

# Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen.

Von

Hans Robert Bode.

Mit 6 Textfiguren.

---

## Abschnitt I.

### Problem und Aufgabe.

Für die physikalische Erklärung der Wasserbewegung in der Pflanze durch die Kohäsionstheorie ist die experimentelle Belegung folgender Fragen unbedingt notwendig:

1. Sind in der Pflanze bei starker Transpiration kontinuierlich verlaufende Wasserfäden vorhanden?
2. Treten in den leitenden Gefäßen der Pflanze Zugspannungen auf, die die Annahme einer Wasserzufuhr durch den Kohäsionszug des Wassers rechtfertigen?

Zu 1. Unter den neuesten experimentellen Daten auf diesem Gebiet kommt für den ersten Punkt nur die Arbeit von Holle (6) in Frage. Er findet in welkenden, abgeschnittenen Blättern die Gefäße zum größten Teil mit Wasser erfüllt. — Strasburger dagegen glaubte durch seine ausführlichen Untersuchungen (29) den Beweis erbracht zu haben, daß sich in den Gefäßen nicht Wasserfäden, sondern Jaminsche Ketten befinden. Das Herausschneiden einzelner Lamellen und das damit verbundene Verletzen der Gefäße, wie es Strasburger macht, muß aber eine weitgehende Störung der physikalischen Verhältnisse mit sich bringen. Daher halte ich Experimente mit einer derartigen Versuchsanordnung [Ewart (1), Scheit (27) und Kostecki (11)] nicht für geeignet, den Zustand in der intakten Pflanze klarzustellen. Und nur auf diesen kommt es an.

Zu 2. Die direkte Messung der Zugspannung in den Gefäßen ist infolge der Schwierigkeit, eine einwandfreie Methode zu finden, bisher nicht möglich gewesen. Diesen Manometermessungen ist daher auch kein weiterer Wert beigemessen worden. Jost charakterisiert dies folgendermaßen: „Wir glauben, daß Manometer immer nur die Druckverhältnisse in der Nähe der leitenden Elemente angeben, nie in ihnen selbst“ (8, S. 94).

Die indirekte Beantwortung durch Erscheinungen an der Pflanze, die einen einwandfreien Rückschluß auf den vorhandenen Zustand zulassen, finden wir schon in den ältesten Quecksilberversuchen von Hales (5). Die hierfür ausschlaggebenden Ergebnisse der Rennerschen Arbeiten (21—24) sind von den Gegnern der Kohäsionstheorie ihrer Methodik und Berechnung wegen angefochten worden (Nordhausen, 14—16, Ursprung, 25—26). Ich halte ihre Anfechtungen nur nach der quantitativen Seite hin für berechtigt, eine zahlenmäßig genaue Feststellung ist nach unseren bisherigen Methoden noch nicht möglich. Dagegen erfordert die theoretische Deutung des von Renner (21, S. 236) beobachteten Rückstoßes bei Potometerversuchen eine Nachprüfung durch das Experiment. Wenn eine Gesamtschrumpfung und Ausdehnung des Sprosses meßbar ist, so muß auch an dem einzelnen Gefäß dieselbe Beobachtung zu machen sein.

Die Untersuchung dieser beiden Fragen soll die Hauptaufgabe meiner Arbeit sein. Im Anschluß hieran behandle ich noch:

1. Die Abhängigkeit des Filtrationswiderstandes von der Druckdifferenz.
  2. Den Einfluß der Temperatur auf den Wurzelwiderstand.
- Die Methodik der einzelnen Versuchsreihen wird gemäß ihrer Verschiedenartigkeit vor jedem Abschnitt besprochen werden.

## Abschnitt II.

### Der Zustand des Gefäßinhaltes.

#### A. Die Wasserfäden in den Leitungsbahnen.

##### 1. Im intakten Gefäß.

Die Kohäsionstheorie sieht in der saugenden Kraft der Blätter und der Kohäsion des Wassers die beiden Hauptfaktoren für die Wasserbewegung in der Pflanze. Es ergibt sich hieraus als eine

selbstverständliche Bedingung das Vorhandensein von kontinuierlichen Wasserfäden in den Gefäßen. Die bisherigen Untersuchungen auf diesem Gebiet haben auf Grund ihrer negativen Befunde diese Kontinuität ablehnen müssen. In der Literatur werden diese Resultate nun zu einer Tatsache gestempelt, mit der man bei der theoretischen Erklärung des Saftsteigeproblems zu rechnen habe. Es ist daher kein Wunder, daß die Anhänger dieses Glaubens von den Kohäsionstheoretikern erst einen Gegenbeweis dafür fordern. Da es aber durchaus nicht gleichgültig ist, auf welchem Wege man zu diesen Ergebnissen gekommen ist, so soll dieses „wie“ einmal untersucht werden. Die Methodik, durch die Strasburger zu seiner Ansicht kam, läßt durch das Heraus- oder Anschneiden einzelner Lamellen eine Fülle von unkontrollierbaren Umwandlungen im Zustand des Gefäßinhaltes zu. — Die gleichlautenden Ergebnisse von Ewart (1), Scheit (27)<sup>1)</sup> und Kostecki (11) leiten sich von derselben oder einer ähnlichen Versuchsanordnung her.

Ich bin daher der Ansicht, daß eine Verneinung der ständigen Kontinuität der Wasserfäden auf Grund dieser Methoden nicht beweiskräftig ist.

Anspruch auf Gültigkeit kann nur die direkte Beobachtung an der intakten Pflanze haben. Wie das im einzelnen zu machen ist, soll die erste Reihe meiner Versuche zeigen, deren Methodik jetzt besprochen werden wird.

Ich suchte mir Pflanzen aus, die infolge der Durchsichtigkeit ihrer Stengel den Verlauf der Gefäßbündel deutlich zeigten. Als brauchbar erwiesen sich unter den Objekten, die mir zur Verfügung standen: *Impatiens Sultani*, *Tradescantia zebrina* var. *pendula*, *Elatostemma sessile* und *Cucurbita pepo*. Alle waren als Topfpflanzen im Gewächshaus gezogen worden.

Die vollkommen intakte Pflanze wurde neben ein Mikroskop gestellt. Der zur Beobachtung bestimmte Stengel wurde durch die beiden Federklemmen auf dem zentrierbaren Objektisch befestigt. Zwei ausgehöhlte Korkstückchen vermieden eine Beschädigung. Die Optik des mit Beleuchtungsapparat versehenen Mikroskops bestand aus dem Zeißobjektiv A und dem Kompensationsokular 15. Als Lichtquelle diente eine 100 K Mikroskopierlampe

---

1) Scheit ist zwar der Ansicht, daß kontinuierliche Wasserfäden vorhanden sein müssen, findet aber, da auch er „Schnitte“ mikroskopisch untersucht, Gasblasen in den meisten Gefäßen.

mit vorgeschalteter Wasserflasche — durch Stengelquerschnitte unterrichtete ich mich über den anatomischen Bau der verwendeten Pflanzen. Die beobachteten Leitbündel waren stets gut entwickelt und wiesen Ring-, Schrauben- und Netzgefäße auf. Bei *Impatiens* und *Tradescantia* machte das Kollenchym die Beobachtung unmöglich, es mußte also an der Beobachtungsstelle entfernt werden. Nun wurde das Kollenchym mit einer Lanzettnadel so weit durchschabt, daß die Gefäße gut sichtbar waren, aber stets von einer Gewebeschiicht umgeben blieben. Auf die Erhaltung dieser parenchymatischen Schutzhülle muß besonderer Wert gelegt werden (das Austrocknen der Wundfläche wurde durch sofortiges Bestreichen mit Paraffinöl verhindert). Die Erhaltung dieser Schicht ist in den meisten Fällen durch eine andere Methode, etwa bei einem Herausschneiden dieses Streifens, nicht gesichert. Es ist aber eine Grundbedingung für das Gelingen dieses Versuchs, daß das Gefäß unberührt in seinem Gewebeverband liegt. Das bewiesen mir schon die ersten orientierenden Versuche, bei denen ich das Beobachtungsfenster in das Kollenchym hineinschnitt und hierdurch einige Gefäße beschädigte, so daß Luft in sie eintrat. So lernte ich gleich zu Beginn das Aussehen eines lufteerfüllten und das eines wassererfüllten Gefäßes mit Sicherheit voneinander unterscheiden.

Bei *Elatostemma* sind die Stengel sehr viel undurchsichtiger; hier wurde durch denselben Eingriff der unter der Epidermis liegende Sklerenchymmantel und die oberste Lage des dickschichtigen Parenchyms entfernt.

Dagegen zeigen 2 Monate alte *Cucurbita*-Pflanzen schon bei leisem Abschaben der Haare und der Epidermis die Gefäße deutlich. Eine noch einwandfreihere Beobachtungsmöglichkeit wurde durch Abtragung der oberen Hälfte des hohlzylindrischen Stengels erreicht. Es genügte dann die Behandlung mit Paraffinöl, um die freigelegte Innenseite gut beobachten zu können.

Die Versuche, die jetzt geschildert werden, sind im März, April bis Ende Mai 1922 gemacht worden. Die Pflanzen standen an einem Südfenster des Instituts und waren so den ganzen Tag dem vollen Tageslicht ausgesetzt. Die Luftfeuchtigkeit wurde mit etwa 50 % bestimmt. Die Temperatur schwankte, bis auf einige Versuche bei höheren Temperaturen, zwischen 18° und 24° C.

Eine vorjährige *Impatiens*-Pflanze, die mehrere Tage gut begossen im Versuchszimmer gestanden hatte, zeigte an ihrer Beobachtungsstelle nur wassergefüllte Gefäße. Die Pflanze blieb nun

3 Tage lang unbegossen und welkte stark. (Über dem Beobachtungsfenster waren mehrere gut ausgebildete Blätter.) Auch die schlaff gewordene Pflanze wies wassererfüllte Elemente auf. Der Versuch wurde an anderen Stengeln der Pflanze wiederholt und ergab dasselbe Bild.

Die Versuche mit *Tradescantia* zeigten keine Abweichung von dem Befund des vorigen Objekts. Es wurden sechs verschiedene Exemplare daraufhin untersucht. Nun ist die Transpiration von *Tradescantia* auch bei starkem Sonnenlicht nur sehr gering. Es mußte daher der Versuch an einer Pflanze wiederholt werden, die sich durch großen Wasserverbrauch auszeichnet und infolgedessen ein Welken leicht ermöglicht. Die Urticacee *Elatostemma* weist diese Eigenschaft in besonderem Maße auf. Sprosse mit 6—7 voll entwickelten Blättern zeigten auch bei vollkommener Erschlaffung keine Zerreiung der Wasserfäden. Sämtliche Sprosse hingen welk über den Topfrand herab. Bei diesem Objekt tritt nun aber schon 30 Minuten nach dem Begießen ein Wiederstraffwerden ein, so daß das Aufrichten mit dem bloßen Auge gut zu verfolgen ist. Dies wäre vollkommen unverständlich, wenn nicht kontinuierliche Wasserfäden vorhanden gewesen wären.

Bei *Cucurbita* wurde in der beschriebenen Weise ein 1 cm langes Loch in die Oberseite des Sprohohlzylinders geschnitten und die Innenseite unter Paraffinöl beobachtet. Auch hier fanden sich selbst bei starker Transpiration nur intakte Wasserfäden vor. Ein Zerreien der Wasserfäden tritt also selbst in der welken Pflanze nicht ein.

Wenngleich diese Versuche einwandfrei beweisen, daß in einer welken Pflanze die Wasserfäden intakt bleiben, so zeigten Versuche, die in den außergewöhnlich heißen Tagen Ende Mai 1922 gemacht wurden, daß dies auch unter der Einwirkung ungünstigster Bedingungen der Fall bleibt.

Eine *Elatostemma*-Pflanze wurde mit dem Mikroskop zusammen auf ein nach Süden gehendes Fensterbrett gestellt und war so dem Luftzug und der vollen Sonne ausgesetzt. Die Temperatur stieg bis 12 Uhr mittags in der Erde auf 38,5° C. Ein daneben hängendes Thermometer zeigte 39° C an. Die Schattentemperatur betrug 34° C.

Ergebnis: Die Pflanze war vollkommen schlaff, und dennoch blieben sämtliche Wasserfäden intakt!!

Hierauf wurde der Sproß ein Internodium unterhalb der Beobachtungsstelle abgeschnitten. In ein einziges Gefäß stürzte die Luft bis zum Beobachtungsfenster nach, die anderen waren entweder verstopft (Plasma, Schleim), oder die Luft hatte schon vorher eine Querwand erreicht und war hierdurch aufgehalten worden. Dem Stengel wurde bis zur gänzlichen Schrumpfung des Parenchyms von den Blättern noch Wasser entrissen, dann vertrockneten diese, während der Stengel in der Nähe der Knospen sich am längsten frisch hielt. — Die Wasserfäden bleiben also unter allen Umständen erhalten. Wenn die Blätter dem Stengel kein Wasser mehr entreißen können, werden sie abgeworfen, und auf diese Weise die Knospen erhalten. Denn sobald infolge von Wasserzufuhr die Spannung im Sproß aufhört, wird eine genügende Versorgung mit Wasser für sie möglich sein. — Es scheint also dieser Blattabwurf eine wichtige Schutzvorrichtung gegen das Vertrocknen zu sein. — Eine Entleerung der Gefäße wäre unökonomisch, da der großen Arbeitsleistung, die vollbracht werden müßte, um die Gefäße wieder aufzufüllen, ein nur minimaler Gewinn an Wasser für die Blätter gegenüberstände.

Eine eindeutige Beantwortung der Frage, ob diese ununterbrochenen Wasserfäden in den Leitungsbahnen wirklich gedehnt sind, also unter Spannung stehen, gab folgende Untersuchung.

Eine welk gewordene *Elatostemma*-Pflanze<sup>1)</sup> zeigte an einem Beobachtungsfenster wiederum nur intakte Wasserfäden in den Elementen. Nun wurde unter den auf dem Objektisch befestigten Sproß eine flache Schale mit Quecksilber geschoben und dann die Beobachtungsstelle so weit hineingesenkt, daß sie vollkommen mit Quecksilber bedeckt war. Hierauf durchschnitt ich den Stengel mit einem scharfen Rasiermesser und entfernte danach die Schale mit Quecksilber. Jetzt wurden die Gefäße wieder beobachtet und es zeigte sich, daß das Hg in mehrere Gefäße eines jeden Leitbündels hineingerissen worden war. Während in den engeren Gefäßen das Hg immer in kontinuierlichen Fäden zu beobachten war, zeigten die weitesten (bis 50  $\mu$  Durchmesser) dagegen Quecksilber-Wasserketten. Die Hg-Fäden schlossen stets direkt an das Wasser an, eine gasförmige Phase zwischen beiden habe ich in keinem Fall beobachten können. — In Querschnitten, die 5 cm oberhalb der

1) Dieser Versuch ist sowohl an demselben Objekt, als auch an zwei *Cucurbita*-Pflanzen mit gleichem Erfolg wiederholt worden.

Beobachtungsstellen gemacht wurden, war in einigen Gefäßen noch Quecksilber vorhanden. — Die Elemente, in die kein Quecksilber eingedrungen war, mußten beim Schneiden durch Schleim oder Plasma verstopft worden sein, da bei nochmaligem Verletzen unter Quecksilber in solchen Gefäßen Hg-Fäden zu beobachten waren.

Die von mir beobachteten kontinuierlichen Wasserfäden waren also gedehnt, denn nur eine starke Spannung konnte die Depression des Quecksilbers überwinden. Für die Länge des eingesogenen Hg-Fadens wird außer der nur äußerst geringen Dehnung des Wassers vor allem die auf den Wasserfaden wirkende Saugkraft maßgebend sein. — Da ich stets einen direkten Anschluß des Quecksilbers an die Wasserfäden beobachtet habe, scheint es mir wahrscheinlich, daß es sich bei den gleichartigen Versuchsergebnissen von Höhnel um denselben Vorgang handelt, und nicht, wie man bisher annahm, daß das Nachstürzen des Hg in die Gefäße auf einer starken Luftverdünnung in diesen beruht.

## 2. Die Wasserfäden in mechanisch verletzten Gefäßen.

Bei diesen Versuchen wurde die Paraffinölpinselung der Wundstelle erst nach der Verletzung vorgenommen. Das Verhalten der Wasserfäden in verletzten Gefäßen wurde wesentlich durch die bei den Versuchspflanzen vorhandene starke Schleimabsonderung beeinträchtigt. Der Schleim macht in den meisten Fällen, selbst bei einem durchgeschnittenen Gefäß der Luft das Eindringen unmöglich. Die Absonderung wurde daher durch starkes Benetzen der bloßgelegten Parenchymschicht mit Alkohol unterbunden. Nach dieser Behandlung schoß die Luft in die weitesten Gefäße zuerst hinein, war aber nur bis zur nächsten Querwand zu verfolgen. Dagegen war das Eindringen von Luft in Gefäße mit einem Durchmesser unter  $10 \mu$  nie zu beobachten.

Zweige von *Impatiens* wurden ein Internodium unterhalb des Beobachtungsfensters durchschnitten, der Gipfel welkte hierauf rasch. Die Luft trat aber auch unter diesen Umständen in die durch Querwände nach unten abgeschlossenen Elemente nicht ein. Das Bild wurde nicht einmal dadurch verändert, daß oberhalb der Beobachtungsstelle, nachdem der Gipfel dekapitiert war, eine Wasserstrahlpumpe (70 cm Hg) angelegt wurde<sup>1)</sup>.

1) Wurde das Objekt an der Beobachtungsstelle selbst durchschnitten, so sah man die Luft in einer einzigen Blase oder in Jaminscher Kette wiederum nur bis zur nächsten Querwand vordringen.

Daß in einem nur leicht verletzten Gefäß die Luft wieder absorbiert werden kann, zeigten weitere Versuche mit *Impatiens*. Die Gefäße einer welken Pflanze wurden an einer nicht mit Paraffinöl bestrichenen Wundfläche mit einer Präpariernadel verletzt. Nach dem Lufteintritt wurde dann Paraffinöl darübergepinselt. Am nächsten Tage waren bereits dünne Wasserunterbrechungen an mehreren Stellen der Blase sichtbar. Nach 4—5 Tagen waren diese abgeschnürten Restblasen selbst in den weitesten Gefäßen verschwunden. Es ist auffällig, daß diese Wiederauffüllung des Gefäßes nicht nur von unten oder oben her erfolgt, sondern daß das Wasser anscheinend von den Längswänden her in das Gefäß hineingelangt. — Die Frage, welche Kräfte und Gewebeelemente dieses besorgen, lasse ich offen. — Mechanisch verletzte Gefäße lassen, sofern Schleimabsonderung es nicht verhindert, Luft eintreten. Die Luft vermag aber nicht über die nächste Querwand hinaus vorzudringen. Versuche von Holle (6, S. 102) ergaben an durchsichtigen Blättern dasselbe Resultat.

Den indirekten Beweis hierfür hatte man schon lange in Händen. Eine beim Abschneiden welk gewordene Pflanze zeigt durch das Wiederstraffwerden im Wasser, daß die Luft nicht sehr weit einzudringen vermag. Ein nochmaliges Abschneiden des unteren Endes unter Wasser, wodurch die etwa mit Luft gefüllten Gefäße entfernt werden, beschleunigt das Turgeszentwerden ganz außerordentlich.

## B. Treten in den Gefäßen Gasblasen auf?

### I. Das Gas in den Leitungsbahnen.

Ich halte es für notwendig, anschließend an die Befunde an der intakten Pflanze, einmal vom physikalischen Standpunkt aus klarzulegen, daß für die im Gefäßwasser gelöste Luft keinerlei Notwendigkeit besteht, sich aus der Flüssigkeit auszuschcheiden. — Das Gas im Bodenwasser ist unter dem herrschenden Luftdruck in Lösung gegangen. Die Löslichkeit des Gases ist nun dem Druck proportional (Henrys Gesetz). Einen Druck von 760 mm Hg angenommen, sind das ungefähr 2 Vol.-%. Beim Passieren der lebenden Wurzelzellen wird wahrscheinlich ein Teil des Gases (nämlich der Sauerstoff) absorbiert werden. In die Gefäße gelangt aber dennoch sehr gasreiches Wasser.



Dieses Gas könnte nur unter folgenden Bedingungen aus der Flüssigkeit austreten und in Blasenform in den Gefäßen sichtbar werden:

1. Durch Übersättigung bei plötzlicher sehr starker Temperaturerhöhung.
2. Durch Verminderung oder Steigerung seines Partialdruckes.

Zu 1. Bedingung für den Austritt eines Gases aus einer übersättigten Lösung ist stets das Vorhandensein von Gaskeimen (z. B. adhärierende Gasschicht einer Glasgefäßwand). Bei der Pflanze haben wir nun aber statt einer starren undurchlässigen Wand eine poröse, vollkommen imbibierte Zellulosemembran. Eine adhärierende Gasschicht kann also gar nicht vorhanden sein. Wir haben in den Gefäßen nur eine, die flüssige Phase vor uns. — Eine Erwärmung der Pflanze wird nun immer allmählich vor sich gehen. Daher wird die hierdurch eintretende Übersättigung sich durch Diffusion<sup>1)</sup> nach außen hin ausgleichen müssen. Es besteht ja für den Überschuß an Gas gar nicht die Möglichkeit, innerhalb der Gefäße in die gasförmige Phase überzugehen (21, S. 649).

Zu 2. Durch Steigerung oder Verminderung seines Partialdruckes. Ein theoretischer Fehler ist gerade bei der Berücksichtigung dieses Punktes in der Literatur über das Saftsteigerproblem gemacht worden. Ich zitiere hier nur eine Stelle als Beispiel und zwar aus Josts letzter Arbeit (9, S. 53): „Daß aber alle Gefäßwände bei passendem Überdruck leicht Luft eindringen lassen und daß aus diesem Grund Kohäsionssäulen von Wasser ausgeschlossen sind, das zeigt folgender Versuch: Eine bestimmte Stelle eines Zweigquerschnittes wurde mit Binokular . . . . beobachtet, während eine seitliche Luftpressung in den Stamm . . . . unter 150 cm Hg erfolgte. Und da zeigt sich . . . ., daß so gut wie jedes Gefäß in kürzester Zeit Luft austreten läßt.“

Die Querschnittsfläche, die bei diesem Versuch beobachtet wurde, stand unter dem herrschenden Luftdruck, während eine etwas tiefer gelegene Stelle unter einem Druck von 150 cm Hg stand. Es ist physikalisch ganz selbstverständlich, daß bei einem derartigen Gefälle die Diffusion sehr stürmisch von statten geht. Es wird aber dabei übersehen, daß derartige Schwankungen in der Natur überhaupt nicht vorkommen. Sie werden niemals so groß

1) Günstig hierfür wirkt auch die durch Wärme und Lichtsteigerung bedingte Permeabilitätsänderung.

sein, daß sie nicht durch langsame Diffusion kompensierbar wären. Der Sinn der vorher zitierten Ansicht ist aber der, daß sowohl Wasser als auch Luft unter negativem Druck in einem Gefäße stehen.

Die negative Spannung in den Gefäßen geht aber nur von den Wasserfäden aus und nicht von dem Gas! Wie und wodurch sollte denn eine Gasverminderung entstehen? Von außen kann in das Gefäß Gas hineingelangen und zwar nur in gelöstem Zustande, da es von Parenchymzellen eingeschlossen ist. Das Gas muß also erst durch diese hindurchdiffundieren. Außerdem grenzen nach Strasburgers anatomischen Untersuchungen (29) Gefäße sehr selten direkt an Interzellulargänge. Tritt dieser Fall ein, so sind die Gefäßwände an dieser Stelle sehr stark verdickt. Die lebenden Zellen dienen den Gefäßen als Schutzscheiden gegen die Gasatmosphäre und regulieren durch ihre Tätigkeit (Plasmaströmung) den Gasgehalt in den Leitungsbahnen. — Ist die Transpiration einer Pflanze größer als ihre Wasserzufuhr, so werden in den Leitungselementen die Wasserfäden gespannt. D. h. das Wasser wird, da weder seine Adhäsion an der imbibierten Gefäßwand noch seine Kohäsion überwunden wird, gedehnt. Das Volumen des Gefäßes wird dadurch nicht vergrößert. Das Gas befindet sich in demselben Volumen und unter demselben Druck (denn nur sein Partialdruck kommt in Frage), hat also gar nicht die Möglichkeit auszutreten!

## 2. Künstlich erzeugte Gasblasen in den Leitungsbahnen.

Wie es kam, daß dennoch von älteren Autoren Gasblasen gefunden wurden, zeigte mir eine zufällige Beobachtung. Ich untersuchte den Zustand des Gefäßinhaltes an einem welken *Tradescantia*-Sproß durch ein Beobachtungsfenster. Ein kleines Gewebeteilchen machte das Bild unscharf und mußte daher entfernt werden. Hierbei bemerkte ich in dem Augenblick, als ich die störende Schicht mit einer Lanzettnadel von dem über dem Gefäße liegenden Parenchym entfernte, eine graue Blase, die das Gefäß über das ganze Gesichtsfeld hinweg durchzog. Diese Blase zog sich ruckartig zusammen und war nach 2 Minuten wieder verschwunden. Ein Druck mit der flachen Seite der Lanzettnadel genügte, um die Blase wieder entstehen zu lassen. Diese Reaktion wurde auch an *Elatostemma* und *Cucurbita* beobachtet. Die Blasen zeigten bestimmte Formen, die beim Verschwinden durch ihr Verhalten scharf zu unterscheiden waren.

1. Das Gefäß war von einer einzigen Blase durchzogen, die innerhalb weniger Minuten verschwunden war. In anderen Fällen blieb die obere Blasenkupe stehen und vibrierte stark, während die untere ruckartig von Leiste zu Leiste bis zur oberen heranrückte. Zuletzt nahm die Blase Kugelform an und verschwand schließlich.

2. Die Blase durchschnürte sich plötzlich an einem Gefäßring. Die beiden Teilblasen verhielten sich dann so wie im ersten Fall. Eine eigenartige Form der Abschnürung beobachtete ich in weitlumigen Gefäßen. Es blieb hier ein Teil der Blasenkupe beim Zurückweichen von einer Leiste auf die nächste hängen. Dieser Blasenteil nahm nun mit fortschreitender Verkleinerung der Kuppe Entenschnabelform an und wurde schließlich ruckartig in die Blase hineingezogen.

3. Das Gefäß war von einer Kette von kleineren Blasen erfüllt (Jaminsche Kette). Das Verschwinden einer derartigen Kette dauerte sehr viel länger, da immer nur die äußersten Glieder schrumpften.

Bei einem turgeszenten Sproß dagegen, wo die Wasserfäden ja nur unbedeutend gespannt sind, ließen sich Blasen nur bei einer sehr starken Quetschung des Objektes erzeugen. Treten die Blasen hier einmal auf, so bleiben sie sehr viel länger als in der welken Pflanze erhalten (ich komme noch später darauf zurück). — Die Zahl der Versuche beträgt über 50. Bei drei von diesen schlossen sich die Blasen nicht wieder (vgl. S. 104). — In weiteren Versuchen wurde nun das parenchymatische Gewebe um die Gefäße durch Chloroform, Pikrinsäure oder Alkohol getötet. Auch hier verlief die Reaktion in genau derselben Weise und Zeitdauer. Irgend eine Tätigkeit lebender Zellen war in dem Verschwinden der Blase nicht zu vermuten.

Auch das Anlegen einer Wasserstrahlpumpe an ein Internodium oberhalb der Beobachtungsstelle hatte auf das Verschwinden keinerlei Einfluß. Nach den bisherigen Anschauungen muß das Auftreten einer Blase in einem gespannten Wasserfaden notwendig zu seiner Zerreißen führen. Das Gefäß würde damit für die weitere Zufuhr ausscheiden. Dieser Ansicht widerspricht aber das eben geschilderte Verschwinden der Blase. Eine Lösung findet dieser Widerspruch jedoch, wenn wir überlegen, wie diese Blasen zustandekommen sind.

Der Druck, den die Hand auf die Nadel ausübt, genügt, um das Gefäß zusammenzupressen. Bei der plötzlichen Aufhebung

des Druckes springt die Membran infolge ihrer Elastizität annähernd in die alte Lage zurück; es bildet sich dabei im Innern des gespannten Wasserfadens ein Vakuum, das sich sofort mit Wasserdampf sättigt. — Die Wassermenge, die dem Volumen der Blase entspricht, wird durch den senkrechten Druck der Lanzettennadel wahrscheinlich nach beiden Seiten hinweggeschoben. Dadurch wird die Zugspannung des Wasserfadens, die trotz ihrer Größe auf einer nur minimalen Dehnung des Wassers beruht, durch die Wasseranreicherung zu beiden Seiten der Druckstelle für diese Zeit aufgehoben. Die Blase wird nun von einem zylindrischen Wassermantel umgeben, der beim Wiedereinsetzen der Zugspannung infolge seiner großen Kohäsion ein Zerreißen des Fadens an dieser geschwächten Stelle unmöglich macht. Wir können uns daher den Wasserfaden für die Einwirkung der Zugspannung als unversehrt denken. — Der kapillare Druck, der auf die beiden halbkugeligen Kuppen wirkt, bringt die Blase zum Schließen. Die Kontraktion der Blase ist nur dann nicht mehr möglich, wenn in der Blase dem kapillaren Druck entgegen eine zweite gleichgroße Kraft wirkt (Gas). Es wird sich aber auch hier nicht um ein Zerreißen des Fadens, sondern nur um eine dem Gasdruck entsprechende Vergrößerung der Blase handeln; denn die adhärierende Wasserschicht wird unabhängig davon, wie weit sich die Blasenkippen voneinander entfernen, erhalten bleiben. Die Größenordnung der hierbei wirkenden Kraft und Gegenkraft ergibt folgende Berechnung.

Die Formel für den kapillaren Druck leitet sich von der Oberflächenspannung her und wird von W. Ostwald (20, S. 518) folgendermaßen angegeben:

$$p = \frac{2g}{r}$$
, worin  $p$  der kapillare Druck,  $g$  die Oberflächenspannung des Wassers mit 77 Dynen auf cm/qu und  $r$  der Radius der Kugel ist.

Ich wähle als Beispiel eine Blase mit dem Durchmesser  $30 \mu = 0,003$  cm.

Setze ich die Zahlen in die Formel ein, so erhalte ich:

$$p = \frac{154}{0,0015} \sim 1) \frac{10}{0,0001} \sim 100\,000 \text{ Dynen/qcm.}$$

1000000 Dynen sind  $\sim 1$  Atmosphäre — 1 kg auf qcm,

100000 „ „ 100 g  $\sim \frac{1}{10}$  Atmosphäre.

1)  $\sim$  bedeutet: ungefähr.

Der Druck, mit dem die Blase zusammengepreßt wird, ist  
 $\sim \frac{1}{10}$  Atm.

In der Annahme, diese Blase sei mit Luft gefüllt, würde der Gasdruck auf  $1 \text{ qcm} = 1 \text{ Atm.}$  sein. Der kapillare Druck bleibt aber, da ja nur die halbkugeligen Kuppen in Betracht kommen, unabhängig von der Länge der Blase konstant auf  $\frac{1}{10}$  Atm.

Wenn dem Gasdruck von einer Atmosphäre auf  $1 \text{ qcm}$  nur ein kapillarer Druck von  $\frac{1}{10}$  Atm. auf den  $\text{qcm}$  gegenübersteht, wird das Gas sein Volumen so weit vergrößern, bis sein Druck mit dem kapillaren Druck im Gleichgewicht<sup>1)</sup> ist (auf das 10fache). Da sich die Blasen aber schließen, ist mit dem Vorhandensein von Luft in ihnen nicht zu rechnen. Der durch Diffusion des im Gefäßwasser gelösten Gases in der Blase entstandene Druck muß jedenfalls unter  $\frac{1}{10}$  Atm. liegen. Der Dampfdruck in der Blase wirkt dem kapillaren Druck erst dann entgegen, wenn er dessen Größe, in unserm Beispiel  $\frac{1}{10}$  Atm., übertrifft. Dieser Fall tritt bei einer Temperatur von  $45^{\circ} \text{C}$  ein.

Experimentell wurde die hierfür kritische Temperatur durch lokale Erhitzung der Beobachtungsstelle zu ermitteln versucht. Die Erwärmung geschah mit einem kleinen Graphitheizkörper, der durch Starkstrom erhitzt wurde. Eine grobe Schätzung der absorbierten Wärme ermöglichte ein Thermometer, dessen Quecksilberkugel mit einem Blatt der Versuchspflanze umwickelt war und sich in derselben Entfernung wie der Stengel vom Heizkörper befand. So ergab sie eine Temperatur von  $42^{\circ} \text{C}$ . Ein Größerwerden trat nicht in allen Fällen ein, die Blasen in den weitesten Gefäßen dehnten sich ihres geringeren Kapillardrucks wegen sehr schnell aus. Sobald der Stengel sich wieder abkühlte, verkleinerten sich die Blasen und verschwanden. Bei der Erwärmung trat an den Parenchymzellen meistens der Wärmetot ein, was an der blaugrünen Verfärbung des Objektes zu erkennen war.

Es ist aber sicher, daß die gefundenen Gasblasen (Straßburger, Scheit, Kostecki) ihren Ursprung einzig und allein in der ungeeigneten Behandlung des Objektes haben.

1) Das langsame Verschwinden der Blasen in turgeszenten Sprossen kann hierauf zurückgeführt werden.

## Abschnitt III.

## Die Zugspannungen in den Gefäßen.

In dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit habe ich durch Versuche nachgewiesen, daß kontinuierliche Wasserfäden auch bei der ungünstigsten Wasserversorgung in der Pflanze vorhanden sind. Diese wassererfüllten Leitungsbahnen endigen im Blatt. Ist nun im Parenchym durch ein Sättigungsdefizit der Turgor gesenkt, so wird die osmotische Saugkraft der Zelle dem Gefäßwasser gegenüber aktionsfähig. Das Wasser der Leitungsbahn muß sich, sofern eine gemeinsame Wand vorhanden ist, mit der osmotischen Kraft ins Gleichgewicht zu setzen suchen. — Die Blattsaugung hat aber außer dem Wurzelwiderstand noch einen bedeutenden Filtrationswiderstand in der Sproßachse zu überwinden. Die Wasserfäden werden also infolge ihrer Kohäsion unter Spannung stehen, die der Turgorsenkung der freiwerdenden Saugenergie entsprechen.

Diese theoretische Erkenntnis ist zuerst von Pfeffer (18, S. 195) und später mit weiteren Ausführungen von Renner vertreten worden. Renner erstrebte durch langjährige Potometerversuche (21—34) eine quantitative Bestimmung dieser Saugkräfte. Er stieß dabei auf das in der neueren Literatur viel besprochene Phänomen des „Rückstoßes“ (21, S. 236). Ein Zweig, dessen untere Schnittfläche vollkommen mit Fett verschlossen ist, saugt durch die Längswände des darüber gelegenen entrindeten Holzkörpers aus einem Potometer. Die erschwerte Wasseraufnahme bringt zusammen mit starker Transpiration den Zweig zum Welken. Beim Abschneiden des Gipfels fand Renner nun stets ein augenblickliches Zurückweichen des Meniskus in der Meßkapillare. Renner glaubt, das dahin erklären zu müssen, daß durch die Zugspannungen ein Zusammenschrumpfen der Gefäßlumina eingetreten ist. Durch das Abschneiden des Gipfels wird nun ein Teil der Spannung plötzlich aufgehoben; eine Ausdehnung der deformierten Zellmembran verursacht das Zurückschnellen des Meniskus. — Von den Gegnern der Kohäsionstheorie ist diese Erscheinung auf ein Schrumpfen lebender Zellen zurückgeführt worden. Das Experiment soll nun im folgenden darüber Aufschluß geben, ob wir diese Zunahme des Gesamtdurchmessers lebenden oder toten Zellen zuzuschreiben haben.

Eine Klarstellung der Ergebnisse aus den Arbeiten von Friedrichs (3) und Kraus (12), die eine Volumveränderung am

lebenden Baume festgestellt hatten, dürfte hierdurch auch ermöglicht sein.

Zu diesem Zweck wurde mikroskopisch die Schrumpfung und Ausdehnung gemessen:

- A. des ganzen Durchmessers (Rennerscher Rückstoß),
- B. des einzelnen Gefäßes;

im Anschluß hieran soll kurz in

- C. die Brauchbarkeit der quantitativen Meßmethoden besprochen werden.

### A. Die mikroskopische Messung des „Rückstoßes“.

Die folgenden Versuche wurden in den Monaten Mai bis September 1921 ausgeführt.

Hierbei kam es darauf an, festzustellen, ob bei dem Ausschalten der Blattsaugung durch das Abschneiden des beblätterten Gipfels eine meßbare Zunahme des Zweigdurchmessers vor sich geht. Ferner mußte dann die Ursache dieser Zunahme ermittelt werden. Ich gehe jetzt auf die Versuchsanordnung ein.

Es ist eine Grundbedingung für die exakte mikroskopische Messung, daß eine Verschiebung des Objektes nach irgend einer Seite hin während der Versuchsdauer nicht möglich ist.

Ein schweres eisernes Stativ wurde mit seiner Fußplatte durch eine starke Schraubzwinge auf einem Tisch befestigt. Zwei vom Stativ ausgehende Klemmen hielten den Versuchszweig in vertikaler Lage fest. Das unterste 6 cm lange Stück des Zweiges tauchte in ein mit Wasser gefülltes Meßgefäß ein, wofür sich folgende Ausführung bewährte. Ein planparalleles Metallkästchen aus starkem Messingblech hatte auf seiner Vor- und Rückwand ein Spiegelglasfenster. Der kleine Apparat war 10 cm lang, 4 cm breit und 10 cm hoch. Der aufgelötete Deckel besaß in der Mitte über dem Beobachtungsfenster eine Öffnung für den Zweig, links und rechts davon je eine Bohrung für den Potometeranschluß und ein Thermometer. Die äußere Wandung war mit Ausnahme des Fensters mit einem Filzmantel umgeben. Temperaturschwankungen des Wassers im Innern des Apparates wurden hierdurch vermieden. Die Durchleuchtung geschah durch eine hinter dem Gefäß stehende 100 K-Mikroskopierlampe. Zur Messung diente ein Zeißsches Meßmikroskop, dessen horizontale Verschiebung an einer Meßtrommel abgelesen werden konnte. Hierbei entsprach dem Intervall

zweier Teilstriche eine Seitenverschiebung von  $10 \mu$ . Eine Schätzung war noch bis auf weniger als  $5 \mu$  möglich. Die optische Ausrüstung des Meßmikroskops bestand aus einem Kompensationsokular 18 und dem Objektiv a3 ( $3 \times 18$ ). Das Okular besaß an Stelle eines Fadenkreuzes ein Mikrometer. Als Potometer fand eine mit Skala versehene Kapillare Verwendung, die durch ein Verbindungsstück in den Meßapparat mündete.

Die Versuchsobjekte waren gut gewachsene, voll beblätterte Zweige von *Syringa vulgaris* und später auch von *Lycium halimifolium*. Der Vorteil des Flieders anderen Objekten gegenüber besteht in der leichten Ablösbarkeit und dem innen massiven Holzkörper. Der Zweig wurde am Abend vor dem Versuch unter Wasser am Strauch abgeschnitten und blieb über Nacht im Laboratorium stehen.

Am Morgen wurde er um einige cm gekürzt und dann 2 cm oberhalb vom unteren Ende mit einem Ringelschnitt von 5 mm Breite versehen. Während dieses Vorganges wurde ein Trockenwerden des entrindeten Ringes, der ja nach der hierauf folgenden Verstopfung der Sproßbasis mit einem Gemisch aus Wachs und Kakao butter die gesamte Wasseraufnahme übernimmt, durch Berieseln mit Wasser verhindert. — Das so vorbereitete Objekt wurde in die mittlere Öffnung des vollständig mit Wasser gefüllten Meßapparates eingeführt und durch einen vor der Behandlung aufgestreiften Gummistopfen abgedichtet. Flüssig gemachtes Fett vervollkommnete den luftdichten Abschluß. Das durch das Einsetzen des Zweigendes überschüssig gewordene Wasser entwich durch die Potometerkapillare. Sodann wurde der obere Teil des Sprosses in die Stativklemme gespannt und die Einstellung des Mikroskopes vorgenommen.

Die Anfangsmessung geschah so schnell wie möglich nach dem Einsetzen. Dabei wurde auf die sich stark abhebenden Konturen der äußeren Holzelemente des Ringes der einen Seite eingestellt, sodann durch Kurbeldrehung das Mikroskop so weit verschoben, daß sich das Fadenkreuz mit der Gegenkante deckte. — Die Tabelle 1 zeigt 5 Einzelversuche und den hieraus berechneten Mittelwert. Bei der weiteren Schilderung des Versuchsganges wird deshalb gleichzeitig die Bedeutung der einzelnen Rubriken in dieser Tabelle erklärt werden. Bei der Wetterangabe bedeutet h = heiter, b = bewölkt. Ein wagerechter Strich zeigt das Zurückweichen, ein senkrechter ein Stehenbleiben des Potometermeniskus an. Ein



Vergleichen der Durchmesserzunahme mit dem zurückgedrängten Wasservolumen in der Kapillare war bei der Größe des Meßapparates und der damit verbundenen Fehler nicht möglich. Die Anfangsmessung ist mit A eingetragen. — Nach 1 Stunde fand die zweite Ablesung statt (Tabelle 1, Messung 1). Hierbei wurde schon der Beginn einer Schrumpfung festgestellt. Bald darauf konnte man auch am Zweig die ersten Anzeichen des Welkens erkennen. Dies wählte ich zum Zeitpunkt der nächsten Ablesung (Messung 3). Eine Stunde später erfolgte dann die letzte Messung am intakten Sproß (Messung 4). Unmittelbar danach wurde der Gipfel dicht oberhalb der Klemmen mit einer scharfen Gartenschere abgeschnitten und der Durchmesser des Stumpfes wieder gemessen.

Tabelle 1.

R. V. Nr.	Messung A	Messung 1	Messung 3	Messung 4	Messung 5' nach 4	Wetter
5	5 740	5 730	5 720	5 720	5 740	b
7	6 525	6 515	6 515	6 510	6 525	h
8	4 470	4 455	4 455	4 455	4 475	h
9	5 530	5 520	5 510	5 505	5 525	h
10	6 100	6 100	6 090	6 090	6 105	h
Summe	28 375	28 320	28 290	28 280	28 370	
Durchschnitt	5 675	5 664	5 658	5 656	5 674	
				— 19	+ 18	

Tabelle 2.

R. V. Nr.	Messung A	Messung 1	Messung 3	Messung 4	Messung 5' nach 4	Wetter	Poto- meter
11	7 370	7 367	7 360	7 360	7 390	h	—
12	4 870	4 860	4 850	4 850	4 860	h	—
13	6 610	6 600	6 590	6 590	6 600	h	—
15	6 150	6 140	6 130	6 130	6 145	h	—
16	8 175	8 163	8 165	8 165	8 181	b	—
Summe	33 175	33 130	33 095	33 095	33 176		
Durchschnitt	6 635	6 626	6 619	6 619	6 635		
				— 16	+ 16		

Das Resultat dieser Messung war stets eine Zunahme des Durchmessers.

Unter 32 Versuchen habe ich nur an dreien eine wesentliche Schwellung nicht beobachten können. Technisch verunglückte Versuche sind hierbei nicht berücksichtigt worden. Die graphische Darstellung des Ergebnisses (Fig. 1) führt uns den Verlauf des

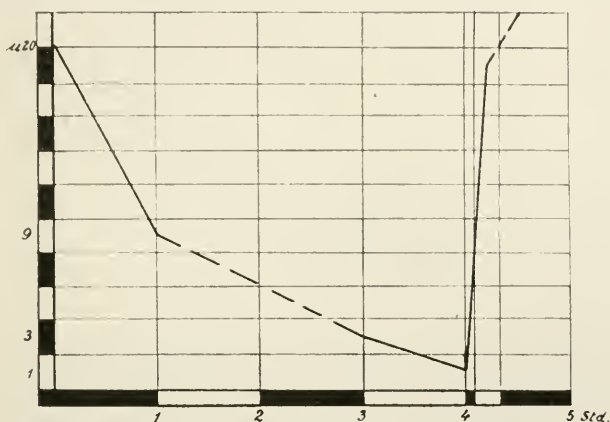


Fig. 1. „Rückstoß“ am lebenden Holzkörper (Tab. 1).

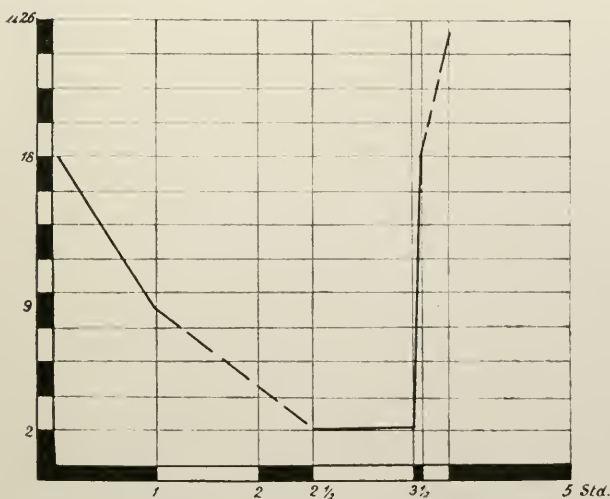


Fig. 2. „Rückstoß“ am abgetöteten Holzkörper (Tab. 2).

Zu Fig. 1 u. 2. Die Ordinate zeigt die Änderung des Sproßdurchmessers in  $\mu$ , die Abszisse die Zeitdauer, in der sie erfolgte, in Stunden an.

Vorganges noch viel deutlicher, als die bloßen Zahlen vor Augen. Auf der Abszisse sind die Ablesezeiten aufgetragen. Das Intervall zwischen der ersten und dritten Ableseung betrug im Mittel 2 Stunden. Da es aber nicht in allen Versuchen das gleiche war, ist sein

Verlauf in der Kurve nur durch Striche angedeutet worden. Die Ordinate zeigt die Änderung des Durchmessers in  $\mu$  an. Der gestrichelt gezeichnete Verlauf des rechten Kurvenastes ist aus einer Ablesung 20 Minuten nach dem Abschneiden berechnet worden.

2. Nachdem die Feststellung der Schrumpfung und des Rückstoßes am lebenden Material gelungen war, wurde der Versuch an unten abgetöteten Zweigen wiederholt. Die Abtötung geschah am Abend vor dem Versuch. Dazu wurde das untere Zweigende 15 Minuten lang in kochendes Wasser gehalten. Die Länge dieses toten Stückes betrug 15 cm, wovon 5 cm am nächsten Morgen vor dem Versuch entfernt wurden. Die übrige Anordnung und der Gang der Versuche entsprechen ganz denen der vorigen. In der Tabelle 2 sind 5 solche Versuche und das aus ihnen berechnete Mittel zu finden.

Alle Versuche am abgetöteten Material ergaben genau denselben Verlauf der Schrumpfung und des Rückstoßes, wie die am lebenden Sproß.

Die Kurve dieser Reihe (Fig. 2) zeigt ein unverhältnismäßiges weiteres Ansteigen des Durchmessers nach dem Rückstoß. Dies dürfte wohl darauf beruhen, daß das Wasser den Gefäßen nicht von erschlafften Holzparenchymzellen entrissen werden kann und so eine schnellere Entspannung vor sich geht, als dies bei dem lebenden Objekt der Fall ist. Die minimale zahlenmäßige Differenz zwischen der Schrumpfung des lebenden und toten Materials dürfte kaum auf die Wirkung lebender Zellen durchzuführen sein. Es ist aber in beiden Versuchsreihen die Größe der Schrumpfung gleich der Ausdehnung beim Rückstoß.

Bei einzelnen Versuchen ist der Durchmesser sogar größer als der erste gemessene Wert, was sich dadurch erklären läßt, daß schon vor der Anfangsmessung eine Schrumpfung eingetreten war.

Der Beweis, daß die Veränderung des Durchmessers tatsächlich vorhanden ist, sagt über die Spannungen, die diese zuwege gebracht haben, quantitativ gar nichts aus. Ich habe daher, um einen groben Anhaltspunkt dafür zu gewinnen, geprüft, wie sich der Zweig bei der Saugung von ungefähr 1 Atmosphäre verhält. Dies geschah durch eine Wasserstrahlpumpe, die 6 Stunden an dem wasser-gesättigten Stumpf saugte, ohne daß eine meßbare Abnahme zu erkennen war. Dieses Resultat beweist, daß die Spannungen, die eine Schrumpfung herbeiführen, bedeutend größer sein müssen, als 1 Atmosphäre.

## B. Die Schrumpfung am einzelnen Gefäß.

Ein direkter Beweis, daß die Zellumina geschrumpft waren, ist durch die mikroskopische Messung der Veränderung des Gesamtdurchmessers am abgetöteten Material noch nicht erbracht. Es ist allerdings nicht wahrscheinlich, daß die getöteten Holzparenchymzellen diese plötzliche Zunahme hervorrufen. Eine direkte Überprüfung und Messung des einzelnen intakten Gefäßes im Holzteil eines *Syringa*-Zweiges ist technisch nicht möglich. Die im Abschnitt II geschilderte direkte Beobachtungsmethode einzelner Gefäße auf den Zustand ihres Inhaltes hin erwies sich auch für eine Messung als durchaus brauchbar. Die Versuche sind im April und Mai des Jahres 1922 angestellt worden. Als Untersuchungsmaterial fanden *Tradescantia*, *Elatostemma* und *Cucurbita* Verwendung. Die Behandlung und Befestigung des Objektes auf dem Mikroskop war dieselbe wie in den Versuchen des Abschnittes IIA. — Die Meßvorrichtung bestand in einem Zeißschen Okularschraubenmikrometer. Bei dem verwendeten Objektiv C (20) entsprechen  $10 \mu = 23,5$  Teilstrichen der Kurbelskala.

Die Einstellung mußte auf die äußere Kontur der Verdickungsleisten erfolgen, da die Zellwand dazwischen nicht immer auf beiden Seiten gleich scharf zu erkennen war. Selbstverständlich sind die Messungen eines Versuches immer an ein und derselben Leiste vorgenommen worden. Der Versuch verlief folgendermaßen. Die Pflanze, von der ein Zweig mit einem Beobachtungsfenster versehen war, blieb unbegossen neben dem Mikroskop stehen, bis sie Welkungserscheinungen zeigte. In diesem Zustande waren an den Gefäßen zwischen den Verdickungsleisten Eindellungen zu beobachten. Hierauf wurde nun eine bestimmte Leiste gemessen (Tabelle 3a, Messung 1) und die Pflanze mit warmem Wasser begossen. Die weiteren Messungen geschahen von Stunde zu Stunde (Messung 2 und 3). Das aus den 10 aufgeführten Einzelversuchen berechnete Mittel zeigt eine Zunahme von 5 Teilstrichen der Mikrometerschraube. Das stellt eine Durchmesserzunahme von  $2 \mu$  dar. Hier machte ein Versuch eine Ausnahme, er zeigte nach dem Begießen wie die anderen Versuche eine Zunahme, dann aber eine starke Abnahme des Durchmessers. Diese Erscheinung kann dahin gedeutet werden, daß durch die vorherige Inanspruchnahme der Querschnitt des Gefäßes in eine elliptische Form gebracht worden war, bei der Aufhebung der Spannung die Kreisform wiederhergestellt wurde.

Es ist ein Einzelfall geblieben, ein besonderer Wert ist ihm daher nicht beizulegen.

Vor dem Begießen zeigt der Sproß keinerlei Turgorbewegungen, nach der Wasseraufnahme verändert er ständig seine Lage. Ein Zeichen dafür, daß eine Beschleunigung in der Wasserbewegung des Gefäßes eintrat, war die starke Plasmaströmung in den Parenchymzellen, die vorher fast gar nicht beobachtet wurde.

Ob eine Veränderung des Gefäßlumens durch deformierte Parenchymzellen zu erwarten sei, wurde durch Plasmolyseversuche geprüft.

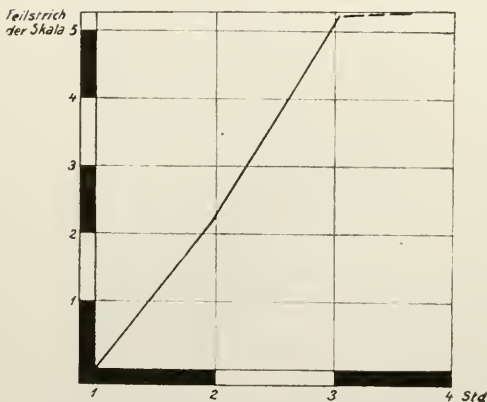


Fig. 3. Die Durchmesseränderung des einzelnen Gefäßes (Tab. 3 a).

Eine Lamelle mit unversehrten Gefäßen wurde aus dem Stengel herausgeschnitten und die Verdickungsleiste eines Gefäßes in  $H_2O$  gemessen, dann in 10%  $KNO_3$ -Lösung gelegt und bei vollkommener Plasmolyse des Parenchyms wieder eine Messung gemacht. Hierauf wurde das Objekt wieder in Wasser überführt. Das Gefäß zeigte bei allen Ablesungen keine wesentliche Veränderung des Lumens (Tabelle 3 b).

Eine Saugung mit der Wasserstrahlpumpe ergab bei beiden Objekten ebenfalls keine Veränderung des Gefäßes.

Tabelle 3.  
a.

Versuch Nr.	Messung 1	Messung 2	Messung 3
1	55	58	61
2	49	52	54
3	83	85	88
4	75	78	79
5	84	82	88
6	54	60	64
7	73	75	76
8	106	108	110
9	123	124	128
10	94	96	99
Summe	796	818	847
Durchschnitt	79,6	81,8	84,7

+ 5,1

b.

Versuch Nr.	in $H_2O$	in 10% $KNO_3$	in $H_2O$
1	73,5	74	74
2	74	74	74
3	74	74	74
4	57	57	57,5
5	57	57	57
Summe	333,5	334	334,5
Durchschnitt	66,7	66,8	66,9

Aus den Versuchen scheint mir hervorzugehen, daß die beobachtete Veränderung des Gefäßlumens auf dem Vorhandensein einer Kohäsionsspannung beruhen muß. Wie nun dieses Schrumpfen eigentlich vor sich geht, ist noch nicht erwiesen. Eine Entziehung des Quellungswassers dieser verholzten Leisten dürfte wohl als Erklärung nicht in Frage kommen.

### C. Die Brauchbarkeit der quantitativen Meßmethoden.

Bei den quantitativen Messungen handelt es sich im allgemeinen darum, die Saugleistung eines Zweiges mit einer bekannten Größe (Leistung einer Wasserstrahlpumpe) zu vergleichen. Die Abweichungen, die die Methoden von Renner (21, 22) und Nordhausen (15, 16) voneinander zeigen, sollen hier kurz skizziert werden.

1. Methode Renner: Ein belaubter Zweig saugte aus einem Potometer. Nun wurde durch Anbringen von Klemmen und Kerben der Filtrationswiderstand im Zweig künstlich erhöht.

Angenommen der Zweig saugte aus dem Potometer gegen diesen Widerstand die Menge A.

(Hierauf wurde der Zweig oberhalb der Klemmen dekapitiert.)

Der Zweigstumpf saugte jetzt allein und nahm die Menge B auf.

Die Wasseraufnahme stieg nun durch das Anschließen einer Wasserstrahlpumpe (68 cm Hg) am oberen Ende bis zur Größe C an.

Das Vergleichen der „Pumpensaugung“ und der „Blattsaugung“ geschah nun derart, daß die „Stumpfsaugung“ B, um die Nachsaugung lebender oder deformierter Zellen zu eliminieren, von C abgezogen wurde und die Differenz der beiden Größen als „reine Pumpensaugung“ zu A den Vergleichswert lieferte.

Man kann aber diese Größen nicht einfach voneinander abziehen, da zwar die lebenden und deformierten Zellen ihre Saugtätigkeit bei der Einwirkung der Pumpe fortsetzen werden, die Saugkraft der Pumpe aber erst dann in der Saugleistung erkennbar sein wird, wenn sie größer als die Stumpfsaugung ist. Es wäre also der kleinere Fehler in der Berechnung: Die Nachsaugung der Zellen mit in Kauf zu nehmen und die ganze aufgenommene Menge C als Pumpenleistung anzusehen, sobald die Pumpe die Stumpfsaugung übertrifft.

2. Methode Nordhausen: Hier ist der Widerstand aus dem Zweig heraus verlegt worden, um so die bekannte Größe (Pumpe)

und die Saugkraft der Blätter unter möglichst gleichen Bedingungen arbeiten zu lassen. Als Widerstand diente ein kleiner Tonzylinder, der auf dem Potometer befestigt war. Die Filtrationsgeschwindigkeit war bei einer bestimmten Pumpensaugung konstant. Die Schnittfläche wurde durch eine dünne Schicht Ton mit dem Widerstand verbunden und nach außen hin luftdicht verschlossen. Nordhausen vergleicht also direkt die „Pumpensaugung“ und die an der „Schnittfläche wirksame Zweigsaugung“. Die Werte, die nach dieser Methode gefunden wurden, betrogen mehrere Atmosphären negativen Drucks. Die Annahme einer hinreichenden Wasserversorgung der Pflanze durch diese Kräfte hält Nordhausen nicht für möglich und sieht in den lebenden Stammzellen einen aktiven Faktor für die Wasserbewegung. Worin die Tätigkeit dieser Zellen besteht, führt er aber nicht aus.

Daß ich in den lebenden Stammzellen einen Regulationsapparat sehe, habe ich schon im Abschnitt II B ausgeführt.

Die Nordhausenschen Versuche sind nun derart wiederholt worden, daß sie sowohl an Zweigen mit lebender als auch abgetöteter Schnittfläche ausgeführt wurden. Das Zweigende wurde 15 cm weit am Abend vor dem Versuch abgekocht. Die Zweige waren am nächsten Morgen vollkommen frisch, so daß ich also annehmen durfte, daß durch die abgekochte Zone ein genügender Wassernachschub erfolgte.

a) Mit lebender Schnittfläche:

1. Versuch vom 13. IV. 21, 4 Uhr nachmittags. Kleines Südzimmer, bewölkt, Tonwiderstand  $30 \times 6$  mm, Objekt: *Syringa*<sup>1)</sup>.

$P \div W = 8,9$ ; Zweig nach dem Einsetzen:

n der	1.'	2.'	3.'	4.'	5.'	6.'	7.'	8.'	9.'	10.'	11.'	12.'
	11,	10,	11,	12,	12,	12,	12,	12,	11,	13,	12,	12;
n der	35.'	36.'	37.'	38.'	39.'	40.'						
	14,	12,	13,	14,	13,	13,						

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also  $Z : P = 13 : 9,6 = 1,4 : 1$ ;  $Z = 1,4$  Atm.

2. Versuch vom 16. IV. 21, 11 Uhr vormittags. Kleines Südzimmer, bewölkt, Tonwiderstand  $40 \times 5,5$  mm, Objekt: *Syringa*.

$P \div W = 5,6$  in einer Minute; Zweig nach dem Einsetzen:

in der	1.'	2.'	19.'	20.'	35.'
	10,	10;	12,	12;	12 konstant.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 6.

Es ist also  $P : Z = 6 : 12 = 1 : 2$ ;  $Z = 2$  Atm.

1) Es bedeutet: W = Tonwiderstand, P = Pumpensaugung und Z = Blattsaugung. Die Zahlen sind Millimeter der Skala pro 1 Minute.

3. Versuch am 18. IV. 21, 11 Uhr vormittags. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $40 \times 5,5$  mm, Objekt: *Syringa*.

$P \div W = 5,6$  in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:  
in der 1.' 3.' 4.' 7.' 8.' 10.' 14.' 17.' 21.' 29.'  
10, 10,5, 10,3, 11, 12,1;  
in der 43.' 45.'  
11,8.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 6.

Es ist also  $Z : P = 12 : 6$ ;  $Z = 2$  Atm.

b) Mit abgetöteter Schnittfläche:

4. Versuch vom 15. IX. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $30 \times 6$  mm, Objekt: *Syringa*.

(In den folgenden fünf Versuchen ist das untere Zweigende, wie vorhin besprochen, 15 cm weit abgekocht.)

$P \div W = 8,9$  in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:  
in der 1.' 2.' 3.' und folgenden je 3 Minuten: 7,3; 7,8; 8,8; 9; 9,3; 10; 10,1;  
9,83; 10; 10; 10,33; 10,33; 10,5; 10,33; 10,33 konstant.

P umgerechnet auf 76 cm = 9,6.

Es ist also  $Z : P = 10,3 : 9,6$ ;  $Z = 1,07$  Atm.

5. Versuch vom 16. IX. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $30 \times 6$  mm, Objekt: *Syringa*.

$P \div W = 8,9$  in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:  
in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 4,83; 6,16; 6,83; 7,33; 8; 8,33; 9;  
9,6; 10,16; 11,33; 12,66; 13; 14,6; 14,5; 15,33; 15,66; 16,33; 16,55;  
15,33; 14,66; 15; 15; 15 konstant.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also  $P : Z = 9,6 : 16,3 = 1 : 1,7$ ;  $Z = 1,7$  Atm.

6. Versuch vom 3. X. 21. Kleines Südzimmer, leicht bewölkt, Tonwiderstand  $25 \times 5,5$  mm; Objekt: *Lycium halimifolium*.

$P \div W = 13,5$  in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:  
in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 17,33; 16,66; 16,33; 14,75; 15; 13,8;  
13,3; 13; 12,66; 12,88; 12,5; 12,33; 14; 13,5.

P auf 76 cm Hg umgerechnet = 14,4.

Es ist also  $P : Z = 14,4 : 17,33$ ;  $Z = 1,2$  Atm.

7. Versuch vom 6. X. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $30 \times 6$  mm; Objekt: *Lycium halimifolium*.

$P \div W = 8,9$  in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:  
in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 9; 9,16; 9,66; 10; 10,5; 10,5; 10,5;  
10,83; 11,83; 11,33; 11,33; 11,33; 11,83; 12; 11,83; 12; 12,5; 12,5;  
13; 10,7.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also  $P : Z = 9,6 : 13$ ;  $Z = 1,3$  Atm.



8. Versuch vom 7. X. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $30 \times 6$  mm; Objekt: *Lycium halimifolium*.

$P + W = 8,9$  in der Minute; Zweig saugt nach dem Aufsetzen:

in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 10,06; 13,33; 14,33; 14,66; 15,66; 16,66; 17,0; 17,33; 16,66; 16,66; 16,33; 16,63; 15,63; 16,33; 16,50.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also  $P : Z = 9,6 : 17,3$ ;  $Z = 1,8$  Atm.

Als Resultat dieser Versuche ist festzustellen, daß ein Unterschied in dem Verhalten des lebenden und toten Materials nicht zu konstatieren ist. Oder sollten die lebenden Stammzellen über der abgetöteten Zone diese Saugkräfte erzeugt haben?

Ich möchte an Hand von Versuchen (c) noch einiges zur Methode selbst sagen. Es folgen drei Versuche.

c) 9. Versuch vom 31. V. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $25 \times 5,5$  mm; Objekt: *Syringa*.

$P + W = 23$  in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:

in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 7,6; 8,3; 8,6; 9,3; 9,3.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 25.

Es ist also  $P : Z = 25 : 9,3$ , dann ist  $Z = 0,36$  Atm.

Hierauf wird der Gipfel abgeschnitten und P an den Stumpf (von 30 cm Länge) geschaltet. Stumpf saugt in den auf das Abschneiden folgenden Minuten 7, 7, 7, 7, 7;  $2^{54}h$ :  $P + St^1$  in der Minute (Intervall 3 Minuten) 7, 7, 7;  $3^6h$ : St allein 6,63, 6,63, 7;  $3^{19}h$ :  $P + St$  7, 7, 7;  $3^{44}h$ : St allein 7, 7, 7.

10. Versuch vom 18. VI. 21,  $10^{50}$  vormittags. Sonne, Tonwiderstand  $25 \times 5,5$  mm; Objekt: *Taxus baccata*.

$P + W = 23$  in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:

Intervall wieder 3 Minuten: 10,3; 10,66; 12; 12; 12,33; 12; 12; 11,8.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 25.

Es ist also  $P : Z = 25 : 12,3$ ;  $Z = 0,5$  Atm.

Der Zweig wurde dekapitiert; der 30 cm lange Stumpf saugte allein (Ablesungsintervall 3 Minuten) in der Minute:  $11^{38}h$ : 9,25, 9, 8,5, 8,75;  $P + St$   $11^{47}h$ : 7,25, 7,25, 6,75.

11. Versuch vom 21. VI. 21,  $10^{10}h$  vormittags. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand  $25 \times 5,5$  mm; Objekt: *Lycium halimifolium*.

$P + W = 16,4$  in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:

in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 9,33; 10; 9,85; nach  $25'$ : 8,6.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 17,4.

Es ist also  $P : Z = 17,4 : 10$ ;  $Z = 0,6$  Atm.

Der Zweig wird abgeschnitten, Stumpf 40 cm lang, saugt allein  $St$   $3^{22}h$ : 7, 7, 6, 6,8;  $P + St$   $3^{37}h$ : 6, 6, 6, 5,6;  $St$  allein  $3^{54}h$ : 5,2, 5, 5, 5,1, 4, 4;  $P + St$   $4^{19}h$ : 4,1, 4, 4, 4, 4;  $St$  wieder allein  $4^{31}h$ : 3,85, 3,80, 3,82.  $4^{48}h$  wird der Stumpf halbiert,  $\frac{1}{2} St$  saugt dann: 8, 10,5;  $P + \frac{1}{2} St$   $5^3h$ : 9,33, 9,33, 8,33, 5, 4, 8, 4, 3,5;  $\frac{1}{2} St$   $5^{34}h$ : 3,3;  $P + \frac{1}{2} St$   $5^{89}h$ : 4,5, 4,8, 5, 4,8<sup>2</sup>).

1) Die Abkürzung St bedeutet Stumpfsaugung.

2)  $P + St$  bedeutet die Pumpensaugung am Stumpf.

Die Saugkraft eines Zweiges (Versuch 11) ist nach dieser Methode mit 0,6 Atm. (45,6 cm Hg) berechnet worden. Dekapitiere ich nun den Zweig und lasse an dem Stumpf 70 cm Hg wirken, so mußte die Pumpe durch den Stumpf mehr aufnehmen als der beblätterte Zweig. Tatsächlich ist sie überhaupt erst fühlbar, wenn die Spannungen im Zweig sich einigermaßen ausgeglichen haben. Sie übertrifft während dieser Zeit nicht einmal die Stumpfsaugung.

Der Grund hierfür dürfte wohl folgender sein: Die Pumpe hat nur den konstant bleibenden Tonwiderstand zu überwinden, der beblätterte Gipfel aber den Filtrationswiderstand seiner Zweiglänge. Hierzu kommen noch, und das halte ich für das wichtigste Moment, künstlich durch die Versuchsanordnung geschaffene Widerstände, wie Blasenbildung durch das Abschneiden, Störungen im Aufsetzen u. a. m. (Besonders deutlich tritt das bei der Stumpfsaugung des Versuchs 11 zutage; nach dem Halbieren saugt der Stumpf plötzlich durch dieselbe Schnittfläche eine viel größere Menge, kurz darauf wird dann auch die Pumpensaugung fühlbar, die aber nur der Hälfte der Zweigsaugung entspricht.)

Die Widerstandsbildungen in der Ansatzzone am Tonzylinder lassen sich nicht kontrollieren, und folglich können wir über das Zahlenmäßige der tatsächlichen Zugspannung im Zweig nichts aussagen. Qualitativ zeigen diese Versuche, daß hohe Zugspannungen wirklich vorhanden sind; sie liefern somit einen weiteren Beitrag zur Kohäsionstheorie.

#### Abschnitt IV.

#### Der Filtrationswiderstand in Abhängigkeit von der Druckdifferenz.

Da die Angaben in der Literatur über diese Frage sehr spärlich sind, habe ich zwei Versuchsreihen angestellt, deren Ziel es war, die Abhängigkeit des Filtrationswiderstandes klar zu stellen:

1. im Sproß,
2. an der Wurzel.

Zu 1. Ein Zweig von *Gingko biloba* wurde im Oktober im Freien abgeschnitten und im Laboratorium unter Wasser nochmals gekürzt, sodann einen Tag stehen gelassen. Dann wurde der 30 cm lange, unbeblätterte Zweig auf ein Potometer gesetzt und am oberen Ende ein Kautschukschlauch angeschlossen, der mit einer als Vakuumreservoir dienenden 15-Literflasche in Verbindung

stand. Der Druck in der Flasche wurde durch eine Wasserstrahlpumpe um eine bestimmte Menge vermindert und blieb während der Versuchsdauer auf einige Millimeter konstant. Hierauf wurde die in einer Zeitdauer von dem Zweig bei verschiedenen Drucken aufgenommene Menge an der Potometerskala abgelesen und verglichen. Die Drucke, die so hergestellt wurden, waren: 19, 38, 57 cm Hg. Die geförderten Mengen verhalten sich dabei annähernd wie 1:2:3. Die genauen Zahlen sind in Tabelle 4 angegeben (vgl. auch Fig. 4).

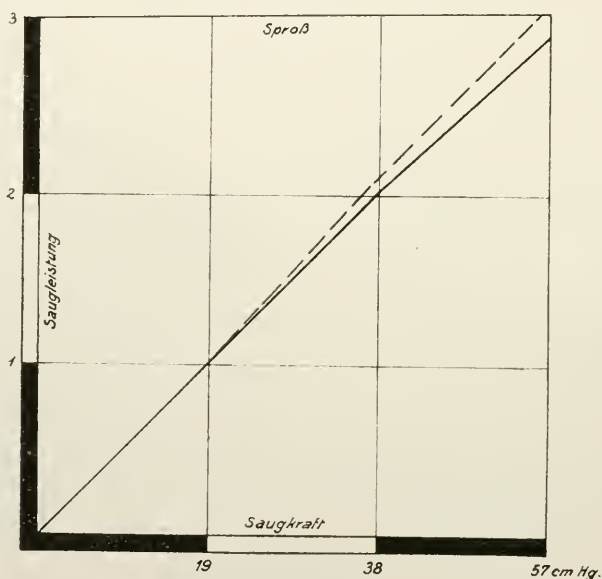


Fig. 4.

Tabelle 4.

19	38	57	cm Hg	57	38	19	cm Hg			
8,8	18,0	24,6	cm Skala	25,0	16,8	7,7	cm Skala			
1	:	2,04	:	2,8	—	3,2	:	2,2	:	1

Bei diesen Druckunterschieden herrscht also vollkommene Proportionalität.

Zu 2 (an der Wurzel).

Für die zweite Frage liegt schon eine Angabe von Jost vor, der für den Filtrationswiderstand in der Wurzel keine Proportionalität konstatieren konnte.

Ich schildere jetzt die Ergebnisse einer Serie von 10 Versuchen, die mit 3 Monate alten, in Töpfen kultivierten *Phaseolus*-Pflanzen im Mai 1922 angestellt wurden.

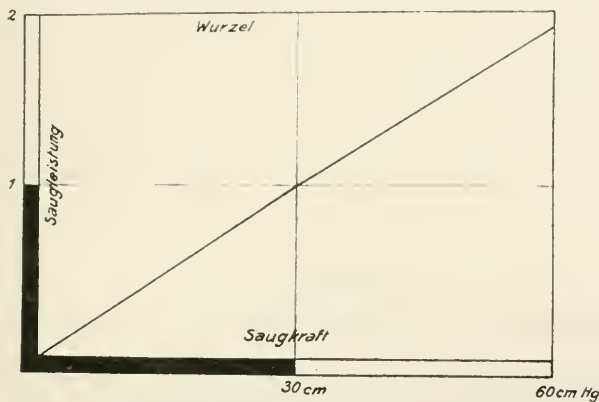


Fig. 5. Die Proportionalität zwischen Druckdifferenz und Filtrationswiderstand. Fig. 4 im Sproß (Tab. 4). — Fig. 5 in der Wurzel (Tab. 5).

Die bei einer bestimmten Saugkraft und einer konstanten Zeitdauer vom Stumpf abgegebene Flüssigkeitsmenge wurde durch Wägung bestimmt und mit der einer anderen Sauggröße verglichen. Der Druck wurde, wie bei den vorigen Versuchen durch Vakuumreservoir konstant gehalten. Ein Thermostat, in dem der durch einen Zinkblechzylinder gegen Verdunstung geschützte Topf stand, verhinderte einen störenden Einfluß von Temperaturschwankungen in der Topferde. Die Temperatur betrug konstant 15° C. Um den durch die Blutungsmenge verursachten Fehler zu

Tabelle 5.

Versuch Nr.	Saugung 30 Hg cm mg	Saugung 60 Hg cm mg	Blutung mg
1	40	80	6,2
2	50	80	6,2
3	60	90	5,0
4	35	90	4,6
5	60	95	4,6
6	40	90	3,0
7	35	75	4,0
8	50	95	3,0
9	30	60	0
10	65	120	0
Durchschnitt	46,5	87,5	3,66
— Blutung	— 3,66	— 3,66	—
	42,84	83,84	—

1 : 1,95

beseitigen, wurde vor und nach jedem Versuch die Blutungsmenge bestimmt und das aus beiden Ablesungen berechnete arithmetische Mittel von der durch die Pumpe beförderten Menge abgezogen.

Die Drucke, mit denen ich arbeitete, waren 30 und 60 cm Hg. Die hierdurch geförderte Flüssigkeitsmenge des Serierendurchschnitts verhält sich wie 1 : 1,95.

Wir haben also auch hier eine vollkommen proportionale Abhängigkeit von der Druckdifferenz (die genauen Daten s. Tabelle 5; graphisch dargestellt in Fig. 5).

Dieses Resultat gilt natürlich für einen wassergesättigten Boden; darüber, ob im Freiland unter ungünstigeren Wasserverhältnissen für die Pflanze diese Proportionalität sich erhält, ist freilich hiermit nicht erwiesen.

### Abschnitt V.

#### Die Abhängigkeit des Wurzelwiderstandes von der Temperatur.

Der Prozeß der Wasseraufnahme durch die lebende Wurzel ist wie alle Vorgänge, bei denen das Protoplasma aktiv beteiligt ist, von der Temperatur abhängig. Das Welkwerden von Pflanzen an warmen Vorfrühlingstagen, wenn die Erde noch stark abgekühlt ist, ist schon früh beobachtet worden. Diese Erscheinung ist aber erst von Sachs (26, S. 123) auf die Erniedrigung der Bodentemperatur zurückgeführt worden. Sachs erbrachte durch seine Versuche mit Kürbis und Tabakpflanzen den ersten experimentellen qualitativen Nachweis hierfür. Bei einer Abkühlung der Erde auf  $+2^{\circ}\text{C}$  sah er die Pflanzen welken, eine Erwärmung beseitigte diesen Zustand wieder. Die Differenz zwischen der Wasseraufnahme durch die Wurzeln und der Abgabe durch die Transpiration ist hier also so groß, daß Welken eintritt. Kosaroff (10) hat dann später die Wasseraufnahme durch die Pflanze unter niedrigen Temperaturen, sogar unter dem Gefrierpunkt, im Potometer gemessen. Durchschnittlich zeigte eine Versuchspflanze bei einer Senkung der Wassertemperatur von  $19^{\circ}$  auf  $0^{\circ}\text{C}$  einen Rückgang der Wasseraufnahme auf  $\frac{1}{4}$  des Anfangswertes (bei  $19^{\circ}\text{C}$ ).

Ein Bild von der Veränderung des Wurzelwiderstandes ist durch diese Versuche nicht gegeben worden. Denn es ist daraus nicht zu entnehmen:

1. die Transpirationsgröße unter beiden Aufnahmebedingungen,
2. die Größe der Saugkräfte, die diese Aufnahme bedingt haben.

Daher ist es notwendig zu wissen, in welcher Weise sich die Wasserabgabe an die oberirdischen Teile der Pflanze durch eine

Variierung der Bodentemperatur ändert. Die Feststellung kann dadurch erfolgen, daß eine Wasserstrahlpumpe mit einer konstanten Kraft an der Wurzel einer kurz über dem Erdboden dekapitierten Pflanze saugt. Die Flüssigkeitsmenge, die die konstante Kraft der Pumpe in einer bestimmten Zeit dem Stumpf bei verschiedenen Temperaturen entreißen kann, wird gemessen. Ein Vergleichen der bei den einzelnen Temperaturen abgegebenen Flüssigkeitsmenge läßt die jeweilige Veränderung des Wurzelwiderstandes erkennen. Eine volumetrische Messung der Abscheidung ist durch das Austreten von Gasblasen aus dem Stumpf erschwert. Denn in einem Auffangegefäß mit weitem Lumen ist der Niveauunterschied des Flüssigkeitsspiegels innerhalb eines Meßintervalls zu gering, bei engerem Lumen verhindert die Blasenbildung eine genaue Ablesung.

In den folgenden Versuchen mit *Helianthus* ist die Messung daher durch Wägung erfolgt. Die Sonnenblumen waren Ende Juli in Töpfen im Freien ausgesät. Die Versuche begannen im Oktober, sämtliche Versuchsobjekte waren gut entwickelt und ungefähr 1 m hoch. Die Versuchsanordnung mußte folgende zwei Gesichtspunkte berücksichtigen:

1. Der Gewichtsverlust des Topfes durfte nur der tatsächlich von der Pumpe geförderten Flüssigkeitsmenge entsprechen.
2. Die Bodentemperatur mußte während eines Meßintervalls konstant gehalten werden.

Die Pflanzen wurden am Abend vor dem Versuch in das Laboratorium gebracht, begossen und dann 5 cm über der Erde dekapitiert. Am Morgen wurde das oberste Stück des leicht blutenden Stumpfes mit dem Rasiermesser entfernt, hierauf ein eng anschließender, 8 cm langer Gummischlauch über den ganzen Stumpf gezogen und mit einer Drahtschlinge nur so weit festgezogen, daß eine Quetschung der Gefäße nicht zu erwarten war. Ein seitliches Eindringen von Luft war hierdurch verhindert. Das so vorbereitete Material kam in einen Zinkblechzylinder. Der Boden war fest aufgelötet, der Deckel dagegen abnehmbar und mit zwei Öffnungen versehen. Eine davon in der Mitte des Deckels ließ den obersten Teil der Schlauchverbindung des Stumpfes heraustreten. Durch das zweite, seitlich davon angebrachte Loch wurde ein Steckthermometer in den Topf eingeführt. Eine Beschädigung der Wurzel beim Einsetzen des Thermometers wurde dadurch vermieden, daß beim Aussäen ein Stock in die Erde des Topfes gesteckt wurde.

Vor dem Versuch vertauschte ich dann die beiden. Die Öffnungen wurden mit Watte verdichtet. Ein Gewichtsverlust durch Verdunstung war also ausgeschlossen. Schwankungen der Bodentemperatur während der Saugung verhinderte ein Thermostat, in dem der Topf vom Blechzylinder umschlossen stand. Zwischen der Doppelwand des Thermostaten befand sich Wasser. Seine Außenwandung bekleidete ein Filzmantel. Den Deckel bildete eine 1 cm dicke Filzplatte, die wiederum mit den entsprechenden Ausschnitten versehen war. In die Leitung der Wasserstrahlpumpe war eine 15-Literflasche als Vakuumreservoir eingeschaltet, von der eine mit Hähnen versehene Zuleitung zum Thermostaten führte. Diese Zuleitung passierte von der Flasche kommend ein Quecksilbermanometer, dann eine kleine Flasche zum Auffangen der abgesaugten Flüssigkeit, und endete mit einem Vakuumschlauch im Ansatz des Stumpfes.

Der Gang des Versuches nach der Vorbehandlung war folgendermaßen: Die geringe Flüssigkeitsmenge im Schlauch über der Stumpfoberfläche wird mit Fließpapier entfernt. Der Topf mitsamt dem Thermometer in seinem Blechzylinder wird auf die Wage gebracht, gewogen, sofort nach der Wägung in den Thermostaten gestellt und die Zuleitung zur Flasche angeschlossen, die Saugung am Manometer dann auf 56 cm Hg, also ungefähr  $\frac{3}{4}$  Atm. eingestellt. Bei Vorversuchen wurde festgestellt, daß die Saugung in einer halben Stunde der Hälfte der in einer Stunde geförderten Menge entsprach. Deshalb ist bei allen Versuchen eine Saugdauer von 30 Minuten eingehalten worden. Nach einer halben Stunde wurde die Pumpenzuleitung abgenommen und der Topf wieder gewogen. Zuvor war die Schlauchhöhle über der Stumpfoberfläche wieder abgetupft worden. Der zweite Wägungswert wurde nun von dem ersten abgezogen, und der so ermittelte Gewichtsverlust zeigte die abgegebene Flüssigkeitsmenge an. Die Temperatur im Topf und Thermostaten wurde nun durch Begießen oder Nachfüllen mit entsprechend temperiertem Wasser nach oben oder unten verändert. Nach einem weiteren Meßintervall wurde wieder zur Anfangstemperatur zurückgegangen und so der zuerst gefundene Wert überprüft. Der Unterschied zwischen beiden war nur gering. In Tabelle 6 sind die Resultate von 18 Versuchen mit mindestens fünf Messungen für jede angegebene Temperatur zusammengestellt. Den Mittelwert aus den Versuchen in graphischer Form zeigt die Fig. 6. Ich komme zur Besprechung dieser Kurve.

Tabelle 6.

Versuch Nr.	10° C mg	12° C mg	14° C mg	18° C mg	20° C mg	24° C mg	30° C mg
1			80		185	200	
2				190			350
4				125	175		275
5			110				
6			140				385
7	90		135		75		
					120		
9			130		200	230	
			130				
10	30	60	110	170		190	
				110			
11	35		120		170		
			125				
12		60	110			140	
14			130			320	
			85				
15	70	90		140	205		
		90					
16	30		80				
	30						
17			140	125			
			130				
18		70			120		
19					170	170	250
					140		
20	70					160	
Summe . .	355	370	1755	860	1560	1410	1580
Durchschnitt	51	74	117	143	156	201	316

Die Temperaturen zwischen 1° und 10° C zeigen keine wesentliche Veränderung der abgegebenen Menge. Dagegen ist ein ruckartiges Nachlassen des Widerstandes zwischen 10 und 14° C zu beobachten. Der weitere Anstieg der Kurve geht bis ungefähr



36° C in logarithmischer Form vor sich. Durch längere Einwirkung dieser letztgenannten Temperatur tritt anscheinend schon eine Störung in den lebenden Zellen auf, der Filtrationswiderstand verringert sich weiter, die Wurzeln sterben ab.

Das sprunghafte Steigen der abgegebenen Flüssigkeitsmenge bei einer Erhöhung von 10 auf 14° C wurde durch die dreifache Zahl von Messungen bei dieser Temperatur sichergestellt. Es liegt nahe, dieses Verhalten auf das aktive Einsetzen der lebenden Zellen bei Temperaturen über 10° C zurückzuführen. Daß es sich hierbei

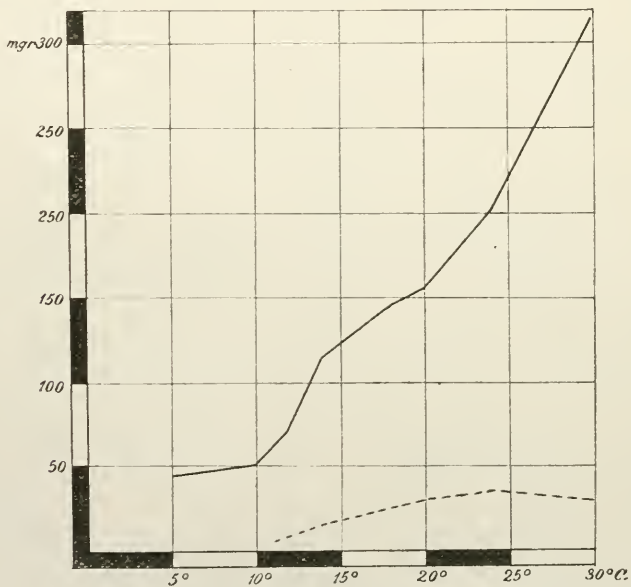


Fig. 6. Kurve der Abnahme des Wurzelwiderstandes mit steigender Temperatur bei *Helianthus annuus* (s. auch Tab. 6).

nicht so sehr um die aktive Pumptätigkeit, sondern um eine sprunghafte Durchlässigkeitsänderung der Plasmahaut handelt, zeigt der Verlauf der gestrichelt gezeichneten Blutungskurve (Fig. 6). — Die Blutungsmessungen sind an gleichalten Pflanzen gemacht worden, und eine Saugung an ihnen ergab gleichlautende Resultate, wie sie bei dem sonst verwendeten Versuchsmaterial gefunden wurden. — Rysselberghe (26) fand, wenn auch mit einer ganz anderen Methode, diesen Sprung der Permeabilitätsänderung für *Sambucus* bei ungefähr 12° C. Es ist leicht möglich, daß er für verschiedene Spezies bei verschiedenen Temperaturen liegt.

## Abschnitt VI.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Direkte mikroskopische Beobachtungen bewurzelter Sprosse zeigen, daß die Kontinuität der Wasserfäden trotz der Spannung in allen Gefäßen einer erschlafften Pflanze auch unter den für die Wasserzufuhr ungünstigsten Bedingungen erhalten bleibt. Die Einwirkung des vollen Sonnenlichts bei einer gleichzeitigen Schattentemperatur von  $34^{\circ}$  C ändert an diesem Zustand nichts.

2. Das Vorhandensein einer Kohäsionsspannung unter den beobachteten Umständen wird durch eine Erscheinung beim Verletzen der Gefäße unter Quecksilber erwiesen: Quecksilber wird direkt an die Wasserfäden anschließend von diesen in die Gefäße hineingerissen.

3. Es wird vom physikalischen Standpunkt aus klargelegt, daß für das in dem Gefäßwasser gelöste Gas keine Möglichkeit vorhanden ist, sich in Blasenform innerhalb der Leitungsbahnen auszuscheiden.

4. Durch Versuche wird gezeigt, daß das von älteren Autoren gefundene Auftreten von Blasen in den Gefäßen ausschließlich auf eine ungeeignete Methodik zurückzuführen ist.

5. Daß der von Renner am Potometer beobachtete Rückstoß tatsächlich, wie Renner vermutet hat, auf einer Ausdehnung des geschrumpften Holzkörpers beruht, wird durch mikroskopische Messungen sowohl am lebenden als auch am getöteten Material beobachtet.

6. Der Durchmesser des einzelnen Gefäßes krautiger Pflanzen zeigt bei starker Transpiration und ungenügender Wasserzufuhr eine meßbare Verringerung, die nur durch die Kohäsionsspannung in den stets intakt gefundenen Wasserfäden zu erklären ist.

7. Gegen die Ansicht Nordhausens, daß die von ihm gefundenen hohen Saugkräfte an abgeschnittenen Zweigen nur unter der Mitwirkung lebender Stammzellen denkbar sind, sprechen den seinen analoge Versuche an partiell abgetötetem Material.

8. Sowohl in der Wurzel, als auch im Sproß zeigt der Filtrationswiderstand eine vollkommene Proportionalität mit der Druckdifferenz.

9. Bei *Helianthus annuus* wurde bei Temperaturen von 14 bis  $30^{\circ}$  C eine stetige Verringerung des Wurzelwiderstandes beobachtet.

Dagegen weist der Widerstand zwischen 10 und 14° C eine sprunghafte Abnahme auf, die in der Aktivität der lebenden Wurzelzellen ihre Ursache haben dürfte.

Am Schlusse meiner Arbeit möchte ich meinem Lehrer Herrn Prof. Dr. O. Renner für die rege Anteilnahme und die zahlreichen Anregungen danken, durch die er meine Untersuchungen unterstützt hat. Für die freundliche Beratung in physikalischen Fragen bin ich dem wissenschaftlichen Mitarbeiter der Zeißwerke Herrn Dr. M. Herschkowitsch zu Dank verpflichtet. Herrn Direktor Höppener verdanke ich die liebenswürdige Überlassung einiger optischer Instrumente.

Jena, Botanisches Institut.  
Pfingsten 1922.

### Zitierte Literatur.

1. A. J. Ewart, The ascent of water in trees. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 198, p. 41, 1905.
2. — —, l. c., Vol. 199, p. 341, 1908.
3. Friedrich, Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen, 23. Jahrg., S. 471, 1897.
4. Freundlich, Kapillarchemie. Leipzig. 1909.
5. Hales, Statik der Gewächse. Halle. 1748.
6. Holle, Hans, Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora, Bd. 108, S. 73, 1915.
7. v. Höhnel, Franz, Über den negativen Druck der Gefäßluft. Diss. Wien 1876.
8. Jost, L., Pflanzenphysiologie. 1913.
9. — —, Zeitschrift f. Botanik, Heft I, 1916.
10. Kosaroff, Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Wasserbewegung in der Pflanze. Diss. Leipzig. 1897.
11. Kostecki, E., Verteilung von Gasblasen des Holzes von *Fagus silvatica* und *Picea excelsa*. Diss. Freiburg i. S. 1910.
12. Krauß, Gregor, Die tägliche Quellungsperiode der Pflanzen. Abhandl. d. Nat. Ges. Halle, Bd. XV, 1881.
13. Landolf-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen. Berlin. 1905.
14. Meyer, Jul., Zur Kenntnis des negativen Druckes in Flüssigkeiten. Zeitschr. f. Elektrochem. 17, 1911.
15. Nordhausen, M., Über die Saugkraft transpirierender Sprosse. Ber. d. dtsh. Bot. Ges. 34, 1916.
16. — —, Zur Kenntnis der Saugkraft und der Wasserversorgung transpirierender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Bot. 58, S. 295, 1917.
17. — —, Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem. Jahrb. f. wiss. Bot. 60, S. 907, 1921.

18. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig, Bd. 18, S. 260, 1892.
19. — Physiologie I. S. 195, 1897.
20. Ostwald, Wilb., Allgemeine\* Chemie. 1917.
21. Renner, O., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora, Bd. 103, S. 171, 1911.
22. — —, Versuche zur Mechanik der Wasserbewegung. Der Druck in den Leitungsbahnen von Freilandpflanzen. Ber. d. dtsh. bot. Ges., Bd. 30, S. 576, 1912.
23. — —, Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, 1915.
24. — —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. Ber. d. dtsh. Bot. Ges., Bd. 36, S. 172, 1918.
25. Kysselberghe, Rec. de l'inst. bot. de Bruxelles. VI, 1901.
26. Sachs, J., Physiologische Mitteilungen verschiedenen Inhaltes. Bot. Ztg., S. 123, 1860.
27. Scheit, Die Wasserbewegung im Holze. Bot. Ztg. 12/13, 1884.
28. Straßburger, E., Bei- und Verrichtung der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena. 1891.
29. Ursprung, A., Filtration und Hebungskraft. Ber. d. dtsh. Bot. Ges., Bd. 33, S. 112, 1913.
30. — —, Über die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen. 1913.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Bode Hans Robert

Artikel/Article: [Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen. 92-127](#)