

# Versuche über die Wasserleitung in der Pflanze.

Von

Ludwig Jost.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Die Versuche, über die hier berichtet werden soll, gehen von bekannten und viel genannten Versuchen Julius Sachs' aus. Sachs hat, wie uns de Vries (1873) berichtet, Sprosse nahe der Erde durchschnitten und hat dann untersucht, wieviel Wasser der basale Stumpf ausscheidet und wieviel der Gipfel aufnimmt. — Eine Pflanze von *Nicotiana latissima* gab aus dem Stumpf in fünf Tagen 15 ccm ab, während der Gipfel in derselben Zeit 200 ccm aufnahm. Die Wasseraufnahme ist demnach mehr wie 15 mal so groß als die Ausscheidung aus der Wurzel; ja wenn man die Verhältnisse am ersten Tage des Versuches betrachtet, ist sie sogar 20 mal so groß. Es ergibt sich also in diesem wie in den andern von de Vries ausgeführten Versuchen ein großes Mißverhältnis zwischen dem Wasserbedarf des transpirierenden Gipfels und der Wasserlieferung von seiten der Wurzel.

Die Schlußfolgerung, die man aus diesen Versuchen gewöhnlich zieht<sup>1</sup>, ist die, daß der sogenannte Wurzeldruck bei weitem nicht ausreicht, um die Wassermengen zu liefern und zu heben, die der Gipfel in Gasform abgibt. Aber es läßt sich auch eine andere Betrachtung an diese Versuche anknüpfen. Es liegt zunächst kein Grund vor, daran zu zweifeln, daß der abgeschnittene Gipfel ungefähr ebenso viel Wasserdampf abgibt wie zuvor die intakte Pflanze. Wenn unter Umständen auch in kleinen Zeiträumen die Transpiration größer sein mag als die Wasseraufnahme<sup>2</sup>, so muß doch im Laufe längerer Zeit unbe-

<sup>1</sup>) z. B. Jost, Vorles. über Pflanzenphys. 3. Aufl., S. 86.

<sup>2</sup>) Man vergl. hierzu Renner 1911. Hier auch andere Literatur.

dingt Gleichgewicht zwischen beiden Prozessen herrschen. Im Durchschnitt muß also in der intakten Pflanze ebenso viel Wasser durch die Wurzel eintreten wie der Gipfel verdunstet. Dieses Gleichgewicht ist nun aber durch die Zerlegung der Pflanze in zwei Teile augenblicklich gründlich zerstört. Die Ursachen dieser Störung können nun recht komplizierter Art sein. Sehen wir doch, daß auch andere Änderungen nach einem solchen Eingriff auftreten, wie z. B. Restitutionserscheinungen. Allein derartige Lebensprozesse brauchen Zeit; nach Stunden und selbst nach Tagen ist noch nichts von ihnen zu bemerken. Dagegen zeigt sich die Verminderung des Wasseraustrittes aus der Wurzel nach Dekapitation unmittelbar nach dem Eingriff, ja sie ist nicht selten anfangs noch viel größer als später, da ja bekanntlich viele Pflanzen, deren Stumpf blutet, in den ersten Stunden beträchtliche Wassermengen einsaugen. Es sieht demnach nicht so aus, als ob auf dem Wege komplizierter Reizverkettung die Änderung in der Tätigkeit der Wurzel erfolgt sei. Viel wahrscheinlicher — aber gewiß nicht bewiesen — ist es, daß rein physikalische Erscheinungen ihre Ursache sind. Nun führen ja gewisse Vorstellungen über die Mechanik des Wassertransportes in der Pflanze, so vor allem die sogenannte Kohäsionstheorie, zu der Annahme, daß die Transpirationssaugung der Blätter sich mit Hilfe der Gefäße bis in die Wurzeln hinein erstrecke. Demnach ist die beobachtete Erscheinung vom Standpunkt dieser Theorien ohne weiteres verständlich: mit dem Aufhören der Saugung schwindet auch die Wasserausgabe aus der Wurzel. So schien ein weiteres Experimentieren auf diesem Gebiete wohl geeignet, die genannten Theorien zu prüfen.

Da bei Renner (1911), der die wichtigsten Beiträge zur Kohäsionstheorie in neuester Zeit geliefert hat, derartige Versuche fast ganz fehlen, so habe ich sie angestellt. Naturgemäß zerfällt meine Arbeit in zwei Abschnitte, von denen der erste der Wasserausscheidung aus dem Stumpf, der zweite der Wasseraufnahme durch die Schnittfläche des Gipfels gewidmet ist. Namentlich bei den Versuchen des zweiten Teils wurde ich von Frl. Dr. M. M. Reiß sehr eifrig unterstützt.

## I. Wasserabgabe aus dem Stumpf.

Wenn wirklich die Verminderung des Wasseraustrittes aus der Wurzel eine Folge des Fehlens der Saugung ist, dann ist zu erwarten, daß die Ausscheidung wieder beginnt oder sich vergrößert, wenn eine beliebige Saugung, z. B. die der Wasserluftpumpe an dem Stumpf wirkt. Auch wird die Menge des ausgeschiedenen Wassers annähernd proportional der wirksamen Saugung sein müssen. In diesem Sinne haben sich schon Höhnel und Janse ausgesprochen. Höhnel (1876, S. 30) hat dabei auf einen Versuch von Sachs (Lehrbuch 4. Aufl., S. 658) hingewiesen, dem man freilich nicht viel Beweiskraft zuschreiben kann. Janse (1887) sagt: » . . . . der Druck, dem die Gefäße in der stark transpirierenden Pflanze ausgesetzt sind« muß sich »beim Abschneiden des Gipfels plötzlich steigern von der Minimalspannung der Holzluft (= 10 cm Quecksilber ungefähr), bis auf die der Atmosphäre. Demzufolge saugt ein Stengelstumpf in den ersten Augenblicken nach dem Abschneiden stets Wasser ein, und wenn die Ausscheidung anfängt, ist die dabei gelieferte Wassermenge nicht imstand, den Transpirationsverlust des abgeschnittenen Stengels zu ersetzen . . . . . so wird es wahrscheinlich, daß wenn man die Versuche von Sachs wiederholt, doch so, daß die Schnittfläche des Stammstumpfes einem verminderten Atmosphärendruck ausgesetzt würde, die von den Wurzeln hervorgepreßte und die vom Gipfel aufgesogene Wasserquantität einander vielmehr gleich kommen würden.« Ausgeführt aber hat Janse solche Versuche nicht.

Über die Wasserabgabe von Pflanzenstumpfen, das sogenannte Bluten, liegt eine ziemlich umfangreiche Literatur vor, die 1893 von Wieler kritisch zusammengestellt und durch weitere Versuche ergänzt wurde. Es ist bekannt, daß manche Pflanzen, wie z. B. die Coniferen so gut wie gar nicht bluten, während andere leicht und reichlich bluten. — Über die Abhängigkeit des Blutens von inneren und äußeren Faktoren ist etwa folgendes für uns wichtig:

1. Ohne die Gegenwart von lebenden Zellen ist das Bluten unmöglich, beim Abtöten des Stumpfes hört es demnach sofort auf. Aber auch schon die Herabsetzung der Lebenstätigkeit

der lebenden Elemente z. B. durch Entziehung des Sauerstoffs oder durch Zugabe von Anaesthetica hemmt, wie Wieler gezeigt hat, das Bluten beträchtlich.

2. Wichtig ist ferner der Wassergehalt des Bodens. Be-  
gießen fördert das Bluten mächtig<sup>1</sup>, auch wenn der Boden zu-  
vor keineswegs trocken war. Am besten wirkt nach Chamberlain (1897) eine andauernde tropfenweise Wasserzufuhr, wäh-  
rend eine Übersättigung des Bodens mit Wasser sehr schädlich  
ist, vermutlich weil dann die Bodenluft verdrängt ist und Sauer-  
stoffmangel herrscht. Dementsprechend zeigen auch Wasserkul-  
turen im allgemeinen wenig Bluten<sup>2</sup>.

3. Eine höhere Bodentemperatur steigert die Blutungs-  
tätigkeit.

4. Das Bluten dauert nach Herstellung der Schnittfläche bei  
verschiedenen Pflanzen ungleich lang, von einigen Tagen bis  
zu mehreren Monaten. Die Menge des austretenden Saftes  
pflegt bei Beginn und gegen den Schluß des Blutens geringer  
zu sein als in der Zwischenzeit, wo demnach ein Maximum  
des Ausflusses erreicht wird. In mehreren Fällen ist bei mög-  
lichst gleichbleibenden Außenverhältnissen eine tägliche Perio-  
dizität beobachtet worden (Baranetzki 1873, Wieler 1893,  
Chamberlain 1897), die in ihren Ursachen noch nicht genügend  
aufgeklärt ist. Das Maximum liegt bei verschiedenen Pflanzen  
zu verschiedenen Tageszeiten; auch die einzelnen Individuen  
können sich ungleich verhalten. (Wieler, 1893, S. 136.)

5. Abgesehen von dem eben erwähnten Nachlassen des  
Blutens aus inneren Gründen kann ein solches auch durch Ver-  
stopfung der Schnittfläche eintreten, die ihrerseits durch Schleim,  
Thyllen, Bakterien usw. bedingt sein kann, und bei manchen  
Pflanzen sehr rasch, bei anderen (z. B. *Senecio mikanoides* nach  
Chamberlain) sehr langsam erfolgt. Ein von Zeit zu Zeit  
vorgenommenes Abtragen der Schnittfläche ist demnach im all-  
gemeinen nützlich.

6. Von ganz besonderer Wichtigkeit für die hier zu be-  
handelnden Fragen ist nun aber die Abhängigkeit der Blutungs-  
menge vom Druck, der auf der Schnittfläche lastet. Mit dem

<sup>1</sup>) Baranetzki 1873, S. 31.

<sup>2</sup>) Chamberlain 1897, S. 328.

sogenannten Blutungsdruck, d. h. dem Druck, durch den das Blüten gerade sistiert wird, haben sich zahllose Untersuchungen beschäftigt. Da aber in der transpirierenden Pflanze derartige große Drucke niemals auf den Wasserbahnen der Wurzel lasten, so kann diese Seite des Problems hier ganz unerörtert bleiben. Es sei nur kurz auf die Untersuchungen von Chamberlain verwiesen, die auch in diesem Punkt zu Resultaten kamen, die von denen früherer Forscher abweichen<sup>1)</sup>. Was für unsere Fragen in Betracht kommt, ist der Einfluß kleiner Drucke, z. B. von Atmosphärengröße und noch kleinerer sogenannter »negativer« Drucke, auf die Menge des Blutungssaftes. Hierüber liegt nur eine kleine Literatur vor.

1886 führte Max Scheit folgende Versuche aus: Eine ganze Anzahl von Pflanzen gibt bei Atmosphärendruck aus dem Wurzelstumpf kein Wasser ab, sondern saugt eher Wasser ein. Die Mehrzahl von diesen gab aber Wasser beim Saugen mit der Luftpumpe ab; nur bei *Salix caprea*, *Acer platanoides* und *Rhamnus cathartica* war ein solcher Erfolg nicht zu bemerken. In vielen Fällen trat das Wasser sofort nach Aufhören der Saugung wieder in den Holzkörper zurück, so daß es zweifelhaft blieb, ob es nicht einfach durch die Expansion der Gefäßluft nach außen gedrückt worden war. Aber auch in den Fällen, wo das ausgesaugte Wasser nicht mehr zurücksank, lassen die Versuche keine weitgehenden Schlüsse zu. Es fehlt durchaus eine Messung der ausgetretenen Wassermenge etwa bei dauernder maximaler Pumpensaugung. — Wieler 1893 hat die Versuche Scheits erweitert; er findet neben Pflanzen, die nur während der Saugung Wasser austreten lassen, auch solche, wo nach Aufhören der Saugung das Blüten fortgesetzt wird. Wenn auch alle Angaben über die Größe der Transpiration bei seinen Pflanzen fehlen, so sind doch die durch Saugung gewonnenen Wassermengen unter allen Umständen derart geringfügig, daß sie bestimmt nicht genügen können, um die Transpiration zu decken. — Außer bei Wieler und Scheit finden sich ferner bei Chamberlain sehr eingehende Versuche über den Einfluß des Druckes auf das Blüten. Da diese Arbeit wenig bekannt geworden ist, so empfiehlt es sich, näher auf sie

<sup>1)</sup> Nach Chamberlain gibt es einen solchen Maximaldruck überhaupt nicht.

einzugehen, obwohl sich dabei zeigen wird, daß sie das Problem nicht ganz in dem Sinn angreift, wie es hier gedacht ist.

Nach Chamberlain sind die Beziehungen zwischen Druck und Saftausfluß auf alle Fälle sehr viel komplizierter als man im allgemeinen annahm. Es ist zu unterscheiden zwischen der Wirkung eines plötzlichen Druckwechsels und einer langsam herbeigeführten und dauernden Druckänderung. Eine plötzliche Drucksteigerung führt zur Verminderung des Ausflusses oder gar zu einem Zurücktreten des Wassers in den Stamm. Eine ebensolche Druckverminderung bedingt eine Steigerung der Ausscheidung. Diese Reaktionen auf plötzliche Druckschwankungen verlaufen sehr rasch und hängen in ihrem Ausmaß von der Größe und Geschwindigkeit der Druckänderung, außerdem aber auch von der Dauer der vorausgehenden Druckwirkung ab. Ist die durch den Übergang bedingte Reaktion ausgeklungen, so zeigt sich, daß im allgemeinen der Saftausfluß nach Erhöhung des Druckes zunimmt, nach Verminderung abnimmt, doch kann bei den allerverschiedensten Druckhöhen die gleiche Blutungsmenge auftreten. Bei konstantem Druck soll die Blutungsmenge eventuell bis Null abnehmen, ganz einerlei ob der Druck klein oder groß ist<sup>1</sup>. Demnach kann durch Druckschwankungen die Ausflußmenge vergrößert werden.

Es wird nützlich sein die Versuche Chamberlains zu wiederholen. Es wäre dann vor allem zu untersuchen, ob alle Reaktionen, die er beobachtete, vor allem die auf plötzliche Änderung eintretenden, vitale Vorgänge sind oder nicht<sup>2</sup>. Es wären außerdem größere positive und vor allem größere negative Drucke zu verwenden, denn bei Chamberlain variieren diese nur zwischen + 200 und — 30 cm Wasser.

### 1.

Die Versuchsanordnung bei den im folgenden mitgeteilten Versuchen weicht im allgemeinen so sehr von der Chamberlains ab, daß schon aus diesem Grunde seine Resultate nicht erhalten werden konnten. Aber auch da, wo die Versuchsbedingungen den seinen ähnlich waren, habe ich ebenso wie die

<sup>1</sup>) Vgl. Anm. auf Seite 4.

<sup>2</sup>) Vgl. Pfeffer, 1897, S. 243, Anm. 3.

älteren Autoren ganz abweichende Resultate erhalten. Dies im Einzelnen auszuführen hat keinen Zweck, da eben, wie gesagt, eine Wiederholung der Chamberlainschen Versuche doch nötig ist.

Versuche mit *Ricinus communis*.

Versuch 1. Zur Verwendung kommen zwei annähernd gleichgroße, einjährige Topfpflanzen. Der Versuch wird im Juni bei trübem und kühlem Wetter im Zimmer ausgeführt. Der Topf der Pflanze A wird nach tüchtigem Begießen in Guttaperchapapier eingeschlagen. Durch wiederholte Wägung wird ihr Transpirationsverlust bestimmt. Pflanze B wird dekapitiert; ihre Spitze a wird in Wasser gestellt und der Transpirationsverlust wie bei A durch Wägung bestimmt. Dem Stumpf b wird ein Eudiometer aufgesetzt. Durch Saugen mit der Wasserluftpumpe wird die Luft im oberen Teil dieses Eudiometers manchmal verdünnt. Als Maß der Saugung dient die Höhe einer Quecksilbersäule, die mit dem Luftraum des Eudiometers kommuniziert. Schon durch die reichlich austretende Luft bleibt die Saugung nicht konstant. Es wird deshalb von Zeit zu Zeit die Pumpe wieder angesetzt. Der Luftdruck ist hier und in den anderen ähnlichen Versuchen nicht bestimmt worden, da für die rohen Messungen der Saugung der Angabe der Quecksilberhöhe völlig genügt.

23. VI. 1914

Transpiration von A von 9h—9h 10,5, also pro h: 0,87  
 Transpiration von B, a „ 11h—9h 8,3, „ „ h: 0,83  
 Ausscheidung von B, b:

	11—2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> —4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9
Saugung in cm Hg . . . .	0	0	31	31	31	0	0
ccm Aufnahme total . . . .	1,25	0,6	0,9	0,7	0,6	0,35	0,45
„ „ pro h . . . .	0,35	0,4	0,9	0,7	0,6	0,35	0,45

24. VI. 1914

Transpiration von A vom 23. VI. 9 h p bis 24. VI. 8 h 4,5; von 8 h—5 h 14,29  
 also pro h . . . . . 0,4; . . . . . 1,5 0,9  
 Transpiration von B, a vom 23. VI. 9 h p bis 24. VI. 8 h 2,1; von 8 h—5 h 8,018,4  
 also pro h . . . . . 0,2; . . . . . 0,9 0,6  
 Wasserabgabe von B, b:

	9p—8a	8—9	9—10	10—11	11—12	12—5	Sa.
Saugung in cm Hg . . . . .	0	35	35	35	35	35	—
ccm Aufnahme total . . . . .	4,8	0,9	0,75	0,60	0,60	2,3	14,7
„ „ pro h . . . . .	0,44	0,9	0,75	0,60	0,60	0,46	0,49

Ergebnis. Die Transpiration der abgeschnittenen Spitze ist namentlich am zweiten Tag erheblich hinter der intakten Pflanze zurückgeblieben. Der Stumpf gibt aber noch viel weniger ab als die Spitze transpiriert, obwohl die Bedingungen für die Transpiration sehr ungünstig sind. Eine fördernde Wirkung der Saugung von 31 bis 35 cm Hg macht sich nur anfangs geltend. Im ganzen wird bei Saugung pro Stunde 0,60 ccm Wasser ausgeschieden, ohne Saugung 0,41 ccm.

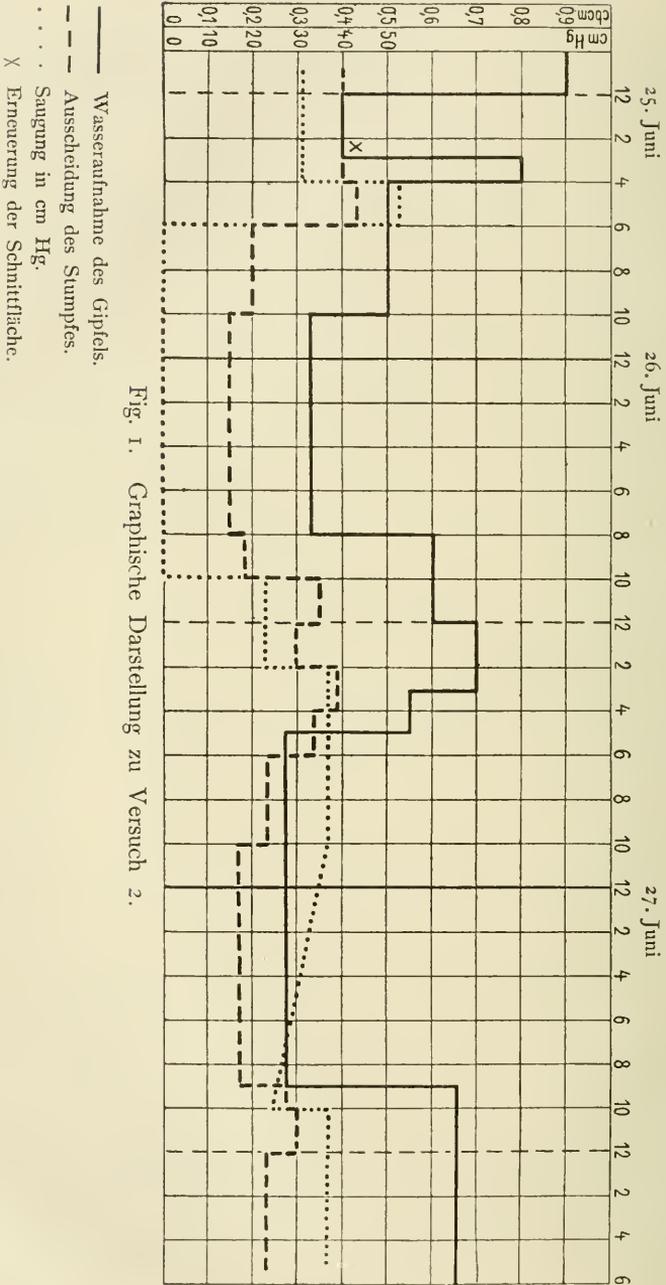


Fig. 1. Graphische Darstellung zu Versuch 2.

Versuch 2. Eine Rizuspflanze wird am 25. Juni 1914, 11 h, dekapitiert. Der Gipfel nimmt Wasser aus einem Endiometer auf. Der Stumpf erhält ebenfalls ein Endiometer, an dem zeitweise gesaugt wird, wie im vorigen Versuch. Die Pflanze steht im Laboratorium; Wetter kühl, trüb. Die Resultate sind graphisch dargestellt. (Fig. 1.)

Ergebnis. Die Wasseraufnahme des Gipfels ist im ganzen eine sehr geringe. Sie nimmt gleich bei Beginn des Versuches rapid ab und hebt sich nach Anfertigung einer neuen Schnittfläche nur vorübergehend. Sie ist am Tage beträchtlich größer als in der Nacht. — Die Wasserausscheidung von seiten des Stumpfes bleibt stets, auch bei der stärksten Saugung hinter der Aufnahme des Gipfels zurück. Über ihre Abhängigkeit von der Saugung kann kein Zweifel bestehen. Hebung der Ausscheidung mit Verstärkung der Saugung ist zu sehen am ersten Tag 4 h p., am zweiten Tag 10 und 2 h, Senkung bei Abnahme der Saugung am ersten Tag 6 h p. Die Saugung gibt aber in der ersten Stunde immer größere Werte als später. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind manche Eigentümlichkeiten der Kurve auch durch die Periodizität des Blutens bedingt. (Nächtliches Minimum.)

Versuch 3. Die Pflanze gibt an warmem, sonnigem Tag im Freien von 10 bis 5 $\frac{1}{2}$  h 100 g Wasserdampf ab. Dann wird sie dekapitiert und der Gipfel nimmt

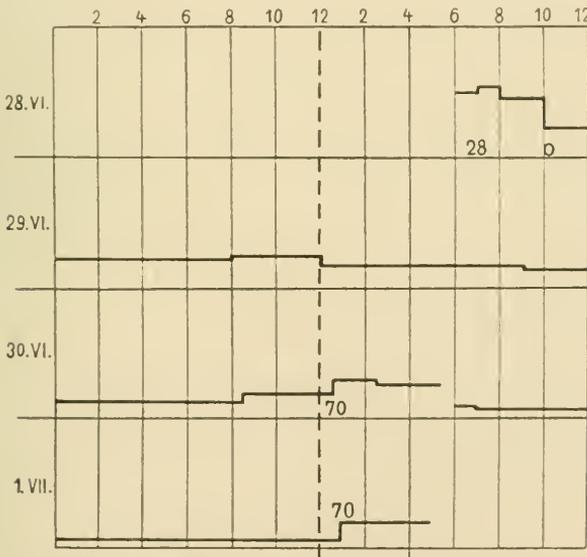


Fig. 2. Darstellung der Wasserausscheidung aus dem Stumpf der Pflanze des Versuchs 3. Eine Ordinate von 0 mm Höhe entspricht 1 cm. Die Zahlen über der Abszisse geben die Saugung in cm Hg an.

im Zimmer bis zum nächsten Morgen noch 22,5 g auf. Nimmt man an, daß er die gleiche Wassermenge auch durch Transpiration verlor, so würde die Transpiration

in 22 Stunden 122,5 g betragen, in der Stunde also 5,5 g. Die Wasserabgabe des Stumpfes ist graphisch dargestellt. (Fig. 2, S. 9.)

Da bei Saugversuchen durch Luftaustritt aus der Pflanze die Quecksilbersäule rasch fällt, so wird eine  $\frac{1}{2}$ -Literflasche als Reservoir für die durch Saugung verdünnte Luft eingeschaltet. So bleibt die Saugung lange Zeit ziemlich konstant.

Ergebnis. Hier bleibt die Ausscheidung des Stumpfes sehr stark hinter der Transpiration bzw. Aufnahme des Gipfels zurück; sie ist aber unmittelbar nach der Entgipfelung auffallend stark und wird in diesem Moment durch die einsetzende Saugung wenig beeinflusst. Nachdem der Stumpf am zweiten Tag bei Atmosphärendruck verweilt hat, macht sich am dritten und am vierten Tag die Saugung sehr deutlich geltend.

Versuch 4. Die Pflanze verliert am 28. Juni 1914 in freier Sonne an einem hellen warmen Tag 87 g von 10 bis 5 $\frac{1}{2}$  h, also 11,6 g pro h. Bis zum anderen

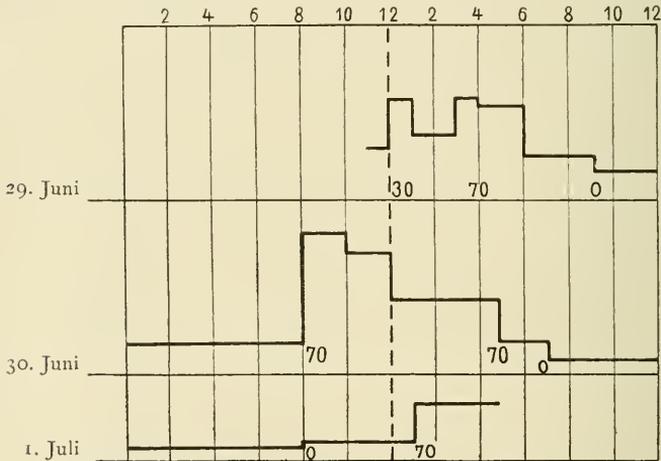


Fig. 3. Zu Versuch 4. Erklärung bei Fig. 2.

Morgen 8 h im Zimmer weitere 25 g verloren, also 1,7 g pro h. Darauf von 8 bis 11 wieder im Garten in der Sonne 45,5 g = 15,2 g pro h. Sodann wird die Pflanze unter Wasser dekapiert und die Aufnahme des Gipfels, die Abgabe der Basis gemessen. Der Gipfel nahm auf:

	29. VI.			30. VI. 1914	
	11—2 $\frac{1}{2}$	2 $\frac{1}{2}$ —6	6—9 $\frac{1}{2}$	Nacht bis 8 h	8—11 $\frac{1}{2}$
in ganzen . .	8,5	5,5	2,5	5	7
pro h . . . . .	2,4	1,6	0,7	0,5	2,0

Die Wasseraufnahme des abgeschnittenen Gipfels fand am 29. Juni im Zimmer statt und sank wohl aus diesem Grund sehr schnell. Am 30. Juni aber in voller Sonne welkt dann der Zweig rasch. Ursache vermutlich Gefäßverstopfung.

Die Abgabe des Stumpfes ist wieder graphisch dargestellt. (Fig. 3.)

Ergebnis. Auch hier zeigt sich besonders beim Beginn der Saugung eine sehr beträchtliche Zunahme der Wasserausscheidung.

Gesamtergebnis der Rizinusversuche. Die Versuche dienen nur der ersten Orientierung. Sie lassen keinen Zweifel darüber, daß durch Verminderung des auf der Schnittfläche eines Stumpfes lastenden Druckes die Wasserausscheidung bedeutend vermehrt werden kann. Niemals aber erreicht die Ausscheidung einen so großen Wert, daß sie das Transpirationsbedürfnis des Gipfels decken kann, selbst wenn dieser im Zimmer steht, erst recht nicht, wenn er der vollen Sonne ausgesetzt ist. Zu weiteren Betrachtungen reichen die Versuche nicht aus.

Versuche mit *Cobaea scandens*.

Versuch 5. Zwei einjährige Topfpflanzen von *Cobaea*, die bisher im Gewächshaus kultiviert worden waren, werden am 16. Juni dekapitiert. Die Stumpfe werden mit Endiometer versehen in einem dunklen Raum von annähernd konstanter Temperatur aufgestellt. Die Ausscheidung wird wenigstens tagsüber meist jede Stunde gemessen. Wenn die Flüssigkeit im Endiometer zu hoch gestiegen war, wurde sie zum Teil entfernt. Da die Erniedrigung der auf die Schnittfläche drückenden Wassersäule um einige 20 cm nirgends einen sichtbaren Einfluß hatte, wird weder hier noch bei anderen Versuchen weiter von diesen Niveaurniedrigungen geredet. Die Stundenwerte der Ausscheidung der beiden Pflanzen sind die folgenden:

		Hundertstel cem														
		Nacht	8—9	9—10	10—11	11—12	12—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10
16. Juni	A															
	B								52	40				26		
17. Juni	A	10	18	22	20	19**	67	54	50	50	42	44	42	40		
	B	27	32	37	35	35	35	30	33	30	29	28	28	27		
18. Juni	A	45	50	50	47*	59	59	65	54	56	60			54		
	B	21**	51	50	50*	50	55	50	38	42	40			38		

\*\*) Dann begossen. \*) Schnittfläche erneuert.

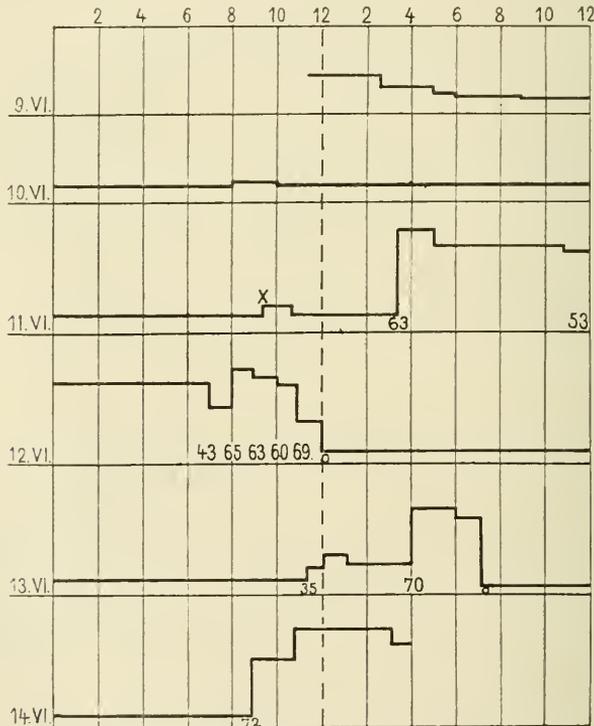
Ergebnis. Der Versuch zeigt zweierlei: Einmal eine deutliche Periodizität, Minimum bei Nacht, Maximum am Tag, zweitens aber den enormen Einfluß, den das Begießen ausübt (A 17. Juni 12 h, B 18. Juni 8 h), obwohl die Erde zuvor keineswegs trocken war.

Versuch 6. Eine einjährige Pflanze wird mit dem Topf in einen umbüllenden Zinktopf gestellt, der einen aus zwei Halbkreisen bestehenden Klappdeckel hat. Dieser hat zum Durchlassen des Stengels einen Ausschnitt.

Die Ritzen zwischen Deckel und Pflanze werden mit Watte verstopft. Ein Kontrollversuch zeigt, daß ein so hergerichteter Topf auch in voller Sonne kein Wasser abgibt. Die Pflanze wird nun zwei Tage lang, vom 7. Juni 11 h bis zum 9. Juni 11 h im Gewächshaus auf ihre Transpiration untersucht. Tagsüber herrschte warmes helles Wetter, die erste Nacht war warm, in der zweiten trat durch Gewitter Abkühlung ein.

Transpiration in den ersten 24 h	187 g, pro h	7,8	}	Mittel
" " "	zweiten 24 h	150 g, "		
			7,0	
Maximalwerte zwischen 11 und 5 h (1 Tag)	pro h	18,0	}	16,3
" " 11 " 5 h (2 " )	" "	14,6		

Am 9. Juni 11 h wird die Pflanze dekapitiert. Die Ausscheidung des Stumpfes, die im Dunkeln und bei konstanter Temperatur erfolgt, ist graphisch dargestellt. (Fig. 4.)



X Erneuerung der Schnittfläche.

Fig. 4. Zu Versuch 6. Erklärung bei Fig. 2.

Die Kurve gibt die in der Stunde ausgeschiedenen ccm Wasser an; wenn die Saugung einsetzt, ist die Höhe der saugenden Hg-Säule in Zahlen direkt über der Abszisse eingetragen.

Ergebnis. Die Ausscheidung ist in den ersten Stunden nach der Dekapitation auffallend viel größer als später, am Abend. Sie sinkt da etwa auf die Hälfte des Anfangswertes. Dieser niedrigere Wert bleibt dann vom 9. Juni abends bis 11. Juni nachmittags mit ganz geringen Schwankungen erhalten; die Anbringung einer neuen Schnittfläche 11. Juni, 9 Uhr, hat nur geringen, vorübergehenden Erfolg. Eine Saugung von 63 cm Hg, die 3 h nachmittags beginnt und im Laufe der Nacht allmählich auf 43 sinkt und auch tagsüber nicht ganz konstant erhalten werden kann, läßt die Ausscheidung etwa auf das vierfache anschwellen. Auffallend ist die Abnahme am 12. Juni, 11 bis 12 Uhr, obwohl die Saugung hier noch verstärkt wurde. — Dann bleibt der Stumpf wieder 24 h bei Atmosphärendruck. Der hierbei erzielte Wert steigt etwa auf das Doppelte, wenn mit 35 cm Hg gesaugt wird, aufs fünffache bei 70 cm Saugung. Noch größeren Erfolg ergibt die Saugung am 14. Juni.

Rechnet man bei dem letzten Versuch mit einem Mittelwert der Transpiration von 7 g pro Stunde, so kann man nach den von Renner durchgeführten Betrachtungen sagen: Bei maximaler Saugung<sup>1</sup> der Luftpumpe wird die Wasserausscheidung von 0,4 auf 2,0 g gesteigert, durch die Tätigkeit der Blätter aber auf 7 g. Es verhält sich also

$$\frac{\text{Blattsaugung}}{\text{Pumpensaugung}} = \frac{7 - 0,4}{2 - 0,4} = \frac{6,6}{1,6} = 4.$$

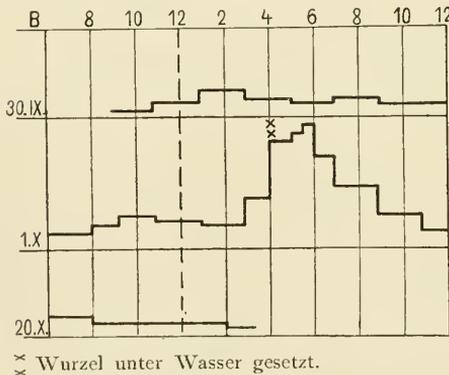
Die Blätter müssen also einen negativen Druck von drei Atmosphären erzielen, wenn wirklich rein mechanisch durch ihre Saugung das nötige Wasser der Wurzel entzogen werden soll. Nimmt man aber an, daß auch während der maximalen Transpiration Gleichheit zwischen Wasserabgabe durch die Blätter und Wasserlieferung durch die Wurzel besteht, so bekommt man den Wert  $\frac{16,3 - 0,4}{2,0 - 0,4} = \frac{15,9}{1,6} = 10$ , d. h. der negative Druck beträgt neun Atmosphären. Erheblich größere Werte würde man erhalten, wenn man die bei 35 cm Saugung beobachtete Ausscheidung der Rechnung zugrunde legen wollte. Da eine direkte Proportionalität zwischen der Wirkung der 35 cm- und der 72 cm-Saugung nicht besteht, so kann man annehmen, daß auch bei noch höherer Saugung der Effekt rascher steigt, mit anderen Worten, daß die eben errechneten Werte des negativen Druckes doch zu hoch sind. Auf alle Fälle aber muß man negative Drucke von einer Höhe annehmen, wie sie bisher bei der Wasseraufnahme einer intakten niedrigen Pflanze nicht vorausgesetzt worden sind.

Nach diesen Ergebnissen tauchte die Frage auf, ob eine der-

<sup>1</sup>) Diese der Kürze wegen zu 76 cm Hg gerechnet!

artige Rechnung erlaubt ist. Sie ist es nur dann, wenn die Saugung der Blätter und der Pumpe auf die Wurzel gerade so wirkt wie auf eine poröse Tonzelle, die in Wasser taucht. Es war also zu untersuchen ob die Saugung rein physikalisch wirkt, indem sie eine Filtration des Bodenwassers durch die Parenchymzellen der Wurzelrinde herbeiführt, oder vital, indem sie das Protoplasma dieser Zellen affiziert. Im letzteren Fall könnte es sich um eine Reizwirkung handeln, wenn durch die Druckverminderung die Wasserausscheidung der Wurzelzellen stimuliert würde, es könnte aber auch ein einfacherer Prozeß vorliegen, wenn der Filtrationswiderstand des Plasmas durch die Saugung verringert würde. Die Versuche, die zur Entscheidung dieser Fragen angestellt wurden, setzten sich das Ziel, vor allem durch Verdrängung des Sauerstoffs in der Erde durch Wasser oder durch Einleitung von Wasserstoff die Tätigkeit der lebenden Zellen möglichst auszuschließen. Vollkommen gelang das nicht, doch bieten die Versuche immerhin einiges Interesse.

Versuch 7. Zwei kräftige einjährige Pflanzen von *Cobaea* werden am 30. Sept. dekapitiert. Die beiden Stumpfe kommen, mit Eudiometer versehen, in konstante



x Wurzel unter Wasser gesetzt.

Fig. 5. Zu Versuch 7, Pflanze B. Eine Ordinate von 6 mm entspricht einem ccm.

Ihre Wasserausscheidung ist in Fig. 5 u. 6 graphisch dargestellt. Die Pflanze B (Fig. 5), wird am 1. Oktober in ausgekochtes Wasser gestellt, so daß der ganze Topf völlig eintaucht. Zuerst starke Vermehrung der Wasserausscheidung, bald aber Rückgang. Am Morgen des 2. Oktober wird viel weniger Wasser ausgeschieden als bei der Kontrollpflanze A. Am 3. Oktober wird nicht beobachtet und am Morgen des 4. nimmt die Wurzel dauernd Wasser auf, sie ist tot. Die Pflanze A (Fig. 6), wird am 4. Oktober starker Saugung unterworfen, die bis 6. Oktober 4 h andauert, wenn auch nicht immer ganz konstant. Die Wasserausscheidung wird etwa verdrei- bis vervierfacht. Durch Untertauchen des Topfes unter Wasser bei andauernder Saugung wird die Wasserabgabe zuerst noch kräftig gesteigert, erfährt aber bald einen energischen Abfall. Am Ende des 5., am Anfang des 6. Oktobers wird ungefähr so viel Wasser geliefert, als ohne Saugung und ohne Eintauchen zu erwarten wäre. Mit Anfhören des Eintauchens

steigt die Kurve wieder, freilich ohne ihr früheres Maximum zu erlangen. Es ist also vielleicht schon eine Schädigung, aber keine Abtötung der wasserliefernden

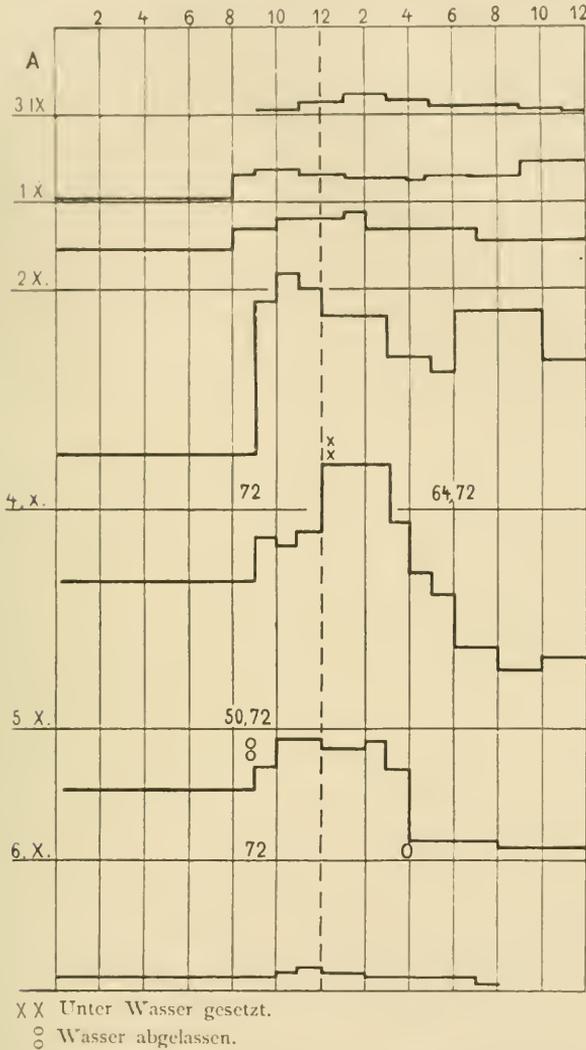


Fig. 6. Zu Versuch 7, Pflanze A. Erklärung bei Fig. 2.

Wurzelzellen erfolgt. Nach Aufhören der Saugung, 6. September 4 h, weitere Abnahme der Wassersekretion.

Versuch 8. Ein Stumpf von Cobaea wurde bei rasch wechselnden Drucken gehalten. Das Eintauchen des Topfes in Wasser hat, wie beim vorigen Versuch, zu-

nächst eine rapide Zunahme, dann ebenso rasche Abnahme der Wasserausgabe zur Folge. Die am 28. Juli 12 h einsetzende Saugung bringt die Ausscheidung bei weitem nicht mehr auf den Wert, den sie am Morgen vor der Eintauchung der Wurzel hatte. Die am nächsten Morgen erhöhte Wasserausgabe bei Saugung deutet schon auf beginnendes Absterben der Wurzel durch O.-Mangel hin. Bald darauf wird die Wurzel durch Hitze getötet; darauf gibt sie bei Saugung erheblich mehr ab, ohne Saugung dagegen schluckt sie jetzt Wasser ein.

		8—9	9—10	10—11	11—12	12—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	Nacht
27. Juli	Saugung cm Hg												0	71	70	0
	Wasseraus- scheidung cbcm												0,8	1,1	1,5	0,52
28. Juli	Saugung	71	71	71*	0	0	0	71	71	71	71	71	71	71	71	0
	Aus- scheidung	3,0	3,1	6,2	0,9	0,6	0	1,8	1,4	1,1	1,1	1,3	1,3	1,5	1,5	0,08
29. Juli	Saugung	71	71	71	71					71						
	Wasseraus- scheidung	3,9	3,6	3,8**	4,1	nach Abtötung durch Hitze				14,5						

\*) Topf in Wasser eingetaucht. \*\*) Wasser abgelassen.

#### Versuche mit *Sanchezia nobilis*.

Anstatt durch Wasser den Sauerstoff aus der Erde zu verdrängen, wurde nach Wielers Vorgang auch versucht durch Einleitung von Wasserstoff zum gleichen Ziel zu gelangen. Dazu dienten Pflanzen von *Sanchezia*.

Versuch 9. Die unverzweigte Pflanze wird am 28. November dekapitiert. Der Stumpf erhält ein Eudiometer und wird auf eine geschliffene Glasplatte gestellt, auf die dann eine Luftpumpenglocke aufgedichtet wird. Durch einen Kautschukstopfen im Tubulus der Glocke geht der Stengel der Pflanze nach außen und außerdem noch eine Glasröhre, durch die Wasserstoff eingeleitet werden kann. Dieser stammt teils aus einem Kippschen Apparat, teils aus einer Bombe und war vor dem Eintritt in die Glocke gereinigt. Das oberste Ende des Blumentopfes war aus räumlichen Gründen weggeschlagen und durch Guttaperchapapier ersetzt. Die Pflanze stand in einem wenig geheizten Zimmer des Laboratoriums bei wechselnder Temperatur, 10—20°.

Noch ehe Erfahrungen über den Gang des Blutens gemacht waren, beginnt am 28. November 3 h die Einleitung von Wasserstoff, die 24 Stunden fortgesetzt wird. Dann wird bis 3 h am 30. November wieder atmosphärische Luft eingeleitet und dann

wieder Wasserstoff. Es gelang durchaus nicht, den Sauerstoff völlig zu vertreiben, das austretende Gas war stets Knallgas. Am 3. Tag 9<sup>1</sup>/<sub>2</sub> h, bis zum 4. Tag 5 h Saugung von 38 cm. — Die Wasserausscheidung ist in Fig. 7, S. 18, dargestellt.

Ergebnis. Die Einleitung von Wasserstoff drückt die Ausscheidung nach kurzer Steigerung langsam herab ohne sie ganz zu sistieren. Nach Luftzutritt rasche Zunahme. Eine Saugung von 38 cm Hg steigert wieder die Ausscheidung sehr. Wasserstoffeinleitung bei Fortdauer dieser Saugung drückt die Ausscheidung weit unter das Maß, das sie ohne Saugung besaß. Die Pflanze hat durch die wiederholte Behandlung mit Wasserstoff durchaus nicht gelitten, sie diente noch zu einer Reihe von Versuchen bis zum 6. Dezember. Diese betreffen den Einfluß einer Saugung auf die Wasseraufnahme, und ergeben nichts anderes als bei *Cobaea* gefunden wurde.

Versuch 10. Auch gegen das Untertanchen in Wasser ist *Sanchezia* sehr resistent, gibt aber dabei erheblich weniger Wasser ab als zuvor. Die Pflanze wird am 1. Oktober dekapiert. Sie gibt an diesem Tag wenig ab. Wasserausscheidung an den folgenden Tagen:

	Nacht	0	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	10
2. Oktober		0,6	0,7	0,7	0,65	0,65	0,7	0,6						
3. Oktober	nicht beobachtet. Durchschnittlich vom 2. X. abends bis 4. X. morgens 9 h. 0,6 pro h													
4. Oktober		0,52 <sup>*</sup>	0,5	0,5	0,33			0,25		0,25	0,29			
5. Oktober	0,24	0,35	0,35	0,20	0,15 <sup>**</sup>	0,25		0,35	0,40	0,50	0,55	0,60		
6. Oktober	0,5	0,40	0,45	0,33										

) unter Wasser. \*\*) Wasser abgelassen.

Die langsame Wirkung des Wasserstoffes in obigen Versuchen legt den Wunsch nahe, den Blumentopf und die Erde mit ihren absorbierenden Wirkungen ganz auszuschließen, also Wasserkulturen zu verwenden. Mit *Cobaea* gaben diese überhaupt keine guten Resultate; *Sanchezia* wuchs auch in kleinen Gläsern vortrefflich, wenigstens im Sommer. Aber nach Dekapitation ergab sich eine derart geringe Wasserausscheidung, daß nicht mit ihr zu experimentieren war. Ebenso verhielten sich Wasserkulturen von *Phaseolus*. Man vergleiche die S. 4 erwähnten Erfahrungen von Chamberlain. — Einige mit *Phaseolus* angestellte Versuche dürften dennoch von Interesse sein. Es handelt sich um Wasserkulturen, die im Herbst im Gewächshause zu mäßiger Entwicklung gelangt waren und im Dezember,



nachdem sie außer den Primärblättern noch 3 bis 4 Folgeblätter entfaltet hatten, im Laboratorium zum Versuch verwendet wurden.

Versuch 11. Der Stumpf gibt bei längerer Beobachtung kein Wasser ab, während nach Erfahrung an zwei anderen ähnlichen Pflanzen durch Transpiration pro h 0,4—0,7 cm vor der Dekapitation ihn durchströmt haben mußten. Es konnte meistens nur eine Saugung von 36 cm Hg angewandt werden, da bei stärkerem Saugen oft so viel Luft austrat, daß das Ablesen unmöglich wurde und selbst Flüssigkeit aus dem Eudiometer mit fortgerissen wurde. Mehrere Versuche mit Wasserstoffeinleitung in das Kulturgefäß ergaben keine sicheren Resultate. Dagegen machte sich ein sehr starker Einfluß der Temperatur geltend:

Stumpf A gibt Wasser ab:			
Saugung	Temperatur	pro h	
35 cm	18 <sup>0</sup>	0,2—0,25	
35 cm	2 <sup>0</sup>	10—12 h	0,25
		12—3 h	0,1
		3—6 h	0,1
35 cm	32 <sup>0</sup>	8—1 h	0,7
Stumpf B gibt Wasser ab:			
Saugung	Temperatur	pro h	
36 cm	14 <sup>0</sup>	12 —1 h	0,1
		1 —2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> h	0,07
		2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> —4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> h	0,05
	28 <sup>0</sup>	4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> —7 h	0,24
		7 —8 h	0,18
		nachts allmählich 8 —9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> h	0,36
	auf 14 <sup>0</sup> sinkend	nachts	0,20
65 cm	16 <sup>0</sup>	vorm. 10—11	0,3
		11—12	0,35

Die Versuche zeigen deutlich, daß auch bei solchen Wasserkulturen die Wasserabgabe durch Saugung gesteigert wird; ferner daß auch die Temperatur den Vorgang stark beeinflußt. Die Werte sind aber hier und in anderen Versuchen so schwankend, daß man keine quantitativen Beziehungen zwischen Temperatur und Wasserausscheidung aus ihnen entnehmen kann. — Mit *Phaseolus* und zwar auch mit einer Wasserkultur ist der einzige Versuch ausgeführt, den Renner (1911, S. 238; vgl. auch 1912, S. 646) mitgeteilt hat. Sein Resultat weicht weit von dem unsrigen ab. Durch Saugung am Stumpf mit der Pumpe kann mehr Wasser gewonnen werden als durch den transpirierenden Gipfel. Woran die Verschiedenheit liegen mag, bleibt unbekannt. In meinen Versuchen war jede Ver-

letzung der Wurzel ausgeschlossen, da sie in dem Gefäß blieb, in dem sie sich entwickelt hatte.

Ergebnis der Versuche mit Sauerstoffverdrängung. Die zuletzt mitgeteilten Versuche beweisen, daß man die Wurzel nicht mit einer Tonzelle vergleichen darf, an der durch den Stengel oder die Luftpumpe gesaugt wird. Die Menge des austretenden Wassers ist nicht einfach der Saugkraft proportional, sondern sie wird auch weitgehend von dem Zustand der lebenden Wurzelzellen beeinflußt. So kann man durch Verdrängung der Bodenluft durch Wasser oder durch Wasserstoff, aber auch durch niedrige Temperatur die Wasserausscheidung stark herabsetzen. Demnach sind auch die oben ausgeführten Berechnungen des negativen Druckes nicht exakt, man wird sich begnügen müssen, ganz allgemein zu sagen, daß nur ein negativer Druck die Wassermengen aus der Wurzel fördern kann, die eine normal transpirierende Pflanze braucht, ohne daß man seine Größe genau bestimmen kann.

#### Versuche mit *Chamaecyparis Lawsoniana*.

Versuch 12. Eine Topfpflanze, 1,5 m hoch, wird in den Zinktopf eingeschlossen und aus ihrem Gewichtsverlust wird auf die Transpiration geschlossen.

	pro h
Transpiration von 7. Juli 4 $\frac{1}{2}$ h — 8. Juli 8 h im Zimmer	60 g; 4 g
„ „ 8 „ 8 h — 8. „ 4 $\frac{1}{2}$ h „ Freien (Sonne)	183 g; 21 g
Im ganzen in 24 h unter nicht optimalen Transpirationsverhältnissen	243 g; 10 g

am 8. Juli 4 $\frac{1}{2}$  wird die Pflanze dekapitiert. Ihre Spitze nimmt bei trübem kühlen Wetter am nächsten Tage 5 g pro h auf. Die Wasserabgabe des Stumpfes ist folgende:

Bis 9. Juli 12 h	0 ccm
Von 12 bis 5 h 40 bei 72 cm Saugung	1,8 ccm
Von 5 h 40 bis 12 h am 10. Juli	3,5 ccm
In den nächsten 24 h	2,0 ccm

Versuch 13. Eine Pflanze in gleicher Weise untersucht wie in Versuch 12 gibt am 10. Juli in voller Sonne 18 g Wasser pro Stunde an die Luft ab. — Am 11. Juli dekapitiert; der Stumpf gibt bei etwa 72 cm Saugung folgende Wassermengen ab:

11. Juli 12 h — 9 h p.	2,4 ccm
11. „ 9 h — 12. Juli 9 h p.	1,8 ccm
12. „ 9 h — 13. „ 8 h p.	0,8 ccm

Also sehr geringe und zudem abnehmende Mengen.

Eine ähnlich behandelte Pflanze gibt unter stärkster Luftpumpensaugung so gut wie kein Wasser aus dem Stumpf ab.

Versuch 14. Am 22. Februar entgiftelt. Stand des Endiometers an den folgenden Tagen (dauernd etwa 72 cm Saugung):

24. II.	25. II.	26. II.	27. II.	28. II.	1. III.	2. III.	3. III.	4. III.
10 h 4,6	9 h 1,0	9 h 1,7	2,2	12 h 2,6	Frische Schnitt- fläche. Neu eingestellt: 10 h 7,1 6 h 7,4	7,9	8,5	8,8
11,30	5,2	3 h 1,1	4 h 1,8					
3,30	5,3	6 h 1,1	11,30	2,0				
3,30 neu	9 h 1,4							
g stellt:	0,8							
6	1,0							

Versuch 15. Dekapitation am 14. Mai. Dauernd etwa 72 cm Saugung am Stumpf. Stand des Endiometers an den folgenden Tagen:

14. V.	15. V.	16. V.	17. V.	18. V.	19. V.	20. V.
4 h 45: 21,7	8 h a: 22,0	9 h 10: 22,4	10 h: 22,6	9 h: 16,7	10 h: 17,4	8 h: 19,2
8 h 00: 21,7	9 h p: 22,3	7 h p: 22,6	3 h: 22,8	6 h: 17,1	5 h: 18,5	6 h: 19,9
			neue Schnitt- fläche			
			3 h: 30 14,9			
			8 h: 16,3			
21. V.	22. V.	23. V.	24. V.			
8 h: 20,7	8 h: 22,2	9 h: 24	3 h 30: 26,2			
6 h: 21,3	10 h p: 23,2					

Bei dauernder Saugung vermehrt sich allmählich die Ausscheidung. Aber auch der größte Wert von 2,2 g pro Tag macht auf die Stunde nur 0,1 g, während eine solche Pflanze durch Transpiration leicht 10 g pro h, also 100mal so viel verlieren kann.

### Versuche mit *Salix viminalis*.

Im ersten Frühjahr wurden Weidenzweige in Wasserkultur zur Bewurzelung gebracht. Um das Wurzelsystem möglichst unversehrt transportieren zu können, entwickelte sich jeder Trieb in einem Lampenzylinder, in den er mittels durchbohrten Korkes eingesetzt war. (Vgl. Renner 1911, S. 175.) Mehrere solche Zylinder waren in einem größeren Glasgefäß vereint. Zum Versuch wurde der einzelne Zylinder unten verschlossen.

Versuch 16. Am 14. Mai kamen zwei Exemplare in ein Dunkelzimmer mit ziemlich konstanter Temperatur. Das eine Exemplar transpirierte in je 24 Stunden 47,5 und 65,5 g, das andere 39,5 und 55,0. Im Durchschnitt also rund 50 g pro Tag, 2 g pro Stunde. — Am 17. werden beide dekapitiert. Der Stumpf des einen gibt in den folgenden Tagen überhaupt keine meßbaren Flüssigkeitsmengen ab, auch nicht bei Saugung unter Erwärmung. Der andere ergab folgendes:

Saugung			Stand des Endiometers.			Saugung		
18. V.	0	9 h 6,1	19. V.	16	8 h 7,1	20. V.	20	8 h 8,85
	0	3 h 6,3		73	10 h 7,4		50—71	7 h 10,0
	55	6 h 6,7		73—61	6 h 8,5			
	31	10 h 7,0						

Also eine sehr schwache Ausscheidung.

### Versuche mit *Acer platanoides*.

Eine kleine mehrjährige Topfpflanze wird am 6. Juli unter Wasser dekapitiert. Angaben über die Wasseraufnahme des Gipfels können unterbleiben. Über die Ausgabe aus dem Stumpf gibt folgende Tabelle Aufschluß, die den Endiometerstand angibt. Da bei den Versuchen am 6. Juli bei starker Saugung sehr viel Luft austritt, wird am 7. Juli Mark und zentrales Holz ausgebohrt und plombiert (vgl. S. 25).

6. Juli			8. Juli				
11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	1,45 ccm		8 h	1,8 ccm	2 h <sup>10</sup>	5,9	} Saugung 20
12 h	1,35 „	dann Saugung	8 h <sup>50</sup>	2,9 „	3 h	6,1	
		69 Hg	9 h <sup>15</sup>	3,25 „	5 h	6,7	} Saugung 40—44
12 h <sup>15</sup>	2,00 „	und viel Schaum	10 h	3,85 „	6 h	7,5	
1 h	wegen Schaum nicht ablesbar		12 h	5,2 „	9 h	9,2	} 40—48
			1 h	5,75 „			

### Zusammenfassung.

Aus allen diesen Versuchen ergibt sich nun folgende Antwort auf die eingangs gestellte Frage: Eine am Stumpf wirkende Luftpumpensaugung hat bei verschiedenen Pflanzen eine sehr ungleiche Wirkung. Wo ohne Saugung kein meßbarer Wasserabfluß besteht, da können auch durch maximale Saugung nur ganz unbedeutende Mengen von Wasser erzielt werden; so bei *Chamaecyparis* und Weide. Etwas mehr geben Ahorn und Rizinus ab. Bei weitem am meisten aber liefern die beiden Pflanzen, die schon ohne Saugung beträchlich bluten: *Cobaea* und *Sanchezia*. Wenn auch beim Einsetzen der Saugung stets ein etwas höherer Wert der Wasserabgabe erzielt wird als späterhin, so ist doch zu betonen, daß durch dauerndes Saugen eine dauernde kräftige Förderung erzielt wird. Es ist also ganz ausgeschlossen, daß etwa allein durch Expansion der Gefäßluft das Wasser ausgetrieben wird. Namentlich beim Beginn der Saugung könnte das freilich mitspielen.

Auch bei den stark blutenden Pflanzen (*Cobaea* und *Sanchezia*) bleibt die Menge des bei maximaler Saugung austreten-

den Wassers stets weit hinter dem zurück, was bei normaler Transpiration von der Wurzel aufgenommen und abgegeben werden muß. Nimmt man an, daß die Wasseraufnahme der Wurzel eine rein physikalische Filtration sei, die auf der Saugung der Blätter beruht, so müßten also die in der intakten Pflanze tätigen Saugungen weit über die der Wasserluftpumpe hinausgehen. S. 13 ist ausgeführt, daß bei *Cobaea* negative Drucke von 3 bis 9 Atmosphären auftreten müßten. Und diese starken negativen Drucke wären in niedrigen einjährigen Pflanzen nötig, nicht um das Wasser auf gewaltige Höhe zu heben, sondern nur zur Überwindung des Filtrationswiderstandes der Wurzel. Gegenüber den hierzu nötigen Kräften treten die Leistungen, die bei der Hebung des Wassers erfolgen, ganz in den Hintergrund. Stellt man eine entsprechende Überlegung für *Chamaecyparis* an, so könnte man als stündlichen Transpirationswert 18 cm, als Leistung des Stumpfes bei einer Pumpensaugung von fast einer Atmosphäre 0,04 cm annehmen. Daraus würde sich ein negativer Druck von etwa 450 Atmosphären in einer solchen Pflanze ergeben.

Die Vermehrung der Wasserausscheidung durch Saugung ist aber zweifellos kein rein physikalischer Prozeß, nicht eine einfache vermehrte Filtration. Denn es hat sich gezeigt, daß sie durch Untertauchen des Wurzelsystems sehr stark abnimmt. Es kann unter diesen Umständen bei stärkster Saugung weniger Wasser ausgeschieden werden als von der nicht untergetauchten Wurzel bei Atmosphärendruck. Und dabei muß doch der Überfluß an Wasser die reine Filtration offenbar steigern<sup>1</sup>. Denselben Effekt wie das Untertauchen der Wurzel unter Wasser, das vor allem durch die Verdrängung der Bodluft wirken dürfte, hat auch die Einleitung von Wasserstoff sowie Temperaturerniedrigung. Es besteht die Möglichkeit, daß alle diese Eingriffe einfach den Filtrationswiderstand des Protoplasmas steigern, was ja für die Temperatur in ganz

<sup>1</sup>) Tatsächlich wird ja auch sofort nach dem Eintauchen eine Erhöhung der Wasserabgabe für kurze Zeit bemerkt. Es ist aber fraglich ob diese einfach durch den Überfluß an Wasser bedingt ist. Da auch bei den Versuchen mit Wasserstoffeinleitung zuerst eine Steigerung des Ausflusses bemerkt wird, so könnte in beiden Fällen eine Reizwirkung vorliegen, wie sie von manchen Giften bei andern Vorgängen bekannt ist.

anderer Weise schon vor Jahren durch Rysselberghe 1901 gezeigt worden ist; es ist aber auch möglich, daß wir es mit einer noch komplizierteren Reizwirkung zu tun haben, daß die aktive Wasserausscheidung der Wurzelzellen, die man «Bluten» nennt, durch den Unterdruck in den Gefäßen stimuliert wird. — Auf alle Fälle sind die Veränderungen, die bei Wasser- und Wasserstoffeinwirkung eintreten, reparabel, sie hören wieder auf, wenn die Eingriffe nicht zu lange dauern.

Da wir nun nicht wissen, in welchem Maß der Filtrationswiderstand des Protoplasmas oder gar die Blutungserscheinungen von der Saugung abhängen, so dürfen wir keinenfalls annehmen, daß die Menge des ausgeschiedenen Wassers einfach proportional der Saugung zunehme. Sie kann auch sehr viel rascher ansteigen. Demnach sind die oben errechneten Saughöhen gewiß nicht exakt und wir können aus den bisherigen Versuchen nur den Schluß ziehen, daß negative Drucke von noch unbekannter Größe im Gefäßsystem der Wurzel gegeben sein müssen, wenn durch sie der nötige Wassereinstrom bedingt sein soll.

## 2.

Das Ergebnis der Saugversuche an den Stumpfen entspricht insofern unseren Erwartungen, als sich tatsächlich eine Steigerung des Wasserausflusses durch Saugung herbeiführen läßt. Daß aber diese Steigerung doch gering ist, daß die Menge des Wassers immer noch sehr weit hinter derjenigen zurückbleibt, die in der intakten Pflanze von der Wurzel geliefert werden muß, das ist etwas überraschend, zeigt sich doch darin eine Schwierigkeit für die Wasserhebung der Pflanze, an die man bisher nicht gedacht hatte, die man mindestens nicht für so groß gehalten hatte.

Es wäre von Interesse gewesen, die Abhängigkeit der ausgeschiedenen Menge von der Größe der Saugung möglichst genau festzustellen. Indes eine Saugung von bestimmter Höhe hat anfangs einen anderen Effekt als später und zudem ändert sich der Ausfluß auch ohne unser Zutun, z. B. durch die Periodizität, durch Verstopfung der Schnittfläche usw. So kommt es, daß die Erfahrungen über diese Frage noch ganz fragmentarisch sind. Immerhin scheint es sicher zu sein, daß keine

Proportionalität zwischen Saugung und Ausfluß besteht, daß vielmehr die Ausflußmenge bei starker Saugung relativ größer ist, als bei schwacher. Deshalb wäre es sehr wichtig gewesen, auch Saugungen, die größer sind als die der Luftpumpe, untersuchen zu können. Über die Art, wie diese Untersuchung anzustellen wäre, besteht kein Zweifel. Dem Stumpf wäre eine lange, fast horizontal verlaufende nur wenig nach abwärts geneigte kalibrierte Glasröhre aufzusetzen, die das austretende Wasser aufnimmt und es zu messen gestattet. Dieses Eudiometerrohr müßte dann nach unten in ein Steigrohr umbiegen das durch Druckschlauch mit einem Niveaugefäß verbunden ist. Letzteres wäre beim Beginn des Versuches, gerade wie das vertikale Steigrohr und das Eudiometerrohr mit Quecksilber zu füllen, nur der Raum direkt über dem Stumpfe enthielte ausgekochtes Wasser. Durch Senkung des Niveaugefäßes hätte man es dann in der Hand einen negativen Druck von der gewünschten Größe zu erzeugen.

Solche Versuche sind bisher nicht ausgeführt worden. Bei *Cobaea* und *Sanchezia* dürften sie überhaupt unausführbar sein, weil auch bei langem Saugen mit der Luftpumpe immer Luft austritt, die die Kohäsion der saugenden Flüssigkeit unterbrechen würde. *Chamaecyparis* dagegen gibt meistens nach längerem Saugen mit der Pumpe keine sichtbare Luft mehr aus dem Stumpf ab. Da zweifellos aus dem Mark und den ältesten Holzteilen am ersten ein Luftaustritt beim Saugen zu erwarten ist, wurden schon in den oben angeführten Saugversuchen diese zentralen Teile durch Ausbohren entfernt und die entstandene Höhlung mit Zinkphosphatplombe, die in weichem Zustand eingepreßt wurde und bald erhärtet, ausgefüllt<sup>1</sup>. Allein es wird sich bei späterer Gelegenheit zeigen, wie viele Schwierigkeiten derartige Kohäsionsversuche, die so einfach zu sein scheinen, tatsächlich bieten.

Eine andere Methode schien geeignet, diese Schwierigkeiten zu umgehen. Es muß ja für den Erfolg gleichgültig sein, ob man im Innern der Gefäßbahnen etwa einen Druck von  $-2$  Atmosphären herstellt, während außen auf der Wurzel  $+1$  Atmosphäre lastet, oder ob man außen den Druck auf  $+3$

<sup>1</sup>) Kahlbaums Phosphorsäuremischung und Zinkoxyd für zahnärztliche Zwecke.

Atmosphären erhöht und in den Gefäßen den Druck Null herstellt. Die Differenz zwischen dem Innendruck und dem Außendruck ist ja in beiden Fällen die gleiche. — So wurde vor allem mit Weiden und Bohnen, und zwar mit Wasserkulturen, versucht, das Wurzelsystem unter Druck zu setzen, während gleichzeitig die Pumpe am Stumpfende saugte. Es ist freilich schon nicht leicht die Pflanzen druckdicht in ihr Gefäß einzusetzen, allein die Hauptschwierigkeit war doch in allen Versuchen die, daß rasch eine Injektion der Interzellularen erfolgte, die wohl stets von den Rissen ausgeht, die durch den Austritt der Seitenwurzeln entstehen. Eine solche Injektion aber ließ die Wurzeln von *Phaseolus* rasch absterben, und außerdem hat man ja, wenn sie eingetreten ist, keine Sicherheit mehr, daß das austretende Wasser wirklich aus den Gefäßen stammt. Aus diesen Gründen wurden solche Versuche nicht weiter fortgesetzt. Es mag genügen einen von ihnen hier anzuführen.

Versuch 18. *Phaseolus* Wasserkulturen. Die Pflanze transpirierte in der Zeit von 26. bis 29. Januar im Durchschnitt pro Stunde 0,1 g im Laboratorium. Am 5. Februar wird sie dekapitiert. Der Stengel wird mit Plastolin in der Bohrung des Korkes eingedichtet und oberhalb des Korkes mit einer Glasröhre umgeben. In den Raum zwischen Glasröhre und Stengel wird Gips eingegossen, oben an der Glasröhre ein Eudiometer angeschlossen. Eine zweite Bohrung des Korkes führt eine Glasröhre durch die mit Quecksilber ein Druck auf das Wasser ausgeübt werden kann. Der ganze Kork mit Mendelejefkitt dem Kulturgefäß (weithalsige Glasflasche von 200 ccm, in der sich die Pflanze entwickelt hatte) aufgedichtet.

Stand des Eudiometers.

5. Februar.			6. Februar.		
	Druck	Eud.		Druck	Eud.
8 h	32	2,2	9 h	0	2,5
9 h 30	26	2,4	9,20	36	
Druck sinkt über Nacht.			10,20	36	2,65
			12,20	36	2,9
			12,30	55	
			3 h	20	3,2

Es findet unter dem Einfluß des Druckes tatsächlich eine gewisse Wasserausscheidung statt. Erwähnt mag noch werden, daß schon Vesque 1884 ähnliche Versuche mit schwachen Drucken ausgeführt hat. Ein sicherer Schluß ist weder aus seinen noch aus meinen Ergebnissen zu ziehen.

Es ist von vornherein wahrscheinlich, daß das plötzliche Versiegen des Wasseraustritts aus der Wurzel, das der Dekapitation folgt, nur an der Unterbrechung des trachealen Systems liegt.

Denn Systeme der Rinde können nicht in Betracht kommen, weil ja auch im entrindeten Stamm die Wasserleitung vielfach normal von statten geht; und das Parenchym des Holzes bildet keine zusammenhängenden Züge. Damit soll durchaus nicht gesagt sein, daß jede Mitwirkung des Parenchyms an der Wasserleitung ausgeschlossen sei. Im Gegenteil, es könnte z. B. das Strömen von Wasser in den Gefäßen einen Reiz auf das Parenchym ausüben. Nur eins scheint uns ausgeschlossen, daß etwa in der intakten Pflanze die Wurzel durch eine vom transpirierenden Sproß ausgehende Reizfortpflanzung im Parenchym zu vermehrter Wasserausscheidung angespornt würde. — Wenn aber wirklich der beobachtete Effekt zunächst einmal durch die Unterbrechung der Kontinuität der Wasserbahnen bedingt ist, dann sollte man denken, durch Aneinanderfügen der beiden getrennten Teile ließe sich die Störung beheben.

Von diesem Gesichtspunkte aus habe ich schon im Sommer 1905 Versuche mit Ästen einer Buche ausgeführt. Ein etwa Zentimeter dicker Ast wurde durchschnitten. Die beiden Schnittflächen wurden geglättet und dann mit Hilfe eines Kautschukschlauches wieder miteinander vereinigt. Abschneiden, Glätten und Aneinanderfügen erfolgte unter Wasser. Selbstverständlich ist die Vereinigung nicht so ausführbar, daß jedes Element nachher wieder an die gleiche Stelle angelagert wird, wo es zuvor war. Allein, da beim Abschneiden unter Wasser alle Gefäße und Tracheiden, die durchschnitten worden sind, sich mit Wasser füllen müssen, und da auch in der Spalte zwischen den beiden Komponenten Wasser sich befindet, so wäre es sehr wohl möglich, daß ein Transpirationszug, der in der Spitze auftritt, sich ungeschwächt auf die Basis fortpflanzen könnte.

Der Erfolg des Versuches war der, daß am nächsten Tag schon der Gipfel welkte, der Gummischlauch aber, der die beiden Teile verband, in der Mitte zusammengedrückt war, zum Zeichen dafür, daß in ihm ein geringerer Druck herrschte als in der Atmosphäre. Als dann in einem zweiten Versuch zwischen Stumpf und Gipfel ein wassergefülltes Glasrohr eingefügt wurde, konnte man rasch das Auftreten von Luft in diesem beobachten, die jedenfalls in erster Linie aus dem unteren Ende des Gipfels austrat. Das zeigt, daß, wenn in der intakten Pflanze beim

Steigen des Wassers weiter nichts nötig ist, als daß die Transpirationssaugung weitergeleitet wird, dann diese Saugung sehr stark sein muß, daß aber unter den Bedingungen des Versuches durch den Luftaustritt die Kohäsion des Gefäßinhaltes und damit die Weitergabe des Zuges unmöglich gemacht wird. Wollte man also diese Versuche fortsetzen, so berührten sie sich eng mit den vorhin besprochenen, denn es wäre auch hier die Aufgabe, jeden Luftaustritt aus dem Gipfel wie aus der Basis unmöglich zu machen.

Bei neuen im Sommer 1914 ausgeführten Versuchen sah ich deshalb von Laubhölzern ganz ab und benutzte *Chamaecyparis*, *Biota*, *Taxus*. Es ist ja klar, daß in einem nur aus Tracheiden bestehenden Holz der Luftaustritt leichter verhindert werden kann. Die Versuche hatten nicht den gewünschten Erfolg, darum nur ein Beispiel:

Versuch 19. Eine bewurzelte Pflanze von *Chaemaecyparis* wird durchschnitten. Gipfel und Stumpf werden an der Schnittfläche mit Wasser bedeckt und längere Zeit der Luftpumpensaugung unterworfen. So sind dann die beiden Teile, die wieder miteinander verbunden werden sollen, auf eine Strecke weit mit luftfreiem Wasser injiziert. Das Zusammenfügen geschieht dann mit Hilfe einer Glasröhre, die Basis und Spitze umschließt und die am oberen und unteren Ende durch einen Gummischlauch eine feste Verbindung mit dem Stengel hat. Der ganze Innenraum der Glasröhre ist mit ausgekochtem Wasser gefüllt. — Nach kurzer Zeit treten Luftblasen sowohl aus dem Gipfel wie aus dem Stumpf.

Die folgenden Versuche entsprangen dem Gedanken, durch Aneinanderkleben der getrennten Teile mit Gelatine den Luftaustritt zu hemmen und damit das vorzeitige Ende des Versuches zu verhindern. Die Gelatine hemmt aber nicht nur den Luftaustritt, sie läßt auch, selbst wenn sie in ganz dünner Schicht aufgetragen wird, Wasser nur noch in ganz geringem Maße durch. So führten auch diese Versuche durchaus nicht zum Ziel, und ich kann darauf verzichten, Einzelheiten von ihnen mitzuteilen.

Wirklich brauchbare Resultate kann ein Versuch mit wiedervereinigten Teilen offenbar nur dann geben, wenn es gelingt, die einzelnen Leitungsbahnen wieder aneinanderzufügen. Das erscheint wenigstens für die weiten Gefäße gewisser Lianen nicht ganz unmöglich. Warburg hat bei seinem Aufenthalt in Indien seiner Zeit aus dem Stamm einer *Entada* (*Pusaetha*)

scandens Gefäße von großer Weite und Länge herauspräpariert. Einige davon schenkte er auch dem hiesigen botanischen Institut. Der Stamm, den er benutzte, war freilich vermodert. Sollte es auch am lebenden Stamm gelingen, Gefäße zu isolieren, so stände ihrer Durchschneidung und Wiedervereinigung nichts im Wege. Fraglich bleibt freilich, ob die Gefäße hier überhaupt wesentlich der Leitung oder vielleicht nur der Speicherung dienen (vgl. S. 52). Es soll aber auf alle Fälle auf dieses bemerkenswerte Objekt aufmerksam gemacht werden. — Von den mir lebend zur Verfügung stehenden Lianen ermutigte keine zur Ausführung solcher Gefäßisolierung: so mußte also der Versuch, Gipfel und Stumpf zu vereinen und dann den Wasserstrom wiederkehren zu sehen, aufgegeben werden.

## II. Wasseraufnahme des Gipfels.

Nach der Kohäsionstheorie soll in transpirierenden Pflanzen ein sehr beträchtlicher negativer Druck herrschen; kleinere negative Drucke in den Gefäßen hat schon Höhnels sicher gestellt. Stellt man aber einen abgeschnittenen Zweig in Wasser, so erfolgt die Aufnahme unter Atmosphärendruck. Es schien nun von Interesse, im Hinblick auf die negativen Drucke, deren Annahme ja auch die im ersten Abschnitt mitgeteilten Tatsachen nahe legen, zu untersuchen, inwieweit die Wasseraufnahme durch den abgeschnittenen Zweig vom Druck abhängt. — Es wurde zuerst die Aufnahme bei Atmosphärendruck studiert, dann bei geringerem Drucke bis zum Druck = 0, d. h. bei maximaler Pumpensaugung, endlich bei Drucken, die noch kleiner sind als dieser, also bei wirklich negativen<sup>1</sup> Drucken.

### a) Wasseraufnahme unter Atmosphärendruck.

Obwohl schon unzählige Versuche über das Saftsteigen an abgeschnittenen, bei Atmosphärendruck in Wasser stehenden Zweigen ausgeführt worden sind, so sind doch die Angaben über die Quantität ihrer Wasseraufnahme und Abgabe spärlich. Aus

<sup>1</sup>) Es empfiehlt sich den Gebrauch Höhnels, die Drucke, die kleiner als eine Atmosphäre sind, negative zu nennen, wieder zu verlassen. Im folgenden sollen unter negativen Drucken nur solche verstanden sein, die kleiner als Null sind. Höhnels negative Drucke heißen hier Drucke von 1—0 Atm.

neuster Zeit liegen freilich von Renner (1911) Beobachtungen an abgeschnittenen Zweigen vor, die allen Ansprüchen genügen, da sie eingehend über das quantitative Verhältnis von Transpiration und Aufnahme berichten. Nur eines fehlt, man weiß nichts über ihr Verhalten vor dem Abschneiden, und die Veränderungen unmittelbar nach dem Abschneiden hat Renner absichtlich nicht berücksichtigt, weil ja bekannt war, daß manche Zweige zunächst viel Wasser aufnehmen. Wie viel mehr als zuvor das ist aber nicht bekannt. Die nächsten Versuche beschäftigen sich mit dieser Frage.

Versuch 20. Topfpflanze von *Chamaecyparis Lawsoniana* kommt 17. Februar in ein mäßig helles, nach Osten gelegenes Zimmer im Erdgeschoß des Instituts, wo nur etwa zwei Stunden am Vormittag direkte Sonne eindringen kann, ohne indes die Pflanze selbst zu treffen.

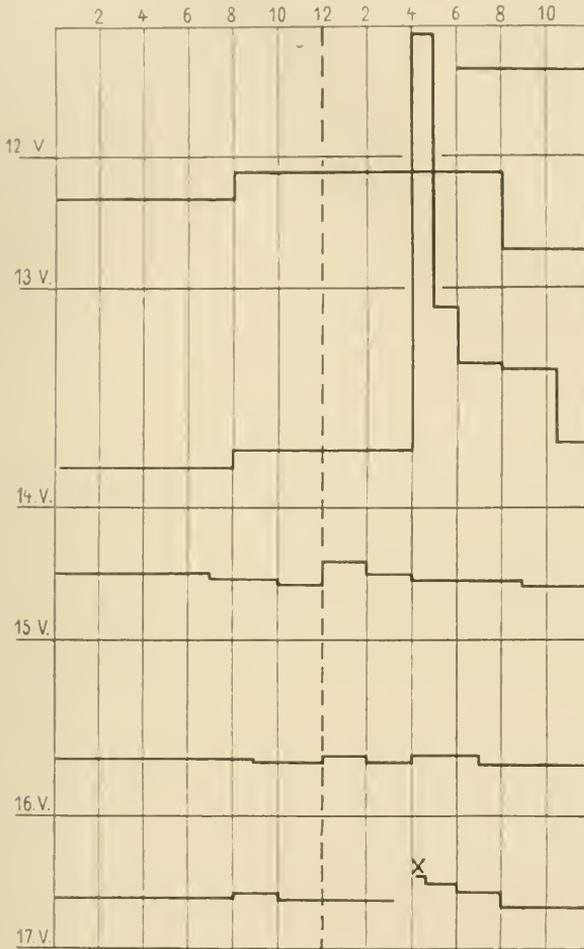
		Gewichtsverlust
17. Februar	12 h — 6 h p	34 g, also pro h 5,7
17. „	6 h — 18. Februar 9 h a	50 g, „ „ h 3,3
18. „	9 h a — 9 p	50 g, „ „ h 4,2
18. „	9 h p — 19. Februar 9 h a	49 g, „ „ h 4,1

Jetzt wird der Stamm unter Wasser abgeschnitten, mit Eudiometer versehen und gewogen.

Wasseraufnahme (ccm)		Transpiration (g)
19. 2.	10—11 a	15, also pro h 15
	11—12	11, „ „ h 11
	12—12 <sup>50</sup>	6, „ „ h 7
	1—2 <sup>1/2</sup>	15, „ „ h 10
	2 <sup>1/2</sup> —3 <sup>1/2</sup>	7, „ „ h 7
	3 <sup>1/2</sup> —6	18, „ „ h 7
	also in 8 h	72
	bis 8 h, also in 10 h	85
19. 2.	8 h p — 20. 2. 8 h a	70
Im ganzen in den ersten 22 h		155
	In weiteren 12 h	104
	in weiteren 12 h	50
	also in den zweiten 24 h . . . . .	154
	in weiteren 24 h . . . . .	39*
	„ „ 24 h . . . . .	73
	„ „ 24 h . . . . .	100
	„ „ 24 h . . . . .	77
	„ „ 24 h . . . . .	103
		167
		58*)
		59
		92
		89
		98

\*) Dann frische Schnittfläche.

Ergebnis. Obwohl in diesem Versuch die äußeren Verhältnisse noch wenig konstant sind, läßt sich doch mit Sicherheit sagen, daß unmittelbar nach dem Abschneiden die Wasseraufnahme des Gipfels sehr viel größer ist, als zuvor die



X Erneuerung der Schnittfläche.

Fig. 8. Wasseraufnahme Versuch 2 r. Eine Ordinate von 6 mm entspricht 1 cm.

Transpiration war. Betrag letztere durchschnittlich 4 g pro Stunde, so ist die Wasseraufnahme des abgeschnittenen Gipfels in der ersten Stunde fast 4mal so groß, und in den ersten Minuten zweifellos noch erheblich größer. Sie fällt dann rasch, hat aber auch nach 8 Stunden noch etwa den doppelten Wert der früheren Transpiration. Inzwischen ist aber — wohl infolge der vermehrten Wasseraufnahme — auch die

Transpiration gestiegen, so daß nach 8 Stunden die Aufnahme die Abgabe nur noch um 20 g, nach 10 Stunden um 15 g überwiegt. Späterhin sind beide Prozesse dann ungefähr gleich, bis durch die Verstopfung der Schnittfläche zuerst die Aufnahme und dann auch die Abgabe des Wassers gehemmt werden. Nach Herstellung einer frischen Schnittfläche heben sich beide Werte wieder.

Versuch 21. Eine 2 m hohe Topfpflanze der gleichen Spezies kommt am 12. Mai 4 Uhr aus dem Kalthaus in ein Dunkelzimmer mit annähernd konstanter Temperatur von ca. 20° und einer relativen Feuchtigkeit von 65–75%. Hier im Zinktopf gewogen und Transpiration bis 15. Mai 4 Stunden beobachtet. Dann der Gipfel von 1,4 m Höhe abgeschnitten, unter Wasser noch um 15 cm gekürzt und auf ein Eudiometer gebracht. Wasseraufnahme gemessen und in Fig. 8 (S. 31) graphisch dargestellt.

Ergebnis. Die Transpiration der intakten Pflanze im Dunkelzimmer ist in den ersten 24 Stunden tags noch erheblich größer als nachts. Am zweiten Tag ist dieser Unterschied geringer. Der abgeschnittene Gipfel nimmt in der ersten Stunde fast 9mal so viel Wasser auf, als die Pflanze vorher transpiriert hatte. Dann sinkt die Wasseraufnahme rasch und erreicht einige Stunden nach dem Eingriff einen Wert, der dann tagelang ziemlich konstant bleibt. Am 17. Mai erfolgt auf Erneuerung der Schnittfläche etwas vermehrte Wasseraufnahme.

Die Wasseraufnahme nach dem Abschneiden war in den ersten Minuten besonders lebhaft. 4 Uhr war der Stamm abgeschnitten worden, 4,10 konnte die erste Ableseung am Eudiometer erfolgen. Auf die Stunde berechnet betrug die Aufnahme:

$$4^{10} - 4^{15} = 15,4 \text{ ccm}$$

$$4^{15} - 4^{45} = 11,1 \text{ ,,}$$

$$4^{45} - 5^0 = 7,2 \text{ ,,}$$

Es ist also anzunehmen, daß in den ersten Minuten, die mit der Glättung des Schnittes und dem Einfügen in das Eudiometer verloren gehen, die Aufnahme noch größer als 15,4 ccm ist, also das 12fache des Normalwertes überschreitet.

Versuch 22. Zwei Pflanzen von *Chamaecyparis* stehen an einem hellen, sonnigen, aber nicht gerade heißen Tag am 21. Juni am offenen Südfenster des Laboratoriums. Die Versuchspflanze wird 2½ Uhr abgeschnitten. Der Gipfel kommt auf ein Eudiometer; es wird am Südfenster seine Wasseraufnahme und -abgabe bestimmt. Die Kontrollpflanze wird dauernd auf ihre Transpiration untersucht. Nachstehend die Stundenwerte des Wasserverbrauchs in ccm:

	10 <sup>15</sup> —11 <sup>30</sup>	11 <sup>30</sup> —12 <sup>30</sup>	12 <sup>30</sup> —2 <sup>30</sup>	2 <sup>45</sup> —3 <sup>45</sup>	3 <sup>45</sup> —5	5—6
Kontrolle. Abgabe	4,0	5,4	5,4	6,0	5,6	9,0
Versuchspfl. Abgabe	8,7	11,8	10,25	13,5	15,2	13,0
„ Aufnahme				15,5	13,1	13,1

	6—10	10 p—8 <sup>15</sup> a	8 <sup>15</sup> —10 <sup>15</sup>	10 <sup>15</sup> —11 <sup>15</sup>	11 <sup>15</sup> —2 <sup>15</sup>	2 <sup>15</sup> —5 <sup>15</sup>
Kontrolle. Abgabe	2,5	0,4	1,0	3,5	6,2	4,6
Versuchspfl. Abgabe	3,5	1,85	4,50	?	9,3	5,0
„ Aufnahme	3,2	1,9	4,45	5,50	6,8	5,0

Ergebnis. Also auch hier, bei einer stark transpirierenden Pflanze, folgt dem Abschneiden eine erhebliche, aber bei weitem nicht so große Vermehrung der Wasseraufnahme, wie im letzten Versuch. Darauf steigt die Transpiration. Auch hier hört die Vermehrung des Wasserverbrauches bald wieder auf.

Versuch 23. Zwei kleinere Pflanzen von *Chamaecyparis* werden an hellem, warmem Septembertag vor das Südfenster des Laboratoriums gestellt. Von 9 bis 3 h wird ihre Transpiration verfolgt. Nachdem diese den Maximalwert überschritten hat, wird um drei Uhr das eine Exemplar basal durchgeschnitten und sein Gipfel auf ein Eudiometer gesetzt.

	9—10	10—11	11—12	12—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6
Kontrol. Transp. . . . .	4,4	6,1	9,8	11,0	10,4	9,1	5,8	6,3	3,5
Versuchspfl. { Transp. . . . .	4,4	5,6	5,8	7,7	4,2	3,7	5,0	5,3	1,7
{ Aufnahme . . . . .	—	—	—	—	—	—	8,3	4,6	3,7

\* Aufnahme 3 h — 3<sup>20</sup> = 4 ccm.  
 3<sup>4</sup> h — 3<sup>35</sup> = 2,1 ccm.  
 3<sup>35</sup> h — 4<sup>00</sup> = 2,2 ccm.  
8,3 ccm.

Auch hier hat also der abgeschnittene Sproß vergrößerte Aufnahme und Transpiration.

Die Versuche zeigen, daß bei lebhafter Transpiration aber auch bei geringer Transpiration im Dunkeln die Wassereinfuhr in die Pflanze nach dem Abschneiden beträchtlich zunimmt. Durch die Schnittfläche nimmt also die Pflanze mehr auf als durch Wurzel. Es muß demnach die Wurzel einen gewissen Widerstand gegen die Wasseraufnahme bieten, den wir auch schon im ersten Abschnitt kennen gelernt haben. So kommen Spannungen zustande, über deren Größe freilich aus den jetzigen Versuchen nichts Sicheres zu entnehmen ist. Wir können nicht ohne weiteres sagen, ob es sich einfach um die sog. negativ gespannte Gefäßluft Höhnels, oder um wirklich negative Drucke im Sinne von Renner handelt.

Wenn es sich um Spannungen in stark transpirierenden *Chamaecyparis*pflanzen handelt, wird man unbedingt verdünnte Luft in ihnen annehmen müssen. Bei den *Chamaecyparis*pflanzen aber, die lange Zeit im Dunkeln verweilt hatten, ehe sie durchgeschnitten wurden, muß die Transpiration mit der Wasseraufnahme längst ins Gleichgewicht gekommen sein, und sie kann nicht so beträchtlich gewesen sein, daß sie zu einer nennenswerten Luftverdünnung geführt hat. Durch die Versuche von

Deveaux (1902) wissen wir aber, daß auch bei völligem Ausschluß der Transpiration ein Verbrauch des Sauerstoffs der Gefäße durch Atmung ohne völligen Ersatz durch Kohlensäure stattfindet, der ebenfalls zu Luftverdünnung führt. — Wenn aber auf die eine oder die andere Art Luftverdünnung entstanden ist, dann kann diese ihren Sitz in Elementen haben, die nicht mehr der Wasserleitung gedient haben. In diese kann sich dann nach dem Abschneiden das Wasser von der Schnittfläche aus hineinstürzen, so daß also ein Schluß auf negativen Druck in den Leitungsbahnen nicht sicher erscheint.

Die Erfahrungen, über die soeben berichtet wurde, machen es verständlich, daß man ganz allgemein an abgeschnittenen Zweigen, deren Transpiration, während sie an der intakten Pflanze sich befanden, unbekannt blieb, unmittelbar nach dem Abschneiden und Aufsetzen auf das Eudiometer eine größere Wasseraufnahme festgestellt hat, als wenige Stunden später. Beispiele führe ich hier nicht an, denn es ist schon S. 30 erwähnt worden, daß sie sich in großer Zahl bei Renner finden, der u. a. (1911, S. 181) auch bei einem an regnerischem Tag gepflückten Syringazweig stundenlang die Wasseraufnahme größer als die Wasserabgabe fand. Meine Versuchspflanzen, Thuja und Taxus vor allem, schließen sich in ihrem Verhalten da an.

Auffallend ist aber, daß die Schnittfläche von Zweigen, deren Transpiration völlig unterdrückt ist, doch noch eine Zeitlang fortfährt, Wasser aufzunehmen. Auch dafür hat Renner Beispiele in großer Zahl. Im folgenden nur wenige von meinen Objekten.

Versuch 24. Ein Zweig von *Taxus baccata* wird am 6. März im Garten abgeschnitten und nimmt im Laboratorium am ersten Tag etwa 2 ccm, am zweiten 1 ccm und am dritten Tage 0,7 ccm pro Stunde auf. Eine Erneuerung der Schnittfläche steigert die Aufnahme nicht wesentlich. Am 8. März 2 Uhr wurde der Zweig, mit der Spitze nach unten gekehrt, so in einen großen mit Wasser gefüllten Zylinder eingetaucht, daß alle Blätter mit Wasser bedeckt waren, während die mit Eudiometer versehene Schnittfläche herausragte. Die Wasseraufnahme pro h beträgt:

2—9 h . . . . . 0,20

9 h — 9. März 8 h — 0,15

9. März 8 a—9 h p . . 0,10

Nach dem Herausbringen des Zweiges an die Luft beträgt die Wasseraufnahme zwischen 4 und 7 h p 2,9 ccm und zwischen 7 und 11<sup>20</sup> 1,3 ccm. Offenbar waren

durch das Eintauchen die Spaltöffnungen weit geöffnet worden und deshalb die Transpiration stark gesteigert.

Versuch 25. Biotazweig mit verschlossener Schnittfläche wird unter Wasser getaucht. Sein ursprüngliches Gewicht beträgt 197 g, nach zwei Tagen wiegt er 228 g; er hat also 31 g, d. h. rund 15% seines Gewichtes Wasser mit der Zweigoberfläche aufgenommen. — Ein zweiter Zweig wird ebenso behandelt, doch kann er auch durch seine Schnittfläche aus einem Eudiometer Wasser schöpfen. In zwei Tagen steigt sein Gewicht von 126 auf 160 g. Von den 34 g, die er aufgenommen hat, entfallen 15 auf die Oberfläche, 19 auf die Schnittfläche.

Auch die zuletzt besprochenen Erfahrungen machen es deutlich, daß die Wurzel nicht soviel Wasser liefert als zur Sättigung der Pflanze nötig wäre. Selbst im Frühjahr, unter Bedingungen, die keine starke Transpiration aufkommen lassen, bestehen beträchtliche Unterdrucke in Immergrünen, die es bedingen, daß nach dem Abschneiden eines Zweiges dieser lebhafter Wasser durch seine Schnittfläche aufnimmt, als zuvor die Wurzel geliefert hatte.

#### b) Wasseraufnahme unter vermindertem Druck.

(1—0 Atmosphären).

Da aus zahlreichen Beobachtungen geschlossen werden muß, daß im Gefäßsystem der Pflanze ein Unterdruck besteht, so ist es von Interesse zu untersuchen, wie die Wasseraufnahme eines abgeschnittenen Zweiges bei vermindertem Druck sich gestaltet. Solche Versuche werden am einfachsten derart ausgeführt, daß die Schnittfläche eines abgeschnittenen Zweiges in einem Eudiometer befestigt und dann der Zweig mit der Spitze nach unten aufgestellt wird. Dann kann am oberen Ende des Eudiometers gerade wie bei den Versuchen mit den Stumpfen S. 7 ff. die Luftpumpe saugen. Da zum mindesten in den ersten Stunden der Saugung Luft aus der Schnittfläche tritt, wird die umgekehrte Anordnung: aufrechter Zweig mit der Spitze nach oben sehr erschwert<sup>1</sup>. Nach Herstellung der gewünschten Saugung wurde gewöhnlich die Verbindung mit der Luftpumpe abgeklemmt und nur wenn die Saugung sich durch erheblichen Luftaustritt vermindert hatte, von Zeit zu Zeit nachgesaugt.

Versuch 26. Ein Zweig von *Biota orientalis* wird am 10. Mai abgeschnitten und in ein Dunkelzimmer mit annähernd konstanter Temperatur und einer relativen Feuchtigkeit von 65—75% gebracht. Seine Wasseraufnahme zunächst bei Atmosphärendruck, dann bei vermindertem Druck ist in folgender Tabelle zusammengestellt:

<sup>1</sup>) Man vergl. Strasburger 1891, S. 781 u. ff.

	Nachts	8-9	9-10	10-11	11-12	12-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-8	8-10
11. Mai	1,66	1,75	1,65	1,90	2,05	1,90	1,45	1,55	1,90	1,80	1,80	1,70	
12. Mai	1,70	1,65	1,60	1,65	1,30	1,40	1,55	1,55	1,40	1,50	1,40	1,50	1,35
13. Mai	1,35	1,20	1,70	1,60	1,60	1,0	1,10	1,20	1,20	1,30		1,45	

Die Saugung setzt am 12. Mai 11 h ein (68 cm), sie bleibt auch in der Nacht zum 13. ziemlich konstant, wird dann 9 h auf Null gebracht und um 12 h wieder auf 7,1 erhöht, um 8 h abends auf Null gebracht. Die Werte, die bei atmosphärischem Druck abgelesen werden, erweisen sich als nicht unbedeutend schwankend. Trotzdem ist der Erfolg der Saugung deutlich genug. Er besteht in einer Verminderung der Aufnahme um etwa 22% in der ersten Stunde; in der folgenden Stunde steigt die Aufnahme schon wieder und erreicht in der dritten Stunde einen Wert, der dem vor der Saugung gleichkommt. Genau die gleiche Erscheinung tritt am dritten Tage auf: nachdem die Herstellung des atmosphärischen Druckes die Aufnahme wieder gesteigert hat, fällt sie nach Saugung sofort stark und erhebt sich nach einigen Stunden wieder auf einen Wert, der als »normal« gelten kann.

Versuch 27. Gleichzeitig mit dem vorigen Versuch an einem anderen Zweig von Biota ausgeführt. Wasseraufnahme:

		Nachts	8-9	9-10	10-11	11-12	12-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-8	8-10
11. Mai	Aufnahme	2,46	2,55	2,20	2,80	3,10	?	2,10	2,3	1,65	2,45	2,50	2,40	
12. Mai	Saugung	0	0	0	0	71	71	71	0	71	0	72	70	0
	Aufnahme	2,32	2,40	2,35	2,35	1,3	1,8	2,0	3,0	1,7	2,6	1,4	1,9	2,35

Nach dem Einsetzen der ersten Saugung, die drei Stunden hindurch konstant erhalten wird, bemerkt man die gleiche Erscheinung wie in Versuch 26: sehr starke Hemmung und allmähliche Steigerung der Wasseraufnahme. Dann aber wird der Wechsel von Saugung und Atmosphärendruck stündlich vorgenommen und jedesmal folgt auf Saugung Abnehmen, auf Atmosphärendruck Zunehmen; doch verringern sich jedesmal die Ausschläge.

Ergebnis. In den angeführten und in zahlreichen anderen Versuchen bewirkt also die Herstellung eines Unterdruckes von nahezu Null Atmosphären jedesmal, wenn sie eintritt, eine vorübergehende Herabminderung der Wasseraufnahme, die Wiederherstellung des Atmosphärendruckes ein Hinaufschnellen etwa auf den ursprünglichen Wert oder über ihn hinaus. Bei längerer Dauer der Saugung hebt sich die Wasseraufnahme wieder auf den Wert, den sie bei Atmosphärendruck besaß. Es ist möglich, daß die vermehrte Wasseraufnahme einer vergrößerten Saugkraft entspringt, wie das Renner bei seinen

Versuchen annimmt; es ist aber auch möglich, daß die Wasseraufnahme während der Luftdruckverminderung überhaupt ganz konstant bleibt, daß ihre vorübergehende Verminderung nur eine scheinbare ist, bedingt durch die Ausdehnung der Luft in den der Schnittfläche benachbarten Tracheiden. Sowie sich diese Luft auf den neuen Druck eingestellt hat und aufgehört hat Wasser nach außen zu drücken, erfolgt die Wasseraufnahme mit Saugung ebenso rasch wie ohne. — Genau den entsprechenden Erfolg hat eine Druckzunahme. Eine Zunahme von etwa Null Atmosphären auf eine Atmosphäre ist schon in den mitgeteilten Versuchen behandelt: sie führt zu einer vorübergehenden Vermehrung der Aufnahme. Und ganz das gleiche findet man, wenn der Druck von 1 auf 2 Atmosphären gesteigert wird. Dafür nur ein Beispiel:

Versuch 28. Zwei Zweige von *Biota* werden am 11. Oktober abgeschnitten und ins Dunkle bei konstanter Temperatur gestellt. Am 12. Oktober wird nach nochmaliger Kürzung um 7 cm ihre Wasseraufnahme bei Atmosphärendruck bestimmt, die, wie das unmittelbar nach dem Herstellen frischer Schnittflächen üblich ist, zunächst übermäßig groß ist und rasch sinkt. Am 13. Oktober wird der eine Zweig (Kontrolle) unter den bisherigen Bedingungen weiter beobachtet, während beim anderen (B) das Gefäß, aus dem er Wasser aufnimmt, einer Druckvermehrung um etwa eine Atmosphäre ausgesetzt wird. Bei B sieht man dementsprechend eine starke Zunahme der Wassereinfuhr und bei Abnahme des Druckes eine starke Verminderung. Die Kontrolle zeigt viel konstantere Werte.

	Nacht	8-9	9-10	10-11	11-12	12-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-10	Nacht
Pflanze A (Kontr.)															
12. Oktober			4,3	2,2	1,7	1,8		1,4	1,5	1,6	1,5		1,6		
13. Oktober	1,7	1,4	1,5	1,6	1,5	1,4	1,6	1,3	1,4	1,4		1,5	1,4	1,32	
Pflanze B.															
12. Oktober			3,0	1,8	1,7	1,6		1,4	1,3	1,5	0,4		1,4		
13. Okt. { Druck cm Hg	0	0	70	70	70	70	70	0	0	0	0				
{ Aufnahme	1,4	1,2	1,6	1,5	1,6	1,4	1,4	0,9	0,9	1,0		1,2	1,1	1,2	

Im Ganzen ergeben die Versuche, daß eine Vermehrung oder Verminderung des Druckes um eine Atmosphäre nur einen vorübergehenden Erfolg hat und daß bei längerer Dauer solcher Drucke die Wasseraufnahme sich nicht wesentlich von der bei Atmosphärendruck unterscheidet. Die Pflanze überwindet also derartige Drucke leicht indem sie ihre Saug-

kraft erhöht. Bei anderen, offenbar ungünstigeren Objekten konnte Renner (1911, S. 201) das nicht nachweisen. Renner hat eben Laubhölzer benutzt und diese eignen sich für derartige Versuche gar nicht. Bei Saugung lassen sie andauernd viel Luft entweichen, was nach den Ausführungen von Höhnel 1879, auf die noch S. 50 zurückzukommen sein wird, leicht verständlich ist. Im Extrem ist die Luftabgabe so groß, daß nur noch wenig Wasser aufgenommen werden kann und ein Welken eintritt. Dies ist z. B. bei Robinia der Fall, während der Ahorn mit seinen engen, und wohl auch kurzen Gefäßen noch am besten sich zu derartigen Versuchen eignet. Ich führe nur einen einzigen solchen hier an und verweise im Übrigen auf die Erfahrungen anderer Autoren, die Strasburger (1891, S. 781—797) zusammengefaßt hat.

Versuch 29. Ein Ahornzweig nimmt zwischen 9 und 11 Uhr pro h 1,3 und 1,2 ccm Wasser auf. Darauf wirkt von 11 bis 2 Uhr die Wasserluftpumpe am Endiometer und in diesen drei Stunden nimmt der Zweig nur 0,7 ccm auf, also pro h 0,23, d. h. den fünften Teil des bisherigen. Nach Abstellung der Pumpe und Wiederherstellung des Atmosphärendruckes stürzt das Wasser in die Gefäße. In der ersten Viertelstunde werden 3,4 ccm, in der folgenden  $\frac{1}{2}$  Stunde 2,0 ccm, in der folgenden Stunde 2,5 ccm verschluckt. Auf die Stunde berechnet würde das geben: 13,6, 4,0 und 2,5 ccm.

### c) Wasseraufnahme bei negativem Druck.

Wasseraufnahmen unter wirklichen negativen Drucken (nicht nur relativ zum Atmosphärendruck negativ) können nur in der Weise ausgeführt werden, daß der Zweig bei der Wasseraufnahme einen Quecksilberzug von mehr als 76 cm überwindet. Dabei ist Voraussetzung, daß weder der Zweig noch das Wasser, aus dem er schöpft, Luft entläßt, so daß sich die sogenannten «Kohäsionsspannungen» entwickeln können. Derartige Versuche hat, wie bekannt, schon Boehm (1893) ausgeführt<sup>1</sup>. Sie wurden aber von Strasburger (1891) angezweifelt; mit Unrecht, wie kürzlich Ursprung auseinandersetzte. Ursprung (1913 a) hat zunächst gezeigt, daß Wasser in Verbindung mit einer passend vorbehandelten transpirierenden Tonzelle nicht reißt, selbst bei einer Belastung mit 150 cm Quecksilber. An Stelle

<sup>1</sup>) Die Darstellung l. c. S. 210 läßt keinen Zweifel, daß Boehm die Bedeutung der Kohäsion des Wassers klar erkannt hat.

der Tonzelle brachte er dann einen Zweig von Thuja und konnte in zahlreichen Versuchen das Quecksilber bis 67 cm steigen sehen, was bei Berücksichtigung der nötigen Korrekturen etwa dem Barometerstand entspricht; häufig wurde auch der Barometerstand um einige cm überschritten, und einmal wurde bei 71,0 Barometerstand 90 cm Steighöhe erreicht. In allen diesen Versuchen, die in methodischer Beziehung einen wesentlichen Fortschritt bringen, trat also das unerwünschte Zerreißen der zunächst kohärenten Flüssigkeitssäule einige Minuten nach Überschreiten des Barometerstandes ein. Meine eigenen Versuche schlossen sich an die Ursprungs an, doch setzte ich mir als Hauptziel nicht die Erreichung eines möglichst hohen negativen Druckes, sondern eine möglichst lange Dauer eines, wenn auch kleinen negativen Druckes, um entscheiden zu können, ob die Wasseraufnahme bei negativem Druck unvermindert fortgesetzt wird. Dieses Ziel wurde bis jetzt nur sehr unvollkommen erreicht, weil eben die Herstellung eines genügend luftfreien Apparates sehr schwierig ist und von allerlei Zufälligkeiten abzuhängen scheint.

Versuch 30. Ein Taxuszweig, der tags zuvor aus dem Garten ins Dunkelmzimmer gebracht worden war, nimmt pro h 2,7—3,7 cm auf. Er wird mit Hilfe eines Kautschukstopfens in das erweiterte obere Ende einer langen Glasröhre eingefügt, deren meterlanger unterer Teil (Steigrohr) kapillaren Querschnitt hat. Der Abschluß zwischen Gummi und Glas sowie dem Zweig erfolgte wie bei Ursprung durch Quecksilber. Glasrohr und Kapillare sind mit gut gekochtem destilliertem Wasser gefüllt. Nach Fertigstellung des Apparates wird das anfangs unten geschlossene Steigrohr unter Quecksilber geöffnet. In dem Maße, wie der Zweig transpiriert, steigt das Quecksilber. Die Versuchsanordnung in diesem nur orientierenden Versuch ist also ungefähr wie bei Ursprung. Nach 75 Minuten hat das Quecksilber eine Höhe von 62 cm erreicht, was bei der Weite des Rohres noch nicht ganz 2 cm an aufgenommenem Wasser entspricht. Der Zweig nimmt also entschieden weniger Wasser auf als zuvor, und das Steigen erfolgt mit abnehmender Geschwindigkeit, besonders nach Erreichung einer Höhe von 45 cm (nach 45 Minuten). In je 10 Minuten stieg das Quecksilber um folgende Werte 12, 9,3, 9,3, 9,6, 8,5 6,6, 2,5 cm. In dem Maße, wie die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme nachläßt, sieht man Luftblasen aus der Schnittfläche kommen, die nach 75 Minuten eine weitere Wasseraufnahme unmöglich machen. Ein zweiter Versuch verlief ähnlich. Die Steighöhe pro 10 Minuten betrug: 10,5, 10,2, 9,3, 8,8, 8,3, 7,0 4,0, 3,0 cm. Bei einer Quecksilberhöhe von 39 cm, also nach 40 Minuten war die erste Luftblase zu sehen.

Dieser Versuch hat also gar nicht zum Ziel geführt, weil, ehe noch negativer Druck erreicht war, Luftaustritt erfolgte.

Die Luft kam nicht etwa aus dem Mark und den ältesten Gefäßen. Diese Teile waren ausgebohrt und mit Zinkphosphat plombiert (vgl. S. 25). Auch ist der Zweig vor Beginn des Versuchs unter der Luftpumpe mit ausgekochtem Wasser etwas injiziert worden. Er enthielt aber in den jüngeren Holzteilen noch immer so viel Luft, daß ein Kohäsionsversuch gar nicht ausgeführt werden konnte. — Ursprung ließ seine Zweige nur durch Transpiration ausgekochtes Wasser einsaugen. Da er aber angibt, daß das nicht immer genügt, um einen Luftaustritt bei stärkerer Saugung zu verhindern, wurde systematisch untersucht, wie ein solches Austreten von Luft aus der Schnittfläche zu vermeiden ist. Es zeigt sich, daß das »Plombieren« durchaus entbehrlich ist, daß ferner weder die Aufnahme ausgekochten Wassers durch Transpiration noch durch Injektion in allen Fällen genügt. Die besten Resultate erhielt ich, wenn die Schnittfläche eines Zweiges mehrfach hintereinander unter abgekochtem Wasser evakuiert wurde, so daß nach Aufhören der Pumpensaugung dieses Wasser in ihm hochstieg, und wenn zum Schluß noch durch Quecksilberdruck ebensolches Wasser in ihn eingepreßt wurde. Immer wurde aber ein Zweig, ehe er in dem Kohäsionsapparat zur Verwendung kam, zuvor noch einmal einer etwa  $\frac{1}{2}$  stündigen starken Saugung an der Luftpumpe ausgesetzt, und nur wenn dann keine Luft kam, wurde er verwendet. Laubhölzer sind nach dem früher Gesagten ganz unbrauchbar (Vgl. auch Renner 1911, S. 201).

In dem Apparat Ursprungs befindet sich der Zweig dem oberen Ende eines Glasgefäßes aufgesetzt, das unten eine enge als Steigrohr dienende Glasröhre trägt. Die zunächst auftretende Luft saugte Ursprung mit Hilfe der Wasserpumpe in einer Weise ab, die im Original nachgesehen werden möge. Da mir gerade dieses Entfernen der Luft schlecht gelang, modifizierte ich den Apparat in folgender Weise. Fig. 9. Ein wassergefülltes Aufnahmegefäß A hat die zur Einfügung des Zweiges dienende Öffnung nach abwärts gekehrt. Der Zweig (Z) ist also in inverser Lage im Apparat, und alle Luft, die aus ihm oder aus dem Wasser austritt, sammelt sich im oberen Teil der V-förmigen Röhre, die das Aufnahmegefäß mit dem Steigrohr St. verbindet, in einem hohlen Konus. Letzterer wirkt als Hahn, dem eine

Kugel K aufgeschliffen ist, die Wasser zur Reserve hat. Am oberen Ende der Kugel wird gesaugt, gleichzeitig wird alles

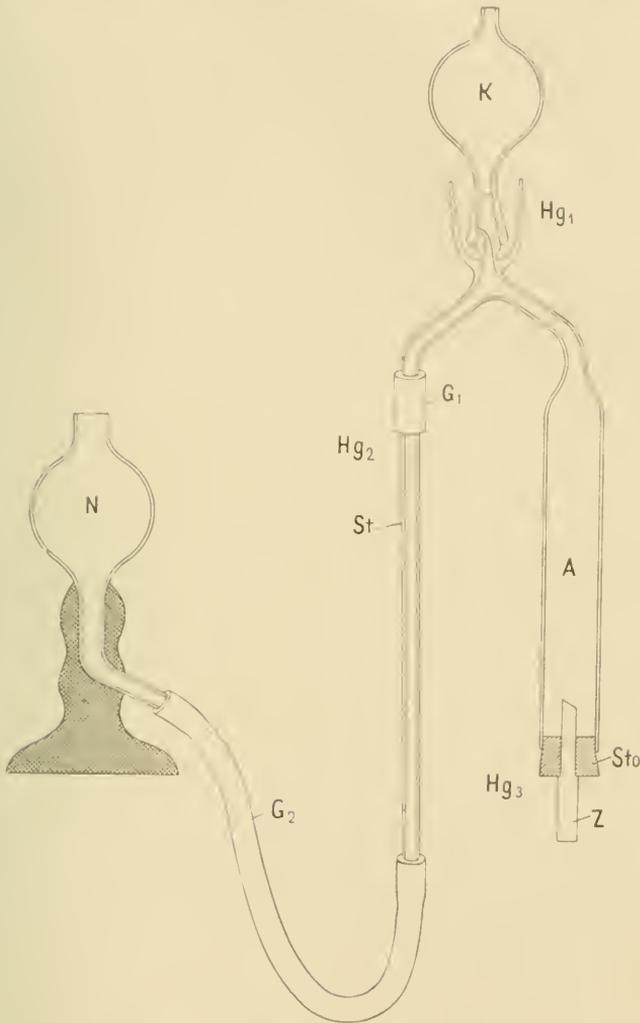


Fig. 6.

Wasser im Apparat mit leuchtender Flamme erwärmt und so bei niedriger Temperatur im Kochen erhalten. Wenn genügende Entlüftung erfolgt ist, wird die Kugel auf dem Schliff gedreht

und so die Verbindung zwischen Kugel und übrigen Apparat aufgehoben. Das Steigrohr endigt unten in einen Druckschlauch (G 2), der am anderen Ende an einem mit Quecksilber gefüllten Niveau-gefäß (N) befestigt ist. Durch Hebung und Senkung des letzteren kann man den Druck, unter dem der Zweig nun Wasser aufnehmen muß, verschieden hoch gestalten. Überall, wo Luft von außen eindringen könnte, also am Hahn zwischen Kugel und Hauptteil, an der Einfügungsstelle der Zweige und am oberen Ende der Steig- röhre sind Quecksilberschlüsse angebracht. Der Apparat be- währte sich nicht ganz. Zunächst bedingte das Fett, mit dem die Kugel auf dem Konus angedichtet war, ein ständiges Anhaften der kleinsten Luftbläschen. Erst nach Tagen war das Wasser genügend luftfrei geworden. Als dann dieser Hahn aus zweierlei Glas hergestellt war, um den Gebrauch von Fett überflüssig zu machen, zeigte sich, daß er nach kräftiger Evakuierung doch fest- saß. Immerhin wurden einige Versuche mit diesem Apparat ausgeführt, z. B. der folgende:

Versuch 31. Ein Zweig von Biota wurde am 1. Juli aus dem Garten geholt und am 2. in den Apparat eingesetzt. Dieser ganze Tag und der folgende Vor- mittag vergingen mit dem Austreiben der Luft durch Erwärmen und Auspumpen, obwohl das Wasser lange gekocht und die Glasteile des Apparates wie auch die Gummiteile so gut wie irgendsmöglich gereinigt worden waren. — Das Kochen des Wassers erfolgte mehrere Stunden lang unter vermindertem Druck. Die Glasteile wurden stundenlang mit Kalilauge, dann mit Kaliumbichromat in konzentrierter Schwefelsäure und endlich mit siedendem Alkohol behandelt. Die Gummiteile wurden lange in Wasser, kürzer in Alkohol gekocht.

2 Uhr 20 wird zum ersten Mal bei 69 cm Hg-zug abgeschlossen. Nach dem Reißen wird ein zweiter und später ein dritter Versuch gemacht, nachdem jedesmal die aufgetretene Luftblase entfernt worden war und zwischen dem 2. und 3. Versuch die Flüssigkeit einige Zeit unter Druck gehalten worden war. Letzteres wird ja z. B. von Ramstedt (1908) bei Kohäsionsversuchen empfohlen, da es entschieden das Zerreißen weniger leicht zustandekommen läßt. Das Ansteigen des Hg in den drei Versuchen war wie folgt:

	I.	II.	III.
	2 <sup>22</sup> 69,0 cm	3 <sup>40</sup> 72,5 cm	6 <sup>13</sup> 69,5 cm
	2 <sup>25</sup> 77,0 „	3 <sup>43</sup> 74,5 „	6 <sup>15</sup> 71,5 „
	2 <sup>45</sup> 80,0 „	4 <sup>05</sup> 91,5 „	6 <sup>20</sup> 75,5 „
	2 <sup>50</sup> 82,9 „	4 <sup>10</sup> <b>94,5</b> „	6 <sup>30</sup> 84,0 „
	2 <sup>55</sup> 85,0 „	4 <sup>15</sup> gerissen	6 <sup>40</sup> <b>90,0</b> „
	3 <sup>00</sup> <b>93,0</b> „		6 <sup>45</sup> gerissen
	3 <sup>15</sup> 70,0 „		

Der Versuch zeigt gegenüber dem Ursprungischen nichts wesentlich Neues. Daß die Steighöhe vielleicht einige Zentimeter höher als dort ist, will ja nicht viel sagen, zumal da noch Korrekturen anzubringen wären (vgl. Ursprung 1913 b S. 403: Kapillardepension des Hg. Übergelagerte Wassersäule). Jedenfalls war ein dauernder negativer Druck nicht zu erzielen, das Reißen trat nach wenigen Minuten ein.

Versuch 32. Derselbe Apparat wie im vorigen Versuch. Nur wird die entindete Basis tief durch den Gummistopfen hindurchgesteckt, so daß sie mehrere cm in das Wasser des Aufnahmegefäßes eintaucht. Der Biotazweig war am 28. Juli aus dem Garten entnommen und nach mehrfachem Auspumpen schließlich noch unter einem Druck von 150 cm Hg (also mit dem Luftdruck zusammen 3 Atm.) mit ausgekochtem Wasser injiziert worden. Um 12 Uhr in den Apparat eingefügt. Erst am 31. Juli ist der Apparat soweit luftfrei, daß beträchtliche Saugung versucht werden kann. 5 Uhr 57 wird der Hahn bei einem Hg-zug von 82,5 cm (Barometerstand 74,95 cm) verschlossen. Das Quecksilber steigt rasch weiter. Nach 2 Minuten ist es bei 83,5, nach 4 Minuten bei 84,5 angelangt. Das weitere Steigen wird nun leider durch den Quecksilberverschluß bei Hg<sub>2</sub> der Fig. 9 verdeckt. Unter diesem liegt auch der Übergang zu dem vertikalen Schenkel des V-rohres, an den das Steigrohr angesetzt ist und der erheblich weiter ist als dieses. Dementsprechend werden die nächsten 8 cm, die eben verdeckt sind, nicht in 16 Minuten zurückgelegt, sondern etwa in 24 Minuten. 6 Uhr 30 ist das Knie der V-röhre erreicht und die Höhe der Hg-säule über dem Boden beträgt schon 95 cm. 6 Uhr 45 ist die Hälfte des Knierohres erfüllt; Höhe 97 cm. 6 Uhr 55 endlich fällt der erste Hg-tropfen in den anderen Schenkel über. Bei einem Zug von 98 cm Hg tritt nun bis etwa 8 Uhr dauernd und regelmäßig etwa alle Minuten ein Quecksilbertropfen über. Das Quecksilber sammelt sich am Grunde des Aufnahmegefäßes und kann wenigstens roh gemessen werden. 8 Uhr 10 aber ist die Flüssigkeitssäule durchrisen, nachdem in ganzen 1,6 cm Hg übergetreten sind.

In diesem Versuch hat also ein Zweig mehr als zwei Stunden lang Wasser unter negativem Druck aufgenommen und in der zweiten Stunde war dieser konstant und betrug 98 cm Hg. Die Herstellung des Apparats war aber noch großen Zufälligkeiten ausgesetzt, so daß es sich nicht empfahl, mit ihm Messung der Wasseraufnahme bei negativem Druck, und bei positivem vergleichend auszuführen.

Versuch 33. Der verwendete Apparat ist ein anderer (Fig. 10, S. 44). Er erinnert mehr an den Ursprung's. Ein Steigrohr St von 6 mm Durchmesser und 85 cm Länge trägt am oberen Ende eine Erweiterung A von 28 mm Durchmesser und 10 cm Länge. Diese Erweiterung dient als Aufnahmegefäß (A). In sie ist durch einen Kautschukstopfen mit dem üblichen Quecksilberverschluß der diesmal aufrechte Biotazweig (Z) eingefügt, außerdem geht aber auch noch durch eine

zweite Bohrung des Stopfens (St) ein Glasrohr mit Kugel (K), die als Reservegefäß für Wasser dient und an der oben gesaugt wird. Auftretende Luft wird durch dieses Gefäß abgesogen; zu dem Zweck geht die Glasröhre nicht ganz durch den Kautschukstopfen durch. Immerhin macht es große Mühe, die Luft auf diese Weise

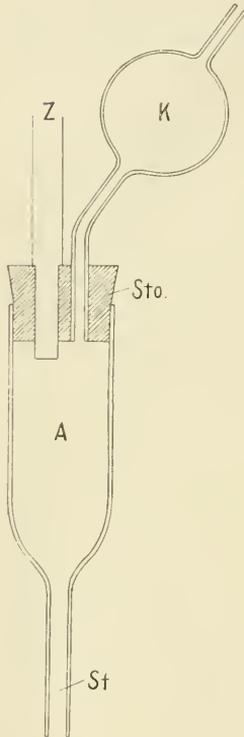


Fig. 10.

- A Aufnahmegefäß.  
 St Steigrohr.  
 Sto Gummistopfen.  
 Z Zweig.  
 K Kugelrohr.

ganz zu entfernen. Am Steigrohr war unten wieder ein Druckschlauch mit Niveaugefäß angebracht. Am 14. Juli wird der Zweig eingefügt, am 15. nachmittags 4 Uhr 20 Minuten kann ein Gummischlauch oberhalb der Reservekugel durch Quetschhahn abgeschlossen werden und der Versuch bei 74,65 cm Barometerstand beginnen. Der Verschluss erfolgte, nachdem das Quecksilber durch Heben des Niveaugefäßes bis in den zylindrischen Teil des Aufnahmegefäßes gedrückt war. In diesem stieg dann das Quecksilber recht regelmäßig. Stand um 4 Uhr 20: 76 cm; 6 Uhr 20 etwa 3 mm, 6 Uhr 7 mm und 10 Uhr 15 11,5 mm höher. Das macht etwa 1,5—2 mm in der Stunde. Nach Auswertung des Lumens wurde festgestellt, daß 1,5 mm etwa 1 ccm entsprechen.

Am nächsten Morgen war die Flüssigkeit gerissen. Nach Entfernung der Luftblase und erneutem Auspumpen wurde abermals abgeschlossen. 1 Uhr stand das Quecksilber 77 cm hoch am Beginn der Erweiterung des Aufnahmegefäßes. 2 h 30 ist es in dem konischen Teil um 1 cm gestiegen, 4 h um weitere 0,9 cm. 5 h 20 um ebensoviel. Jetzt ist es im zylindrischen Teil angekommen und steigt hier bis 6 h 15 um 5, bis 7 h 40 um weitere 6 mm. 8 h 15 gerissen. Die Wasseraufnahme läßt sich nur in der Zeit von 5 h 20 bis 7 h 40 annähernd bestimmen; sie betrug 5 h 20 bis 6 h 15 3,0 ccm und 6 h 15 bis 7 h 40 3,6 ccm; pro h macht das rund 3 ccm.

In den beiden geschilderten Versuchen mit diesem Apparat hat also ein Biotazweig bis zu 4 Stunden bei annähernd gleichbleibendem Zug von bis zu 80 cm Hg Wasser aufnehmen können.

Der Barometerstand war 74,6. Eine Korrektur für Kapillardepression fällt hier weg, und die Wassersäule oberhalb des Hg spielt keine Rolle, da sie nur 8 cm hoch war bis zur Zweigbasis. Ob die Menge des aufgenommenen Wassers die gleiche war, wie wenn der Zweig Atmosphärendruck unterworfen gewesen wäre, das ist leider nicht bestimmt worden.

Es ist aber festgestellt worden, daß der Zweig am Schlusse des Versuches noch dasselbe Gewicht besaß, wie beim Beginn. Es sind also jedenfalls keine nennenswerten Wassermengen durch den großen Zug aus ihm herausgezogen worden.

Versuch 34 mit einem Zweig, der nur ein ganz kleines transpirierendes Zweigchen besaß. Apparat wie in Versuch 123. Nach Abschluß des Apparates am 11. August 2 $\frac{1}{2}$  h bis in die Nacht vom 14. zum 15. August stand das Quecksilber ohne zu reißen. Von seinem ursprünglichen Stand von 80 cm (in der Steigröhre!) fiel es bis zum nächsten Tag auf 77,3 und stieg dann bis 14. August abends 8 h wieder auf 80 cm. In der ganzen Zeit war also stets ein Zug von mehr als Barometerhöhe wirksam. Das Gewicht dieses Zweiges aber nahm bei so langer Saugung beträchtlich ab; es betrug am Anfang des Versuches 47,3, am Schluß 40,4 gr.

Weitere Versuche sind im Gang.

### 3. Zusammenfassung der Tatsachen. — Schlußfolgerungen und neue Versuche.

Die Tatsachen, die sich aus den mitgeteilten Versuchen entnehmen lassen, können kurz zusammengefaßt werden:

Der Stumpf einer Pflanze scheidet stets viel weniger Wasser aus als der ins Wasser gestellte Gipfel aufnimmt und der intakte Gipfel verbrauchte. Die Ursache dieser Veränderung kann nur in der Unterbrechung des Zusammenhangs im Trachealgewebe liegen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß das Fehlen der Saugung zum Nachlassen oder Aufhören der Wasserausscheidung aus der Wurzel führt. Saugt man nun mit der Luftpumpe an einem Stengelstumpf, so tritt bei blutenden Pflanzen eine beträchtliche Vermehrung der Blutungsmenge ein, und nicht blutende zeigen eine schwache Ausscheidung. Bei stärkerer Saugung wird mehr abgegeben als bei schwacher; es besteht aber zwischen Wasserausgabe und Saugung keine einfache Proportionalität. Nirgends konnte aber auch bei maximaler Pumpenwirkung die Wasserausscheidung so gefördert werden, daß dadurch der Transpirationsbedarf gedeckt würde, selbst wenn man für diesen nur mäßige Ansätze macht. — Wird der Topf, in dem der Stumpf wurzelt, ganz unter Wasser gesetzt, oder in eine Wasserstoffatmosphäre gebracht oder wird endlich die Umgebung der Wurzel stark abgekühlt, so nimmt die Ausscheidung des Stumpfes auch bei starker Saugung beträchtlich ab.

Der Gipfel zeigt unmittelbar nach seiner Abtrennung eine starke Vermehrung der Wasseraufnahme selbst dann, wenn die intakte Pflanze unter Bedingungen sehr geringer Transpiration gehalten wurde. Es bestehen also offenbar Spannungen in der intakten Pflanze, die sich nach dem Abschneiden und der Einwirkung des Atmosphärendruckes auf die Schnittfläche ausgleichen. Späterhin nimmt dann der Zweig weniger Wasser auf, und diese Aufnahme vollzieht sich, wenn die Außenverhältnisse konstant sind, annähernd gleichförmig<sup>1</sup>. Die Hauptversuchsobjekte, Zweige von *Biota* und *Chamaecyparis* hielten sich so wochenlang im Dunkelzimmer bei konstanter Temperatur. Solche Zweige konnten dann zu Versuchen über die Bedeutung des Druckes für die Wasseraufnahme benutzt werden. Es zeigte sich, daß Drucke, die zunächst von 76 cm Hg bis abwärts nahezu Null gingen, immer nur anfangs die Wasseraufnahme herabsetzten; nach ein paar Stunden ging diese wieder mit der gleichen Geschwindigkeit vor sich wie bei Atmosphärendruck. Und genau entsprechend wirkt Druckvermehrung um 1 bis 2 Atmosphären; es findet nur anfangs eine vermehrte Wasseraufnahme statt. Weitere Versuche sollten dann die Wasseraufnahme bei Drucken kleiner als Null, also wirklich negativen Drucken studieren. Wegen der Unvollkommenheit der Apparate gelangen sie nicht so wie es wünschenswert gewesen wäre. Immerhin konnte in einigen Fällen eine anscheinend nicht wesentlich verminderte Wasseraufnahme auch bei wirklich negativen Drucken von 15 bis 25 cm beobachtet werden.

Die Versuche, die soeben kurz zusammengefaßt sind, können also nicht den Anspruch erheben, prinzipiell Neues gebracht zu haben. Wenn sie etwas von früheren Versuchen auf diesem Gebiete abweichen, so liegt das in dem steten Bestreben, soweit möglich quantitativ zu arbeiten. Es sollte nie einfach festgestellt werden, daß Wasser, sondern wieviel Wasser unter bestimmten Umständen in der Pflanze emporsteigt. Nur wenn der normale Transpirationsbedarf durch einen wasserhebenden Prozeß gedeckt werden kann, darf dieser bei einer ernsthaften Theorie der Wasserhebung in Betracht gezogen werden. An-

<sup>1</sup>) An die Nachwirkung der Periodizität der Transpiration und an die Bedeutung der Erneuerung der Schnittfläche sei nur kurz erinnert.

dererseits ist aber das quantitative Ausreichen noch lange kein sicheres Anzeichen dafür, daß der beobachtete Vorgang nun auch in der lebenden Pflanze das Wassersteigen bedingt. So konnte gezeigt werden, daß im abgeschnittenen Zweig das große Hemmnis, das die Wurzel einem Filtrationsstrom entgegengesetzt, ganz wegfällt. Solche Zweige nehmen also Wasser viel leichter und vielleicht deshalb auch zunächst in größerer Menge auf, als die bewurzelte Pflanze. Wer vermöchte da zu wissen, ob in ihnen das Steigen nach derselben Mechanik erfolgt wie in der ganzen Pflanze? — Es ist ferner bekannt, daß der abgeschnittene Zweig, wenn er statt direkt aus einer Wasserfläche zu schöpfen auf ein längeres Glasrohr aufgesetzt wird, das Wasser mit Leichtigkeit durch dieses Rohr in die Höhe saugt. Daraus den Schluß zu ziehen, daß auch in der intakten Pflanze zum mindesten auf die Länge eines solchen Rohres der Strom rein physikalisch, d. h. ohne Mitwirkung des Parenchyms von statten gehe, ist gewiß verfehlt.

Mehrere der Versuche machen es nun wahrscheinlich, daß in den Gefäßbahnen der lebenden intakten Pflanze eine ansehnliche Zugspannung herrscht. Manche geben aber keine Vorstellung, wie groß diese Spannung ist, lassen also die Möglichkeit zu, daß es sich um weiter nichts als den seit Höhnel bekannten Unterdruck in der Gefäßluft handelt, so die (S. 32) geschilderten Versuche mit *Chamaecyparis*. Dagegen weisen die Saugversuche an den Wurzelstumpfen entschieden auf die Existenz negativer Drucke in der intakten Pflanze, ohne daß man wie ausgeführt wurde deren Größe zuverlässig bestimmen könnte. Sie fänden zweifellos ihre einfachste Erklärung durch die Kohäsionstheorie. Und auf der anderen Seite zeigen die im letzten Abschnitt geschilderten Kohäsionsversuche, daß man im abgeschnittenen Zweig künstlich einen Kohäsionszug herstellen kann und dieser in keiner Weise die Wasseraufnahme verhindert, ja vielleicht sie nicht einmal herabsetzt. — Nach der Kohäsionstheorie werden hohe negative Zugspannungen nur in hohen Bäumen vorausgesetzt, wo sie das Steigen des Wassers auf große Höhen bedingen sollen. Unsere Versuche mit *Sanchezia* und *Cobaea* zeigen, daß schon bei krautigen Pflanzen von Dezimeter oder Meterhöhe beträchtliche negative Drucke

nötig wären, wenn wirklich nur durch die basal weiter gegebene osmotische Saugung der transpirierenden Blätter die erforderliche Wassermenge durch die Wurzel hindurch filtrieren soll. Und wenn wir gar die *Chamaecyparisp*bäumchen betrachten, die nicht höher als 1—2 m waren, so gaben deren Wurzelsysteme bei der Saugung der Luftpumpe nur einen ganz geringen Bruchteil ihres normalen Transpirationsbedarfes ab, es müßte hier also lediglich zur Überwindung des Widerstandes der Wurzel ein derartig hoher negativer Druck herrschen, wie er für das Wassersteigen bisher kaum von irgendeinem Autor verlangt worden ist.

Zwei Fragen schließen sich nun an diese Versuche an. Die eine lautet: »Beweisen sie etwas für oder gegen die Kohäsionstheorie?« Die andere: »Sind hohe negative Drucke in der intakten Pflanze überhaupt auf die Dauer möglich?«

Ursprung (1913 b) hat seinen Kohäsionsversuch unnatürlich genannt, weil er nur dann gelingt, wenn die unteren Teile des Zweiges durch Injektion mit ausgekochtem Wasser luftfrei gemacht worden sind. Nach der Auffassung Ursprungs werden durch diese Injektion erst die zusammenhängenden luftfreien Wassersäulen erzeugt, die zum Kohäsionssteigen nötig sind. Diese Ansicht läßt sich z. Z. gewiß nicht widerlegen, es steht ihr aber nicht ohne Berechtigung auch eine andere Möglichkeit gegenüber, nämlich die, daß die Injektion nur deshalb nötig sei, weil im intakten Zweig neben kohärenten Wasserfäden auch solche vorhanden waren, die durch Luftblasen unterbrochen sind. Wenn nun im nicht zerschnittenen Zweig diese luftführenden Bahnen aus der Wasserleitung ausgeschaltet sind, dann könnte sich, wie das Dixon und Renner ausführen, die Saugung in den zusammenhängenden Wasserfäden auf dem Wege der Kohäsion fortpflanzen. Wenn es also gelänge nach dem Zerschneiden der Pflanze die allein der Leitung dienenden Elemente wieder richtig miteinander zu vereinen, dann wäre die von Ursprung beanstandete künstliche Injektion vielleicht nicht nötig. Leider ist ein solcher Versuch wohl gänzlich unausführbar; denn da wo die Größe der Gefäße vielleicht das gestatten könnte, da werden die Gefäße nicht die einzigen Leitbahnen sein. Auch führen zweifellos gerade die großen Gefäße

der Lianen, an die hier gedacht wird, in der Natur viel Luft (Vgl. Strasburger 1891 S. 824) ohne daß wir freilich wüßten, ob das für alle zutrifft. Es ist also sehr wohl möglich, daß sie überhaupt nur als Wasserspeicher fungieren.

Eine Entscheidung zwischen den beiden Möglichkeiten der Deutung der Kohäsionsversuche scheint mir z. Z. demnach nicht vorzuliegen.

Wir wenden uns zur zweiten Frage: sind in der Pflanze dauernde negative Spannungen möglich? Die besten Kohäsionsversuche erstrecken sich ja nur auf Stunden oder Tage und zweifellos wird ihre Dauer noch mehr verkürzt werden, wenn man nicht nur grade eben den Druck Null überschreitet, sondern negative Drucke von einer, zwei oder mehr Atmosphären zu verwenden sucht. Aber wenn auch solche Versuche gelängen, ließen sich doch keine sicheren Schlüsse aus ihnen ziehen, weil man so wenig wie bei den ausgeführten wüßte, ob das Reißen der Flüssigkeit deshalb eintritt, weil die künstlich hergestellten Bedingungen im Versuch gestört sind, oder weil die schon vorher vorhandenen kontinuierlichen Wassersäulen zerrissen sind.

Ein Bedenken, das von jeher gegen die Kohäsionstheorie vorgebracht wurde, weist auf den Luftgehalt der Leitungsbahnen hin. In den Versuchen mit Glasapparaten hat man die größte Mühe, die letzten Spuren von gelöster Luft zu entfernen. Wie soll das in der Pflanze geschehen? Das Wasser im Boden kommt luftbeladen in die Pflanze. Nun kann man sich wohl vorstellen, daß die lebenden Elemente, durch die es passiert, einiges davon konsumieren, man kann nach den Erfahrungen von Claussen (1901) ferner annehmen, daß auch die Gefäßwände ein großes Absorptionsvermögen für Luft besitzen. Aber wie auf diese Weise dauernd luftfreies Wasser hergestellt werden könnte, bei dauerndem Zustrom von lufthaltigem, das ist nicht verständlich. Auch weiß man, daß der Blutungssaft Luft enthält; über seine Brauchbarkeit für Kohäsionsversuche in Glasröhren sind freilich Ursprung (1913 a) und Dixon (1914) zu ganz verschiedenen Resultaten gekommen. Aber selbst wenn man sich alle wasserleitenden Elemente für einen Moment einmal völlig luftfrei vorstellt, muß nicht die Luft der umgebenden Zellen, indirekt also die atmosphärische Luft durch

Diffusion ihren Weg ins Innere der Tachelemente finden und um so schneller je größer der Unterdruck in diesen ist?

Seit Höhnel (1879) ist ja bekannt, daß die Gefäßwand im feuchten Zustand nicht undurchlässig für Luft ist. Und wenn der Druckunterschied zwischen außen und innen nahezu eine Atmosphäre beträgt, so wird diese Diffusion recht stürmisch.

Höhnel operierte mit Zweigstücken, deren eines Ende fest verschlossen war, und ließ am anderen Ende die Luftpumpe saugen. Er beobachtete einen kontinuierlichen Blasenstrom aus den Gefäßen des offenen Endes. In etwas anderer Weise bin ich zum gleichen Resultat gekommen. Abgeschnittene, mit Blättern und dem natürlichen Gipfel versehene Zweige wurden mit der Schnittfläche nach oben in Wasser gestellt. In einiger Entfernung von der Schnittfläche wurden im Abstand von 12 bis 15 cm je ein durchbohrter, gut an den Zweig passender zylindrischer Kautschukstopfen dem Zweig aufgesetzt. Dann wurden zwei genau aufeinander passende aus Buchenholz gefertigte und mit halbzyklindrischer Längsriebe versehene Schienen, die mit Paraffin getränkt waren,

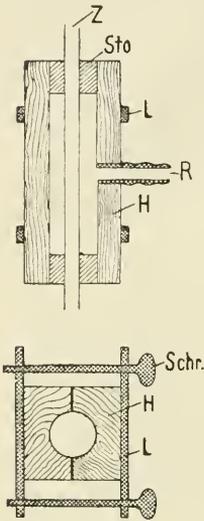


Fig. 11.

Oben Längsschnitt,  
Unten Querschnitt  
des im Texte be-  
schriebenen Preß-  
apparates.

Z	Zweig.
Sto	Stopfen.
L	Leiste aus Messing.
R	Rohr für die Preßluft.
H	Holzschiene.
Schr	Schrauben.



Fig. 12.

an die Stopfen und durch vier Schrauben fest aneinander gepreßt, nachdem ihre Berührungfläche zuvor mit Lanolin überzogen war (Fig. 11). So entstand ein für zwei Atmosphären Überdruck ziemlich dichter, zylindrischer, abgegrenzter Raum um den Zweig. Die eine Schiene hatte ein metallisches Zufuhrrohr (R), an das die Druckpumpe angesetzt werden konnte. Die Luft trat

gleichzeitig in eine kleine Druckflasche (Fig. 12) ein, die zum größten Teil mit Quecksilber gefüllt war. Unter dem Druck der Pumpe stieg dann das Quecksilber in enger Kapillare bis zu einem Niveau von 150 cm, wo die Kapillare sich zu einer Kugel von 3 cm Durchmesser erweiterte. Alle paar Stunden wurde Luft nachgepreßt, sodaß immer Quecksilber in der Kugel übrig blieb. So konnte der Druck stundenlang auf einige Zentimeter genau erhalten werden, obwohl durch den Zweig, wie durch kleine Undichtigkeiten des Apparats ein ständiger kleiner Luftverlust eintrat. Um das Eindringen der komprimierten Luft in das Gefäßsystem zu erleichtern, wurde eine ev. Korksicht oder auch Teile der Rinde entfernt, nie aber der Holzkörper selber frei gelegt oder gar verletzt.

Wie zu erwarten trat bei Versuchen mit Ahorn, Robinia, Cobaea und Eiche sehr bald nach Einsetzen des Druckes Luft aus den Gefäßen der Schnittfläche aus, nicht selten ziemlich stürmisch. Biotazweige dagegen gaben, wie ebenfalls zu erwarten, selbst nach tagelangem Lufteinpressen nichts ab. Am eingehendsten wurde *Ficus Carica* studiert. Einige von diesen Versuchen seien kurz mitgeteilt.

Versuch 35. Ein Zweig, im Freien unter Wasser abgeschnitten, nimmt im Laboratorium am Nachmittag pro  $\frac{1}{2}$  h auf: 4,2, 4,3, 4,0, 2,9; Nachts 1,7 g. Die Wasseraufnahme am nächsten Morgen betrug ebenfalls pro  $\frac{1}{2}$  h berechnet: 2,5, 2,5, 2,7. Nach Einleitung einer Pressung 9 h<sup>30</sup> mit 150 cm Hg traten rasch Luftblasen aus der Schnittfläche aus und die Wasseraufnahme pro  $\frac{1}{2}$  h betrug: 1,6, 1,0, 0,4, 0,3, 0,2, 0,1. Schon um 10 Uhr machte sich Welken bemerkbar und auch nach Aufhören der Preßung konnte sich der Zweig nicht mehr erholen, er verdorrte. Ein Kontrollzweig zeigte, daß am zweiten Tag die Wasseraufnahme nicht die Werte des ersten erreicht, daß aber der rapide Abfall im Versuch nur durch die eingepreßte Luft bedingt sein kann. Es müssen also hier so ziemlich alle Leitungsbahnen mit Luft erfüllt und für Wasser unwegsam geworden sein.

Versuch 36. An der bewurzelten Pflanze in der gleichen Weise die Gefäße mit Luft anzufüllen ist bisher noch nicht gelungen. Zur Zeit als ein solcher Versuch angestellt wurde, trat Regenwetter ein, und nur bei starker Transpiration könnte eintretende Preßluft Aussicht haben die Gefäße zu blockieren.

Versuch 37. Bei *Ficus* ist durchaus keine so starke Quecksilberpreßung nötig wie sie bisher angewandt wurde. An abgeschnittenem Zweig wurde die unter verschiedenen Drucken aus der Schnittfläche pro h entweichende Luft aufgefangen und gemessen. Es ergaben sich folgende Mengen:

bei 56 cm Hg in 1 h :	0,58 ccm
„ 100 „ „ „ 1 h :	1,57 „
„ 30 „ „ „ 1 h :	0,52 „
„ 30 „ „ „ 1 h :	0,38 „

Wenn diese nicht genau dem Druck proportional sind, so dürfte das verschiedene Ursachen haben. Vor allem wohl die eine, daß bei hohem Druck auch noch aus Gefäßen, die eine Querwand haben, Luft austreten kann, während bei niedrigem Druck diese ausgeschaltet sein dürften. Auch müßten die einzelnen Drucke, wenn man genaue Werte haben wollte längere Zeit konstant bleiben, damit die Nachwirkungen des vorhergehenden Druckes ausgeklungen sind. Da das nicht der Fall war, erklärt es sich, das die beiden letzten, bei gleichem Druck ausgeführten Versuche zu ungleichen Werten geführt haben. Für die hier verfolgten Zwecke genügen aber die Versuche vollkommen.

Die Versuche zeigen, daß auch bei Druckdifferenzen von weit unter einer Atmosphäre die Gefäßwand leicht für Luft permeabel ist.

Allein das Kohäsionsproblem hat in neuester Zeit durch Renner (1915) und namentlich durch dessen Schüler Holle (1915) eine interessante Wendung genommen. Es wird angenommen, daß zweierlei Elemente im Holzkörper vorkommen. Solche mit einer Zellwand, die leicht der Luft den Durchtritt gestattet, bei denen demnach eine Kohäsion geradezu vermieden wird, und andere, bei denen auch bei stärkstem Zug kein Reißen des Inhaltes eintreten soll<sup>1</sup>. Erstere sollen der Speicherung, letztere allein der Leitung dienen. Diese Hypothese hat viel Ansprechendes und sie findet insofern Unterstützung durch Tatsachen, als Holle zeigen kann, daß die Zugfestigkeit des Zellinhaltes bei verschiedenen Elementen der Pflanze ganz verschieden hoch ist, und daß diese Verschiedenheit nicht etwa durch ungleichen Inhalt, sondern einzig und allein durch die Beschaffenheit der Zellhaut bedingt ist. Auch kann man ja bei dem verbreitetsten Typus der Holzstruktur sofort zwei, auch äußerlich verschiedene Elemente nennen, denen man diese verschiedenen Eigenschaften und Leistungen hypothetisch zuschreiben kann. Die Gefäße sollen die Speicher, die Tracheiden die Leiter sein. Natürlich steht der experimentelle Nachweis, daß dem wirklich so ist, noch gänzlich aus; und ihn wird man verlangen müssen. Aber auch so fehlt es nicht an schweren Bedenken gegen diese Auffassung. Schon bei den Coniferen wird die Annahme, daß die äußerlich alle gleich erscheinenden Tracheiden zwei in Bezug auf ihre Wandbeschaffenheit ganz

<sup>1</sup>) Schon 1911, S. 196 weist Renner auf nebeneinanderliegende wassergesättigte und ungesättigte Bahnen hin.

verschiedenen Typen angehören, nicht so recht wahrscheinlich sein. Immerhin könnte man sich mit dieser Schwierigkeit noch abfinden. Was aber der Rennerschen Hypothese meines Erachtens sehr große Schwierigkeiten macht, das ist das Verhalten derjenigen Dikotylen, bei denen Gefäße allein die Leitung besorgen. Zu ihnen gehört, wie Strasburger 1891 gezeigt hat *Ficus*. Auch bei unserer *Ficus Carica* läßt sich das bei Strasburger ausgeführte Experiment machen, daß ein Zweig an der Pflanze im Abstand von einigen cm von zwei Seiten bis über das Mark geführte Quereinschnitte erhält und dann verdorrt. Wären andere Elemente außer den Gefäßen vorhanden, die der Leitung dienen könnten, so würden solche Einschnitte den Wasserstrom im äußersten Fall etwas einschränken aber nicht aufheben. Hier aber heben sie ihn wirklich auf.

Versuch 38. Ein abgeschnittener Zweig im Wasser stehend nahm im Kalt- haus zunächst folgende Mengen pro h auf: 2,5, 2,2, 2,5, 2,4, 2,4 ccm. Nach Anbringung der Einschnitte im Abstand von 3 cm betrug die Aufnahme pro h 0,4, 0,3. — Jetzt werden die Einschnitte noch etwas vertieft, sodaß vielleicht  $\frac{1}{3}$  des Stammquerschnittes an jedem Einschnitt intakt blieb. Darauf war die Wasseraufnahme der rasch welkenden Zweige so gut wie aufgehoben. Sie betrug in den nächsten 18 Stunden nur 0,03 ccm pro h.

Ist damit erwiesen, daß die Gefäße und daß nur die Gefäße die Leitung besorgen, so könnte, wie bei den Coniferen in den Tracheiden, so hier in den Gefäßen noch immer eine Differenzierung im physiologischen Verhalten der Zellwand gegeben sein. Daß aber alle Gefäßwände bei passendem Überdruck leicht Luft eindringen lassen und daß aus diesem Grund Kohäsions- säulen von Wasser ausgeschlossen sind, das zeigt folgender Versuch.

Versuch 39. Eine bestimmte Stelle eines Zweigquerschnittes wurde mit Binokular (Objektiv a 2; Okular f. = 15) beobachtet, während eine seitliche Lufteinpressung mit Apparat fig. 11 in den Stamm unter 150 cm Hg erfolgte. Wenn man den Querschnitt zuvor mit etwas Safranin anfärbt und nur gerade eben feucht hält, ohne eine tiefere Wasserschicht darauf zu belassen, dann sieht man nicht nur die einzelnen Elemente jedes aufs deutlichste, sondern man kann auch jedes einzelne Gefäß untersuchen und konstatieren ob es Luft durchläßt oder nicht. Und da zeigt sich, daß wenn man zunächst den Zweig von unten her stundenlang mit abgestandenem Wasser unter Druck injiziert, bis längst keine sichtbaren Luftblasen aus dem Querschnitt austreten und dann erst die seitliche Lufteinpressung vornimmt, daß so gut wie jedes Gefäß in kürzester Zeit Luft austreten läßt. In einem bestimmten Fall wurden 69 Gefäße beobachtet und in einer Skizze des Gesichtsfeldes festgehalten. Nur 2 von ihnen gaben keine Luft ab.

Der Versuch zeigt, daß alle Gefäße von *Ficus Carica* in Bezug auf Luftdurchlässigkeit ganz gleich sind. So bleibt wohl den Vertretern der Kohäsionstheorie nichts anderes übrig als anzunehmen, daß entweder in den Pflanzen, die nur Gefäße führen, keine Kohäsionszüge auftreten, oder daß rein zufällig in einzelnen Gefäßen ein Zerreißen der Säule eintritt, während andere kohärent bleiben, oder aber, daß im nicht einseitig geöffneten Gefäß ganz andere Bedingungen gegeben seien, als im offenen.

Auch heute noch scheint mir die Darlegung Renners zwingend, daß die Saugkraft seiner eingekerbten, gequetschten etc. Zweige auf hohe negative Drucke vermehrt wird. Wir wissen aber nicht, ob dauernd solche negative Drucke möglich sind, oder nur solange, bis die Luft Zeit gefunden hat einzudringen. [Die tatsächlich von Renner beobachteten Verminderungen der Wasseraufnahme bei längerer Dauer der Versuche (z. B. 1911, S. 209 und 211, Vers. 390, 131, 227) erlauben keine Schlüsse]. In meiner letzten zusammenfassenden Darstellung (Vorlesungen, 3. Aufl., S. 95) habe ich aber übersehen, daß in den Versuchen Renners (1912, S. 577) der Nachweis steckt, daß auch in intakten Pflanzen negative Spannungen auftreten können; sonst würden die betreffenden Zweige bei Wasseraufnahme durch den unverletzten Gipfel nicht den »Rückstoß« geben, den Renner beim Abschneiden konstatierte. Diese Tatsache ist zweifellos sehr wichtig für das Wasserleitungsproblem, nicht minder bedeutungsvoll ist auch der Nachweis Renners (1915) und Holles (1915) daß Zellen existieren, die lange einen hohen Kohäsionszug aushalten und doch nicht ganz impermeabel für Luft sind.

Trotzdem kann ich mich der Ansicht Renners, daß die Kohäsionstheorie im Kern völlig feststehe und nur noch nötig habe anatomisch nachzuweisen, wo die zusammenhängenden Wasserfäden seien, nicht anschließen. Ich glaube vielmehr, daß noch weitere experimentelle Untersuchungen die Aufklärung bringen müssen, ob diese Theorie richtig ist oder nicht.

---

## Literatur.

- Baranetzki, 1873. *Abh. naturf. Ges. Halle.* **13.**  
Boehm, 1893. *Ber. d. bot. Ges.* **11**, 203.  
Chamberlain, 1897. *Recherches sur la sève ascendante.* Neufchatel.  
Claussen, 1901. *Flora.* **88.**  
Deveaux, 1902. *C. R. acad. d. Paris.* **134**, 1366.  
Dixon, 1914. *Sc. Proc. Dubl. Soc.* **14**, 229.  
Höhnhel, 1876. *Über den negativen Druck der Gefäßluft.* Diss. Straßburg.  
—, 1879. *Jahrb. wiss. Bot.* **12**, 47.  
Holle, 1915. *Flora.* **108**, 73.  
Janse, 1887. *Jahrb. wiss. Bot.* **18**, 57.  
Pfeffer, 1897. *Pflanzenphysiologie.* 2. Aufl. I.  
Ramstedt, 1908. *Arkiv f. Matem. Astr. och Fysik.* **4**, N. 16.  
Renner, 1911. *Flora.* **103**, 171.  
— 1912a. *Ber. bot. Ges.* **30**, 57b.  
— 1912b. *Ber. bot. Ges.* **30**, 642.  
— 1915. *Jahrb. wiss. Bot.* **56**, 617.  
Rysselberghe, 1901. *Rec. Institut bot. Errera.* **5**, 209.  
Scheit, 1886. *Jen. Ztschr. f. Naturw.* **19** (N. F. **12.**)  
Strasburger, 1891. *Über den Bau u. die Verrichtungen der Leitungsbahnen.* Jena.  
Ursprung, 1913a. *Ber. bot. Ges.* **31**, 388.  
—, 1913b. *Ber. bot. Ges.* **31**, 401.  
Vesque, 1884. *Ann. sc. nat.* IV. **19.**  
de Vries, 1873. *Arb. bot. Instituts Würzburg.* **1**, 289. (Weitere ähnliche Vers.  
Sachs Lehrbuch d. Bot. 4. Aufl. S. 661.)  
Wieler, 1893. *Cohns Beitr. z. Biologie.* **6**, 1.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Jost Ludwig

Artikel/Article: [Versuche über die Wasserleitung in der Pflanze. 1-55](#)