Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 94 (1911)

Artikel: Der heutige Stand des Saftsteigungsproblems

Autor: Ursprung, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90190

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Der heutige Stand des Saftsteigungsproblems

von

Dr. A. Ursprung

Professor an der Universität Freiburg (Schweiz)

Die tägliche Erfahrung lehrt uns, dass die Blätter der Pflanzen welken und zuletzt verdorren, wenn den Wurzeln nicht genügend Wasser zugeführt wird. Die Abgabe des Wassers geschieht durch Verdunstung, Transpiration, und zwar in ganz bedeutenden Quantitäten; hat man doch berechnet, dass eine einzige Birke an einem heissen Sommertag mehrere hundert Liter transpiriert, und dass ein Hektar Buchenwald täglich im Durchschnitt 30,000 Liter Wasser verdunstet. Die grüne Laubkrone gleicht also einem mächtigen Gradierwerk, das ununterbrochen bedeutende Wasserquantitäten abgibt; diese müssen natürlich durch Vermittlung des Wurzel aus dem Boden ersetzt werden, wenn der Baum nicht vertrocknen soll.

Die geringen Wassermengen, die jedes einzelne Wurzelhärchen aus dem Boden saugt, wandern durch die Rinde in das Innere der Wurzel und gelangen dann in die Leitbündel, um sich hier zu vereinigen. Von den letzten und dünnsten Wurzelfasern eilen sie in immer dickere und ältere Glieder und fliessen der Hauptwurzel zu um weiter im Stamme hinauf zu wandern bis in die Krone des Baumes, wo das Wasser sich dann wieder verteilt in die Aeste, die Zweige und die letzten Triebe bis hinaus in die Blätter. Hier dringt es vom Hauptnerv in die Seitennerven, verliert sich in immer feinere Aederchen, bis es endlich durch die tausend und abertausend Spaltöffnungen wieder ins Freie tritt. Nun steigt es in unsichtbarer Form zum Himmel hinauf, verdichtet sich zur Wolke und gelangt als befruchtender Regen wieder zur Erde zurück, wo es abermals von den Wurzeln aufgenommen wird um seinen Kreislauf von Neuem zu beginnen. Es ist ein grossartiges Schauspiel, das sich unvermerkt in unsern Bäumen vollzieht, eine Wasserkunst

gewaltiger und zierlicher zugleich als je Menschenhände sie errichtet. Denken wir uns die pflanzliche Hülle enfernt, dann steht ein mächtiger Springbrunnen vor uns, der über 100 m Höhe erreichen kann, der in kräftigem Mittelstrahle gen Himmel strebt, um oben in immer feinere und dünnere Wasserfäden sich aufzulösen, die zu einer majestätischen Kuppel geordnet sind, welche einen Sprühregen von unendlicher Feinheit zu den Wolken sendet; und wie die Wassersäule in schwindelnder Höhe in kunstvollster Weise sich auflöst, so hat sie sich tief im Erdenschosse aus unsichtbaren Anfängen aufgebaut. — Man wird es begreiflich finden, dass schon frühe die Pflanzenphysiologen dem Studium des Saftsteigens sich hingaben und die Kräfte zu ermitteln suchten, mit denen die Natur spielend leicht gewaltige Wassermassen in die Spitzen der höchsten Bäume hebt.

Es ist hier nicht der Ort, auf die geschichtliche Entwicklung einzugehen. Es sei nur erwähnt, dass schon die Begründer der Pflanzenanatomie mit dem Saftsteigen sich beschäftigten und dass dann ganz besonders der erste Pflanzenphysiologe, der geniale englische Pfarrer *Hales* diesem Studium sich hingab und durch sinnreiche Experimente eine Basis legte auf der die weitere Forschung aufbauen konnte.

Bei der Erforschung der Wasserbewegung handelt es sich darum:

1. Die Zellen ausfindig zu machen, die an der Wasserleitung beteiligt sind; und

2. Die Kräfte zu ermitteln, die das Wasser 100 m und darüber emporheben bis in die Spitzen der höchsten Bäume.

1. *Die an der Leitung beteiligten Zellen.*

Zur Lösung dieser Frage führten schon *Malpighi* und *Hales* Ringelungsversuche aus. Sie entfernten an einem Ast ein ringförmiges Rindenstück oder bohrten an einem andern Ast auf eine gleich lange Strecke das Holz aus. Es zeigte sich, dass nach der Holzringelung die Blätter welkten, nach der Rindenringelung aber turgeszent blieben. Derartige Versuche wurden

später vielfach wiederholt. Die Rindenringelungen erfolgten in der Weise, dass man ein zylindrisches Rindenstück wegoperierte. Auf die Länge dieses Stückes wurde kein grosses Gewicht gelegt; sie betrug bald 1 cm, bald 1 dm und stieg bis zu 1 m und wohl auch noch darüber, ist aber häufig nicht angegeben. Das Resultat war, dass bei fast allen untersuchten Pflanzen der Wassertransport durch die jeweilige Rindenringelung nicht gestört wurde. Man pflegt hieraus den Schluss zu ziehen, dass die Rinde am Saftsteigen nicht beteiligt sei. Es lässt sich aber unschwer einsehen, dass dieser Schluss nicht ganz berechtigt ist. Als Versuchspflanzen kamen z. T. hohe Bäume zur Anwendung, so dass die Länge der Ringelungszone im Vergleich zur Länge des Organs sehr gering war. Die Ringelung erfolgte ferner meist in der Nähe des Bodens, also an der Stelle, wo der Stamm die grösste Dicke hat und wo daher durch die Ringelung die Querschnittsfläche die relativ geringste Reduktion erfährt. Die Experimente zeigen nur, dass die Entfernung der betreffenden Rindenzone für die Wasserzufuhr nicht in Betracht kommt, nicht aber, dass die Rinde als solche für das Saftsteigen ohne Bedeutung ist. Durch die Entfernung kleinerer Rinden- und Holzpartien könnte man ja zuletzt überhaupt alles nur wünschbare «beweisen». Es lassen sich von der Wurzelspitze bis hinauf zur Stammspitze in allen Geweben kleine Stücke wegoperieren, ohne dass eine Schädigung eintritt, und so liesse sich denn «beweisen», dass für den Baum sowohl die Wurzeln, wie auch der Stamm, die Aeste und die Blätter vollständig überflüssig und entbehrlich sind.

Man muss also die Rindenringelung nicht nur einen cm oder einen dm weit ausführen, sondern man muss die Rinde vollständig entfernen, wenn man sich über ihre Beteiligung am Saftsteigen ein Urteil bilden will. Aber auch dann lässt sich höchstens nachweisen, dass die Rinde zur Wasserleitung entbehrlich ist, nicht aber dass sie unter gewöhnlichen Umständen am Saftsteigen überhaupt nicht teilnimmt.

Derartige Versuche haben nun gezeigt, dass die Rinde bei allen untersuchten Pflanzen vorhanden sein muss, um auf die Dauer einen ausreichenden Wassertransport zu ermöglichen.

Die Entfernung der Rinde wirkt allerdings nicht überall gleich nachteilig und es ist wahrscheinlich, dass ihre Bedeutung für das Saftsteigen vornehmlich in einer auf die peripheren Holzpartien ausgeübten Schutzwirkung beruht.

Es kommt also, wie übrigens schon aus den Experimenten von *Hales* hervorgeht, dem *Holzkörper* ganz oder hauptsächlich die Aufgabe zu, als Leitbahn für den aufsteigenden Wasserstrom zu dienen. Denn dass das *Mark* in der Regel keine bedeutende Rolle spielt, ist leicht einzusehen und durch ausbohren dieses Gewebes auch experimentell zu beweisen.

Das Holz stellt in alten Stämmen oft einen sehr massigen Zylinder dar und es ergibt sich daher die neue Frage, ob alle Teile des Querschnittes gleich gut leiten, oder ob die Leitung auf gewisse Partien ganz oder vornehmlich lokalisiert ist. Bei Kernbäumen genügt, wie längst bekannt, ein mässig tiefer, ringförmiger Sägeschnitt um die höher gelegenen Teile zum Abdorren zu bringen, während bei Splintbäumen die gleiche Operation nichts schadet. Man hat hieraus vielfach den Schluss gezogen, dass bei Splintbäumen die ältern Jahresringe genügend Wasser leiten können; doch ist dieser Schluss offenbar verfehlt. Denn wenn das ältere Holz 1 mm weit ausreichende Wassermengen zu befördern vermag, so ist damit nicht gesagt, dass es dies auch 10 oder 50 m weit tun kann.

Wenn auch die bisherigen Versuche noch manches zu wünschen übrig lassen, so lässt sich aus den vorliegenden Daten immerhin entnehmen, dass den jüngern Holzschichten bei manchen Pflanzen die Hauptrolle zufällt.

Wenn man auf fast die ganze Länge des Astes einen Sektor von der Hälfte oder drei Vierteln des Querschnittes entfernt, so bleiben die Blätter turgeszent. Es ist damit bewiesen, dass ein kleiner Bruchteil des Astquerschnittes genügt um eine ausreichende Wasserversorgung der Blätter zu ermöglichen, sobald der übrigbleibende Astteil unversehrt gelassen wird.

Es bleibt ferner zu untersuchen ob in einem Jahresring Früh- und Spätholz in verschiedener Weise leiten, und endlich ist zu ermitteln wie die einzelnen, das Holz aufbauenden Zellformen: Gefässe, Tracheiden, Libriform, Parenchym, an der Leitung

sich beteiligen. Zur Beantwortung derartiger Fragen liess schon *Magnol* 1709 farbige Lösungen in den Pflanzen aufsteigen und diese Versuche wurden bis in die neuere Zeit vielfach wiederholt. Der Erfolg entsprach der aufgewendeten Mühe allerdings nicht, da die Resultate dieser Farbstoffexperimente nur mit Vorsicht verwertet werden dürfen. Zu welch verkehrten Schlüssen diese Methode führen kann, zeigen die folgenden Parallelversuche:

1. Man stelle eine *abgeschnittene* Pflanze in Farblösung: diese steigt in den Gefässen und Tracheiden.

2. Man stelle ein *bewurzeltes* Exemplar der gleichen Pflanze in dieselbe Farblösung: der Farbstoff wird, so lange die Wurzel lebend ist, nicht in nennenswerter Menge aufgenommen.

Aus Versuch 1 zieht man oft den Schluss, dass nur Gefässe und Tracheiden leiten. Aus Versuch 2 müsste man mit derselben Logik folgern, dass die Wurzel überhaupt keine bemerkenswerten Wassermengen aufnimmt.

Nehmen wir nun einmal an, wir hätten einen Farbstoff gefunden, der von der lebenden Wurzel leicht in grossen Mengen durchgelassen wird. Aus der Färbung der Zellen dürfen wir dann wohl schliessen, dass der Farbstoff sie passierte, aus der Nichtfärbung dürfen wir aber nicht das Gegenteil folgern; denn die vorliegenden Farbstoffversuche haben zur Genüge gezeigt, dass Zellen ungefärbt bleiben können, obschon sie vom Farbstoff passiert worden sind. Es genügt also nicht, dass der Farbstoff eine Zelle durchwandert, diese muss auch die Fähigkeit besitzen ihn in ausreichender Menge zu speichern, so dass er nachweisbar wird. Weiter ist zu bedenken, dass die Permeabilitätsverhältnisse der Plasmahäute sehr verschieden sein können, und wenn gewisse lebende Zellen einen Stoff passieren lassen, so ist damit nicht gesagt, dass dies beim Holzparenchym auch der Fall sein muss. Gewöhnlich operierte man übrigens nicht mit ganzen Pflanzen, sondern mit abgeschnittenen Aesten; da aber in diesem Falle die Inhalts- und Druckverhältnisse in den Gefässen ganz andere sein können als im intakten Zustand, so vermögen Versuche mit abgeschnittenen Aesten erst recht keine zuverlässigen Resultate zu ergeben.

Die Gefässe, welche die Gestalt langer Röhren haben, würden nun offenbar für die Wasserleitung eine sehr bequeme Form besitzen; man war aber lange Zeit in dem Irrtum befangen, dass die Gefässe nicht Wasser sondern Luft enthalten, eine Anschauung, welche zu der heute noch gebräuchlichen Bezeichnung Tracheen geführt hat. Aber auch später, als der Wassergehalt der Gefässe sichergestellt war, fasste man sie lange Zeit nicht als Leitungsröhren auf. Der Pflanzenphysiologe *Sachs* suchte in seiner *Imbibitionstheorie* die Hypothese zu begründen, dass das Wasser nicht in den *Hohlräumen* der Gefässe emporsteige, sondern in den *Wänden*. So merkwürdig und unwahrscheinlich diese Annahme auch erscheinen mag, die geschickte Darstellung und das Ansehen ihres Begründers, wie auch das Versagen der übrigen Erklärungsversuche, gewährten der Imbibitionstheorie lange Zeit eine dominierende Stellung. Doch ihr Todesurteil war gesprochen, als man durch Verstopfen der Gefässlumina die Blätter zum Welken und Verdorren brachte. Es wird also offenbar das *Lumen* der Gefässe in erster Linie als Leitbahn dienen.

Wenn aber die Gefässe leiten, so müssen es auch die Tracheiden tun, welche bei den Coniferen ihre Stelle übernehmen. Und wenn die Tracheiden als Leitbahnen fungieren, dann kann man gewissen Libriformzellen ein ähnliches Verhalten nicht absprechen, da anatomisch sehr viele Uebergänge vorkommen und es sich ebenfalls um tote Elemente handelt. Die Unterschiede in der Funktion werden voraussichtlich quantitativer Natur sein.

Was endlich das Parenchym betrifft, so muss es sicher auch leitungsfähig sein; denn sonst könnte ja, da die Wurzel von Parenchym umgeben ist, gar kein Wasser in die Pflanze hinein gelangen.

Viel schwieriger als die Frage ob eine Zellform überhaupt leitet oder nicht, ist die quantitative Seite des Problems, die Entscheidung darüber wie stark eine bestimmte Zelle bei einer bestimmten Pflanze an der Wasserleitung beteiligt ist. Für eine bestimmte Form von Parenchym, das Wassergewebe einiger Blätter, wies *Westermaier* nach, dass eine bis zur Turgescenz

gehende Wasseraufnahme nur etwa 3 cm weit erfolgt, die Leitungsfähigkeit also sehr gering ist. Ob das Holzparenchym dieselbe Eigenschaft besitzt, kann nur durch spezielle Versuche mit Sicherheit entschieden werden.

Soweit unsere derzeitigen mangelhaften Kenntnisse gehen, dürften als Wasserleitungsbahnen in erster Linie die Hohlräume der Gefässe und Tracheiden in Betracht kommen.

Von den Wegen, die das Wasser einschlägt, wenden wir uns zu den Kräften, die es bewegen.

2. *Die an der Wasserhebung beteiligten Kräfte.*

Um die Grösse der zur Leitung erforderlichen Kräfte richtig beurteilen zu können, ist es nötig: 1. die *Menge* des zu leitenden Wassers zu kennen; 2. die *Geschwindigkeit* mit der diese Leitung zu erfolgen hat, und 3. die *Widerstände* die einer Verschiebung des Wassers entgegentreten.

Würde der Stamm nur zur Leitung und nicht gleichzeitig auch zur Speicherung des Wassers dienen, so müsste er stets genau so viel Wasser leiten, als die Krone durch Verdunstung verliert, der erwähnte Birkenstamm also im Maximum mehrere hundert Liter pro Tag. Das sind nun ganz bedeutende Mengen.

Die Geschwindigkeit liesse sich berechnen, wenn die Menge des geleiteten Wassers und die Grösse der leitenden Querschnittsfläche bekannt wären. Dies ist aber nicht der Fall und so sind wir denn auf andere Methoden angewiesen. Am meisten Zutrauen verdienen die Experimente mit intakten Pflanzen, wie sie vornehmlich von *Sachs* ausgeführt worden sind. Es zeigte sich, dass Lösungen von salpetersaurem Lithium, welche von der lebenden Wurzel aufgenommen werden ohne sie zu schädigen, in den verwendeten Topfpflanzen aufstiegen mit einer Geschwindigkeit von 0,19 bis 2,1 m in der Stunde. Generalisieren lassen sich diese Zahlen selbstverständlich nicht und für Bäume mit dicken Stämmen wird die Geschwindigkeit in verschiedenen Jahresringen wohl recht verschieden sein können, in den peripheren Teilen grösser, in den zentralen kleiner. Wir werden unterscheiden müssen zwischen der maximalen

Geschwindigkeit, wie sie die *Sachs*'sche Methode ergibt und der Durchschnittsgeschwindigkeit, die *Schwendener* für einen Buchenstamm zu 2 m pro Tag berechnete.

Um sich ein Urteil zu bilden über die Grösse der zum Wassertransport nötigen Kräfte, ist es dann weiter erforderlich den Widerstand zu ermitteln, den das Wasser in den Leitungsbahnen erfährt. Was ist nun aber hier unter dem Leitungswiderstand zu verstehen? Lässt er sich messen durch den Druck der dauernd am einen Stammende bestehen kann ohne durch Filtration ausgeglichen zu werden, oder ist er zu messen durch den Ueberdruck, der das Wasser mit der Geschwindigkeit des Saftsteigens durch den Stamm bewegt?

Physiologisches Interesse hat offenbar vor allem die zweite Methode, deren Resultate hier allein erwähnt sein mögen. *Janse* fand, dass bei einem Druckunterschied von 1 Atm. *Ginkgo* und *Abies* nicht höher als $^1/_2$ m, *Pinus Strobus* nicht höher als 1 m werden dürfte, da bei dem vorhandenen Filtrationswiderstand das Wasser nicht über eine grössere Strecke in genügender Menge gepresst werden konnte. *Ewart* rechnete aus, dass für 100 m hohe Bäume ein Druck von ca. 100 Atm. nötig ist um die Kronenspitze mit Wasser zu versorgen. *Dixon* allerdings hat bei Versuchen mit *Taxus baccata* viel geringere Werte erhalten, so dass von einer Uebereinstimmung in den Zahlen angaben verschiedener Forscher keine Rede sein kann. Um brauchbare Angaben zu bekommen, müssen die Versuchsbedingungen dem natürlichen Zustand möglichst nahe kommen. Nun kann der Luftgehalt des Holzes und damit auch sein Filtrationswiderstand zu ver schiedenen Zeiten recht verschieden sein und es lassen sich daher Bestimmungen, die bei kleinem Luftgehalt erfolgten, nicht generalisieren. Selbstverständlich muss sich aber jede Theorie des Saftsteigens auch mit einem maximalen natürlichen Filtrationswiderstand abfinden.

Nach diesen Vorbemerkungen können wir uns an das Hauptproblem des Saftsteigens wagen, die Ermittlung der Kräfte, die das Wasser bewegen.

Die Gefässe sind kapillare Röhren; es ist daher klar, dass die *Kapillarität* für das Saftsteigen von Bedeutung sein wird.

Aber die Gefässe sind nicht eng genug um das Wasser durch Kapillarität bis in die Baumkronen zu heben. Bei einem Durchmesser von 0,1 mm beträgt die Steighöhe 30 cm, bei einem Durchmesser von 0,01 mm erst 3 m. Von einem Emporheben auf 50 und 100 m kann somit bei den vorhandenen Gefässweiten keine Rede sein. Die genaue Untersuchung hat ferner gezeigt, dass die Gefässe in der Regel nicht nur Wasser, sondern in wechselnder Folge Wassersäulchen und Luftblasen enthalten, sog. Jamin'sche Ketten. Jedes Wassersäulchen hat 2 Menisken, der eine zieht nach oben, der andere meist gleich stark nach unten; eine Aufwärtsbewegung kann also nicht erfolgen. Ist anderseits ein Gefäss ganz mit Wasser gefüllt, so dass der Meniskus fehlt, so fehlt damit auch die hebende Kraft. In diesen Fällen reicht also die Kapillarität schon rein qualitativ nicht aus. Liegen aber die Verhältnisse so, wie es für Kräuter sich denken lässt, dass die Kapillarität qualitativ genügt, dann fragt es sich, ob sie auch quantitativ ausreicht. Denn es kommt ja nicht nur darauf an, *dass* Wasser gehoben wird, es muss auch *genügend* Wasser gehoben werden, wenn die Pflanze nicht verdorren soll. Einen Beitrag zur Lösung dieser Frage lieferte schon vor langem ein Versuch von *Nägeli* und *Schwendener* mit einem mit feuchter Stärke gefüllten Rohr. Die Kapillarität war nicht im Stande auch nur einige Fuss hoch genügend Wasser zu befördern.

Je enger eine Kapillare ist, um so höher wird sie das Wasser heben. Nun befinden sich zwischen den kleinsten, hypothetischen Membranpartikelchen Interstitien von solcher Feinheit, dass sie auch mit dem besten Mikroskope nicht gesehen werden können. In diesen unendlich feinen Zwischenräumen wird also das Wasser auch unendlich hoch steigen. Hierauf gründet sich die sog. Imbibitionstheorie von *Sachs;* das Rätsel scheint gelöst, die hebende Kraft gefunden. Die Kritik zeigte jedoch bald, dass die Lösung nur eine scheinbare war. Wir wissen bereits, dass nach Verstopfung der Lumina der Leitbahnen die Blätter welken, dass also die Wände nicht, wie *Sachs* glaubte, genügend Wasser zu leiten vermögen. Man braucht übrigens nur ein feuchtes Brett mit seinem untern Ende in Wasser zu stellen,

um aus dem Austrocknen des herausragenden Teiles alsbald zu erkennen wie wenig leistungsfähig die Imbibition und Kapillarität ist. Dasselbe zeigt ein am Stamm sitzender Aststumpf, der erst mit Wasser durchtränkt war und dann vertrocknete.

Schon seit langer Zeit war eine Erscheinung bekannt, die auf eine ganz andere Kraft zur Wasserhebung hinwies. Wer im Frühjahr die Rebe anschneidet oder die Birke anbohrt, sieht wässrigen Saft aus der Wunde fliessen; Rebe und Birke bluten und das Gleiche gilt für viele andere Pflanzen. Dieses Bluten ist so auffällig, dass es zu einer näheren Untersuchung geradezu herausfordert. Schon *Hales* stellte durch einfache Experimente fest, dass der Blutungsdruck bei der Rebe mehr als eine Atmosphäre betragen kann, und für andere Pflanzen wurden später noch viel höhere Werte ermittelt, bis zu 8 Atmosphären. Sollte dieser Blutungsdruck nicht im Stande sein das Wasser in die Spitzen der Kräuter und in die Kronen der Bäume zu heben und so das Problem des Saftsteigens zu lösen? Wenn ja, dann müssten die Pflanzen offenbar im Hochsommer am stärksten bluten, weil die Blätter im Hochsommer am meisten Wasser abgeben. Der Versuch zeigt aber, dass im Sommer aus einem Bohrloch nicht nur kein Wasser ausfliesst, sondern sogar gierig eingesogen wird. Das Verhalten ist also ein total anderes; die Wurzel pumpt nicht nur kein Wasser nach oben, sie saugt sogar noch Wasser ein. Der Blutungsdruck ist somit für die Wasserversorgung nicht von wesentlicher Bedeutung, denn er fehlt dann, wenn er am nötigsten wäre.

Bereits suchte daher *Hales* die bewegende Kraft anderswo. Er hatte am obern Ende eines Glasrohres einen beblätterten Zweig luftdicht befestigt, das Rohr mit Wasser gefüllt und mit dem untern Ende in Quecksilber getaucht. Nach kurzer Zeit fing das Quecksilber an zu steigen. *Hales* betrachtete daher die Blätter als Saugpumpen, die das Wasser aus den Wurzeln durch den Stamm emporziehen. Schneidet man einen lebhaft transpirierenden Zweig unter Quecksilber ab, so stürzt es mit grosser Gewalt in die Gefässe hinein. Es muss also in dem Innern der Gefässe, wie in dem Rohr einer Saugpumpe, ein luftverdünnter Raum vorhanden sein. Wie hoch kann nun in

einem über der Wurzel abgeschnittenen, mit der Schnittfläche in Wasser gestellten Baume das Wasser emporgesaugt werden? Wäre der luftverdünnte Raum in den Gefässen ein Vacuum, so vermöchte der Luftdruck das Wasser rund 10 m emporzuheben. Die Bäume werden aber bedeutend höher, zudem kann bei einer intakten Pflanze der Luftdruck nicht auf die Gefässe einwirken wie bei einem abgeschnittenen Ast, da ja die Leitbahnen überall abgeschlossen sind. Man befand sich also wieder in einer Sackgasse.

Eine merkwürdige Beobachtung von *Askenasy* brachte einen Ausweg. Ein mit Wasser gefülltes Glasrohr war oben mit einem Gipsblock luftdicht verbunden und tauchte unten in Quecksilber. Der Gipsblock verdunstet Wasser und würde dieses nicht sofort von unten ersetzt, so müsste ein leerer Raum entstehen, den aber der äussere Luftdruck durch Emportreiben des Quecksilbers sofort zum Verschwinden bringen würde. Man begreift daher, dass das Quecksilber in diesem Glasrohr annähernd so hoch steigen kann wie im Barometer. Aber es stieg höher, bis 89 cm bei 75,3 cm Barometerstand.

So wurde man auf einen Faktor aufmerksam, den man bis dahin übersehen hatte, die *Kohäsion* des Wassers. In einer Wassersäule, die keine Luft enthält und nicht in Bewegung ist, braucht es einen Zug von mehreren Atmosphären um sie zu zerreissen. Diese hohe Kohäsion des Wassers liegt einer Theorie zu Grunde mit der *Askenasy* und *Dixon* die Wasserhebung erklären wollen. Hiernach bewirkt die Sonnenwärme die Verdunstung an der Aussenfläche der Blattzellen, die Imbibitionskraft der Wand dieser Zellen saugt Wasser aus dem Innern auf und vermehrt dadurch die osmotische Kraft. Diese übt einen Zug aus, der sich vermöge der Kohäsion des Wassers bis zur Wurzel fortsetzt und so an die lebenden Zellen der Wurzel gelangt. Hier setzt er sich wieder in osmotische Kraft um, die dann, wenn die Wurzeln an Wasser grenzen, zur Aufnahme desselben in die Pflanze führt. Somit liegt die eigentliche Hebungskraft in der Imbibition, denn wenn die Membran kein Wasser mehr an sich reisst, dann findet auch, trotz der Kohäsion, keine Wasserbewegung mehr statt. Wir sahen jedoch schon dass die Imbibi-

tionskräfte wohl wenig leistungsfähig sind und dass daher ein quantitativer Erklärungsversuch auf diesem Wege wenig Aussicht hat.

Die Kohäsionswirkung, welche zwei aufeinanderfolgende Querschnitte einer Wassersäule auf einander ausüben, hört auf, sobald diese Querschnitte von einander getrennt werden. In den Jamin'schen Ketten, in welchen die auf einanderfolgenden Wassersäulen beinahe vollständig getrennt sind, kann daher kein Kohäsionszug angenommen werden. Die letzte Möglichkeit liegt hier in der Voraussetzung, die notwendigen zusammenhängenden Wassersäulen seien durch seitliche Verbindungen durch die Gefäss- und Tracheidenwände hindurch hergestellt. Diese Voraussetzung ist aber nichts weniger als selbstverständlich und die Untersuchungen *Schwendeners* sprechen gegen ihre Richtigkeit.

Es sei in dieser Stelle bemerkt, dass wir auch heute noch nicht wissen wie der Inhalt der Leitungsbahnen sich bewegt. Verschiedene Ansichten stehen sich gegenüber ohne dass es bis jetzt geglückt wäre etwas Sicheres in Erfahrung zu bringen.

Aber selbst dann, wenn kontinuierliche Wasserfäden in genügender Menge vorhanden sind, ist erst ein System geschaffen, in dem eine Wirkung der Kohäsion denkbar ist; ob die Kohäsion auch wirklich in ausschlaggebender Weise eingreift, wollen wir jetzt untersuchen. Die meisten Bestimmungen der Kohäsion wurden ausgeführt an ruhenden und mehr oder weniger luftfreien Wassersäulen. Die auf diesem Wege erhaltenen Grössenwerte haben wohl physikalisches Interesse, sind für uns aber nicht zu gebrauchen, da in den Leitungsbahnen das Wasser weder luftfrei noch ruhend ist. Versuche mit bewegten Wassersäulen finden wir bei *Askenasy* und *Böhm*. Es wurden Glasröhren, an deren oberem Ende ein Gipspfropf oder ein Zweig befestigt war, mit luftfreiem Wasser gefüllt und in Quecksilber getaucht. Der maximale Zug, dem hier das luftfreie Wasser Stand hielt, betrug bei *Askenasy* 14 cm Quecksilber, bei *Böhm* 16 cm Quecksilber und stieg bei Versuchen anderer Autoren bis über 36 cm. Das sind, hohen Stämmen gegenüber, verschwindend kleine Beträge, ferner handelt es sich um luftfreies

Wasser, das wir in natura nicht haben, endlich betrug die Geschwindigkeit der Bewegung höchstens 4 cm. pro Stunde, während *Sachs* 200 cm, *Pfitzer* und *Strasburger* sogar 600 cm nachgewiesen zu haben glauben.

Weitere Versuche über die Kohäsion fliessenden Wassers machte *Steinbrinck* mit seinem Ueberheber. Er fand, dass Wasser in Fadenform von 2 mm Dicke bei fortschreitender Geschwindigkeit von ca. 2 cm pro Sekunde unter Umständen einen Zug von vier Atmosphären, bei kapillaren Dimensionen auch von über fünf Atmosphären aushalten kann. Bei stärkerer Erschütterung reisst jedoch das Wasser; auch gelten die Resultate nur für grösste Luftarmut.

Wenn nun auch diese Experimente manches zu wünschen übrig lassen, so erscheinen sie doch zuverlässiger als die neuesten Versuche *Dixons*, weil sie eben noch am ehesten eine Anwendung auf natürliche Verhältnisse erlauben.

Also selbst dann, wenn wir kontinuierliche, luftfreie Wassersäulen voraussetzen und den Filtrationswiderstand vernachlässigen, reicht die Kohäsion nach der Mehrzahl der Bestimmungen lange nicht aus. Ziehen wir gar noch den Filtrationswiderstand in Betracht, der wohl 50—100 Atm. betragen kann, berücksichtigen wir den Luftgehalt des Wassers und das Vorhandensein Jamin'scher Ketten, so dürfte sich mit genügender Deutlichkeit ergeben, dass von einer Kohäsions«theorie» nicht gesprochen werden darf. Dass übrigens in dem Wasser der Leitungsbahnen die Kohäsion schwächer sein muss als die ihr entgegenwirkender Kräfte, geht schon aus der einfachen Tatsache des Vorhandenseins von Luftblasen in den Leitbahnen hervor.

Aber die Kohäsion, und wäre sie auch noch so gross, vermag des Wasser nicht zu bewegen; sie ist nur eine *haltende* Kraft. Die bewegenden Kräfte glauben die Verfechter der Kohäsionshypothese in der Imbibitionskraft der Blattzellwände und in der osmotischen Saugung der Mesophyllzellen gefunden zu haben.

Dass die Imbibition ausreichen kann ist vorläufig eine Behauptung, da keinerlei Beweise erbracht worden sind. Dagegen sprechen die früher erwähnten Tatsachen gegen eine grosse Leistungsfähigkeit der Imbibition und die gleich zu behandeln-

den Abtötungsversuche zeigen, dass bei Abtötung einer Stengelstrecke die Blätter welken und verdorren, obschon die Wurzeln genügend Wasser aufnehmen können und obschon die Imbibitionskraft der Mesophyllzellen in keiner Weise verändert wird.

Durch die Zwischenschaltung der osmotischen Saugung der Mesophyllzellen ergibt sich eine neue Schwierigkeit, die so lange bestehen bleibt, als nicht nachgewiesen ist, dass diese Saugung grösser ist, als der Zug der — hypothetischen — durch Kohäsion zusammenhängenden Wassersäule vermehrt um die Filtrationswiderstände von der Wurzel bis zum Blatt. Der osmotische Druck der Blattzellen wird verschieden angegeben. Eine Zunahme des osmotischen Druckes mit der Insertionshöhe der Blätter fand *Dixon* nicht, dagegen hält er ihn in allen Fällen gross genug um die angehängten hypothetischen Wasserfäden zu tragen. Bei dem ausserordentlich hohen Filtrationswiderstand ist das aber sehr fraglich; man hat ja wohl in den Mesophyllzellen einen Turgor von 30 Atm. und selbst darüber festgestellt, aber doch nicht Drucke vom doppelten und dreifachen Werte.

Durch Berechnung der Leistungsfähigkeit der bekannten physikalischen Kräfte ist *Schwendener* schon längst zum Schluss gekommen, dass auf diese Weise das Saftsteigen in höheren Bäumen nicht erklärt werden kann und dass daher eine Beteiligung lebender Zellen unerlässlich erscheint. So klar und präzis die kritischen Studien *Schwendeners* auch sind, es wird sich gegen dieselbsn doch immer einwenden lassen, dass *Schwendener* nur die uns bekannten physikalischen Kräfte in Rechnung ziehen konnte; möglicherweise spielen aber im Baume physikalische Kräfte eine Hauptrolle, die wir noch gar nicht kennen. Es muss daher erwünscht sein, die Entscheidung der Frage nach der Beteiligung lebender Zellen noch auf einem andern Wege zu versuchen. *Strasburger* stellte zu diesem Zwecke zahlreiche Experimente an. Einmal tötete er bei langstengeligen Pflanzen die Stengel mit heissem Wasser, schnitt sie unten ab und stellte sie in eine Farblösung. Es zeigte sich, dass der Farbstoff bis in die Blätter stieg und daraus zog *Strasburger* den Schluss, dass die physikalischen Kräfte doch ausreichen müs-

sen. Nun bringt aber das Abschneiden des Stengels wesentliche Veränderungen mit sich; es kann der Luftdruck das Wasser in den Gefässen emportreiben, es können kontinuierliche Wassersäulen sich bilden; es sind daher schon aus diesen Gründen derartige Versuche nicht recht geeignet einen Schluss zu ziehen auf das Verhalten der intakten Pflanze. Ferner ist mit dem Nachweis von Farbstoff in den Blättern nur gezeigt, *dass* das Wasser steigt. Damit die physikalischen Kräfte ausreichen, müssen sie nicht nur bewirken, *dass* das Wasser in die Baumspitzen steigt, sondern auch dass es in *genügender Menge* steigt. Die Versuche sind also erst dann beweiskräftig, wenn man, 1. den abgetöteten Stengel nicht abschneidet, sondern an der Wurzel belässt, und wenn, 2. durch das Turgeszentbleiben der Blätter der Nachweis erbracht ist, dass tatsächlich genügend Wasser transportiert wird. *Strasburger* machte solche Experimente mit *Wistaria-* und *Bryonia*-Pflanzen, deren Wurzeln und Blätter vollständig im normalen Zustand belassen wurden, während der Ast bezw. Stengel auf eine lange Strecke eine Abtötung durch Abbrühen erfuhr. Die Blätter welkten nach relativ kurzer Zeit. Diskutiert wurden diese Versuche nicht und doch sind es die einzigen, welche auch die quantitative Seite des Problems berühren und daher für die Entscheidung der Frage nach der Beteiligung lebender Zellen beim Saftsteigen hervorragende Bedeutung besitzen.

Später sind dann derartige Abtötungsversuche von andern Seiten in grösserem Masstabe ausgeführt worden an Bäumen, Sträuchern und Kräutern. Der Erfolg war stets derselbe: die Blätter über der abgetöteten Strecke welkten und verdorrten, langsamer, wenn die tote Zone kürzer war, rascher, wenn sie eine grössere Länge besass. Damit ist nun jedenfalls gezeigt, dass die Unversehrtheit der lebenden Zellen des Stengels für das Saftsteigen in irgend einer Weise nötig ist und zwar auch bei niederen Krautpflanzen, nicht nur bei hochstämmigen Bäumen. Das Problem ist also jedenfalls verwickelter als man früher glaubte.

Worin besteht nun die Bedeutung der lebenden Zellen? Dieser wichtigen Frage wollen wir uns jetzt zuwenden. Es ist denk-

bar, dass das Welken auf eine Verstopfung, Luftfüllung oder Membranveränderung der Gefässe sich zurückführen lässt und dass somit die lebenden Stengelzellen dazu dienen die Leitbahnen leitfähig zu erhalten. Es ist denkbar, dass durch das Abbrühen des Stengels die Wurzeln oder Blätter direkt Schaden leiden. Es ist aber ferner auch möglich, dass die lebenden Stengelzellen einen Teil der zur Hebung nötigen Kraft liefern.

Sind Gefässverstopfungen die Ursache des Welkens, dann muss man die meisten leitenden Gefässe und Tracheiden zur Zeit des Welkens verstopft finden. Weniger zahlreiche Verstopfungen sind bedeutungslos, denn es wurde experimentell bewiesen, dass drei Viertel des Ast- oder Stammquerschnittes auf mehrere Dezimeter entfernt werden können ohne Welken herbeizuführen. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass zu Beginn des Welkens nennenswerte Verstopfungen gewöhnlich fehlten und dass diese somit den ungenügenden Wassertransport nicht verschuldet haben konnten. Da ferner die Verstopfungen nur an der Grenze der toten Strecke vorkommen, so steht die Stärke der Verstopfung in keinem Zusammenhang zur Länge der abgetöteten Zone; das Welken aber zeigt gerade das entgegengesetzte Verhalten, es erfolgt um so rascher, je länger die tote Strecke ist.

Den obigen Schlussfolgerungen wurde entgegengehalten, es seien Verstopfungen denkbar, welche der mikroskopischen Beobachtung entgehen. Suchen wir daher nach einer anderen Methode. So viel ist jedenfalls sicher, dass eine Verstopfung erst dann praktische Bedeutung hat, wenn sie den Wasserdurchtritt hemmt. Es muss also durch richtig ausgeführte Bestimmungen des Filtrationswiderstandes diese Schwierigkeit zu umgehen sein. Die vorliegenden Versuche haben nun gezeigt, dass der Filtrationswiderstand in lebenden und toten Aesten sich annähernd gleich verhält, und dadurch wird sehr wahrscheinlich gemacht, dass das Welken der Blätter durch sekundäre Veränderungen in den Gefässen nicht bedingt ist.

Es fragt sich zweitens ob nicht durch das Abtöten des Stengels auch die Wurzeln und Blätter geschädigt worden sind. Aus dem Frischbleiben der unterhalb der toten Zone gelegenen

Teile folgt, dass die Wurzel intakt blieb. Dagegen wird von *Dixon* und *Overton* behauptet es sei das Absterben und Welken der Blätter hauptsächlich auf plasmolysierende und giftige Substanzen zurückzuführen, die von den toten Partien herstammen sollen. Die Wiederholung dieser Versuche bestätigte jedoch diese Angaben nicht. Die vermutete Giftwirkung war in keinem Falle nachzuweisen und die Behauptung, dass Wasser über tote Stengelstrecken in ausreichender Menge geleitet werden könne, liess sich auf eine mangelhafte Versuchsmethode zurückführen.

Nach meinem Dafürhalten ist somit bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse die Annahme am wahrscheinlichsten, dass die lebenden Stengelzellen einen Teil der zur Wasserhebung nötigen Kraft liefern, und zwar nicht nur bei Bäumen und hohen Sträuchern, sondern auch bei Krautpflanzen. Ein absolut stringenter Beweis für die Beteiligung lebender Zellen an der Hebungskraft ist allerdings nicht erbracht.

Ueber die Art und Weise wie die lebenden Zellen an der Hebungskraft mitwirken dürften, sind verschiedene Möglichkeiten denkbar. Alle bisherigen Erklärungsversuche, die auf die Mitwirkung lebender Zellen sich gründen, haben versagt und die Zeit für eine Theorie, die wesentlich bessere Aussichten hat, scheint noch in der Ferne zu liegen.

Das Resultat zu dem wir gekommen sind, ist keineswegs angenehm, denn dadurch wird auch der so wichtige Vorgang des Saftsteigens zum Teil ein vitales Problem. Wo aber die Vitalität beginnt, da hört zur Zeit eine ausreichende Erklärung auf. Wir müssen zugestehen, dass nach zweihundertjähriger Arbeit der Mechanismus des Saftsteigens immer noch dunkel und rätselhaft ist. Aber eines haben wir trotzdem erreicht; ist auch bei dem ständigen Aufwärtsschreiten der Himmel gleich fern geblieben, so hat doch der Horizont sich wesentlich erweitert. Wir sehen deutlicher die Lücken, die noch auszufüllen sind, und die Wege, die uns unserem Ziele näher bringen können.