverlust ins Gleichgewicht, und Gewebe, deren Membranen sehr nachgiebig sind, eignen sich deshalb besonders dazu, für andere Gewebe Wasser zu speichern und es im Notfall an diese Gewebe abzugeben.

In Parenchymen läuft demnach der Wasserstrom gegen das Gefälle der Turgorsenkung²⁾, und soll in einer Richtung ein Wasserstrom unterhalten werden, so muß ein Gefälle der Turgorsenkung in umkehrter Richtung hergestellt sein. Von einer 5-gliedrigen Zellreihe nehme allein die untere Wand der untersten Zelle Wasser auf, die Außenwand der obersten Zelle soll allein transpirieren. Der Wasserverlust soll so groß sein, daß der Filtrationsstrom zur Überwindung einer Zelle eine Druckdifferenz von 0,2 Atm. erfordert. Zunächst schöpft die aufnehmende Zelle aus reinem Wasser; dann ist in dieser ersten Zelle die Turgorsenkung 0,2 Atm., in jeder folgenden um ebenso viel mehr, also 0,4, 0,6, 0,8, in der 5. Zelle 1 Atm.

Schöpft nun die unterste Zelle aus einer Lösung, die einen osmotischen Druck von sagen wir 2 Atm. besitzt, so muß in dieser Zelle der Turgor mindestens um so viel mehr gesenkt sein, also die Turgorsenkung im ganzen 2,2 Atm. betragen, und in der 5. Zelle beträgt sie 3 Atm. Jetzt wäre aber die unterste Zelle erst im statischen Gleichgewicht mit der Lösung. Um der Lösung dauernd Wasser zu entziehen, muß der Turgor noch weiter erniedrigt werden, und zwar um so weiter, je rascher die Wasser-

1) Renner, 1911, S. 241.

2) Nicht gegen das Gefälle des Sättigungsdefizits, wie ich 1914 a, S. 550 versehentlich geschrieben habe.

aufnahme vor sich geht. An der Oberfläche der aufnehmenden Zelle wird jedenfalls die Konzentration der umspülenden Lösung erhöht, weil der Lösung Wasser entzogen wird und nicht augenblicklich durch Diffusion der Verlust sich ersetzt. Die Wasseraufnahme einer Wurzel z. B., die aus einer Salzlösung schöpft, verlangt in der Wurzel eine um so höhere Saugkraft, je stärker die Transpiration ist. Experimentelle Belege, die vor dieser theoretischen Einsicht gewonnen wurden, habe ich seit längerer Zeit in Händen.

Hohe Saugkraft von Parenchymen verträgt sich sehr gut mit scheinbar unverminderter Turgeszenz¹⁾. Bei einem osmotischen Druck von 20 Atm., wie er in Blättern ganz gewöhnlich ist, wird eine Turgorsenkung von 5 oder 10 Atm. sich äußerlich noch gar nicht bemerkbar machen. Denn daß ein Turgordruck von 10 Atm. vollkommen ausreicht, die Parenchyme zu straffen, zeigen die Pflanzen, die keine höheren osmotischen Drucke haben. Die hohe osmotische Energie, die wir in den allermeisten Pflanzen finden, scheint demnach viel weniger den mechanischen Bedürfnissen als der Wasserversorgung zu dienen.

3. Gefäßwasser in Berührung mit Parenchym.

Dixon schreibt (Progr., S. 60, und ähnlich S. 52): „Die osmotischen Kräfte werden im allgemeinen für die Hebung des Wassers nicht herangezogen, sondern der durch Verdunstung aus den Wänden entstehende Zug wird quer durch den Zellraum fortgepflanzt. Dieser Zug besteht im Lösungsmittel, während der osmotische Druck durch die gelösten Substanzen ausgeübt wird Wenn der Zug größer wird als der osmotische Druck, verliert die Zelle ihren Turgor . . . Solange die Blätter turgeszent sind, muß der osmotische Druck der Zellen so groß oder größer als die Spannung im Gefäßwasser sein; ist er größer, so wird der Drucküberschuß von der gespannten Wand aufgenommen.“ Diese Stelle hat Hannig (S. 194, 203) zu der Ansicht verleitet, man müsse experimentell entscheiden, ob die

1) Darauf ist hinzuweisen gegenüber Bemerkungen, die Pfeffer (1892, S. 260) macht: „Es möge nochmals betont werden, daß, sofern die transpirierenden Blätter in hohen Bäumen sich dem maximalen Sättigungszustand zu nähern vermögen, als Betriebsmittel hohe Imbibitionskräfte ausgeschlossen sind“ und „doch macht es den Eindruck, als ob bei reichlicher Wasserversorgung der Wurzeln und bei mäßiger Transpiration die am Gipfel hoher Bäume befindlichen Blätter nur wenig von dem maximalen Turgeszenz-zustand abweichen.“

Imbibitionsenergie der Membranen oder die osmotische Energie des Zellsaftes die Hubkraft bei der Wasserbewegung liefere. Aber Pfeffer hat schon 1892 (S. 258) die einzig mögliche Entscheidung, die keiner experimentellen Prüfung bedarf, getroffen und wiederholt in seiner Physiologie¹⁾: „In der Pflanze setzen sich die wasseranziehenden Wirkungen von Zellsaft und Zellwand unter allen Umständen ins Gleichgewicht.“ Das heißt für unsere Frage, daß die osmotische Energie des Zellsaftes genau so wirksam ist wie die Imbibitionsenergie der Zellwand. In noch näherer Beziehung zu dem in der Überschrift des Abschnitts genannten Gegenstand sagt Pfeffer an einer anderen Stelle²⁾: „Mit dieser Energie (nämlich der Energiegröße, die der Senkung des Turgors entspricht) wirken die umgebenden Zellen gegen das wasserleitende Xylem“. Wie groß die Energie der Turgorsenkung ist, wissen wir; es bleibt zu untersuchen, in welchem Zustand das Gefäßwasser, das immer im Gleichgewicht mit dem umgebenden Parenchym ist, sich je nach der Turgeszenz des Parenchyms befindet.

Dixon spricht immer wieder davon, daß der Turgor einer Zelle nur aufgehoben werde, wenn auf die Zelle eine der osmotischen Energie des Zellsaftes überlegene wasseranziehende Kraft wirke; z. B. ein negativer Druck im Gefäßwasser, der höher ist als der osmotische Druck in der Parenchymzelle. In Wirklichkeit vermindert sich der volle Turgor der Zelle, sobald der Druck des Gefäßwassers unter den Barometerdruck sinkt; und wenn der negative Druck in den Gefäßen gleich dem osmotischen Druck im Parenchym (annähernd, s. unten) wird, ist der Turgor im Parenchym vollständig vernichtet; das alles gilt auch für einen Zustand, in dem Transpiration fehlt.

Die Unterscheidung zwischen Lösungsmittel und gelösten Stoffen, wie sie Dixon einführt, läßt sich rechtfertigen, erleichtert aber die Anschauung kaum. Es kommt einfach auf die Dampfspannung an. Nach der Erniedrigung des Dampfdrucks bemißt sich das Wasseranziehungsvermögen der imbibierten Zellwand, des Zellsaftes und des Gefäßwassers, und im Zellsaft wird, wenn wir vom normalen, d. h. turgeszenten Zustand der Zelle ausgehen, die Dampftension erst erniedrigt durch Senkung des Turgors. Dabei ist es gleichgültig, ob die Erniedrigung des Turgors erfolgt, weil

1) Bd. I, S. 144.

2) Physiologie, Bd. I, S. 195. Ähnlich 1892, S. 260.

der Zelle überhaupt kein Wasser mehr zugeführt wird, wie einer einzelligen Alge auf einer Baumrinde, oder weil die Wasseraufnahme einer Parenchymzelle infolge negativer Spannung des Gefäßwassers erschwert ist. Bei der Alge wird man zunächst nicht von negativer Spannung des Wassers im Zellsaft reden, und bei der Parenchymzelle gewinnt man mit dieser Fiktion auch nichts.

Man kann allerdings, wie Hulett im Anschluß an Noyes tut (S. 362), sich vorstellen, daß das Wasser durch Auflösung osmotisch wirksamer Stoffe in Zugspannung versetzt wird. Dann beruht die Erniedrigung der Dampfspannung auch bei einer Lösung auf dem negativen Druck, unter den das Wasser gerät, und es wird doppelt leicht verständlich, daß durch positiven hydrostatischen Druck, dem die Lösung ausgesetzt wird, die Dampfspannung wieder erhöht wird. Diese Hypothese scheint mir aber, wenigstens auf den ersten Blick, mit der Tammanschen Theorie vom Binnendruck¹⁾ im Widerspruch zu stehen, derzufolge der Binnendruck im Lösungsmittel umgekehrt durch gelöste Stoffe erhöht wird, und die sich weitreichender Anerkennung erfreut²⁾. Jedenfalls ist die Hypothese von Noyes und Hulett für die Betrachtung der lebenden Zelle überflüssig, und dasselbe gilt von dem erwähnten Gedanken Dixons, der sich an die genannte Hypothese anschließen ließe.

Der osmotische Druck einer Parenchymzelle sei 20 Atm., dann ist im Zustand höchster Wasserfülle die Turgorspannung eben so hoch, und im Gefäßwasser herrscht der Barometerdruck; dieser Zustand wird z. B. erreicht, wenn wir ein abgetrenntes Blatt in Wasser legen. Sinkt nun der Turgordruck um 5 Atm., so muß, wenn Gleichgewicht herrscht, auch der hydrostatische Druck in den Gefäßen um 5 Atm. erniedrigt sein, also auf — 4 Atm. Gefäßwasser und Parenchymzelle üben nun dieselbe Saugkraft von 5 Atm. auf Wasser aus.

Allgemein sei der osmotische Druck des Zellsafts P, der Turgordruck T, der hydrostatische Druck des Gefäßwassers H, die Saugkraft des Systems S, dann ist

$$T - P = H - 1 \text{ oder } H = T - P + 1, \\ \text{und } S = P - T = 1 - H.$$

1) Tammann selber spricht kurz „über die Beziehungen des inneren Druckes zur Dampfspannung“ (S. 179 u. f.).

2) Vgl. z. B. Nernst, S. 249, 418.

Bei vollständigem Welksein herrscht also in den Gefäßen eines Blattes, solange sie wassergefüllt sind, ein negativer Druck von $(P-1)$ Atm.

4. Die bei der Wasserversorgung wirksamen Energiepotentiale.

Nathansohn (S. 55, 56) sagt sehr anschaulich, die Pflanze beuge sich in das Potentialgefälle zwischen dem Wasser der Erdoberfläche und dem ungesättigten Dampfe der Luft und nütze es für die Wasserhebung aus. Natürlich kann nicht eine Dampfdruckdifferenz zwischen dem Wasser in den Wurzeln und dem in den Blättern die treibende Kraft für die Wasserverschiebung im Pflanzenkörper sein. Nehmen wir einmal den idealen Fall an, daß Boden, Pflanze und Atmosphäre genau dieselbe Temperatur haben, so könnte ein kontinuierliches Gefälle der Dampfspannung zwischen den Wurzeln und den Blättern zwar hergestellt werden, aber die Druckdifferenz zwischen Wurzel und Gipfel beliefe sich auf wenige Millimeter Quecksilber, während doch alle Widerstandsmessungen im Holz, Filtrationsströme von der erforderlichen Geschwindigkeit vorausgesetzt, nötige Druckdifferenzen von vielen Atmosphären ergaben.

Gewöhnlich sind aber die Temperaturverhältnisse gar nicht dergestalt, daß ein stetiges Gefälle der Dampfspannung von unten nach oben vorhanden sein könnte. Hat z. B. der Boden einmal eine Temperatur von 10°C , die Luft 25°C und nur 60% relative Feuchtigkeit, so beträgt der Dampfdruck im Boden 9,2 mm, in der Atmosphäre $0,6 \cdot 23,8 = 14,3$ mm Hg; das Dampfdruckgefälle läuft also von oben nach unten, und trotzdem wird die Pflanze ungestört fortfahren Wasser zu heben und an die Luft abzugeben. Wenn wir den Dampfdruck im Auge behalten, so besteht in der Pflanze ein Gefälle nicht der absoluten Größe der Dampfspannung, sondern des relativen Dampfdrucks, d. h. des Verhältnisses zwischen der wirklich vorhandenen Tension und dem bei der gegebenen Temperatur möglichen Sättigungsdruck. Es sei durch Welken am Gipfel die Dampfspannung um 7% vermindert, entsprechend einer Saugkraft von 100 Atm., dann fällt der relative Dampfdruck vom Boden bis zum Gipfel von 100% auf 93%. Die absolute Dampfspannung kann dabei von unten nach oben abnehmen oder zunehmen, das Gefälle kann stetig oder unstetig sein, es kann sogar im Stamm seine Richtung ändern, je nach den Temperaturverhältnissen. Aber wie wir gesehen haben, gehen Veränderungen in der Dampfspannung Hand in Hand

mit Veränderungen des hydrostatischen Drucks. Was bei beliebigem Wechsel der Temperatur von unten nach oben stetig abnehmen kann, ist der hydrostatische Druck im Gefäßwasser, und die Differenz der hydrostatischen Drucke zwischen unten und oben ist nach Dixon die treibende Kraft bei der Wasserbewegung innerhalb der Pflanze.

Wenn Nathansohn (S. 60) schreibt: „Die treibende Kraft für die Bewegung bleibt die Spannungsdifferenz zwischen dem ungesättigten Wasserdampf der Luft und der Dampftension des Wassers in den Geweben“, so meint er damit augenscheinlich nur die Entbindung von Wasserdampf aus den transpirierenden Flächen, die ja tatsächlich den Anstoß zum Transpirationsstrom gibt. Für die Bewegung des dampfförmigen Wassers kommt natürlich nur eine Dampfdruckdifferenz in Betracht. Unter der Wirkung von Dampfspannungsunterschieden hebt sich das Wasser als Dampf aus dem feuchten Erdboden in hohe Schichten der Atmosphäre. Nimmt das Wasser seinen Weg dabei zunächst, wenn es die Erde verläßt, durch Pflanzenkörper, so müssen viel bedeutendere Druckkräfte auftreten, weil es hier in flüssiger Form gehoben wird. Nach dem Austritt aus der Pflanze setzt das Wasser seinen Weg erst als Dampf fort.

Im statischen Gleichgewicht, wenn die Pflanze nicht transpiert, hängt die Wassersäule ruhig an der die Oberfläche bildenden Membran, und die Abnahme des hydrostatischen Drucks von der Wurzel zum Gipfel entspricht allein der Höhe der Pflanze. Die Druckabnahme beträgt also bei einem 100 m hohen Baum nur 10 Atm., demnach der negative Druck in den Blattgefäßen 9 Atm. Transpiert die Pflanze, so ist ein dynamisches Gleichgewicht hergestellt, wenn aus dem Boden ebensoviel Wasser in die Wurzel eintritt, als aus den Blättern entweicht. Die Druckdifferenz, die diesen Filtrationstrom treibt, muß um so größer sein, je größer die zu befördernden Wassermengen und je größer die Widerstände des Bodens und der Leitbahnen sind. Der hydrostatische Druck im Boden ist unveränderlich gleich 1 Atm., die erforderliche Druckdifferenz kann also nur durch Erniedrigung des hydrostatischen Drucks in den Blättern hergestellt werden. Um bei dem 100 m hohen Baum Transpiration von einer gewissen Größe zu decken, müsse der Filtrationstrom mit einem Druckunterschied von 50 Atm. getrieben werden; dann muß der Druck in den Gefäßen der Blätter auf — 59 Atm. sinken.

Betrachten wir für dasselbe Beispiel die Verhältnisse des Dampfdrucks, so finden wir im statischen Gleichgewicht die Dampf-

ension des Wassers im Blatt eines 100 m hohen Baumes noch nicht einmal um 1% vermindert, entsprechend dem negativen Druck von 9 Atm. Die umgebende Luft muß also ebenfalls mehr als 99% relative Feuchtigkeit haben, wenn weder Transpiration noch Kondensation erfolgen soll. Soll aber in dem Baum ein Transpirationsstrom unterhalten werden, der im Blatt eine negative Spannung von 59 Atm. und demgemäß eine Dampfdruckerniedrigung auf ungefähr 96% des Sättigungsdrucks erfordert, so muß die relative Dampfspannung in der Luft noch unter 96% sinken. Das Dampfdruckgefälle zwischen Blatt und Luft muß ebensoviel Wasser in Dampfform beseitigen, als das Gefälle des hydrostatischen Drucks zwischen Boden und Gipfel flüssiges Wasser durch den Pflanzenkörper treibt.

Wasser besitzt in einer nicht wasserdampfgesättigten Atmosphäre Arbeitsfähigkeit (freie Energie), weil es Dampf entwickelt, der bei seiner Ausdehnung Arbeit leisten kann. Diese Energie kann dazu benutzt werden, Wasser selber — in flüssiger oder in Dampfform — zu heben. Die Potentialdifferenzen zwischen Wasser von verschiedener Dampfspannung müssen denselben Energiewert haben, einerlei ob wir das flüssige Wasser oder den Wasserdampf betrachten. Wir vergleichen zur Veranschaulichung eine Differenz des hydrostatischen Drucks von 100 Atm. oder 76 000 mm Hg mit der zugehörigen Differenz der Dampfspannungen, die bei 20° 17,54 — 16,28 = 1,26 mm Hg beträgt (vgl. oben S. 622).

Um 1 g Wasser auf 1033 m zu heben, ist eine Arbeit von 1033 Metergramm oder $1033 : 427 \text{ cal.} = 2,42 \text{ cal.}$ nötig. Am anschaulichsten ist für unseren Fall die Vorstellung, daß eine Wassersäule von 1033 m Höhe und 1 qcm Querschnitt um 1 cm gehoben wird, wobei das obere Zentimeter oder Gramm während der Hebung für Transpiration verfügbar wird: so ist die Arbeit die gleiche wie bei der freien Hebung eines Gramms um 1033 m. Dieselbe Arbeit wird auch in einer niedrigeren Pflanze geleistet, wenn 1 g gegen einen Filtrationswiderstand von 100 Atm. befördert wird.

Bei der Verdunstung wird Dampf von höherer auf niederere Spannung gebracht, also ausgedehnt. Die Arbeit, die dabei geleistet werden kann (und ebenso die bei dem umgekehrten Vorgang, bei der Kompression, aufzuwendende Arbeit) ist für 1 Mol, also bei Wasser für 18 g:

$$1,985 \cdot T \cdot \ln \frac{p}{p_1} \text{ cal. (Nernst, S. 54),}$$

wobei T die absolute Temperatur, p den Anfangs- und p₁ den End-

druck des Dampfes bedeutet. Für $t = 20^{\circ} \text{C}$, $p = 17,54 \text{ mm}$, $p_1 = 16,28 \text{ mm}$ berechnet sich der Arbeitswert zu $2,42 \text{ cal.}$ für $\frac{1}{18} \text{ Mol}$ oder für 1 g .

Die beiden verglichenen Potentialdifferenzen stellen also tatsächlich den gleichen Energiewert dar. Im Grunde beruht ja die Berechnung des osmotischen Drucks aus der Dampfdruckerniedrigung auf nichts anderem als der nach thermodynamischen Prinzipien gemachten Annahme der Gleichheit der beiden Arbeitsgrößen. Die verschiedene Größe der auftretenden Kräfte, der Druckdifferenzen, hängt mit der verschiedenen Dichte des Wassers in den beiden Aggregatzuständen zusammen. Der Dampfdruckunterschied in unserem Beispiel ist $1,26 \text{ mm Hg}$; die Differenz der hydrostatischen Drucke ist 100 Atm. oder $76\,000 \text{ mm Hg}$; das Verhältnis zwischen beiden Differenzen ist $60\,300$. 1 cbm Wasserdampf von $17,54 \text{ mm Hg}$ Druck wiegt $17,3 \text{ g}$, 1 cbm von $16,28 \text{ mm Hg}$ Druck wiegt 16 g ; das Gewicht eines Kubikmeters von mittlerem Druck ist $16,65 \text{ g}$ oder $0,01665 \text{ kg}$; 1 cbm Wasser wiegt 1000 kg ; das Verhältnis zwischen beiden Gewichten ist $60\,100$.

Wenn das Wasser als zusammenhängende Säule gehoben oder gegen einen hohen Reibungswiderstand bewegt wird, so daß es in Zugspannung gerät, geht an der Dampfspannkraft so viel Arbeitsfähigkeit verloren, als bei der Hebung und Filtration Arbeit geleistet wird. Im Fall eines statischen Gleichgewichts, etwa bei einer negativen Spannung des Wassers von 100 Atm. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von $92,8 \%$ (bei 20°C) ist das ganze Potential des Dampfdrucks verschwunden, in ein gleichwertiges hydrostatisches Potential umgewandelt. Das Wasser hat oben die Überlegenheit des Dampfdrucks gegenüber der nicht gesättigten Atmosphäre ganz eingebüßt und dafür potentielle Energie gewonnen, die für das oberste Gramm den Wert von 1033 Metergramm darstellt.

Für die Betrachtung eines dynamischen Gleichgewichts, wobei Verdunstung stattfindet, nehmen wir an, daß die Luftfeuchtigkeit 80% beträgt. Bei 20° ist dann die Dampfdruckdifferenz zwischen Wasser und Luft $17,54 - 14,03 = 3,51 \text{ mm Hg}$. Wenn das Wasser aus einer Schale oder von einer vollkommen turgeszenten Zelle verdunstet, wird diese ganze Dampfdruckdifferenz bei der Verdunstung wirksam. Muß aber das Wasser in einer Askenasyschen Röhre oder in einer Pflanze gegen einen Zug von 100 Atm. für die Verdunstung nachgeschoben werden, so wird ein Teil der Potentialdifferenz zwischen Wasser und Luft für die Schaffung

eines hydrostatischen Potentials verbraucht. Einem negativen Druck von 100 Atm. entspricht bei 20° eine Dampfdruckdifferenz von $17,54 - 16,28 = 1,26$ mm Hg. Um ebensoviel wird die ursprüngliche Dampfdruckdifferenz vermindert, sie sinkt von 3,51 mm auf $16,28 - 14,03 = 2,25$ mm Hg. Dieser Rest des Dampfspannungsunterschieds bleibt allein für Verdunstung verfügbar.

Allgemein wird von dem primären Potential, das in der Dampfdruckdifferenz zwischen Wasser und Atmosphäre gegeben ist, ein um so größerer Teil in eine dem flüssigen Wasser gegenüber wirksame Form gebracht, je größer der beim Wassernachschub zu überwindende Widerstand ist. Bei der Pflanze ist das Mittel zur Umformung des Potentials die quellbare Zellmembran, die wohl für Wasser, aber nicht für Wasserdampf (und Luft) durchlässig ist. Ein Ungleichgewicht zwischen den Dampfdrücken an der Oberfläche der Membran und in der Atmosphäre wird durch Entquellung der Membran so weit vermindert, bis ein dynamisches Gleichgewicht hergestellt ist. Dabei ist zunächst in der submaximal gequollenen Membran ein Potential der Quellungsenergie geschaffen. Mit der Membran setzt sich die Vakuole der lebenden Zelle ins Gleichgewicht, wobei ein osmotisches Potential entsteht. Mit der submaximal turgeszenten Parenchymzelle setzt sich das Gefäßwasser ins Gleichgewicht, wobei ein hydrostatisches Potential erzeugt wird. Die in der Pflanze in die Erscheinung tretende Zugkraft ändert bei den Umwandlungen des Potentials, vom Gefälle abgesehen, ihre Größe nicht, weil sie dauernd auf flüssiges Wasser zu wirken hat. Erst in der letzten Form wird das Potential auf weite Strecken hin wirksam, wie die Pflanze es nötig hat. Ein Potential der Imbibitionsenergie arbeitet im quellbaren Körper selber auf weite Strecken viel zu langsam, wegen der riesigen Widerstände für die Wasserbewegung. Ein osmotisches Potential im Parenchymgewebe ist schon leistungsfähiger, aber auch noch nicht leistungsfähig genug. Erst ein hydrostatisches Potential von derselben Größe wie das Imbibitions- und das osmotische Potential erzwingt in zusammenhängenden Wassersäulen gegen die Schwerkraft und gegen die Widerstände der seitlichen Reibung und der — nicht sehr zahlreichen — zu passierenden Wandungen eine Wasserverschiebung von der nötigen Geschwindigkeit.

Bei niedrigen Pflanzen ist der Aufwand von Arbeit bei der Beförderung des Wassers von der Wurzel zu den Blättern wahrscheinlich gering gegenüber der Arbeit, die bei der Aufnahme des Wassers aus dem Boden geleistet wird, und selbst bei hohen

Bäumen ist die Arbeit beim Wassererwerb sicher noch immer beträchtlich neben der Hebungsarbeit. Auch die Wasseraufnahme muß, wenn Wurzeldruck fehlt, durch die Saugung der Blätter bewirkt werden. Die Kohäsion des Wassers im leitenden Gewebekörper erlaubt, das durch die Imbibitionsenergie der transpirierenden Membranen geschaffene Potential mit verhältnismäßig geringem Verlust auf die Wurzel zu übertragen, die Wurzel arbeitsfähig zu machen.

Imbibition ist, wie schon Sachs erkannt hat, die treibende (genauer ziehende) Kraft bei der Wasserbewegung. Insofern bleibt seine Imbibitionstheorie noch heute bestehen. Daß die Pflanze das Imbibitions-Potential mit Hilfe der kohärenten Wasserfäden umzuformen und damit erst leistungsfähig zu machen vermag, diese Einsicht ist das Verdienst der Kohäsionshypothese. Es soll aber nicht vergessen werden, daß die Kohäsionstheorie nichts als eine umgeformte und damit leistungsfähigere Imbibitionstheorie ist. In der Dixonschen Darstellung der Kohäsionstheorie ist die Einschaltung des osmotischen Systems der Parenchymzelle zwischen transpirierender Membran und Gefäßwasser in ihrer Wirkung nicht ganz scharf erfaßt; die hier nötigen Korrekturen waren im Anschluß an Pfeffers Überlegungen auszuführen, und die sich hieraus ergebende Wichtigkeit des auch experimentell überall gefundenen Sättigungsdefizits in allen transpirierenden Geweben habe ich seit 1911 verfochten.

5. Der Energieumsatz bei Transpiration und Wasserhebung.

Dixon hat zu berechnen versucht (Progr. S. 60), welches der Energieverbrauch ist, wenn die Wasserhebung ebenso wie die Transpiration durch die Wärme der umgebenden Atmosphäre bestritten wird. Daß die Energiequelle für die bei der Verdunstung geleistete Arbeit die Wärme der Atmosphäre ist, bezweifelt ja niemand. Aber für die Wasserhebung nimmt nur die Kohäsionstheorie dieselbe Energiequelle in Anspruch, während die vitalistischen Theorien hierfür die Blutungskräfte der lebenden Zellen heranziehen.

Dixon meint, wenn Wasser gehoben werde, dann werde in der Verdunstung so viel Arbeit (Wärme) gespart, als die Hebung Arbeit erfordere. Wenn zur Hebung des Transpirationsstroms um 10 m im Baum 2 Atm. nötig sind, so macht das bei einem 100 m hohen Baum für 1 g Wasser 200 Metergramm oder weniger als

0,5 cal. Die Verdampfungswärme von 1 g Wasser ist 584 cal. Die Hebung erfordert ungefähr den tausendsten Teil der zur Verdunstung nötigen Energie, folglich soll bei der Hebung auf 100 m $\frac{1}{1000}$ weniger transpiriert werden, als wenn keine Hebung stattfindet. Bei höheren Widerständen wäre das Verhältnis ein etwas anderes, aber immer würde der gesamte Energieumsatz mit Hebung ebenso groß ausfallen wie ohne Hebung.

Diese Betrachtung ist gar zu summarisch und führt zu einem unrichtigen Ergebnis.

Für eine exakte Erörterung müssen wir zwei Fälle auseinanderhalten. 1. Ein Wärmezufluß aus der Atmosphäre in die Pflanze wird erzwungen nur durch das Dampfdruckpotential. Das geschieht im Dunkeln, wo die Pflanze sich unter die Temperatur der Luft abkühlt, vorausgesetzt, daß die Atmungswärme vernachlässigt werden darf. Wenn die Pflanze durch Änderung des eigenen Dampfdrucks das primäre Energiepotential zu verändern vermag, wird auch die thermische Potentialdifferenz zwischen Pflanze und Atmosphäre verändert. 2. Der Pflanze fließt aus der Atmosphäre dauernd strahlende Energie zu in einer Menge, mit der die Pflanze sich abfinden muß, ohne die Möglichkeit, durch eine Zustandsänderung dieses Energiepotential zu verändern. Das geschieht im Licht, vor allem im direkten Sonnenlicht.

Bei 20° und 80% Luftfeuchtigkeit wird im Dunkeln die Verdunstung beherrscht durch die Dampfdruckdifferenz¹⁾ $17,54 - 0,8 \cdot 17,54 = 17,54 - 14,03 = 3,51$ mm Hg. Wird nun das Wasser auf 1033 m gehoben oder stellt sich an der Oberfläche der Pflanze infolge schlechter Wasserversorgung ein negativer Druck von 100 Atm. her, so wird der Dampfdruck in den Interzellularen von 100% auf ungefähr 93% vermindert, von 17,54 auf 16,28 mm (vgl. oben S. 622). Die Transpiration ist jetzt beherrscht durch die Differenz $16,28 - 14,03 = 2,25$ mm. Statt 3,51 g werden also nur 2,25 g transpiriert, es werden somit 1,26 g (oder 36%) gespart. Dafür müssen aber die 2,25 g gegen einen Zug von 100 Atm. gehoben werden. Die bei der Hebung geleistete Arbeit ist $2,25 \cdot 1033 = 2324$ Meter-

1) Genauer durch ein von dieser Differenz und vom Bewegungszustand der Luft abhängiges Gefälle des Dampfdrucks. Wir müssen natürlich für die folgenden Betrachtungen den Bewegungszustand der Luft als konstant annehmen und können dann für Vergleichszwecke die Entfernung zwischen den Punkten größter und kleinster Spannung als konstant vernachlässigen, also das Gefälle ersetzen durch die Differenz. Vgl. dazu Renner, 1910.

gramm oder 5,47 Kalorien. Die bei der Transpiration eingesparte Arbeit beträgt aber $1,26 \cdot 584 = 736$ Kalorien. Der gesamte Energieverbrauch ist demnach bei hoher negativer Spannung geringer als bei voller Turgeszenz; zwischen der Energieersparnis bei der Transpiration und dem Energieaufwand bei der Hebung besteht keine Beziehung.

Die Berechnung ist noch nicht ganz genau, weil die Temperatur des transpirierenden Blattes nicht berücksichtigt ist. Der Wärmestrom aus der Atmosphäre, der die Verdunstung unterhält, wird dadurch erzwungen, daß das Blatt sich unter die Temperatur der Umgebung abkühlt. Wird nun die Transpiration infolge der Dampfdruckerniedrigung vermindert, so steigt die Temperatur des Blattes und damit auch die Dampfspannung. Die Ersparnis an verdunstetem Wasser fällt also etwas geringer aus als oben berechnet. Aber das Verhältnis zwischen der bei der Transpiration ersparten und der bei der Hebung aufgewendeten Arbeit wird nicht wesentlich verändert.

Im zweiten Fall, bei kräftiger Bestrahlung der Pflanze, dürfen die Temperaturverhältnisse nicht außer acht gelassen werden¹⁾. Die auf 1 qcm Blattfläche in 1' fallende Strahlung sei 0,5 cal. Absorbiert werden davon 0,4 cal., 0,1 cal. gehen durch. 1 qcm Blattfläche transpiriere in 1' $0,00044 \text{ g}^2$); dazu sind nötig 0,257 cal. Von den absorbierten 0,4 cal. bleiben 0,143 cal., die durch Emission unschädlich gemacht werden müssen. Die Emission betrage für 1 qcm Blattoberfläche in 1 Minute 0,0015 cal., wenn das Blatt um 1° wärmer ist als die Luft, also für 1 qcm Blattfläche, d. h. für Ober- und Unterseite zusammen, 0,03 cal. Die Emission ist der Temperaturdifferenz direkt proportional³⁾. Um in 1' auf 1 qcm Fläche 0,143 cal. zu emittieren, muß also das Blatt um $0,143 : 0,03 = 4,8^\circ$ wärmer sein als die Umgebung. Setzen wir die Temperatur der Luft zu 20° , so ist die des Blattes $24,8^\circ$. Die relative Feuchtigkeit der Luft sei 70%, dann ist der Dampf-

1) Die Daten für die Berechnung (Menge der einfallenden Strahlung, Maß der Emission) sind aus Brown u. Escombe und Brown u. Wilson entnommen.

2) Sehr starke Transpiration, bei *Helianthus*, nach Clapp.

3) S. Brown u. Escombe, S. 88; Brown u. Wilson, S. 131. — Stahl (S. 63) entnimmt den Brownschen Arbeiten dasselbe Beispiel für die Größe der Emission, gibt aber für einen Temperaturunterschied von 1° 0,015 cal. an, für 10° 0,3 cal., also bei 10° Differenz 20 mal so viel wie bei 1° . Er hat dabei übersehen, daß Brown die Emission bald für eine Blattseite, bald für beide Blattseiten angibt.

druck in der Luft $0,7 \cdot 17,5 = 12,25$ mm Hg. Im Blattinneren ist der Dampf bei $24,8^\circ$ gesättigt, er hat also eine Spannung von 23,5 mm Hg. Die wirksame Druckdifferenz, die die oben angegebene Transpirationsgröße (0,00044 g auf 1 qcm in 1') erzeugt und damit 0,257 cal. unschädlich zu machen erlaubt, ist dann $23,5 - 12,3 = 11,2$ mm Hg.

Bei einem osmotischen Druck von 100 Atm. und bei vollem Welksein ist der Dampfdruck im Blatt um 7 % erniedrigt, also von 23,5 auf 21,9 mm. Die wirksame Spannungsdifferenz wäre jetzt, gleich bleibende Temperatur angenommen, $21,9 - 12,3 = 9,6$ mm Hg. Durch Transpiration würden dann statt 0,257 cal. verbraucht

$$\frac{0,257 \cdot 9,6}{11,2} = 0,220 \text{ cal.},$$

oder es würden 0,037 cal. oder 14 % gespart. Diese 0,037 cal. müßten wieder durch Emission aus dem Blatt weggeschafft werden, und dazu müßte die Temperatur um weitere $0,037 : 0,03 = 1,2^\circ$ über die Lufttemperatur steigen, also von $24,8^\circ$ auf 26° . Bei dieser Temperatur wäre der Dampfdruck im Blatt $0,93 \cdot 25,3 = 23,5$ mm, also (zufällig) so hoch wie vorher, vor der Steigerung der Emission, und die Transpiration würde nun ebenfalls so hoch ausfallen wie vorher. Wir müssen also die primäre Dampfdruckerniedrigung geringer ansetzen, nur so hoch, daß die Wärmemenge, die trotz der Temperaturerhöhung an der Transpiration gespart wird, durch Emission beseitigt werden kann. Gehen wir von der Temperatur des Blattes aus und lassen diese infolge der verringerten Transpiration um $0,6^\circ$ steigen, also von $24,8$ auf $25,4^\circ$, so emittiert das Blatt auf 1 qcm in 1' um $0,03 \cdot 0,6 = 0,018$ cal. mehr als vorher. Der Sättigungsdruck bei $25,4^\circ$ ist 24,4 mm. Der Dampfdruck im Blatt sinkt nun bei Auftreten eines negativen Druckes von 100 Atm. und bei gleichzeitiger Erwärmung um $0,6^\circ$ von 24,8 mm nicht auf 21,9 mm Hg, sondern nur auf $0,93 \cdot 24,4 = 22,7$ mm. Die wirksame Druckdifferenz ist jetzt $22,7 - 12,3 = 10,4$ mm gegenüber der ursprünglich vorhandenen Differenz von 11,2 mm. Es werden jetzt an Transpiration gespart

$$\frac{0,257 \cdot 0,8}{11,2} = 0,0185 \text{ cal.}$$

Wärmeersparnis an Transpiration und Erhöhung des Wärmeverbrauchs durch Emission sind also bei dieser Temperaturerhöhung

um $0,6^0$ gleich groß, und das Blatt befindet sich wieder im energetischen Gleichgewicht mit der Atmosphäre. Die Transpiration ist dabei gegenüber dem idealen Zustand maximaler Turgeszenz um nur 7 % verringert, statt um 14 %, wie es zunächst bei ausschließlicher Beachtung der Erniedrigung der relativen Dampfspannung zu erwarten scheint. Die an der Transpiration eingesparte Energiemenge ist aber noch immer viel größer, als der bei der Hebung geleisteten Arbeit entspricht. Die bei der Transpiration ersparte Wassermenge ist $\frac{0,00044 \cdot 0,8}{11,2} = 0,000031$ g, die noch transpirierte Menge ist $\frac{0,00044 \cdot 10,4}{11,2} = 0,000409$ g. Diese Menge muß auf 1033 m gehoben werden; das macht 0,42 Metergramm oder 0,001 cal.

Wir kommen auch bei diesem Beispiel zu der Einsicht, daß keineswegs, wie Dixon meint, an der Verdampfungswärme soviel Energie gespart wird, als für die Hebung der noch verdunsteten Wassermenge Arbeit aufgewendet wird. Eine Beziehung besteht vielmehr, wie wir oben (S. 631) gesehen haben, zwischen der aufgewendeten Heбungsarbeit und der ersparten Ausdehnungsarbeit. Wenn in dem ersten Beispiel bei einer negativen Spannung von 100 Atm. statt 3,51 g nur 2,25 g transpiriert, also 1,26 g eingespart werden, so kann der Zusammenhang der sein: Die noch transpirierten 2,25 g werden auf 1033 m gehoben, dafür werden 1,26 g weniger verdunstet, d. h. um die betr. Gewichtsmenge wird weniger Dampf von der jetzt maßgebenden Spannung 16,28 mm Hg auf 14,03 mm Hg gebracht oder ausgedehnt. Bei der Berechnung der beiden behandelten Beispiele und bei einem dritten Fall finde ich die beiden Arbeiten wohl von ähnlicher Größe, aber nicht identisch. Es muß also vorläufig dahingestellt bleiben, ob die angedeutete energetische Beziehung tatsächlich verwirklicht ist.

Das eine kann aber als sicher gelten: wenn das Wasser in negative Spannung gerät, wird der gesamte Energieumsatz bei der Verdunstung verringert, deshalb weil das primäre Energiepotential, das Dampfdruckgefälle, vermindert wird. Aus diesem Grund kann das Welken, von der Tätigkeit der Spaltöffnungen ganz abgesehen, zu beträchtlicher Wasserersparnis führen.

6. Osmotischer Druck und Transpiration.

Die ökologische Literatur ist voll von mehr oder weniger unbestimmten Vermutungen über die Verminderung der Transpiration durch Bestandteile des Zellsaftes, wie Schleim, Gerbstoff, organische Säuren (z. B. Warming, S. 120, Neger, S. 156). Neuerdings fehlt es nicht an Hinweisen darauf, daß solche Stoffe, ebenso wie anorganische Salze, nach Maßgabe der Dampfdruckerniedrigung wirksam sein müssen (z. B. Fitting, S. 260, Neger, S. 157). Aber daß diese Wirkung erst bei Turgorverlust eintreten kann, hat niemand erkannt. Mit der quantitativen Seite der Frage hat sich, soviel ich sehe, nur Livingston befaßt. Er fragt (1911, S. 161), wie ansehnlich die Erniedrigung der Dampfspannung im besten Fall sein kann, und findet sie für einen osmotischen Druck von 100 Atm. zu „weniger als 10 %“; später (Livingston und Brown, 1912, S. 318) gibt er sie genauer zu 8 % an; wir haben oben (S. 622) 7,2% berechnet. Daß die Dampftension an der Oberfläche der Zelle um diesen Betrag sinken kann, wenn Welken eintritt, scheint Livingston nicht klar geworden zu sein. Er denkt deshalb (1912, S. 317) an die Möglichkeit, daß bei hohem osmotischem Druck des Zellsaftes die Konzentration der die Zellwände tränkenden Flüssigkeit beträchtlich sein könnte. Wahrscheinlich findet er das selber nicht. Wenn er aber bei seinen weiteren Überlegungen annimmt, die Transpiration sei durch eine Dampfdruckerniedrigung, einerlei wie diese nun zustande kommen mag, bei allen Außenbedingungen im selben Maß vermindert (1912, S. 318), so ist das nicht richtig.

Bei einem osmotischen Druck von 100 Atm. und vollem Welken ist der Dampfdruck in der Membran, wenn sie reines Wasser enthält — das wollen wir wie bisher für alle Ableitungen annehmen —, um 7 % vermindert gegen den voll turgeszenten Zustand, bei dem der osmotische Druck bedeutungslos ist. Der Dampfdruck in den Interzellularen, der bei voller Turgeszenz gleich dem Sättigungsdruck des Wassers ist, wird infolge des Welkens von 100 % auf 93 % erniedrigt, also bei 20° von 17,5 auf 16,2 mm Hg. Die Komplikationen durch Temperaturdifferenzen zwischen Gewebe und Luft und durch Änderung der Gewebetemperatur (vgl. oben S. 636) lassen wir zunächst außer acht; Gewebe und Atmosphäre sollen dieselbe konstante Temperatur haben. Die Transpiration hängt ab von der Dampfdruckdifferenz zwischen den

Interzellularen und der Außenluft. Nur wenn außen die Dampfspannung Null herrscht, ist die Transpiration proportional dem Dampfdruck in den Interzellularen, also in unserem Fall um 7 % verringert. Beträgt die Luftfeuchtigkeit außen 93 %, so wird durch das Welken die Transpiration vollständig sistiert. Bei 80 % Feuchtigkeit ist die wirksame Dampfdruckdifferenz $16,2 - (0,8 \cdot 17,5) = 16,2 - 14 = 2,2$ mm Hg in der welken Pflanze, $17,5 - 14 = 3,5$ mm Hg in der voll turgeszenten, die Transpiration ist also von 35 auf 22 oder um 35 % vermindert. Setzen wir allgemein die relative Luftfeuchtigkeit = F, so verhält sich bei allen Temperaturen¹⁾ die Transpiration der welken zu der der voll turgeszenten Pflanze wie $(93 - F) : (100 - F)$. Daraus ergeben sich für verschiedene Werte von F folgende Verhältniszahlen:

Relative Luftfeuchtigkeit

in % 0 30 40 50 60 70 80 90 93

Depression d. Verdunstung

in % 7 10 11,7 14 17,5 23,3 35 70 100

Bei hoher Luftfeuchtigkeit ist also die prozentuale Verminderung der Transpiration beträchtlich. Aber in feuchter Luft ist die Transpiration an und für sich gering, ausreichende Wasserversorgung leicht. Eine ansehnliche Herabsetzung der Transpiration wäre für die Pflanze gerade in trockener Atmosphäre wünschenswert, und da scheint die Wirkung konzentrierter Zellsäfte nicht sehr ausgiebig. Besonders bei den häufiger vorkommenden osmotischen Drucken von etwa 20 Atm., die bei vollem Welken die Dampfspannung um nur 1,5 % herabsetzen²⁾, scheint eine ins Gewicht fallende Einschränkung des Wasserverlustes durch Welken nicht vorhanden zu sein. Ist aber infolge starker Bestrahlung das Gewebe beträchtlich wärmer als die Luft, so ist die Wirkung des Welkens noch geringer; wir haben oben (S. 638) für einen solchen Fall bei einem osmotischen Druck von 100 Atm. und bei 70 % Luftfeuchtigkeit 7 % Wasserersparnis berechnet.

1) Durch die Temperatur wird die prozentuale Dampfdruckerniedrigung sehr wenig beeinflusst, und zwar nimmt sie mit steigender Temperatur etwas ab. Bei 25° ist der Sättigungsdruck des Wassers 23,76 mm Hg, der Sättigungsdruck einer Lösung, die einen osmotischen Druck von 100 Atm. besitzt, berechnet sich zu 22,07 mm Hg. Die Dampfdruckerniedrigung beträgt also bei 25° 7,1 %, während wir sie bei 20° zu 7,2 % gefunden haben.

2) Ein osmotischer Druck von 50 Atm. drückt bei 20° die Dampfspannung von 17,54 auf 16,87 mm, also um 3,8 % herab.

Experimentelle Daten, die wir hier heranziehen können, hat vor allem Livingston¹⁾ beigebracht. Er findet in einer größeren Versuchsreihe die Verminderung der relativen Transpiration, (d. h. des Verhältnisses zwischen der Transpiration einer Pflanze und der Verdunstung eines Evaporimeters), wie sie an warmen, trockenen Tagen gegen Mittag sich einstellt, im Durchschnitt zu 49 %. Bei E. B. Shreve findet an beblätterten Zweigen gar eine Erniedrigung der relativen Transpiration im Mittel von 227 auf 78 statt (S. 36), die Verminderung beträgt also 66 %. Wie viel von dieser Verringerung auf Engerwerden der Spaltöffnungen zurückzuführen ist, läßt sich noch nicht sicher entscheiden. Daß aber bei Blättern mit ausgiebiger stomatärer Transpiration die regulierende Tätigkeit der Spaltöffnungen an der Herabdrückung der relativen Transpiration einen wesentlichen Anteil hat, scheint mir zweifellos, im Gegensatz zu Livingston²⁾. Shreve hat nämlich die Veränderung der Spaltweite gleichzeitig mit dem Gang der relativen Transpiration beobachtet und, wenigstens vormittags, eine recht nahe Übereinstimmung gefunden (vgl. S. 40, Exp. XIV, XVI). Die Berechnung der Diffusionskapazität einer Spaltöffnung ist sehr unsicher³⁾, schon die Messung der mittleren Spaltweite mühsam⁴⁾,

1) 1906, S. 42; 1912, S. 311.

2) Livingston u. Brown, 1912, S. 311. — Livingston vertritt, ebenso wie Shreve, augenscheinlich den Standpunkt von Lloyd (1908), daß die Spaltöffnungen die Transpiration nicht zu regulieren vermögen. Ich habe die Schlüsse von Lloyd mit ausführlicher Begründung abgelehnt (1910), und Experimente von Darwin und Pertz haben dasselbe Ergebnis gehabt (1911, S. 141) wie die meinigen. Lloyd hat jetzt seinen Standpunkt von Grund aus geändert (1912, 1913), ohne sich aber mit mir auseinander zu setzen und ohne zuzugeben, daß er seine frühere Auffassung verlassen hat. Während er früher bewiesen zu haben glaubte, daß die Transpiration durch die Stomata nicht reguliert wird, sagt er jetzt, der Wassergehalt werde durch die Spaltöffnungen nicht konstant erhalten. Das letztere scheint mir durch seine Versuche bewiesen. Aber daß seine frühere Auffassung irrtümlich war, halte ich fest. Der Fehler wäre dadurch zu vermeiden gewesen, daß Lloyd nach Livingstons Vorgang die relative Transpiration bestimmt hätte, nicht nur die absolute. Und wenn Lloyd selber das eingesehen haben sollte, so zeigen doch die Arbeiten von Livingston und besonders von Shreve (S. 44), daß die betreffenden Autoren noch in dem Lloydschen Irrtum von 1908 befangen sind. Es wäre sehr zu wünschen, daß über einen außerordentlich einfachen Gegenstand, der in jeder Anfängervorlesung behandelt wird, durch offene Diskussion endgültige Einigung hergestellt würde.

3) Vgl. Renner 1910.

4) Auch die von Darwin und Pertz angegebene Porometermethode, deren Prinzip von den Autoren noch gar nicht analysiert worden ist, verlangt eine sehr kritische Handhabung.

und die aus den linearen Dimensionen des Porus abgeleiteten Verhältniswerte für die Diffusionskapazität sind deshalb nicht als ganz zuverlässig zu betrachten. In der folgenden Tabelle sind nach den Zahlen von Shreve (S. 41, 42) die Verhältniswerte der Spaltweiten und der zugehörigen relativen Transpirationsgrößen nebeneinander gestellt. Die Übereinstimmung ist, abgesehen von dem Ende des Versuchs XVI, gar nicht schlecht. Und wenn auch, wie gesagt, auf die Zahlen kein fester Verlaß ist, so ist es doch äußerst wahrscheinlich, daß die Veränderung der Spaltweite wenigstens mit eine Ursache der Veränderung der relativen Transpiration ist.

	Spalt- weite	relative Transpiration	Verhältnis	
			der Spaltweite	der relativen Transpiration
Exp. XIV	3,6	0,181	100	100
	1,6	0,079	44	43
	2,2	0,124	61	68
Exp. XVI	4,4	0,302	100	100
	2,5	0,205	57	67
	3,1	0,215	70	70
	3,3	0,108	75	38!

Nach Shreve zeigen aber auch blattlose Zweige, deren Spaltöffnungen immer geschlossen sein sollen (S. 41), den normalen Gang der relativen Transpiration. Das Maximum der relativen Transpiration (Mittel aus zwei Versuchen, S. 36) ist 0,155, das Minimum 0,069, die Herabdrückung also 56%. Das wäre ohne Mitwirkung der Stomata derselbe Erfolg, wie in dem oben zitierten Experiment XIV, wo die Verminderung 57% beträgt. Nun ist bei einem Blatt mit offenen Spalten immerhin auch noch eine kutikuläre Transpiration da, und wenn am selben Blatt die stomatäre Komponente durch die Schließzellen und die kutikuläre auf eine gleich zu untersuchende Weise annähernd im selben Verhältnis herabgedrückt werden, dann ist der Gang der relativen Transpiration mit und ohne Spaltöffnungen derselbe.

Bei den blattlosen Zweigen müssen wir jedenfalls zu der Deutung greifen, die Livingston überall anwenden möchte. Livingston schließt: die Spaltöffnungen sind es nicht, die die relative Transpiration herabdrücken; Konzentrationen, die den

Dampfdruck um 49% erniedrigen, gibt es auch nicht; folglich muß ein anderes Moment wirksam sein. Und dieses findet er in einem leichten Austrocknen der Membranen¹⁾. Daß es allein die Zellwände sind, die von ihrem Quellungswasser verlieren, ist sehr unwahrscheinlich. Die Verminderung des Wassergehalts, die im Laufe des Tages mit zunehmender Evaporation sich an den transpirierenden Organen allgemein einstellt²⁾, betrifft also sicher auch die Zellräume und führt ja tatsächlich an sehr warmen trockenen Tagen nicht selten zu vorübergehendem deutlichem Welken. Eine Zunahme des Sättigungsdefizits bezw. der Turgorsenkung mit der Zunahme des Wasserverbrauchs ist auch im Interesse des Wasserersatzes unvermeidlich, weil erst das Sättigungsdefizit die Saugkraft liefert.

Solange wir annehmen, daß der Quellungszustand der ganzen Zellwand mit dem Dampfdruck des Zellsaftes im Gleichgewicht sei, können wir eine Verminderung der relativen Transpiration um 50% oder mehr unter den Bedingungen der Versuche nicht erklären, auch nicht bei vollem Welken. In den hier allein verwertbaren Experimenten von Shreve mit blattlosen Zweigen war kein sichtbares Welken erreicht, der osmotische Druck betrug sicher nicht mehr als 100 Atm., die Erniedrigung der Dampftension im Zellsaft belief sich also höchstens auf wenige Prozent. Die Transpiration hätte dadurch um nicht viel mehr Prozent vermindert sein können, weil die relative Feuchtigkeit der Luft zu nur 10% registriert ist.

Die bisher gemachte Annahme über die Imbibition der Membran gilt aber streng nur für solche Zustände, in denen die Zellhaut im statischen Gleichgewicht mit der Atmosphäre sich befindet, also keine Transpiration statthät. Sobald die Zelle Wasser abgibt, muß innerhalb der Zellwand ein Potential vorhanden sein, das das Wasser mit ausreichender Geschwindigkeit durch die Membran treibt. Die Zellhaut darf also nicht auf ihrer ganzen Dicke gleichmäßig imbibiert sein. Nur in der innersten Schicht hat die Zellwand den Dampfdruck des Zellsaftes, nach außen nimmt die Dampfspannung ab. Das Gefälle der Wassersättigung muß um so

1) „incipient drying“ bei Livingston und Brown, 1912, S. 311, 314; Livingston, 1913, S. 172; vorher von Livingston (1911b, S. 419) „incipient wilting“ genannt. Noch früher habe ich (1910, S. 516) von Austrocknen der Wände bei beginnendem Welken gesprochen.

2) Livingston u. Brown, 1912; Lloyd 1912, 1913; Shreve 1914.

steiler sein, je rascher das Wasser durch die Membran filtriert und je größer der Filtrationswiderstand der Membran ist.

Am wirksamsten wird dieser Faktor deshalb bei kutikularisierten Zellhäuten. Gewöhnliche Epidermen transpirieren merkbar, auch wenn ihnen Spaltöffnungen ganz abgehen, die Kutikula ist also gequollen, wenn auch wenig. An einem vollkommen turgeszenten Blatt muß die Kutikula wassergesättigt sein, wenn der absolute Wassergehalt auch gering ist¹⁾. Wenn nun Transpiration einsetzt, muß die Kutikula im ersten Augenblick ebenso stark transpirieren wie jede andere Zellhaut, weil in ihr der Sättigungsdruck des Wassers herrscht. Aber schon ein geringer Wasserverlust verlangt zu seiner Deckung bei der schwachen Imbibition und den riesigen Filtrationswiderständen ein steiles Druckgefälle in der Außenwand. Die Zelle kann deshalb fast maximalen Turgor haben, die Dampfspannung an der Oberfläche der Kutikula ist trotzdem weit erniedrigt. So erklärt sich der gute Transpirationsschutz, den die Kutikula auch einem wohl turgeszenten, etwa abgeschnitten in Wasser stehenden Blatt gewährt. Das Dampfdruckgefälle in der Membran hat nur für den Wassertransport durch die Membran aufzukommen, in ihrer innersten Schicht kann die Außenwand reichlich imbibiert sein.

Bei bewurzelten Pflanzen wird aber der Turgor im transpirierenden Parenchym immer beträchtlich gesenkt, um den Wasserstrom bis zu den verdunstenden Zellhäuten zu unterhalten. Die innerste Schicht der Epidermisaußenwand ist jetzt mit der nicht mehr voll turgeszenten Zelle im Gleichgewicht, das Sättigungsgefälle in der Membran beginnt also schon an einem tieferen Punkt. Der Filtrationswiderstand der ganzen Wand ist außerdem durch die Entquellung erhöht, das Gefälle in der Wand muß also auch noch steiler werden als an der turgeszenten Zelle. So nimmt der Dampfdruck an der Oberfläche der Kutikula mit zunehmender evaporierender Kraft der Atmosphäre immer mehr ab, und damit die relative Transpiration.

Was für Zellen mit kutikularisierten Außenwänden ohne weiteres einleuchtet, daß an der Oberfläche die Dampfspannung weit unter die des Zellsaftes sinken kann, das könnte nun, wenn schon in geringerem Maß, auch für die gewöhnlichen Zellulosewände des Parenchyms gelten, an denen die „innere Transpiration“

1) Vgl. dazu Livingston, 1913, S. 168.

in die Interzellularen stattfindet. Eine Druckdifferenz von einer Höhe, die im äußersten Fall dem osmotischen Druck des Zellsaftes entspricht, besorgt aber den Transport des Wassers durch das Parenchym der Wurzel, durch die Gefäße zu den Blättern und hier wieder durch einige Parenchymschichten bis zu den Interzellularen, und dabei filtriert das Wasser durch zahlreiche Zellwände. Vorausgesetzt, daß die Beschaffenheit der an die Interzellularen grenzenden Wände dieselbe ist wie im übrigen Parenchym, genügt also eine sehr geringe Druckdifferenz, um das Wasser zu guter Letzt durch die letzte Zellulosehaut in den Interzellularräum zu treiben; die betreffende Membran wird folglich außen ziemlich ebenso stark imbibiert sein wie innen. Demnach ist es recht fraglich, ob ein „beginnendes Austrocknen“ im Sinne Livingstons, nach unseren Festsetzungen eine Senkung der Imbibition unter das Gleichgewicht mit dem Zellsaft, auch an den die Interzellularen begrenzenden Zellwänden eintreten kann; und an diese scheint Livingston vorzugsweise zu denken¹⁾.

Es dürfte jetzt auch klar geworden sein, daß Livingstons beginnendes Austrocknen nicht, wie er tut²⁾, mit meinem Sättigungsdefizit³⁾ gleich zu setzen ist. Das Sättigungsdefizit entspricht der Turgorsenkung und liefert das Energiepotential für die Wasserversorgung bis zu den oberflächlichen Membranen hin; die dadurch bedingte Dampfdruckerniedrigung kann im äußersten Fall dem osmotischen Druck des Zellsaftes entsprechen. Das beginnende Austrocknen liefert, soweit es über das Gleichgewicht mit dem Zellsaft hinausgeht, das Energiepotential für die Wasserfiltration durch die oberflächlichen Wände und ist mit Sicherheit bis jetzt nur von der Epidermis bekannt.

Alles in allem müssen wir sagen: durch die Potentialgefälle in den transpirierenden Zellwänden, deren Größe wir noch nicht kennen, werden die Dampfdruckverhältnisse so kompliziert, daß wir über die Wirkung hoher Zellsaftkonzentrationen auf die Transpiration keine zahlenmäßigen Angaben machen können. Das Minimum der Wirkung bei vollem Welken, entsprechend der Dampfdruckerniedrigung im Zellsaft (was aber keineswegs proportionale

1) Ebenso meint Fitting (S. 260): „Namentlich die sog. innere Transpiration dürfte auf einen sehr niedrigen Betrag dadurch (nämlich durch hohe Zellsaftkonzentration) herabgedrückt sein.

2) 1913, S. 172.

3) Vgl. oben S. 625.

Verminderung der Transpiration bedeutet, sondern meistens beträchtlichere), kennen wir. Wie aber der Dampfdruck an der Oberfläche der verdunstenden Zellwände bei starker Transpiration dadurch beeinflußt wird, können wir nicht schätzen.

Natürlich kann die relative Transpiration (man sollte Transpiration nie mehr ohne gleichzeitige Messung der Evaporation bestimmen), außer durch Spaltenverengung und durch primäre Dampfdruckerniedrigung in der Membran, auch durch Veränderungen in den Eigenschaften des Plasmas hervorgerufen werden¹⁾. Davon wissen wir aber noch nichts, und die für die Transpiration unmittelbar maßgebende Folge solcher Veränderungen wäre immer letzten Endes eine Veränderung des Dampfdrucks in der Membran.

Wir können jetzt vielleicht auch dem Problem der starken Schleimbildung bei Xerophyten eine neue Ansicht abgewinnen. Verschleimte Epidermis z. B. ist viel häufiger als man im allgemeinen annimmt²⁾. Neger sagt darüber (S. 156): „Kolloide Substanzen (Schleim usw.) geben in flüssigem Zustand ihr Wasser nur langsam ab. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der in den Oberhautzellen vieler Pflanzen vorkommende Schleim die Wasserabgabe einschränkt.“ Mit solchen „zweifellosen“ Feststellungen tut sich die Ökologie, wie wir sie bis jetzt haben, noch immer viel zu leicht. Sie begnügt sich oft, anstatt zu wissen, mit einem Meinen, das bald zu einem durch keinen Zweifel getrübbten Glauben wird. Aus diesem Zustand kann die Ökologie nur herauskommen, wenn sie sich ans Rechnen gewöhnt, denn in solchen Dingen ist ein Wissen erst da, wo Zahlen sind. Gerade in der Ökologie sind ja die quantitativen Verhältnisse alles, noch mehr als in der unangewandten Physiologie.

Kolloide in flüssigem Zustand, also kolloidale Lösungen, geben ihr Wasser ab entsprechend ihrem Dampfdruck, und der ist wenig erniedrigt. Aber der Schleim liegt ja nicht an der Oberfläche, sondern im Innern der Zelle, und kann in dem komplizierten System der bewurzelten Pflanze ganz andere Wirkungen haben als in einer Glasschale.

1) Vgl. Livingston und Brown, S. 317.

2) Viele Beispiele z. B. bei Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899. Aus meiner Assistentenzeit bei Prof. Radlkofer ist mir bekannt, daß verschleimte Epidermis bei tropischen Sapindaceen außerordentliche Verbreitung hat, desgleichen bei Moraceen; vgl. Renner, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, Englers Jahrb., 1906, Bd. 39, S. 324.

In einer Epidermiszelle, deren Innenwand verschleimt ist, bewegt sich bei hoher Turgeszenz das Transpirationswasser verhältnismäßig leicht durch die stark imbibierte Schleimmembran. Wird die Zelle welk, so verliert die Schleimmembran von ihrem Wasser verhältnismäßig mehr als die anderen Teile der Wandung, eben wegen ihrer hohen Quellbarkeit. In diesem Zustand wirkt die Schleimaufgabe der Innenwand wie eine kräftige Verdickung; als solche stellt sie sich ja z. B. in Alkohol auch dar. Schon innerhalb dieser Wand ist eine gewisse Druckabnahme nötig, um das Wasser mit der nötigen Geschwindigkeit nach außen zu befördern. Die Epidermis wird also stärker welk als es einer nicht verschleimten Oberhaut in Berührung mit Parenchym von einem gewissen Turgeszenzgrad begegnen würde, und das führt zu einer Verminderung der kutikularen Transpiration (vgl. S. 644). Eine dicke, nicht verschleimte Epidermisinnenwand wirkt im selben Sinn, doch dauernd, nicht wie die verschleimte nur bei schwieriger Wasserbeschaffung. Bei Zellen mit Schleim im Zellsaft wird das Welken ähnliche Folgen haben, Erhöhung des Filtrationswiderstandes¹⁾. Bei der Wasserversorgung ist eben alles Dynamik, nichts Statik.

Diese Betrachtungen sind aber erst physiologische Orientierung, noch keine Ökologie. Für die Ökologie ist das Ausmaß der Wirkung ausschlaggebend, in unserem Fall der Umstand, ob die Wasserersparnis eine praktisch ins Gewicht fallende Größe erreicht. Darüber wissen wir gar nichts, wir können nicht einmal annähernd schätzen, und deshalb müssen wir uns zu dem Geständnis bequemen, daß die ökologische Bedeutung der Schleimbildung noch unbekannt ist.

II. Messung der Kohäsion des Wassers mit Hilfe des Rings am Farnsporangium.

Für die Kohäsionstheorie der Wasserbewegung ist es natürlich von großer Bedeutung, welche Zerreißungsfestigkeit das in den Leitbahnen eingeschlossene Wasser hat. In der botanischen Literatur wird diese Festigkeit des Wassers nach dem Vorgang von Dixon allgemein als Kohäsion bezeichnet. Physikalisch scheint der Begriff

1) Bei meiner Darstellung der Xerophyten (1914b, S. 674) war ich auf diesen Punkt noch nicht aufmerksam geworden.

Kohäsion ganz mangelhaft definiert zu sein. Er wird bald gleichbedeutend mit Binnendruck gebraucht, bald ungefähr im gleichen Sinn wie Oberflächenspannung¹⁾. So ist es begreiflich, daß viele Autoren den Ausdruck Kohäsion auf Flüssigkeiten überhaupt nicht anwenden²⁾. Wir Botaniker können aber, eben weil der Begriff nicht scharf umgrenzt ist, dem Schlagwort Kohäsionstheorie zuliebe bei dem Terminus bleiben, mindestens so lange wir nicht wissen, was eigentlich geschieht, wenn in einer wassererfüllten Pflanzenzelle eine Gas- oder Dampfblase auftritt und den Zusammenhang der Wasserfüllung aufhebt. Es sind ja mindestens vier Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Der Riß kann auftreten: 1. im Innern der Wasserfüllung a) infolge Überwindung der Zugfestigkeit (des Binnendrucks) des Wassers, b) infolge Ausscheidung eines vorher gelöst gewesenen Gases; 2. zwischen Wasser und Wand a) infolge Überwindung der Adhäsion des Wassers an der Wand, b) infolge Eindringens von Luft durch die Wand.

Die von verschiedenen Autoren und mit Hilfe verschiedener Methoden am Wasser experimentell bestimmten Werte für die Kohäsion weichen weit voneinander ab. Jul. Meyer hat bei anscheinend sehr exakten Versuchen mit seinen „Flüssigkeitstonometern“ im besten Fall 34 Atm. gefunden. Dixon dagegen will mit einer ganz ähnlichen Methode³⁾ auf 158 Atm. (1909 b, S. 42) und neuerdings gar auf 207 Atm. gekommen sein (1914, S. 233); die Berechnung der Druckwerte ist aber sehr umständlich und eine anschauliche Vorstellung von der Höhe der auftretenden Spannungen geben die Experimente deshalb nicht. Die viel durchsichtigeren Resultate von Meyer lassen die Festigkeit des Wassers geringer erscheinen, als daß die Kohäsionstheorie sich damit begnügen könnte, denn falls die in Pflanzen vorkommenden osmotischen Drucke von 100 Atm. für die Wasserversorgung voll ausgenutzt werden sollen, muß die Kohäsion des Wassers mindestens diesen Wert von 100 Atm. erreichen.

1) Die Tabellen von Landolt-Börnstein z. B. kennen nur die „spezifische Kohäsion“ (S. 112), die aus der Oberflächenspannung abgeleitet ist.

2) Z. B. Nernst, Jul. Meyer. Ursprung, der den letztgenannten Autor ausführlich zitiert, setzt den Ausdruck Kohäsion ein, wo Meyer von dem erreichten negativen Druck spricht.

3) Nach der Darstellung von Ursprung (S. 397) muß man notwendig annehmen, die Ablehnung der Berthelotschen Methode richte sich auch gegen Dixon. Daß Dixon diese Methode viel sorgfältiger handhabt, deutet Ursprung in der Anmerk. 3 nur eben an.

Gegen die bisher versuchten Bestimmungen samt und sonders ist der Einwand zu erheben, daß sie mit Gefäßen aus anderem Material arbeiten als die pflanzlichen Zellwände sind. Einmal kann die Adhäsion des Wassers an den imbibierten Zellhäuten größer sein als an Glas. J. Meyer weist mehrfach darauf hin, daß seine Bestimmungen die eigentliche Zugfestigkeit des Wassers noch gar nicht treffen. Er sagt z. B. S. 23: „Der Entstehungsort der Blase, also die Bruchstelle, befand sich, so oft ich die Erscheinung zu beobachten Gelegenheit hatte, niemals im Inneren der Flüssigkeit selbst, sondern an der Berührungsstelle Flüssigkeit — Glas“; und weiter S. 27: „Das Ergebnis dieser 165 Messungen ist also, daß ein Grenzwert der negativen Drucke, der der Zugfestigkeit der untersuchten Flüssigkeit entspricht, bisher nicht erreicht werden konnte.“ Zweitens befinden sich die im Wasser gelösten Gase unter verschiedenen Bedingungen, je nachdem das Wasser in Glas oder in eine Pflanzenzelle eingeschlossen ist. Der Punkt ist wichtig, weil die meisten Autoren betonen, hohe negative Drucke ließen sich nur mit luftfreien Flüssigkeiten erzielen; Dixon allerdings hat seine höchsten Werte mit luftgesättigtem Holzsaft erhalten (1914). Die im Gefäßwasser gelöste Luft kann, wenn das Lösungsvermögen des Wassers für Luft sich einmal verringert, durch die Gefäßwand nach außen diffundieren und braucht sich nicht in der Gefäßzelle in Gasform auszuschcheiden. In einer Glasröhre ist das ganz anders. Im Askenasyschen Versuch z. B. ist das Wasser nur auf der Querschnittfläche des Gipspfropfens mit der Luft in Berührung, der Gasaustausch zwischen Atmosphäre und Wasser auf dem Weg der Diffusion deshalb sehr erschwert. Und in allseits geschlossenen Glasröhren, wie Dixon und Meyer sie verwenden, besteht gar kein Verkehr zwischen Wasser und Atmosphäre.

Wir müssen also Wasser beobachten, das im Innern von Pflanzenzellen in Zugspannung versetzt wird. Dazu eignen sich am besten die sogenannten Kohäsionsmechanismen, weil wir hier an einer auffallenden Bewegungsreaktion erkennen, wann der Zusammenhang in der Wasserfüllung der Zelle aufgehoben wird. Ob dabei der Riß im Wasser selber oder zwischen Wasser und Zellwand auftritt, ob also die Kohäsion oder die Adhäsion zuerst überwunden wird, braucht uns vorerst nicht zu beschäftigen. Das schönste Beispiel eines Kohäsionsmechanismus ist der Ring (Annulus) am Sporangium der Polypodiaceen. Bei Wasserverlust werden die dünnen Außenwände der Ringzellen eingedrückt, die Seitenwände einander genähert,

der gesamte äußere Umfang des Annulus verkleinert, und dadurch am schwächsten Punkt in der Fortsetzung des Ringes, am Stomium, die Sporangienwand aufgerissen¹⁾. Bei fortschreitendem Wasserverlust wird die vorher konvexe Außenseite des Rings konkav, bis die Wasserfüllung der Ringzellen reißt, die Zellen mit einem Ruck ihre ursprüngliche Gestalt annehmen, der Außenumfang des Annulus seine ursprüngliche Länge wiedergewinnt und damit der ganze Ring in die Ausgangsstellung zurückschnellt. Es handelt sich nun bloß darum, die Spannung des Wassers in dem Augenblick zu bestimmen, bevor die eingedellte Außenwand sich aus ihrer Zwangslage losreißt und nach außen springt. Während der ganzen Deformation bis zu diesem Augenblick hat ja das Wasser den Zug der adhärierenden Membran auszuhalten, und daß das keine geringe Spannung ist, läßt sich bei der Stärke der Deformation an den kleinen Wandflächen von vornherein annehmen.

Zur Bestimmung der Spannung stehen zwei Wege offen: 1. die Ausnutzung der Semipermeabilität der Wände der Annuluszellen, 2. die Ermittlung des Dampfdrucks durch Vergleich.

1. Die Semipermeabilität der Annulusmembranen.

Den wassererfüllten Ring kann man bekanntlich statt durch Austrocknenlassen auch durch Einlegen in wasserentziehende Mittel zum Springen bringen, wie es Glycerin, starker Alkohol und Salzlösungen sind. Die Wände der Ringzellen sind also für diese Flüssigkeiten viel weniger leicht durchdringlich als für Wasser. Aber sie sind dafür nicht vollkommen undurchlässig. Denn die Blasen, die in den Ringzellen beim Springen in Luft oder in einer der Flüssigkeiten aufgetreten sind, verschwinden in den genannten Flüssigkeiten mit der Zeit; bei Glycerin dauert das mehrere Tage, bei Salzlösungen viel kürzere Zeit. Und wenn in verdünntem Glycerin oder in Salzlösungen der Annulus sich nur deformiert hat ohne zu springen, so geht die Deformation langsam zurück.

Die Ausnahmestellung, die der Rohrzucker in seinem Verhalten gegen alle semipermeablen Membranen einnimmt, ließ vermuten,

1) Der Riß läuft bei den mir bekannten Polypodiaceen nur im Stomium zwischen den beiden Zellen, auf den Backen des Sporangiums geht er quer durch die Zellen durch, ohne sich an die Zellgrenzen zu halten. Das wird gewöhnlich ungenau abgebildet.

daß er auch durch die Annuluswände nicht eindringt. Tatsächlich wird in starken Zuckerlösungen die Deformation in vielen Tagen nicht rückgängig gemacht, und in Luft gesprungene Annuli behalten, wenn sie in starke oder schwache (bis zu 10 % herunter) Zuckerlösung eingetragen werden, die Blasen viele Tage lang. Rohrzucker dringt also gar nicht ein.

In einer Rohrzuckerlösung, die 2 Gewichtsteile Zucker auf 1 Teil Wasser, also 5,8 Mole im Liter Wasser, enthielt, deformierten sich reife Sporangien von *Polystichum filix mas*, *Scolopendrium officinarum* und *Pteris quadriaurita* (Gewächshausmaterial) sehr stark, ohne aber im allgemeinen zu springen (Fig. 3, 10, 12, 13, Taf. IX). Nur die Sporangien von *Polystichum filix mas* var. *decorum*, die im Freien schon geöffnet und wohl etwas verwittert waren, sprangen größtenteils in dieser Lösung. Die Sporangien der gewöhnlichen Form von *Filix mas* wurden auch in etwas verdünnten Lösungen beobachtet, und zwar in solchen, die auf 1 Teil Wasser 1,12 bzw. 1,5 Teile Rohrzucker enthielten. Die Deformation war hier natürlich beträchtlich schwächer, wie Fig. 1 und 2, Taf. IX (zu vergleichen mit Fig. 3), zeigen. Sporangien desselben Sorus verhalten sich, wohl je nach dem Reifezustand, recht verschieden. Am raschesten und stärksten krümmen sich die Annuli von schon geöffneten, also ganz reif gewesenen Sporangien. Die noch geschlossenen reißen in den schwächeren Lösungen manchmal gar nicht auf (Fig. 1) oder sehr spät, also wohl erst wenn die Lösung unter dem Deckglas durch Verdunstung vom Rand konzentrierter geworden ist. Der dünnwandige Annulus von *Scolopendrium* krümmt sich viel stärker als der der beiden anderen Arten, auch vor dem Springen in der Luft. Fig. 12, Taf. IX, zeigt einen solchen vollkommen zum Ring zusammengebogenen Annulus von *Scolopendrium* in der stärksten Zuckerlösung; damit ist Fig. 13, Taf. IX. von *Filix mas* zu vergleichen. Um die Reihe der Stadien voll zu machen, sind in Fig. 4. Taf. IX noch Sporangien nach dem Springen in Glycerin wiedergegeben: sie sind fast geschlossen und der gasförmige Inhalt der Ringzellen erscheint dunkel.

In sehr stark deformierten Ringzellen zeigt der Inhalt innerhalb der konzentrierten Zuckerlösung ein optisches Verhalten, das mitunter den Anschein erweckt, als ob schon Gasblasen vorhanden wären. Bei Zugabe von Wasser schließt sich aber das Sporangium, ohne daß die „Blasen“ sich dehnen, vielmehr zeigen die Zellen sich vollkommen wassererfüllt. Glycerin bringt solche Annuli auch

prompt zum Springen, ebenso kann man durch Drücken aufs Deckglas die Spannung vollends soweit steigern, daß das Wasser reißt. Weiter unten wird mitzuteilen sein, daß auch Annuli, in denen schon Blasen aufgetreten sind, unter gewissen Umständen nicht vollständig zu springen vermögen. Aber bei der geschilderten Erscheinung ist es ganz sicher noch nicht zur Zerreißung des Zellwassers gekommen. Andererseits kann der Brechungsindex des Wassers durch die Zugspannung nicht in merklicher Weise verändert sein. Mit der Steigerung des positiven Druckes nimmt nämlich nach Röntgen der Brechungsindex außerordentlich wenig zu, und nach J. Meyer ist der Dilatationskoeffizient des Wassers gleich dem Kompressionskoeffizienten. Daß der Zellinhalt dunkel erscheint, fast (wenn auch nicht ganz) so dunkel wie die Gasblasen in zersprungenen Zellen, hängt also wohl mit der sehr starken Krümmung der Außenwände zusammen. Der Brechungsindex der dicken Zuckerlösung ist von dem des Wassers beträchtlich verschieden, es kann deshalb wohl zu einer totalen Reflexion kommen.

Nach tagelangem Verweilen in der stark deformierenden konzentriertesten Zuckerlösung (in einem verschlossenen Gläschen, nicht unter dem Deckglas) führten die Sporangien bei Glycerinzugabe unvollkommene Springbewegungen aus, wobei in den Ringzellen zweifellose Blasen sichtbar wurden. Die Annuli blieben aber auf der Außenseite stark konkav, die Wände waren nicht imstande sich vollständig auszufüllen, wohl infolge von Überdehnung (vgl. unten S. 658).

Die Deformation des Annulus kommt zum Stillstand, wenn der Dampfdruck im Füllwasser der Ringzellen gleich der Dampftension der Lösung geworden ist. Der Dampfdruck des Füllwassers kann von vornherein erniedrigt sein durch gelöste Stoffe, und bei der Deformation steigt die Konzentration der Lösung, wenn eine solche vorhanden ist. Wir müssen also fürs erste erfahren, welcher osmotische Druck in den Zellen im Zustand starker, schon nahe ans Springen hinreichender Deformation herrscht. Bei sehr hohem osmotischem Druck im Innern ist mit wasserentziehenden Mitteln nicht einmal eine schwache Deformation zu erreichen; Sporangien, die in 70proz. Alkohol gelegen haben, ändern in absolutem Alkohol und in Glycerin ihre Form gar nicht.

Lebend waren von den verwendeten Sporangien nur die von *Pteris quadriawita* zur Hand. Im reifen, zum Springen bereiten Annulus enthalten die Zellen noch einen lebenden Plasmabelag,

der auf der Innenwand am stärksten ist; hier liegt auch der Zellkern. Der osmotische Druck des Zellsaftes läßt sich natürlich mit Zucker nicht bestimmen, weil dieser nicht durch die Zellwand bis zum Protoplasten permeiert. Eine Mollösung von Kalisalpete plasmolysiert die Zellen kräftig. Die Substanzen des Zellsaftes oder ein Teil davon könnten auch in der toten Zelle von der Wand festgehalten werden, wie die Wand dem Zucker den Eintritt verwehrt.

Daß das Füllwasser der toten Annuluszelle Stoffe in Lösung enthält, hat schon Prantl (1886) wahrscheinlich gemacht. Prantl glaubt das rasche Verschwinden der „Luftblasen“, wenn der gesprungene Annulus in Wasser gebracht wird, auf osmotischen Druck in den toten Ringzellen zurückführen zu müssen und beobachtet tatsächlich, daß die Blasen, wie in Wasser, so auch in 3proz. CaCl_2 -Lösung verschwinden, aber in 5proz. und noch konzentrierteren Lösungen des Salzes erhalten bleiben.

Zuverlässiger ist jedenfalls die Verwendung von Rohrzucker. Sporangien von *Pteris quadriaurita* wurden lebend in Luft zum Springen gebracht, dann nach Zusatz 30proz. Zuckerlösung¹⁾ rasch beobachtet. Die Blasen, die zuerst die Zellen ganz ausfüllten, verkleinerten sich beträchtlich, einzelne verschwanden sogar ganz. Die Zellen vermochten also der Lösung, die als solche nicht permeiert, Wasser zu entziehen. In 40% Zucker blieben die Blasen größer, in 50% Zucker waren zwischen der Blase und den Zellwänden in den Ecken nur dünne Plasmamassen sichtbar. Diese verloren an Volumen noch weiter bei Zugabe von sehr konzentrierter Zuckerlösung oder von Glycerin.

Durch Kochen der Sporangien in destilliertem Wasser wird der osmotische Druck der Ringzellen etwas vermindert. Gekochte Sporangien, in Luft zum Springen gebracht, behielten in 30 und 40% Zucker größere Blasen als Sporangien, die vor dem Springen noch lebten. Auch in 20% Zucker blieben die Blasen noch ziemlich groß. In 10% Zucker dagegen verschwanden die allermeisten.

In sehr verdünnter Salzsäure gekochte und dann in destilliertem Wasser ausgewaschene Sporangien unterschieden sich nicht von den in Wasser gekochten.

Der osmotische Druck der toten, nicht deformierten, vollkommen von Flüssigkeit erfüllten Ringzellen entspricht also etwa 10%

1) 30% bedeutet 30 g Zucker auf 100 g Wasser; ebenso sind die folgenden Konzentrationsangaben zu verstehen.

Rohrzucker. Im Zustand stärkster Deformation ist der osmotische Druck höchstens bis zum Gleichgewicht mit 30% Rohrzucker erhöht; das entspricht einem osmotischen Druck von etwa 24 Atm., weil die Lösung 0,9 Mol auf 1 l Wasser enthält¹⁾. Denn in dieser Lösung ist neben den großen Blasen ja nur noch eine dünne Flüssigkeitsschicht erhalten.

In Sporangien von *Scolopendrium*, die ein Jahr lang in 70proz. Alkohol aufbewahrt waren und dann in destilliertem Wasser gekocht wurden, ist der osmotische Druck noch niedriger. Aus gesprungenen Annulis verschwinden die Blasen zwar in 1prozentiger Zuckerlösung, sie bleiben aber in den meisten Zellen sehr groß bei 4tägigem Liegen in 10% Zucker. Wird gesprungenen Sporangien

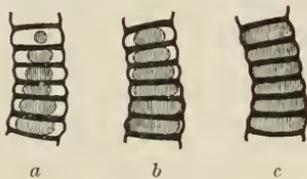


Fig. 2.

Teil eines Annulus von *Scolopendrium*, in Rückenansicht. Die Wände sind schwarz ausgezogen, die Gasblasen in den Zellen sind schraffiert.

a = in 1proz., b = in 5proz., c = in 10proz. Zuckerlösung. Der Zustand a ist vorübergehend. Die weitere Verkleinerung der Blasen wurde dadurch verhindert, daß das Sporangium aus der Lösung a in die Lösung b gebracht wurde. Die Zustände b u. c sind stabil.

Wasser zugesetzt, so werden die Blasen rasch kleiner und verschwinden zuletzt. Bei Übertragung in 1proz. Zuckerlösung wird das endliche Verschwinden der in Wasser schon verkleinerten Blasen kaum verlangsamt. In 5% Zucker dagegen dehnen sich die klein gewordenen Blasen beträchtlich, und in 10% geht die Dehnung so weit, daß sie die meisten Zellen bis in die äußersten Ecken ausfüllen (Textfig. 2); 10 g Zucker auf 100 g Wasser sind etwa 0,3 Mol auf 1 l Wasser, und diese Konzentration gibt einen osmotischen Druck von etwa 7,5 Atm.¹⁾.

Der osmotische Druck der Zuckerlösung, die 1,12 Teile Zucker auf 1 Teil Wasser enthält, beträgt nach Berkeley und Hartley²⁾ etwa 102 Atm. Um die osmotischen Drucke der stärkeren Lösungen durch Extrapolation annähernd zu finden, habe ich die von Berkeley und Hartley angegebenen Werte in ein Koordinatensystem eingetragen (Textfig. 3), die Schnittpunkte der Koordinaten mit Hilfe des Kurvenlineals verbunden und die Kurve nach oben verlängert. So ergeben sich für Lösungen, die 1500

1) Renner, 1912 a, S. 491, nach Morse.

2) Vgl. Renner, 1912 a, S. 496.

bzw. 2000 Teile Rohrzucker auf 1000 Teile Wasser enthalten, osmotische Drucke von 148 bzw. 210 Atm.

Der osmotische Druck in den deformierten Annuluszellen ist also dem osmotischen Druck der konzentrierten Rohrzuckerlösung gegenüber verschwindend niedrig. Die Erniedrigung der Dampftension in den Ringzellen muß demnach zum allergrößten Teil durch negativen Druck des Füllwassers, an dem die eingedrückte Zellwand zerzt, zustande kommen. Der negative Druck ist gleich dem osmotischen Druck der Zuckerlösung, also im äußersten Fall etwa 200 Atm., und dabei springen die Sporangien im allgemeinen noch nicht einmal.

Mit noch konzentrierteren Rohrzuckerlösungen ist wegen ihrer sirupartigen Beschaffenheit nicht angenehm zu arbeiten. Gesättigte Kochsalzlösung, die noch höheren osmotischen Druck hat (vgl. unten), bringt ganz reife Sporangien von *Pteris quadriaurita*, lebende wie gekochte, zum Springen, 0,9-gesättigte Lösung deformiert sie nur stark, und die Deformation geht bald zurück. Das Kochsalz dringt also ziemlich leicht ein und kann zu genauer Bestimmung der Zugspannung beim Springen nicht verwendet werden.

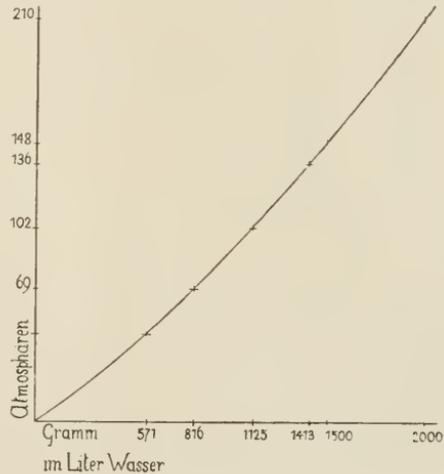


Fig. 3.

2. Die Dampftension im Annulus vor dem Springen in Luft.

Wir können uns von der Semipermeabilität der Annuluswände, die den meisten Stoffen gegenüber mangelhaft ist, leicht unabhängig machen. Dazu brauchen wir die wassergesättigten Sporangien nur in einem geschlossenen Raum über Lösungen beliebiger Stoffe unterzubringen. Dann destilliert Wasserdampf so lange aus dem Annulus zur Lösung, bis der Dampfdruck an der Oberfläche der Zellwände mit der Dampftension der über der Lösung liegenden

Luft sich ausgeglichen hat. Im stationären Zustand ist die Dampfspannung an der Oberfläche der Ringzellen gleich der des Füllwassers: nur solange die Verdunstung kräftig ist, kann die Zellwand trockener sein, als dem Spannungszustand des Füllwassers entspricht (vgl. oben S. 643).

Auf dem Boden kleiner Glasschälchen mit abgeschliffenem Rand (Durchmesser etwa 30 mm, Höhe 15—20 mm) wurde ein kurzes Stück Glasstab oder Glasröhre mit Siegelack befestigt und auf den Stab mit Kanadabalsam ein Deckglas aufgeklebt, das dicht unter den Schalenrand zu liegen kam (Textfig. 4). Wurde nun in das Schälchen eine Lösung eingegossen, auf das Deckglas eine Anzahl wassergesättigter Sporangien gebracht und dann auf den mit Vaseline bestrichenen Schalenrand eine dünne Glasplatte luftdicht aufgelegt, so konnten die Annuli noch bei mittelstarker Vergrößerung bequem beobachtet werden. In den Schälchen stellt

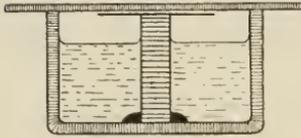


Fig. 4.

sich rasch der der Lösung zukommende Dampfdruck her und die Sporangien deformieren sich bei geringer Luftfeuchtigkeit rasch, bei höherer langsamer, bis zur Erreichung des Gleichgewichts.

Über Rohrzuckerlösungen ist die Deformation, wie zu erwarten, ebenso groß wie in ihnen; Fig. 10, Taf. IX stellt Sporangien von *Filix mas* in der stärksten Zuckerlösung dar, Fig. 14, Taf. IX darüber. Salzlösungen geben mit der zweiten Methode stärkere Krümmung als mit der erst beschriebenen, wo das Permeieren des Salzes stört, außerdem bleibt die Deformation in der Atmosphäre der Schälchen konstant, sie geht nicht zurück.

Eine gesättigte Kalisalpeterlösung, deren osmotischer Druck etwas über 100 Atm. beträgt¹⁾, bringt die meisten Sporangien von *Filix mas* — nur mit diesen wurden die vergleichenden Beobachtungen ausgeführt, weil sie flach sind und deshalb oft auf der Breitseite liegen bleiben — zum Aufreißen und deformiert manche Ringe auch deutlich, doch nie bis zum Konkavwerden der Außenseite (Fig. 9, Taf. IX). Noch niedrigere Luftfeuchtigkeit wurde mit Kochsalzlösungen hergestellt, und zwar durch verschiedene Verdünnung einer gesättigten Lösung, nachdem ermittelt war, daß über der gesättigten Lösung die Sporangien aller drei Arten fast

1) Renner, 1912 a, S. 500.

ausnahmslos springen. Die den Lösungen zukommenden osmotischen Drucke mögen gleich beigefügt werden, die Berechnung folgt weiter unten.

$\frac{1}{3}$ -gesättigte NaCl-Lösung¹⁾; osmotischer Druck 96 Atm. Die Sporangien reißen größtenteils auf (Fig. 5, Taf. IX) und krümmen sich ungefähr so weit wie über der gesättigten KNO₃-Lösung (Fig. 9, Taf. IX) und wie in Zuckerlösung von der Konzentration 1,12 : 1 (Fig. 1).

$\frac{1}{2}$ -gesättigte NaCl-Lösung; Druck 153 Atm. Der Rücken der Sporangien wird deutlich konkav, etwa so wie in Zuckerlösung von der Konzentration 1,5 : 1. Man vgl. Fig. 6, Taf. IX (über NaCl) mit Fig. 2, Taf. IX (in Zucker).

$\frac{4}{5}$ -gesättigte NaCl-Lösung; Druck 279 Atm. (Fig. 8, Taf. IX). Die Sporangien deformieren sich sehr stark, noch stärker als in Zuckerlösung von der Konzentration 2 : 1. Vereinzelte Sporangien springen nach längerem Liegen im Schälchen; die Fig. 8, Taf. IX zeigt ein solches geschlossenes Sporangium.

0,9-gesättigte NaCl-Lösung; Druck 323 Atm. Alle Sporangien springen.

Man sieht, wie die Stärke der Deformation wieder mit der Konzentration der Lösung ganz regelmäßig zunimmt und wie über den Salzlösungen die Krümmung des Annulus ebenso stark ist wie in Zuckerlösungen von der gleichen osmotischen Energie.

Die Grenzwerte der Spannung vor dem Springen, die uns am meisten interessieren, liegen bei den beiden anderen untersuchten Arten noch höher als bei *Polystichum filix mas*. Über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung springen nämlich die Sporangien von *Scolopendrium* und von *Pteris quadriaurita* (lebende wie gekochte) nur zum Teil. Sogar über NaCl 0,95-gesättigt (osmotischer Druck 350 Atm.) bleiben von *Scolopendrium* noch immer manche Sporangien ungesprungen. Noch nach 1 $\frac{1}{2}$ Tagen führen diese Sporangien, wenn der Deckel vom Schälchen abgenommen wird, Springbewegungen aus, wenn auch unvollkommene (vgl. unten). Selbst über gesättigter

1) D. h. eine Lösung, die aus 1 Volumteil gesättigter Lösung und 2 Teilen Wasser hergestellt ist. Der Salzgehalt, auf 100 g Wasser bezogen, ist deshalb nicht genau gleich dem dritten Teil des Gehalts der gesättigten Lösung, und die unten angegebenen Werte für den Salzgehalt (S. 662) und für den osmotischen Druck stimmen nur angenähert. Das ist aber ohne Belang, weil der Grenzwert der Spannung erst mit der gesättigten Lösung erreicht wird und der Grad der Deformation durch geringe Unterschiede des osmotischen Drucks nicht beeinflusst wird.

NaCl-Lösung (osmotischer Druck 368 Atm.) wurden unter sehr zahlreichen Sporangien von *Scolopendrium* nach $1\frac{1}{2}$ Tagen einmal ganz wenige deformiert gefunden, die beim Zutritt trockner Luft sprangen. Die Schälchen wurden bei diesen Grenzbestimmungen in Schachteln mit Watte eingepackt, um Temperaturunterschiede zwischen verschiedenen Teilen des Schälchens und rasche Temperaturschwankungen zu vermeiden: es hatte sich nämlich gezeigt, daß bei Zuckerlösungen von wenigen Prozenten die Deckplatten der frei auf dem Tisch stehenden Schälchen sich mit Wasser beschlugen, also kälter waren als die Flüssigkeit.

Werden deformierte Sporangien durch Abheben des Deckels vom Schälchen der trocknen Luft ausgesetzt, so schreitet die Deformation weiter bis zum Springen. Über $\frac{1}{3}$ -gesättigt NaCl und über gesättigt KNO₃ erfolgt normales Springen noch, wenn die Sporangien 6 Tage lang deformiert gelegen haben; ob nach noch längerer Zeit, wurde nicht untersucht. Bei den höheren Konzentrationen (von $\frac{1}{2}$ -gesättigt NaCl aufwärts) springen die Annuli nicht mehr, wenn die Zwangslage einen Tag gedauert hat. Beim Öffnen des Schälchens machen sie nur kleine ruckförmige Bewegungen, bei denen die Deformation um einen geringen Betrag vermindert wird. Fig. 7 stellt einige Sporangien von *Scolopendrium* dar, die erst $1\frac{1}{2}$ Tage über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung gelegen haben und dann der trockenen Luft ausgesetzt worden sind. Ein Sporangium ist fast geschlossen: es war augenscheinlich im Schälchen früh gesprungen. Das zweite ist noch deutlich deformiert; es war vielleicht später gesprungen. Bei den 3 übrigen, die noch sehr stark deformiert sind, ist das unvollkommene Springen erst beim Öffnen des Schälchens eingetreten. Bei diesen Bewegungen zerreißt aber die Wasserfüllung wie beim vollständigen Springen; denn wird jetzt Wasser zugegeben, so schließen sich die Sporangien, und alle Ringzellen erweisen sich von Blasen erfüllt. Durch die lang dauernde starke Deformation und Austrocknung werden also, ebenso wie bei langem Liegen in sehr konzentrierter Zuckerlösung (vgl. S. 652), die mechanischen Eigenschaften der Zellwände so verändert, daß sie die Einfaltung nicht mehr rasch auszugleichen vermögen, wenn der Widerstand des Füllwassers beseitigt ist. Einige Wochen später war die Deformation in Luft weit zurückgegangen.

Wird zu deformierten Sporangien, bevor sie zu springen vermögen, Wasser zugesetzt, so schließen sie sich rasch, doch nicht ruckförmig, ohne daß in den Ringzellen Blasen erscheinen; das

gespannte Wasser in den Zellen entwickelt natürlich hohe Saugkraft. Auch in dampfgesättigter Luft, ohne Berührung mit flüssigem Wasser, schließen sich deformierte Sporangien, freilich langsam. Feuchte Luft in der Nähe der Sporangien läßt sich in der Weise herstellen, daß man nach Abheben des Schalendeckels die Sporangien rasch mit einem Deckglas bedeckt und vom Rand her destilliertes Wasser einfließen läßt. Stellenweise bleiben dann Luftinseln, in denen unbenetzte Sporangien liegen. Die Schließbewegung wird dadurch ermöglicht, daß vom Wasser Dampf zur Annulusemembran destilliert, dort sich kondensiert und an das Lumen der Ringzellen weitergegeben wird. Das dauert so lange, bis Wasser, Membran und Füllwasser den gleichen Dampfdruck haben, d. h. bis der Annulus vollkommen wassergesättigt ist.

Die rasche Einstellung des Rings auf die jeweilige Feuchtigkeit der Atmosphäre ist am bequemsten in der Weise zu beobachten: von Schälchen, die $\frac{1}{3}$ - oder $\frac{1}{2}$ -gesättigte NaCl-Lösung enthalten und in denen die Sporangien noch nicht zu weit deformiert sind, braucht man nur den Deckel unter dem Mikroskop mehr oder weniger weit zu lüften und wieder dicht aufzusetzen, um das rasche Zunehmen und Zurückgehen der Krümmung zu verfolgen. Die Annuli verhalten sich ganz wie hygroskopische Körper, deren Bewegungen durch Quellung und Entquellung hervorgerufen werden. Ein Unterschied besteht ja auch nur darin, daß im Annulus die wassererfüllten Räume mikroskopisch sichtbar sind, in einem quellbaren Körper nicht. Und die Reaktionen des Rings sind auch nur durch das Vorhandensein eines quellbaren Körpers, der Zellwand, ermöglicht, denn mit Hilfe der Quellungsenergie der Wand wird die Zugspannung des Füllwassers herbeigeführt.

Die Wirkung hohen osmotischen Druckes in den Ringzellen läßt sich wieder leicht demonstrieren. Sporangien werden mehrere Tage lang in einer Salzlösung untergetaucht gehalten. Die Lösung dringt in dieser Zeit in die Ringzellen bis zum Gleichgewicht ein, und wenn jetzt die Sporangien rasch in Wasser abgewaschen und auf die Deckgläser in den Schälchen gebracht werden, so ist die Lösung in den Zellen gefangen und erniedrigt den Dampfdruck des Annulus. Die Deformation über einer gegebenen Lösung geht deshalb weniger weit als bei Sporangien, die vor dem Versuch in destilliertem Wasser gelegen haben. Annuli von *Filix mas*, die eine Normallösung von Kalisalpeter enthalten, deformieren sich über 0,9-gesättigt NaCl noch ganz kräftig, aber lange nicht bis

zum Springen (Fig. 11, Taf. IX). Sporangien, die mit $\frac{1}{4}$ -gesättigter NaCl-Lösung getränkt sind, reißen über 0,9-gesättigt NaCl nur eben erst auf.

3. Die Spannungen bei Lebermooselateren.

Von den übrigen Kohäsionsmechanismen wurden nur noch die Elateren einer Jungermanniacee (*Lophozia spec.*) geprüft. Mit Einlegen in osmotisch wirksame Flüssigkeiten ist diesen Schleuderzellen nicht beizukommen, weil ihre Membranen, bzw. die unverdickten Flächen der Wand, allen geprüften Stoffen, auch dem Rohrzucker, den Eintritt ohne weiteres gestatten. Wassererfüllte Schleuderzellen führen bei Zugabe von Glycerin oder konzentrierter Zuckerslösung keine Bewegungen aus, und in Luft gesprungene Elateren lassen in Glycerin die Blasen in einigen Minuten verschwinden, in Rohrzuckerlösung langsamer. Daß die Elateren lösliche Stoffe enthalten, die nicht durch die Wand permeieren können, ist nach diesem Verhalten des Rohrzuckers sehr unwahrscheinlich.

Die zweite beim Farnsporangium angewandte Methode ist auch auf die Elateren anwendbar. Der Inhalt reifer Sporogone, die in 70 proz. Alkohol aufbewahrt waren und dann einen halben Tag in destilliertem Wasser gelegen hatten, wurde in den beschriebenen Schälchen auf die Deckgläser ausgestrichen.

Die Elateren einer und derselben Probe verhalten sich viel ungleichmäßiger als die Farnsporangien. Schon über gesättigter Kalisalpeterslösung springen ganz vereinzelt Zellen, die meisten bleiben tagelang zusammengedreht liegen. Über 0,8-gesättigt NaCl über Nacht liegende Elateren sind zum allergrößten Teil gesprungen, einzelne sind noch zusammengedreht und springen erst beim Öffnen des Schälchens. Sogar über 0,9-gesättigt NaCl sind nach einiger Zeit einzelne Zellen noch deformiert, die beim Abnehmen des Schalendeckels springen.

Wahrscheinlich haben bei dem kleinen Volumen der Schleuderzellen geringfügige Schwankungen der Temperatur und damit der relativen Luftfeuchtigkeit ausgiebige Wirkung. Außerdem können aber auch Unterschiede der Wandbeschaffenheit zwischen den Zellen vorhanden sein. Die orientierenden Versuche zeigen aber, daß die Spannung in den Elateren vor dem Springen von derselben Größenordnung ist wie bei den Farnsporangien.

4. Die Kohäsion des Wassers.

Im äußersten Fall ist das gespannte Wasser in den Ringzellen mit gesättigter Natriumchloridlösung im Gleichgewicht (bei *Scolopendrium*). Der osmotische Druck im Annulus ist gerade bei *Scolopendrium* sehr niedrig (vgl. S. 654), wir dürfen also den negativen Druck im Annulus vor dem Springen fast gleich dem osmotischen Druck der Kochsalzlösung setzen.

Eine bei 18° gesättigte Kochsalzlösung enthält 35,77 g NaCl auf 100 g Wasser; im Liter Wasser sind das 6,11 Mole NaCl¹⁾. Die Dampfspannung einer bei 0° gesättigten Lösung, die auf 100 g Wasser 35,5 g NaCl enthält, ist von Dieterici²⁾ bei 0° zu 3,504 mm Hg gemessen; der Sättigungsdruck reinen Wassers bei 0° beträgt 4,620 mm Hg. Der osmotische Druck der Lösung berechnet sich aus der Dampfdruckerniedrigung nach der Formel (vgl. oben S. 622):

$$P = \frac{1000 \cdot R \cdot T}{M} \cdot \ln \frac{p}{p_1}$$

oder ungenauer

$$P = \frac{1000 \cdot R \cdot T}{M} \cdot \frac{p - p_1}{p}$$

R ist wieder gleich 0,0821, T = 273 (t = 0°), M = 18, p = 4,620, p₁ = 3,504. Danach ist der osmotische Druck der gesättigten Kochsalzlösung bei 0° 343 Atm. und bei 18° 365,5 Atm. Die bei 18° gesättigte Lösung entwickelt bei dieser Temperatur einen osmotischen Druck von 368 Atmosphären³⁾. Als genau können diese Werte aber aus verschiedenen Gründen nicht gelten (vgl. Nernst; Renner 1912a). In der folgenden Tabelle (S. 662) sind einige weitere Werte, nach Dieterici berechnet, zusammengestellt und für Konzentrationen, die uns interessieren, die Werte interpoliert.

Das Wasser im Annulus hält demnach häufig eine Zugspannung von über 300 Atm. aus, ohne zu reißen, und in Ausnahmefällen einen Zug von etwa 350 Atm. Was dann beim Springen des Ringes überwunden wird, ob das die Zugfestigkeit des Wassers

1) Die Lösung hat die Dichte 1,2; im Liter Lösung sind also 317 g oder 5,42 Mole NaCl enthalten. Diese Zahl gibt Shull an (S. 189).

2) Aus Landolt-Börnstein, S. 360, entnommen.

3) Shull (S. 189) gibt 375 Atm. an.

ist oder etwas anderes, haben wir bis jetzt nicht erörtert. Wäre es die Zugfestigkeit, so müßten wir immer sehr nahe beieinanderliegende Werte erhalten: denn die osmotischen Drucke in den Ringzellen sind so niedrig, daß die Unterschiede zwischen diesen Drucken erst recht unbedeutend sein müssen. Wir sehen aber die Sporangien bald bei 0,8 gesättigt NaCl schon springen, bald bei gesättigt NaCl noch nicht springen; der Druckunterschied beläuft sich hier auf etwa 80 Atm. Es ist also so gut wie sicher, daß selbst mit den höchsten Spannungswerten die Grenze der Zugfestigkeit des Wassers noch gar nicht erreicht ist, ebenso wie in den Versuchen von J. Meyer.

Sättigungs- grad	g NaCl in 100 g H ₂ O	GM in 1000 g H ₂ O	Dampfdruck bei 0° in mm Hg	Osmot. Druck bei 18° in Atm.
1	35,77	6,11		368
1	35,5	6,07	3,504	365,5
0,95	33,98	5,81		350
0,9	32,19	5,50		323
	29,25	5,00	3,722	285,5
0,8	28,62	4,89		279
0,5	17,89	3,06		153
	17,50	3,00	4,125	149
0,333	11,92	2,04		96
	11,70	2,00	4,301	94

Daß der Gasgehalt des Füllwassers das Reißen bedingt, ist nicht wahrscheinlich. Es liegt deshalb nahe, bei der Verschiedenheit der Spannungen vor dem Springen an eine Wirkung der Wandbeschaffenheit zu denken. Das ließe sich etwa in der Weise prüfen, daß man ermittelte, ob jedem Sporangium seine bestimmte Springspannung zukommt. Dabei bleibt offen, ob die Adhäsion zwischen Wasser und Wand variiert, oder ob Luft von außen, bei verschiedenen Überdrucken, durch die Zellwand eindringt. Falls die negative Spannung, die in einer wassererfüllten Pflanzenzelle auftreten kann, eine Funktion der Wandbeschaffenheit ist (von der selbstverständlich notwendigen Starrheit der Wand abgesehen), hängt die Ausgiebigkeit von Kohäsionswirkungen im Pflanzenkörper von den Zellwänden ab, sie kann also bei verschiedenen Zellformen verschieden sein. Untersuchungen über

diesen Gegenstand sind schon ziemlich abgeschlossen und werden demnächst mitgeteilt werden.

Das eine ist jedenfalls durch die Beobachtungen am Farnsporangium sichergestellt, daß die Zugfestigkeit des Wassers nicht bloß ausreicht, die Anforderungen der Wasserversorgung im Sinn der Kohäsionstheorie zu decken, sondern viel größer ist. Ob aber in den Gefäßen die Kohäsion des Wassers ähnliche Werte erreicht, bleibt noch zu ermitteln.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Theoretisches.

Voll turgeszente Zellen besitzen den Dampfdruck reinen Wassers. Auf die Größe, die dem osmotischen Druck des Zellsafts entspricht, sinkt die Dampftension erst bei vollem Welken der Zelle. Bei den höchsten osmotischen Drucken, die von Pflanzengewebe bekannt sind (100 Atm.), beläuft sich die Erniedrigung der Dampfspannung auf 7%.

Wasserverschiebung in Parenchymen ist abhängig von Unterschieden im Turgeszenzgrad der Zellen, unabhängig von Unterschieden im osmotischen Druck.

Wenn in einem ganz welken Blatt der osmotische Druck des Parenchyms P Atm. beträgt, herrscht in den angrenzenden Gefäßen eine Zugspannung (ein negativer Druck) von $(P-1)$ Atm. In negativ gespanntem Wasser ist die Dampfspannung ebenso erniedrigt wie in einer Lösung.

Die bei der Wasserversorgung tätigen Energiepotentiale im Pflanzenkörper sind Potentialdifferenzen der Imbibitionsenergie, der osmotischen Energie und des hydrostatischen Drucks. Diese Potentiale entstehen durch Umformung eines Teiles des Energiepotentials, das in der Dampfdruckdifferenz zwischen Oberflächenzellen und Atmosphäre gegeben ist. Der Rest des primären Potentials bleibt allein für die Transpiration verfügbar.

Der gesamte Energieumsatz bei der Transpiration ist bei der welken Pflanze, wenn das Wasser gegen beträchtliche Widerstände zur Oberfläche gebracht werden muß, kleiner als bei der vollturgeszenten (von Regulation durch die Spaltöffnungen ist dabei

ganz abgesehen). Die bei der Hebung des transpirierten Wassers geleistete Arbeit ist viel kleiner als der durch Verringerung der Transpiration gesparten Verdampfungswärme entspricht.

Bei gleicher prozentualer Erniedrigung der Dampfspannung ist die prozentuale Verringerung der Transpiration um so größer, je höher die relative Luftfeuchtigkeit ist.

Bei hohen Filtrationswiderständen der Dampf abgebenden Membranen, also vor allem in den kutikularisierten Außenwänden der Epidermis, sinkt bei lebhafter Transpiration die Dampfspannung an der Membranoberfläche weit unter die Dampftension des Zellsafts.

2. Experimentelles.

Die Zellwände des Annulus am Farnsporangium (z. B. von *Polystichum filix mas*) sind für Rohrzucker vollkommen impermeabel. Ebenso undurchlässig sind sie für unbekannte Stoffe im Zellinnern. In den toten Ringzellen erhält sich deshalb ein gewisser osmotischer Druck. Salzlösungen dringen rascher oder langsamer ein.

In konzentrierten Rohrzuckerlösungen, die viel höheren osmotischen Druck haben als der Inhalt der Ringzellen, deformiert sich der Annulus bis zu einem von der Konzentration der Zuckerlösung abhängigen Gleichgewichtszustand. Wenn fast reines Wasser im Gleichgewicht mit einer Lösung ist, also dieselbe Dampfspannung wie die Lösung besitzt, muß das Wasser in Zugspannung versetzt sein. Die eingedellten Außenwände der Ringzellen zerren an dem Füllwasser und erzeugen, wenn das Sporangium in einer Lösung von 2 Teilen Zucker auf 1 Teil Wasser liegt, einen negativen Druck von etwa 200 Atm., ohne daß das Wasser reißt.

Werden Sporangien in einem abgeschlossenen Raum über Lösungen von Zucker oder von Salzen, demnach in einer nicht wasserdampfgesättigten Atmosphäre, untergebracht, so deformieren sie sich je nach der Feuchtigkeit der Luft, also je nach dem osmotischen Druck der Lösung, verschieden weit. Im Gleichgewicht ist die Zugspannung des Füllwassers der Ringzellen wieder gleich dem osmotischen Druck der Lösung.

Die Zugspannung, der das Füllwasser auf diese Weise unterworfen werden kann, ohne zu reißen, beträgt häufig 300 Atm. Über gesättigter Kochsalzlösung, die einen osmotischen Druck von

368 Atm. entwickelt, springen die allermeisten Sporangien. Ausnahmsweise bleiben auch über dieser Lösung einzelne Sporangien deformiert, ohne zu springen. Die Kohäsion des Wassers in diesen Zellen ist damit im äußersten Fall zu etwa 350 Atm. bestimmt.

München, Weihnachten 1914.

Literatur.

1905. H. T. Brown and Escombe, Researches on some of the physiological processes of green leaves. *Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B*, vol. 76, p. 29.
1905. H. T. Brown and Wilson, On the thermal emissivity of a green leaf in still and moving air. *Ebenda*, p. 122.
1908. Clapp, A quantitative study of transpiration. *Bot. Gaz.*, 45, p. 254.
1911. Darwin and Pertz, On a new method of estimating the aperture of stomata. *Proceed. Roy. Soc., Ser. B*, vol. 84, p. 136.
- 1909 a. Dixon, Transpiration and the ascent of sap. *Progr. rei bot.* III, p. 1.
- 1909 b. —, Note on the tensile strength of water. *Sc. Proceed. Roy. Dublin Soc.* Auch in *Notes from the bot. school of Trinity College, Dublin*, vol. 2, p. 38.
1914. —, On the tensile strength of sap. *Sc. Proceed. Roy. Dublin Soc.*, vol. 14, p. 229.
1911. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. *Zeitschr. f. Bot.*, 3, S. 209.
1912. Hannig, Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Drucks in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. *Berichte d. Deutsch. Bot. Ges.*, 30, S. 194.
1903. Hulett, Beziehung zwischen negativem Druck und osmotischem Druck. *Zeitschr. f. phys. Chemie*, 42, S. 353.
1913. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Auflage.
1912. Landolt-Börnstein-Roth. *Physikalisch-chemische Tabellen*. 4. Auflage.
1903. Livingston, The rôle of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago.
1906. —, The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. *Carnegie Inst. Washington, Publ. N.* 50.
- 1911 a. —, The relation of the osmotic pressure of the cell sap in plants to arid habitats. *Plant World*, vol. 14, p. 153. — Kritisches Referat über Fittings Wüstenarbeit.
- 1911 b. —, Light intensity and transpiration. *Bot. Gaz.*, vol. 52, p. 417.
1913. —, Osmotic pressure and related forces as environmental factors. *Plant World*, vol. 16, p. 165.
1912. Livingston und W. H. Brown, Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves. *Bot. Gaz.*, vol. 53, p. 309.
1908. Lloyd, The physiology of stomata. *Carnegie Inst. Wash., Publ. Nr.* 82.
1912. —, The relation of transpiration and stomatal movements to the water-content of the leaves in *Fouquieria splendens*. *Plant World*, vol. 15, p. 1.

1913. Lloyd, Leaf water and stomatal movement in *Gossypium* and a method of direct visual observation of stomata in situ. Bull. Torrey Bot. Club, vol. 40, p. 1.
1911. Jul. Meyer, Zur Kenntnis des negativen Druckes in Flüssigkeiten. Abh. d. Deutsch. Bunsen-Ges., Nr. 6.
1910. Nathansohn, Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig.
1913. Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart.
1913. Nernst, Theoretische Chemie. Stuttgart, 7. Auflage.
1892. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Abh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Bd. 18.
1897. —, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, Leipzig.
1886. Prantl, Die Mechanik des Rings am Farnsporangium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 4, S. 42.
1906. E. Pringsheim, Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, S. 89.
1896. Reinganum, Über durch isotherme Destillation zu erzeugende Druckdifferenzen. Wiedemanns Annalen d. Physik u. Chemie. Bd. 59, S. 764.
1910. Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora, Bd. 100, S. 451.
1911. —, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora, Bd. 103, S. 171.
- 1912 a. —, Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biolog. Centralbl., Bd. 32, S. 486.
- 1912 b. —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 1. Der Druck in den Leitungsbahnen von Freilandpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30, S. 576.
- 1912 c. —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 2. Über Wurzeltätigkeit. Ebenda, S. 642.
- 1914 a. —, Wasserversorgung der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturw., Bd. 10, S. 538.
- 1914 b. —, Xerophyten. Ebenda, S. 664.
1914. Edith B. Shreve, The daily march of transpiration in a desert perennial. Carnegie Instit. Wash., Publ. Nr. 194.
1913. Ch. A. Shull, Semipermeability of seed coats. Bot. Gaz., 56, p. 169.
1909. Stahl, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena.
1907. Tammann, Über die Beziehungen zwischen den inneren Kräften und Eigenschaften der Lösungen. Hamburg.
1913. Ursprung, Zur Demonstration der Flüssigkeitskohäsion. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 31, S. 388.
1909. Warming, Oecology of Plants. Oxford.

Figuren-Erklärung.

Tafel IX.

Die Figuren sind sämtlich mit einem Zeißschen mikrographischen Apparat aufgenommen, bei aufrecht stehendem Mikroskop. Die Anpassung des Apparats als Vertikalkamera ist in den Werkstätten von Winkel besorgt worden.

Fig. 1—6, 8—11, 13, 14 von *Polystichum filix mas.*

Fig. 7 und 12 von *Scolopendrium officinarum.*

1. Sporangien in Zuckerlösung von der Konzentration 1,12 Teile Zucker auf 1 Teil Wasser; osmot. Druck 100 Atm.
2. Sporangien in Zuckerlösung 1,5 : 1; osmot. Druck 148 Atm.
3. Sporangien in Zuckerlösung 2 : 1; osmot. Druck 210 Atm.
4. Sporangien in Glycerin gesprungen, die Ringzellen dunkel, von Dampf erfüllt.
5. Sporangien in Luft über $\frac{1}{3}$ -gesättigter NaCl-Lösung; osmot. Druck 96 Atm.
6. Sporangien in Luft über $\frac{1}{2}$ -gesättigter NaCl-Lösung; osmot. Druck 153 Atm.
7. Sporangien von *Scolopendrium* in trockener Luft, vorher $1\frac{1}{2}$ Tage in Luft über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung (osmot. Druck 323 Atm.)
8. Sporangien in Luft über 0,8-gesättigter NaCl-Lösung; osmot. Druck 279 Atm.
9. Sporangien in Luft über gesättigter KNO_3 -Lösung; osmot. Druck über 100 Atm.
10. Sporangien in Zuckerlösung 2 : 1; osmot. Druck 210 Atm.
11. Sporangien mit einer Normallösung von KNO_3 getränkt, dann in Luft über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung.
12. Sporangium von *Scolopendrium* nach mehrstündigem Liegen in Zuckerlösung 2 : 1.
13. Sporangium von *Polystichum* nach mehrstündigem Liegen in Zuckerlösung 2 : 1.
14. Sporangien in Luft über Zuckerlösung 2 : 1; osmot. Druck 210 Atm.



1



2



5



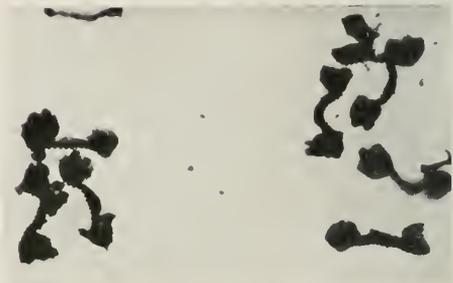
6



10



9



11



3



4



7



8



12



13



14

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. 617-667](#)