

Ueberlegungen zur Physik der Transpirationseinschränkung.

Von Ernst G. Pringsheim.

Vortrag, gehalten am 4. Jänner 1927.

Im Jahre 1906 habe ich zu zeigen versucht, daß nahezu bei allen Landpflanzen ein Gefälle der osmotischen Werte von der Basis zur Spitze vorhanden ist, welches beim Welken den Wassertransport in dieser Richtung erleichtert. Ursprung und Blum (1920) führen mit Recht auch meine Arbeit als Beispiel dafür an, daß vielfach in der älteren Literatur verschiedene Ausdrücke, die nicht das Gleiche bedeuten sollten, für einander gesetzt worden sind. Doch glaube ich sagen zu dürfen, daß ihre Einwendungen nur die Art des Ausdruckes treffen und daß der Satz, den sie als Beweis dafür anführen, daß auch mir falsche Auffassungen unterlaufen sind, ebenfalls nur unter der damals üblichen, nicht ganz strengen Ausdrucksweise leidet. Ich schrieb (S. 106): „Finden wir also in der Pflanze ein Steigen der Turgordrucke nach der wachsenden Spitze zu, so sind damit die physikalischen Bedingungen für die Wasserbewegung jedenfalls gegeben.“ Das, was ich damals ausdrücken wollte, muß ich auch heute aufrecht erhalten, nur hätte anstatt Turgordruck osmotischer Wert, und anstatt Bedingungen Vorbedingungen gesagt werden sollen. Der Sinn dieses Satzes geht aus einer anderen Stelle (S. 108) klar hervor: „Um einen Wasserverlust des Zellsaftes bis zu der für das Ansaugen nötigen molekulären Konzentration, die mit einem Verlust des Turgors verknüpft wäre, unnötig zu machen, muß infolgedessen von vorneherein ein osmotisches Gefälle von den aussaugenden nach den auszusaugenden, Geweben bestehen oder in der welkenden Pflanze erzeugt werden.“

Hier besteht ein Unterschied in der Auffassung zwischen Ursprung und Blum und mir. Wenn Ursprung und Blum darauf hinweisen, daß nicht der osmotische Wert sondern die Saugkraft maßgebend für die Richtung und Stärke der osmotischen Wasserbewegung ist, so liegt darin ein großer Fortschritt gegenüber früheren, weniger klaren Vorstellungen. Jedoch haben sie, wie mir scheint, zu einseitig nur die Saugkraft der Zelle in den Vordergrund gerückt, die nach ihren eigenen Erörterungen auf zwei verschiedene Weisen ansteigen kann. Nämlich einmal durch

Nachlassen der Wandspannung und zweitens durch Zunahme der osmotischen Konzentration des Zellsaftes, denn es ist ja Saugkraft der Zelle gleich Saugkraft des Inhaltes minus Wanddruck: $S_z = S_y - W$ (Höfler 1920, Ursprung und Blum 1920). Da nun beim Welken der Turgor nicht gar zu weit sinken darf, so ist bei gegebener Turgorabnahme die Saugkraft abhängig von der osmotischen Konzentration, entsprechend wie bei gegebenem Inhalt an osmotisch wirksamen Substanzen die Saugkraft mit der Turgorabnahme und der dadurch bewirkten Zunahme der Konzentration und der Abnahme der Wandspannung steigt. Daraus geht hervor, daß die Bestimmung der osmotischen Konzentration neben der der Saugkraft in ökologischer Hinsicht ihre große Bedeutung auch heute beibehält.

Am deutlichsten wird das, wenn wir die Annahme machen, daß die eben erfolgende, vollkommene Entspannung der Zellwand — wie wir sie auch bei Grenzplasmolyse finden — den Grenzzustand darstellt, der nicht ohne Schaden überschritten werden darf. Diese Annahme ist zunächst willkürlich, denn es kann sehr wohl sein, daß die Zelle ohne Schädigung der Pflanze weiteren Wasserverlust erträgt (Wassergewebe) oder daß selbst keine vollkommene Entspannung der Wand ohne Störung eintreten darf. Aber bleiben wir einmal bei obiger Fiktion, um einen bestimmten Punkt als Grundlage für weitere Überlegungen festzulegen. Dann wird die Saugkraft aller Zellen nach dem Fortfall der Wandspannung gleich der Saugkraft des Inhaltes, die gleich der des Zellsaftes ist, werden müssen. Und wir finden, daß die Saugkraft umso höher ansteigt, je höher die osmotische Konzentration des Zellsaftes ist. Dasselbe würde gelten, wenn wir eine geringere Entspannung der Zellwand zu Grunde legten, wie sie normalerweise ohne äußerlich sichtbares Welken so häufig auftritt.

Gehen wir nun zum Wasserverlust durch die gesamte freie Oberfläche der Pflanze (oder der Transpiration) über, — wobei wir von den Spaltöffnungen absehen, weil diese sich beim Welken schließen, — so wird diese abhängig sein vom Wassergehalt der äußersten Wandschicht der transpirierenden Zelle. Die physikalische Größe, um die es sich hiebei handelt, ist die Wasserdampf-tension. Von dieser hängt in jedem Zeitmoment die verdunstete Wassermenge ab. Daher wäre es äußerst wertvoll, die Wasserdampf-tension eines Pflanzenteiles oder einer Zelle messen zu können. Hiefür sind bisher keine brauchbaren Methoden vorhanden. Man könnte sich vorstellen, daß man ähnlich wie das Renner (1915 S. 656) für andere Zwecke getan hat, die Objekte in einem kleinen Gefäß mit einer Lösung von einem bestimmten osmotischen Wert unterbrächte und daß man auf diese Weise diejenige Lösung bestimmen würde, mit der der betreffende

Pflanzenteil im Gleichgewicht ist, also an Gewicht weder verliert noch zunimmt. Oder einfacher, daß man das kleine Schälchen, in dem sich ein Pflanzenteil befindet, mit einem Deckglas verschlüsse, an dem sich ein Hängetropfen einer Lösung von bekannter Konzentration befände, und daß man dann mikrometrisch bestimme, ob dieser Tropfen an Größe zu- oder abnimmt oder gleichbleibt. Im letzten Falle wäre die Konzentration gefunden, welche dieselbe Tension hätte, wie der Pflanzenteil. Leider hat mir diese Methode wegen zu langsamen Ausgleichs im Experiment kein Ergebnis geliefert. Experimentell so vorzugehen, daß man den Pflanzenteil in die Lösung selbst bringt, um die Konzentration zu bestimmen, in der er an Volumen weder zu- noch abnimmt, so wie das Ursprung und Blum zur Bestimmung der Saugkraft der Zelle getan haben, ist für den hier ins Auge gefaßten Zweck nicht angängig, weil dabei die äußerste Zellwandschicht, die vorher mit dem Zellinhalt nicht im Gleichgewicht war, sich mit diesem ausgleichen würde. Entsprechend hat Huber (1924) gesagt: „Sie (die freie Verdunstung) wird z. B. durch Wind viel weniger und wahrscheinlich nur bis zu einem gewissen Grenzwert gesteigert und bleibt ebenso bei zunehmendem Sättigungsdefizit der Luft infolge Entquellung der Wand mehr und mehr hinter der freien Verdunstung zurück; andererseits müßte bei voller Wassersättigung auch bei geschlossenen Spalten theoretisch die Verdunstung freier Wasserflächen erreicht werden.“ Dies ist ein wichtiger Gesichtspunkt, auf den ich zurückkomme.

Wir haben somit vorläufig kein einfaches Mittel, um den Quellungszustand der äußersten, an die Luft grenzenden Zellwandschicht, der für die Verdunstung maßgebend ist, zu messen und können auf ihn nur aus dem Gewichtsverlust, den wir dem Wasserverlust gleichsetzen, schließen. Dieser Quellungszustand ist bei Wassersättigung, die bei Landpflanzen kaum vorkommt, maximal.

Nur dann ist ein Gleichgewicht zwischen dem Quellungs- zustand der Wand und der Saugkraft des Zellinhaltes vorhanden, wenn keine Transpiration stattfindet. Dieser Fall wird aber nicht nur bei Wassersättigung eintreten, sondern immer, wenn die Saugkraft der Gewebe längere Zeit der Wasserdampftension der Atmosphäre entspricht. Es muß demnach auch die Wasserverdunstung, wie Huber richtig bemerkt, bei Wassersättigung gleich der einer freien Wasserfläche sein. Bei einer gewissen Entquellung ist die Wasserdampfspannung geringer und damit auch die Transpiration schwächer. Durch letztere wird aber, solange der Wassernachschub hinter der Abgabe zurückbleibt, die Quellung der äußersten Wandschichten weiter sinken und damit auch wiederum die Transpiration herabgehen, so daß „auch

ohne Spaltöffnungsregulation die Transpiration keineswegs so stark wechselt, wie bei freier Verdunstung.“ (Huber 1924, S. 74.)

Wie weit die Entquellung der Wand durch die Verdunstung geht, hängt vom Wassernachschub aus dem Zellinnern ab. Dieser Nachschub aber geht nicht durch eine freie Diffusion vor sich, sondern umso langsamer, je weiter die Entquellung schon fortgeschritten ist, *) und ein je größerer Widerstand der Beweglichkeit der Wasserpartikelchen durch die Beschaffenheit der Zellwand entgegengestellt wird. Dieser Widerstand kann zustande kommen durch das Zusammenrücken der Micelle der Zellwandmasse oder durch Zwischenlagerung nicht quellbarer Substanz. Letzteres ist in allen den Fällen gegeben, wo eine Verkorkung oder Kutinisierung stattgefunden hat. Deren Bedeutung für den Wasserdurchtritt durch eine Zellwand besteht, also nicht in einer Verhinderung, sondern in einer Verlangsamung der Wasserdiffusion. Es handelt sich nicht um ein statisches, sondern um ein dynamisches Problem, und die tatsächliche Transpiration hängt demnach nicht von der zu beliebiger Zeit gemessenen Wasserdampfspannung der Oberfläche allein, sondern von dem Verhältnis zwischen der Geschwindigkeit des Nachschubes und der Verdunstung ab. (Renner a. a. O., S. 644.)

Diese Überlegung gilt nicht nur für die transpirationshemmende Wirkung der Kutikula und der kutinisierten Schicht, (die bei Wassersättigung im ersten Moment keine Transpirationshemmung bewirken würde, sondern erst dann, wenn die Tension durch das Überwiegen der Verdunstung gegenüber dem Wassernachschub herabgesetzt wird), sondern auch für all die Fälle, wo nur eine Verdickung der Zellwand ohne Veränderung ihrer Zusammensetzung vorliegt. Denn wenn auch in einer maximal gequollenen Wand ebenso wie in einem Agar- oder Gelatinegel die Diffusion ebenso rasch vor sich gehen mag, wie in flüssigem Wasser, so verschiebt sich das Verhältnis alsbald bei beginnender Entquellung, denn nun tritt die Quellungskraft des Zellwandkolloids hervor, und bewirkt, daß die Verschiebung der Wasserpartikelchen immer schwerer vonstatten geht. Wir dürfen nämlich nicht nur an die Wasserdampfspannung der oberflächlichsten Schichten denken, sondern müssen ebenso die der tieferen Schichten berücksichtigen.

Je dünner die Zellwand wird, umso steiler wird bei gegebenem Quellungsgrad der innersten und äußersten Schichten, die durch den osmotischen Wert des Zellsaftes einerseits und durch die Wasserdampfspannung an der Oberfläche andererseits gegeben ist, das Gefälle sein. Das Gefälle aber ist einer der Faktoren, welche über die Geschwindigkeit der Diffusion entscheiden,

*) Dies dürfte in konzentrierten Gelen für Wasser ebenso gelten wie für Na Cl. Vergl. Freundlich, Kapillarchemie 1922, S. 1002.

und deshalb wird bei einer dicken Zellwand durch das flachere Gefälle auch eine stärkere Entquellung der äußersten Wand-schichten zu Stande kommen, die eine Verminderung der Wasserdampf-abgabe zur Folge haben muß, wozu noch die Verlangsamung der Diffusion auf dem größeren Wege durch die verengerten Micellarinterstitien hinzukommt. Demnach werden dicke Zellwände an sich auch ohne besondere Einlagerungen eine Verlangsamung der oberflächlichen Wasserabgabe bewirken. (Renner, S. 643.) In diesem Sinne kann wohl auch der Schleim wirken, der gerade bei Xerophyten so häufig vorkommt. Doch war die physikalische Deutung bisher wenig klar. Bei vielen Xerophyten, besonders Holzpflanzen, quellen die Wände der Epidermiszellen gallertartig auf. „Vielleicht dient dieses zur Herabsetzung der Transpiration, vielleicht wird dadurch ein Wasserbehälter gebildet. Da Schleim außerordentlich schwer ganz austrocknet, erhält er in kritischen Zeiten das Leben der Zellen, in denen er sich befindet.“ (Warming-Graebner und die dort genannten Schriften, 1918, S. 204—05.) Dies ist keine Erklärung, denn wenn der Schleim das Wasser schwer abgibt, so kann es auch der Zelle nichts nützen. Mit Recht sagt daher Renner (1913, S. 674): „Das meiste, was über die Wirkung von schleimigen Zellsäften und von verschleimten Innenmembranen der Epidermis gesagt worden ist, hält einer genaueren Prüfung nicht stand. Schleim ist bei Xerophyten, besonders bei Sukkulenten, so verbreitet, daß ihm wohl irgend eine Bedeutung zukommen muß. Der osmotische Druck einer kolloidalen Lösung nimmt nun mit abnehmendem Wassergehalt rascher zu als der einer isotonischen Lösung einer Kristalloids von kleinem Molekül; vielleicht verringert sich beim Welken die Dampfspannung in schleimigen Zellsäften merklich.“ Das ist eine wertvolle Andeutung. Wichtiger dürfte aber der Umstand sein, daß in den Schleimmassen wie in der eigentlichen Wandsubstanz nur eine langsame Diffusion stattfinden kann und Konvektionsströmungen ganz ausgeschaltet sind. Dadurch wird die Entquellung der äußersten Zellwandschichten stärker sein, als wenn der Schleim fehlte.

Dies hat wiederum Renner (1915, S. 647) später richtig erkannt. Er sagt: „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 andern Teile der Wandung, eben wegen ihrer hohen Quellbarkeit. — 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. 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 Filtrationswiderstandes. — Für die Ökologie ist das Ausmaß der Wirkung ausschlaggebend, in unserm Fall der Umstand, ob die Wasserersparnis eine praktisch ins Gewicht fallende Größe erreicht. Darüber wissen wir gar nichts.“ Auch hier müßten neue Untersuchungen einsetzen.

Weiterhin wird nicht nur die Saugkraft, sondern auch die ihr reziproke Wasserdampfspannung außer durch die Konzentration des Zellsaftes auch durch die Wandspannung beeinflußt. Bei Gleichbleiben des anderen Faktors wird die Wasserdampfspannung der Oberfläche umso größer sein, je größer die Wandspannung ist, sodaß auch hierdurch eine Regulation der Transpiration bedingt ist. Bei Abnahme der Wandspannung wird die (bei Wassersättigung der einer freien Wasseroberfläche gleiche) Verdunstung im einzelnen Zeitmoment immer mehr sinken, bis sie bei vollkommener Entspannung nur noch von der Konzentration des Zellsaftes abhängt, wofern wir den im vorigen Absatz besprochenen Filtrationswiderstand der Zellwand vernachlässigen. Freilich wird die durch die osmotische Wirkung der in der Zelle vorhandenen gelösten Stoffe bedingte Herabsetzung der Dampfspannung nicht viel ausmachen. Eine Zellsaftkonzentration von 100 Atm. bewirkt bei 50 % Luftfeuchtigkeit erst 15 % Transpirationsherabsetzung (Renner 1913, S. 674). Wird die Saugkraft der Zelle auf andere Weise vernichtet, indem die Semipermeabilität des Cytoplasmas aufgehoben wird, also z. B. durch Gifte, Hitze o. dgl., überhaupt durch die Abtötung der Zelle, so steigt, wie schon Mohl (1846) nachgewiesen und Prunet (1892) genauer gezeigt hat, die Verdunstung. Hiefür scheint bisher keine physikalische Erklärung gefunden worden zu sein. Sie mag darin liegen, daß nun der Zellsaft durch die Zellwand hindurchtritt, und da nun die Diffusionsbehinderung fortfällt, so muß die Verdunstung steigen. Allerdings ist diese Erklärung noch nicht experimentell begründet.

Dicke und stark kutinisierte Zellwände finden wir bekanntlich vor allem bei solchen Pflanzen, die Perioden der Trockenheit aushalten müssen, also etwa denjenigen, die mit lederartigen Blättern versehen sind, im Mittelmeerklima offenbar in Zusammenhang mit der Sommerdürre des Standortes und bei uns, wo die Flora im Winter wegen des schweren Wassernachschubes aus gefrorenem Boden einen xerophytischen Charakter hat, vor allen Dingen bei den Blättern, die den Winter überdauern. Diese Pflanzen haben, wie schon mehrfach bewiesen worden ist,

unter günstigen Lebensbedingungen eine durchaus nicht schwache Transpiration, so daß man an der Bedeutung der anatomischen Ausbildung als einem xerophilen Charakter gezweifelt hat. Aber „wir müssen vor allem Größe und Lage der Verdunstungsmaxima feststellen“, „nicht die Mittel, sondern die Extreme bestimmen das Maß der erforderlichen Anpassung“ (Huber 1924, S. 58). „Charakteristisch für viele Xerophyten ist die Fähigkeit, die Transpiration zeitweise sehr weit zu vermindern“ (Renner, 1913, S. 675). Wenn wir demnach ein Verständnis für die Bedeutung der Zellwanddicke, die so viele Xerophyten auszeichnet, gewinnen wollen, so ist an die Perioden extremer Trockenheit zu denken.

Nun ist aber nach Höfler (1920) und Ursprung und Blum (1920) $S_z = S_y - W$. Denken wir an eine bestimmte, zunächst wassergesättigte Zelle und lassen wir sie durch Verdunstung Wasser verlieren, so wird mit der Volumsverminderung die Saugkraft des Inhaltes steigen, der Wasserdruck sinken, wodurch die Saugkraft der Zelle steigen muß. In einem gegebenen Moment ist der Wanddruck völlig vernichtet, demnach die Saugkraft der Zelle gleich der Saugkraft des Inhaltes. Dieser Grenz-zustand, der auch durch Grenzplasmolyse erzielt werden kann, ist bisher wohl meist als ein Extrem betrachtet worden, das nur dann überschritten werden sollte, wenn es sich um Gewebe handelt, deren Funktion es ist, Wasser abzugeben, d. h. um Wasserspeichergewebe, bei denen die Zellwand schwach ist und nach der Entspannung durch Faltenbildung eine weitere Volumsverminderung ermöglicht. Eine Wasserabgabe von Seiten der Wassergewebe an andere und schließlich an die peripheren Zellen kann aber auch hier nur stattfinden, wenn die Saugkraft der Wasserzellen als der abgebenden die der aufnehmenden niemals erreicht. Es werden deshalb die Wasserzellen entweder von vornherein einen osmotischen Wert des Zellsaftes aufweisen, der erheblich geringer ist als der aller anderen Zellen oder es muß durch Umwandlung osmotisch wirksamerer in osmotisch weniger oder gar nicht wirksame Substanzen während der Wasserabgabe eine Saugkraftverminderung in den Wassergeweben sich vollziehen.

Kehren wir nun zu den starkwandigen Zellen der Xerophyten zurück, so muß auch hier bei Wasserverlust die Zellwandspannung abnehmen, ein Vorgang, dem wegen der geringen Elastizität der dicken Zellwände nur ein geringer Spielraum geboten ist, der durch die bei Xerophyten häufige Verholzung noch weiter eingeengt wird. Denken wir nun, daß ein weiterer Wasserverlust stattfindet, so wird über die Entspannung hinaus sogar eine negative Spannung der Zellwand zu Stande kommen müssen, indem bei weiterem Schwinden des Volumens durch Kohäsionszug ein Einziehen der Zellwandflächen und gleichzeitig

auch eine Entquellung vor sich gehen muß. In unserer obigen Formel $S_z = S_y - W$ wird jetzt der Wanddruck ein negatives Vorzeichen bekommen, infolgedessen die Saugkraft der Zelle über die des Inhaltes hinaus steigen. (Walter 1925, Seite 20.) Ist die dicke Zellwand nahezu völlig unnachgiebig und starr, was besonders auch bei Verholzung vorkommen kann, so wird der negative Wanddruck sehr groß oder praktisch fast gleich unendlich werden, so daß damit auch die Saugkraft der Zelle fast gleich unendlich, d. h. im Maximum gleich der Kohäsion des Wassers wird, und es ist klar, daß nun eine weitere Verdunstung nicht stattfinden kann, solange die Kohäsion des Wassers und die Adhäsion an der wasserdurchtränkten Wand nicht zerrissen wird. „Bei vollkommen starrer Wand ist keine Turgorsenkung möglich“ (Renner 1915, S. 625). Dabei wird durch den Kohäsionszug Wasser aus der Zellwand herausgesaugt und diese dadurch entquellt, bis sie im Gleichgewicht mit der Dampfspannung der Atmosphäre ist. Ähnliches muß z. B. auch beim Farnannulus über einer osmotisch stark wirksamen Lösung stattfinden.*) Somit ergibt sich auch von diesem Gesichtspunkt aus eine Bedeutung der Zellwandverdickung für die Herabsetzung des Wasserverlustes.

Bisher sind, wie mir scheint, diese physikalischen Zusammenhänge zwischen Zellwanddicke und Transpiration meist übersehen worden. Nur Holle (1905), ein Schüler Renners, deutet an verschiedenen Stellen seiner schönen Arbeit Ähnliches an. So findet er, daß die dickwandigen Epidermiszellen von *Hakea* beim Austrocknen lange Zeit fast unverändert bleiben (S. 75). Ferner sagt er: „Die (Haare) von *Verbascum thapsiforme* erzeugen eine Kohäsion von über 100 Atm.; diese Eigentümlichkeit der Haarwände wird den Haaren, so lange sie noch leben, gute Dienste tun und ihnen zusammen mit dem osmotischen Druck ihres Zellsaftes bei der Beschaffung des Wassers behilflich sein“ Es wäre hinzuzufügen: und die Verdunstung herabsetzen! Bei Algen und Pilzfäden fehlt dieser Umstand. Sie welken an trockener Luft, auch wenn sie mit einem Ende in Wasser tauchen.

Ein interessanter Fall sind auch die Blaszellen auf der Epidermis von *Rochea (Crassula) falcata*. Für diese hat Kerner (1896, S. 306) angegeben, daß sie vermöge ihrer Verkieselung

*) Auch bei dem Spiel der Spaltöffnungsschließzellen wird ein Kohäsionsmechanismus mitwirken. Zwar sind plasmolytierte Spaltöffnungen geschlossen, sodaß dieser Zustand der Entspannung der Wände entspricht und durch die Elastizität der dicken Zellwandpartien zu Stande kommen muß. Hebt man die Elastizität durch Wasserentzug mittels Alkohol auf, so wird dadurch die Porenweite fixiert (Renner 1910, S. 492). Aber der Kohäsionszug muß im selben Sinne wirken wie die Elastizität der Wände. Bei geöffneten Spaltöffnungen wird der Turgordruck die elastische Spannung überwinden.

steif und undurchlässig wie Glasflaschen sind und behauptet, daß sie auch im ausgebildeten Zustand als Wasserspeicher dienen. Demgegenüber habe ich (1906, S. 131) betont, daß sie, wenn die Angaben von Kerner zu Recht bestünden, ihr Wasser keinesfalls an die anderen Gewebe abgeben könnten. Holle (1906, S. 79) hat diese Angaben nachgeprüft und gefunden, daß die jungen Blasen ähnlich etwa denen von *Mesembranthemum crystallinum* u. a. eine dünne, nachgiebige Wand besitzen und das gespeicherte Wasser unter Volumverminderung an die anderen Gewebe abgeben. „Der Widerstand, den die Blasenwand gegen die Einfaltung leistet, darf natürlich nicht allzu hoch sein, wenn das Wasser der Blasen für das Mesophyll verfügbar sein soll. Denn dieser mechanische Widerstand addiert sich ja in der lebenden Blasen-Zelle zu dem Widerstand, den die osmotische Energie des Zellsaftes der Wasserentnahme entgegensetzt. Die Epidermisblasen von *Rochea* sind aber ein vielsagendes Beispiel dafür, daß die Kraft, mit der eine Zelle ihr Füllwasser festhält und umgekehrt Wasser an sich zu reißen vermag, außer von der Höhe des osmotischen Druckes auch von den mechanischen Eigenschaften der Membran und den Kohäsionsverhältnissen abhängt.“ Tatsächlich liegt hier übrigens keine Verkieselung vor, die in anderen Fällen wohl durch Aussteifung eine Unnachgiebigkeit der Zellwand und damit Transpirationsherabsetzung bewirken könnte. Vielmehr ist nach Holle bei den alten Blasen nur eine Imprägnierung der Kutikula mit andersartigen Aschenbestandteilen vorhanden, welche dadurch spröde wird. Beim Wasserverlust platzt sie, während die Zellwand selbst eingefaltet wird. Die Blasen von *Rochea* sind also der erste Fall, in dem auf die Bedeutung der MembranstEIFheit hingewiesen und die physikalischen Verhältnisse richtig verstanden worden sind.

Aber bei alle dem handelt es sich doch nur um einzelne Fälle, wenn auch Holle der Allgemeingültigkeit des Prinzipes auf der Spur war, da er die *Rochea*-Blasen ein „vielsagendes Beispiel“ nennt. Die Ökologen scheinen diese Zusammenhänge noch nicht genügend ausgewertet zu haben, die viele oft beschriebene anatomische Verhältnisse bei Xerophyten dem Verständnis näher bringen. In allen zusammenfassenden Darstellungen wird die Dickwandigkeit und starke Kutinisierung bei Xerophyten angeführt und ohne näheres Eingehen auf die physikalischen Verhältnisse als Schutz gegen Transpiration gedeutet. Daß auch sonst die Xerophyten vielfach ein besonders starkes sklerenchymatisches Stützgewebe aufweisen, ist ebenfalls eine bekannte Tatsache. Über seine Bedeutung wird meist nichts gesagt. Nur Renner (1913, S. 665—66) und Maximow (1923, S. 141) fassen es als eine Aussteifung zur Verhinderung des Zusammenfallens beim Welken auf, so die Sklereiden im Blatt von *Hakea*, *Camellia*,

usw. Tatsächlich sehen wir an derartigen Organen, wie den Lederblättern von Laurus, Myrtus, Ilex, Hedera und den Nadeln von Pinus, Erica u. a. beim Wasserverlust kaum ein „Welken“ Mir scheint, daß man zu den obigen Deutungsmöglichkeiten der ökologischen Anpassung in den Fällen, wo ein an sich dünnwandiges Mesophyll oder sonstiges Parenchym gewissermaßen in einem Rahmen von dickwandigem Sklerenchym eingelagert ist (Pinus, Hakea, Phormium und viele andere) noch eine weitere hinzunehmen darf. Bei dünnwandigen Geweben und Organen wird infolge von Wasserverlust mit dem Schwinden eine Pressung verbunden sein, die je nach den besonderen Verhältnissen sogar den gegenseitigen Druck der Zellen im Gewebeverbande gegenüber dem Normalzustande vermehren kann. Durch einen solchen Druck wird aber die Wasserabgabe der einzelnen Zellen erhöht werden, denn er kompensiert die sonst saugkrafterhöhende und damit tensionsvermindernde Wirkung der Abnahme der Zellwandspannung. Sind aber die zarten wasserabgebenden Gewebe in einen unnachgiebigen Rahmen eingespannt, so wird umgekehrt beim Schwinden ein Zug auf die Einzelzelle ausgeübt, welcher also die Wasserdampfspannung an der Oberfläche der Zellen vermindern und unter die des Zellinhaltes herabdrücken wird.

Die oben angeführten Zusammenhänge sind vorläufig nur erdacht, und ich bin mir darüber klar, daß nur das Experiment entscheiden kann, ob und welche Bedeutung ihnen zukommt. Da ich aber in absehbarer Zeit zur Ausführung entsprechender Beobachtungen und Versuche, die nicht an Gewächshauspflanzen und im Laboratorium vorgenommen werden können, nicht kommen werde, so wollte ich durch diese Ausführungen die Anregung dazu geben.

Literaturverzeichnis.

- Burgerstein A., 1904, Die Transpiration der Pflanzen, 1. Bd., Jena.
- Höfler K., 1920, Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle, Ber. d. deutschen Ges. 38 288.
- Holle H., 1915, Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden, Flora 108 73.
- Huber Br., 1924, Die Beurteilung des Wasserhaushaltes d. Pflanze, Jahrbuch f. wiss. Bot. 64 1.
- Kerner A. v., 1896, Pflanzenleben, Bd. I, Leipzig und Wien.
- Maximow N. A., 1923, Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürresistenz der Xerophyten, Jahrbuch f. wiss. Bot. 62, 128.
- Mohl H., 1846, Über das Vermögen d. lebend. Pfl., die Verdunstung d. Zellsaites zu beschränken, Bot. Ztg. 5 321.
- Pringsheim E., 1906, Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot. 43 89.
- Prunet A., 1892, Sur les modifications de l'absorption et de la transpiration, qui surviennent — Compt. rend. acad. sc. Paris 115 954 (zit. nach Burgerstein).
- Renner O., 1910, Beiträge zur Physik d. Transpiration, Flora 100 451.
- Renner O., Xerophyten, Handwörterb. d. Naturwiss. 10 664.
- Renner O., 1915, Theoretisches u. Experimentelles zur Kohäsionstheorie d. Wasserbeweg. Jahrb. f. wiss. Bot. 56 617.
- Ursprung und Blum, 1920, Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmot. Druck —, Biolog. Ztbl. 40 193.
- Walter H. Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung, Freising-München 1925.
- Warming-Graebner, Oekologische Pflanzengeographie, Berlin 1918.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Pringsheim Ernst Georg

Artikel/Article: [Ueberlegungen zur Physik der Transpirationseinschränkung
1-11](#)