Zur Kenntnis der Gasdiffusion in Pflanzen.

Von **A. Ursprung.**

An einigen Wasserpflanzen wurde gelegentlich eine auffällige Gasausscheidung beobachtet, die einem eigentümlichen Diffusionsvorgang ihre Entstehung verdankt. Da diese Diffusionserscheinung zwar schon längst bekannt ist, aber sowohl von botanischer wie von physikalischer Seite nur wenig Beachtung gefunden hat, so sollen im folgenden die bisherigen Untersuchungen in historischer Reihenfolge kritisch besprochen und durch neue Versuche erweitert werden. Der erste Abschnitt handelt von Nelumbo, der zweite vorwiegend von Nymphaea.

I.

Im Jahre 1841 teilte Raffeneau-Delile[1]) Untersuchungen mit, die er in Montpellier an den Blättern von Nelumbo angestellt hatte. Er blies Luft durch den Stiel eines abgeschnittenen Blattes, dessen Spreite in der Mitte etwas Wasser enthielt, und beobachtete bei starkem Blasen „un bouillonnement". Auch an Blättern, die an der lebenden Pflanze sich befanden, wies er eine ähnliche, aber selbständige Blasenausscheidung nach. Er gibt ferner an, dass die Luft, die in letzterem Falle aus der Mitte der Spreite austritt, „s'y rend de toutes les parties ambiantes, c'est-á-dire qu'il y vient du reste de la face supérieure de la même feuille. En effet, dès que l'on inonde le disque tout entier, il ne sort plus d'air du centre, et dès qu'une portion du disque est découverte et mise en contact avce l'atmosphère, le courant d'air se rétablit, et s'il est assez fort, il devient visible par bulles." Als er an dem Stiel eines an der Pflanze befindlichen Blattes eine 2 cm lange Wunde anbrachte, welche die Luftgänge öffnete, erfolgte aus ihr ebenfalls eine Gasausscheidung; da die Blasen nur am oberen Ende der Wunde austraten, und auch hier nur so lange, als die Spreite nicht ganz untergetaucht war, so schloß Delile, daß die austretende Luft nicht durch den Blattstiel aufsteige, sondern aus der Spreite stamme. Diese Beobachtungen wurden meistens im August gemacht, in den heißen Nachmittagsstunden bei direkter Besonnung;

---

1) Raffeneau-Delile, Evidence du mode respiratoire des feuilles de Nelumbium. Ann. sc. nat. 1841, II. Sér., Tome XVI, pag. 328.

die Ausscheidung von Blasen geschah gewöhnlich nur am Tage, erfolgte aber gelegentlich auch während der Nacht. Über die chemische Zusammensetzung der ausgeschiedenen Luft findet sich folgendes angegeben: „j'ai recueilli sous l'eau, dans des fioles, l'air d'exhalation des feuilles, et cet air, par la combustion d'une allumette que j'ai introduite dans la fiole, n'a pas semblé différer en propriétés de l'air atmosphérique".

Diese Mitteilung war der Ausgangspunkt einer unerfreulichen Kontroverse zwischen Delile und Dutrochet. Während Delile seine Beobachtungen anführt, ohne den Versuch einer Erklärung zu wagen oder Vermutungen über die Ursache der merkwürdigen Blasenausscheidung zu äussern, behauptet Dutrochet, dass es sich um den Assimilationsgaswechsel handle. Er hatte nämlich früher[1]) gefunden, dass abgeschnittene Nymphaeablätter am Lichte aus dem Stielende sehr sauerstoffreiche Blasen ausscheiden, ferner gibt er an, daß diese Ausscheidung nur erfolgt, wenn die Spreite ganz unter Wasser getaucht ist.

Deliles Beobachtungen über die Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases und die Blasenbildung während der Nacht passen nnn allerdings nicht zu dem Erklärungsversuche Dutrochets, doch sucht sich dieser zu helfen, indem er die ihm unbequemen Tatsachen dem Eindringen des Wassers in die Lufträume und der Ausdehnung der Luft durch Erwärmung zuschreibt. Durch die Ausdehnung der Luft bei intensiver Bestrahlung wird natürlich ein Druck erzeugt, der bei genügender Stärke Blasen aus vorhandenen Öffnungen auspreßt und beim Eindringen von Wasser in die Lufträume wird das Gleiche geschehen und zwar unabhängig von der Tageszeit.

Die Erklärung dafür, daß, wie er meint, Nelumbo nur dann Gas ausscheidet, wenn die Spreite in Luft sich befindet, Nymphaea dagegen nur dann, wenn sie unter Wasser taucht, versucht Dutrochet durch ein erdichtetes Spiel der Spaltöffnungen zu geben, die bei Nelumbo in der Luft sich schließen, unter Wasser sich öffnen, bei Nymphaea dagegen umgekehrt unter Wasser sich schließen und in der Luft sich öffnen sollen. Noch in anderer Weise will er die Beobachtungen mit seiner Auffassung in Übereinstimmung bringen, doch sind für uns die angeführten Beispiele ausreichend.

Was uns bei allen diesen Bemühungen sympathisch berührt, ist das Bestreben, die Tatsachen nicht nur zu erwähnen, sondern auch zu

---

1) Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Bruxelles 1837.

erklären und bei der Erklärung sich nach Möglichkeit an sicher Bekanntes anzuschließen. Hätte jedoch der scharfsinnige Dutrochet die Blasenausscheidung bei Nelumbo nicht nur aus der Beschreibung Deliles, sondern aus eigener Anschauung gekannt, so würde er selbst eingesehen haben, daß seine Betrachtungen auf diesen Fall nicht anwendbar sind.

Mit vollständiger Sicherheit ging dies auch für den ferne Stehenden aus Versuchen Merget's[1]) hervor. Derselbe gibt an, daß nach zahlreichen Analysen — Zahlenbelege fehlen allerdings — die Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases, von geringen Abweichungen abgesehen, mit derjenigen der atmosphärischen Luft übereinstimmt. Er findet die wichtige Tatsache, daß die Gasausscheidung auch durch bloße Wärmestrahlen erfolgt (nicht bis zur Rotglut erhitzte Eisenplatte). Die Gasausscheidung geschieht unter einem Druck, der, je nach der Intensität der Wärmequelle, 1—3 dm[2]) Wasser betragen kann, und in einer Menge von bis zu 1 Liter per Minute. Sie kann oft ohne Unterbrechung tagelang dauern. Es wurde ferner der Nachweis erbracht, daß auch trockene, tote Nelumboblätter wieder Blasen ausscheiden, wenn man sie genügend befeuchtet hat. Ein weiterer Beleg für die rein physikalische Natur der Erscheinung bestand darin, daß sie nicht nur in Luft, sondern auch in O, N, H, CO_2, CO und N_2O erfolgte. Das sofortige Aufhören des Blasenaustrittes nach Verschluß der Stomata zeigte, daß die Gase durch die Spaltöffnungen eintraten. Für die Art und Weise wie Merget den Vorgang zu erklären versucht, ist seine Angabe wichtig, daß in der Spreitenmitte nur dann Blasen austreten, wenn hier die Temperatur niederiger ist als in der übrigen Spreite, während aus dem Stielende auch bei gleichmäßiger Erwärmung der Spreite Gas austritt. Merget hält nämlich das Ganze für eine Thermodiffusionserscheinung, bedingt durch Temperaturdifferenzen zwischen der kälteren, Blasen ausscheidenden Spreitenmitte und der übrigen, wärmeren Spreitenpartie. Die Gasausscheidung hängt nach ihm hauptsächlich ab „de la structure poreuse et de l'état hygrométrique des tissus où elle s'opère; les faits observés rentrant dans la catégorie des phénomènes de thermodiffusion gazeuse et de diffusion simple entre des masses

1) Merget, Sur des phénomènes de thermodiffusion gazeuse qui se produisent dans les feuilles, et sur les mouvements circulatoires qui en résultent dans l'acte de la respiration chlorophyllienne. Compt. rend. 1873, Tome LXXVII, 2, pag. 1468.

2) In Pfeffer's Pflanzenphysiologie I, pag. 187, steht infolge eines Druckfehlers cm statt dm.

d'air à differents degrés d'humidité, récemment étudiés par MM. Feddersen et Dufour."

Merget glaubt auch, daß die Erscheinung bei allen Pflanzen sich finde und fährt dann fort: „Etant admis que, pour toutes les feuilles, l'échauffement du limbe met en jeu les forces thermodiffusives qui trouvent leurs conditions d'activité dans la structure et dans l'état hygrométrique des tissus, comme cet échauffement, en l'état ordinaire, c'est-à-dire lorsqu'il provient da la chaleur du soleil, est loin de se produire uniformément aux points frappés par les rayons solaires, l'air intérieur, par suite de l'excès de tension qu'il acquiert, se détend sur celui des parties froides, qu'il presse en le contraignant à s'échapper par les stomates des surfaces épidermiques correspondantes, pendant que l'air extérieur afflue par les stomates des surfaces solarisées. Il s'établit donc alors un véritable courant circulatoire gazeux, des parties vertes qui respirent à celles qui ne respirent pas, avec un double mouvement corrélatif d'aspiration par les premières et d'expiration par les secondes. Dans les plantes aquatiques, cette circulation respiratoire a plus d'étendue et de profondeur que dans les plantes terrestres, car, au lieu d'être circonscrite dans l'étroit réseau des méats du parenchyme foliaire, elle se prolonge dans celui du système lacunaire tout entier. Quand les feuilles des plantes aquatiques sont frappées par les rayons solaires, la masse gazeuse des lacunes est, par le fait, soumise comme à une sorte de brassage, qui a pour effet final de ramener dans le limbe l'air des cavités profondes . . ."

Neben seinen Versuchen mit Blättern hat Merget[1]) auch rein physikalische Experimente ausgeführt. Er verschloß z. B. einen befeuchteten Tonzylinder mit einem durchbohrten Stopfen, der ein Glasrohr enthielt, welches in Wasser tauchte. Aus dem Rohr traten unter Umständen schon bei einer Erwärmung auf 30° Blasen aus, die mit Erhöhung der Temperatur sich vermehrten. Die Resultate erklärt Merget als unabhängig von der Natur des porösen Körpers und der benetzenden Flüssigkeit, nur muß die letztere flüchtig sein, was Versuche mit Schwefelkohlenstoff, Äther Chloroform, Äthyl- und Methylalkohol zeigten. Er findet allgemein, daß in einem befeuchteten porösen Diaphragma, der Gasstrom gerichtet ist von der Seite, die am stärksten transpiriert, zu der, die es am schwächsten tut. Auch im Boden wird daher, bei einem geeigneten Grade von Porosität und Wassergehalt,

1) Merget, Sur la reproduction artificielle des phénomènes de thermodiffusion gazeuse des feuilles, par les corps poreux et pulvérulents humides. Compt. rend. 1874, Tome LXXVIII, 1, pag. 884.

und bei genügender Erhitzung durch die Sonnenstrahlen, Luft von außen an den erhitzten Stellen eindringen und zu den kälteren strömen.

Da Merget sich auf die Versuche von Feddersen und Dufour bezieht, so ist es nötig, auch diese näher kennen zu lernen. Carl Neumann[1]) war durch theoretische Betrachtungen darauf geführt worden, daß, wenn eine endliche Portion eines in einer unendlich langen Röhre eingeschlossenen Gases sich in einem anderen Dichtigkeitszustande befindet als das übrige Gas, eine an den beiden Enden dieser Portion künstlich erzeugte Temperaturdifferenz eine kontinuierliche Bewegung in dem ganzen unendlichen Gaszylinder nach einer bestimmten Richtung hervorbringen muß und zwar im Sinne von der kalten zur warmen Endfläche durch das betrachtete endliche Stück, wenn sich das Gas in diesem, in dem Zustande der Verdichtung befindet.

Feddersen's[2]) Versuche sind in der Weise angestellt, daß eine pulverförmige Substanz in eine horizontale Glasröhre fest hineingestopft wurde. Die Enden der Röhre, die über diesen porösen Pfropf hinausragten, wurden an jeder Seite luftdicht durch Kautschuck mit einem anderen horizontalen Glasrohr verbunden, welches durch einen Flüssigkeitstropfen an irgend einer Stelle in seinem Innern abgesperrt war. Auf diese Weise mußte jede Verschiebung der in dem mittleren Röhrenstück enthaltenen Luftsäule die beiden absperrenden Flüssigkeitstropfen in demselben Sinne verschieben. Nun wurde das eine Ende des Pfropfes einer konstanten Wärmequelle ausgesetzt, das andere aber kalt gelassen oder künstlich erkältet. Dann zeigte sich ausnahmslos eine langsame Verschiebung der Luftsäule in der Richtung durch den Pfropf vom kalten zum warmen Ende[3]), bald rascher, bald langsamer, bald an der einen Seite stärker, bald an der anderen.

---

1) Berichte der Königl. Sächsischen Gesellsch. d. Wissensch. Sitzung vom 15. Febr. 1872.

2) W. Feddersen, Über Thermodiffusion von Gasen. Pogg. Ann. 1873, Bd. CXLVIII, pag. 302.

3) Die Angabe in Pfeffer's Pflanzenphysiologie (I, pag. 186), wonach der Gasstrom von der wärmeren zur kälteren Seite geht, beruht auf einem Versehen, ebenso die Mitteilung, daß die Thermodiffusion von Dufour entdeckt worden sei. Die Thermodiffusion stellt vielmehr die Umkehr eines von L. Dufour beobachteten Phänomens dar, nämlich der durch Diffusion hervorgerufenen Temperaturänderung. Da auch in ausgezeichneten Lehrbüchern der Physik, z. B. Chwolson, unrichtige Angaben sich finden, so sei das Prinzipielle in einigen Sätzen erwähnt. L. Dufour fand, daß an der Seite der porösen Wand, wo das rascher diffundierende Gas eintritt, eine Temperaturerhöhung, auf der andern Seite eine Temperaturerniedrigung stattfindet. Zur Erklärung stellte er sich vor, daß jedes Gas an der

Erwähnt sei ein Versuch mit Gips. In einer etwa 12,5 mm im Lichten weiten Röhre befand sich ein 70 mm langer Gipspfropf, der nach dem Eingießen längere Zeit gelegen hatte und lufttrocken geworden war. Die Glasröhre wurde über dem einen Ende des Pfropfes mit Kupferblech umhüllt und durch eine daruntergestellte, schwach brennende Spirituslampe auf ca. 200° erhitzt. Das andere Ende des Pfropfes blieb der Einwirkung der Zimmertemperatur (8°) ausgesetzt und zeigte beim Anfühlen eine geringe Erwärmung. Bei Absperrung der 3,5 mm weiten Ansatzröhren durch Quecksilber ließ sich auch nach 15 Stunden keine Bewegung nachweisen. Als darauf Schwefelsäurehydrat zur Sperrflüssigkeit genommen wurde, ergaben sich in der Richtung von der kalten zur warmen Seite folgende Verschiebungen in 10 Minuten:

kalte Seite		warme Seite
11,5 mm	. . .	10,0 mm
8,7 „	. . .	5,3 „
6,7 „	. . .	7,7 „

Aus Versuchen mit Platinschwamm, Palladiumschwamm usw. ging deutlich hervor, daß auch bei völliger Abwesenheit von Wasser in dem Pfropf diese von Feddersen als „Thermodiffusion“ bezeichnete Erscheinung sich einstellt.

Die Vergleichung der Experimente von Merget und Feddersen zeigt nun deutlich, daß es sich hier um verschiedene Erscheinungen handelt und daß Merget somit im Irrtum war, als er die von ihm beobachteten Blasenausscheidungen als Thermodiffusionsvorgänge bezeichnete. Einmal erfolgte die Gasausscheidung aus Nelumbo-Blättern nur so lange diese Wasser enthielten und auch die verwendeten Tonzylinder waren mit Wasser getränkt; Feddersen dagegen machte seine Beobachtungen meistens an ganz wasserfreien Pfropfen. Zweitens mußte Feddersen seine Pfropfen auf hohe Temperaturen, bis zu 200°, erwärmen, um deutliche Ausschläge zu erhalten,

---

Seite, an der es eintritt, eine Verdichtung, an der andern Seite eine Ausdehnung erleidet. Der Verdichtung würde eine Erwärmung, der Ausdehnung eine Abkühlung entsprechen. Da nun durch Wärmezufuhr eine Ausdehnung, durch Abkühlung aber eine Verdichtung bewirkt wird, so sind die Versuchsresultate Feddersen's ohne weiteres verständlich als Umkehrung des Dufour'schen Phänomens. Während also Feddersen eine Diffusionsströmung feststellt von der kalten zur warmen Seite, zeigt Dufour, daß diese Strömung die kalte Seite erwärmen und die warme abkühlen muß, daß also die Thermodiffusionsströmung die künstlich erzeugte Temperaturdifferenz wieder auszugleichen sucht.

während die Blasenausscheidung bei Nelumbo an lebenden Blättern zu beobachten ist. Trotz der viel geringeren Temperaturdifferenzen sind Volumen und Druck des ausgeschiedenen Gases bei Nelumbo und dem feuchten Tonzylinder weit größer als bei der Versuchsanordnung Feddersens. Endlich ist auch der Sinn des Diffusionsstromes in beiden Fällen verschieden. Bei Merget erfolgt die Bewegung von der warmen zur kalten Seite, bei Feddersen umgekehrt von der kalten zur warmen.

In den Jahren 1874 und 1875 gab L. Dufour[1]) eine ausführliche Beschreibung von physikalischen Versuchen, über die er schon früher[2]) (1872) kurz berichtet hatte. Er verwendete trockene Tonzylinder, die auch während der ganzen Dauer der Experimente niemals mit Wasser in Berührung kamen; auf der einen Seite des Tonzylinders befand sich trockene, auf der anderen Seite feuchte Luft. Der stärkere Diffusionsstrom erfolgte von der trockenen zur feuchten Luft und der erzeugte Druck, bzw. die Saugung, vermochte einer Wassersäule von 10—20 mm das Gleichgewicht zu halten. Dufour nannte diese Erscheinung „hygrometrische Diffusion.“ Die Untersuchungen ergaben folgende Gesetzmäßigkeiten: Die Stärke dieses Diffusionsstromes hängt hauptsächlich ab von den gegenseitigen Spannungen des Wasserdampfes; ein direkter Einfluß der Temperatur fehlt oder ist doch sehr gering. Außer durch Ton wurde eine Diffusion auch durch Gips, Alabaster usw. und selbst durch eine 5 mm dicke Marmorplatte beobachtet, doch erfolgte sie durch Marmor langsamer als durch Ton. Bei Gips sind, wegen der starken Porosität die Druckdifferenzen geringer, werden aber sehr rasch erreicht. Die Größe der Oberfläche der porösen Wand ist ohne Einfluß auf die Druckdifferenz, doch wird letztere um so langsamer erreicht, je kleiner die poröse Wand ist. Die erreichbare Druckdifferenz hängt unter sonst gleichen Umständen von der Wanddicke ab und ist für Ton ungefähr umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus der Dicke der Wand. Je größer die vorhandene Druckdifferenz wird, um so schwächer wird der diesem Druck entgegenwirkende Diffusionsstrom, und die Abschwächung erfolgt um so rascher, je dicker die Wand ist.

Mit den von Dufour studierten Erscheinungen haben die Beobachtungen Mergets offenbar eine viel grössere Ähnlichkeit, als mit

---

1) L. Dufour, Recherches sur la diffusion entre l'air sec et l'air humide. Bull. Soc. vaud. sc. nat. 72, Vol. XIII. — Ders., Sur la diffusion hygrométrique. Bull. Soc. vaud. sc. nat. 74, Vol. XIII.

2) L. Dufour, Bull. Soc. vaud. sc. nat., No. 71, Vol. XII.

der Thermodiffusion Feddersen's. Immerhin decken sich auch hier die physikalischen Versuchsanordnungen nicht, da Dufour mit trockenen, Merget aber mit befeuchteten Tonzylindern operierte. 1877 suchte dann Kundt[2]) die Versuche von Merget uud Dufour in folgender Weise zu erklären. Er benutzte einen mit Wasser angefeuchteten Tonzylinder und schloss denselben mit einem Kork, in welchen ein Gasentbindungsrohr eingesetzt war, das ein wenig unter Wasser tauchte. Der Gasdruck wird außen nur von der trockenen Atmosphäre geliefert, setzt sich innen aber aus zwei Partialdrucken zusammen, dem der trockenen Luft p, welcher kleiner ist als der Druck der trockenen Luft P aussen, und dem Druck des Wasserdampfes W. Es tritt mithin ein doppelter Diffusionsstrom ein, der trockener Luft von außen nach innen und der des Wasserdampfes von innen nach außen. Wie stark auch letzterer sein mag, es wird durch denselben der Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre nicht merklich geändert, der Gesamtdruck außen bleibt merklich derselbe. Innen aber würde, da nach dem Graham'schen Gesetz die Luft langsamer hinein als der Wasserdampf heraus diffundiert, der Druck abnehmen, wenn nicht Wasser von den feuchten Wänden des Zylinders neu verdampfte. Letzteres ist aber zweifellos der Fall und nimmt man an, daß die Verdampfung stets den hinausdiffundierenden Wasserdampf ersetzt, so würde man, nachdem sich der Druck der Luft innen und außen durch Diffusion ausgeglichen hat, außen den Druck P, innen den Druck $P+W$ haben. Durch das Gasentbindungsrohr wird von innen Gas austreten, aber nicht bloß Wasserdampf, sondern Wasserdampf und Luft, mithin der Partialdruck der Luft innen sinken und neue Luft durch Diffusion eintreten. Es wird daher, so lange in dem Tonzylinder noch Wasser zum Verdampfen vorhanden ist, ein kontinuierlicher Strom von feuchter Luft durch das Entbindungsrohr austreten. Man erhält also scheinbar einen kontinuierlichen Strom von außen nach innen, obgleich von innen mehr herausdiffundiert, als von außen hinein. Der herausdiffundierende Wasserdampf wird eben immer durch Verdampfung neu ersetzt. — Erwärmt man den Zylinder, so daß W sehr groß, so tritt viel Gas aus dem Rohr, die Druckdifferenz der trockenen Luft innen und außen wird bedeutend und es erfolgt ein energischer Diffusionsstrom trockener Luft nach innen. Ein Widerspruch mit den Gesetzen Graham's ist somit nach Kundt nicht vorhanden. Den Versuch Mergets mit einem mit Alkohol getränkten Tonzylinder änderte

1) A. Kundt, Zur Erklärung der Versuche Dufour's und Merget's über die Diffusion der Dämpfe. Wied. Ann. 1877, Bd. II, pag. 17.

Kundt in der Weise ab, daß er den Alkohol aussen anzündete. Außen befand sich Luft, innen Luft und Alkoholdampf und nun trat, selbst durch die Flamme hindurch eine so energische Diffusion von Luft ein, daß in ca. 2 Minuten 1 Liter Luft aus dem Entbindungsrohr ausgepreßt wurde.

Das Graham'sche Gesetz, das von Kundt diesen Erscheinungen zugrunde gelegt wird, sagt bekanntlich aus, daß bei gleichem Druck die diffundierenden Gasvolumina sich umgekehrt verhalten wie die Quadratwurzeln aus den Dichten. Vorausgesetzt sind Gase, die nicht chemisch aufeinander einwirken und poröse Scheidewände, die sehr feinporig sind, die keine merkliche Absorption der Gase zeigen und durch die keine Strömung der Gase als Ganzes stattfindet. Außerdem ist die Geschwindigkeit, mit der Gase poröse Scheidewände passieren, proportional dem Überdruck. Bezeichnen wir die Dichte mit δ, so ist:

	δ	$\sqrt{\frac{1}{\delta}}$
Luft	1.000	1.000
Wasserdampf . . .	0.623	1.267
Alkoholdampf . . .	1.613	0.787
Ätherdampf . . .	2.586	0.622
Chloroformdampf . .	4.138	0.492

Es sollte also nach Graham Wasserdampf rascher diffundieren als Luft; es ist klar, daß die tatsächlichen Befunde Dufours, die diesem Gesetz widersprechen oder doch jedenfalls zu widersprechen scheinen, einer Erklärung bedürfen. Die Experimente und Überlegungen Kundt's vermögen jedoch nicht zu befriedigen und sein Erklärungsversuch bleibt mangelhaft. Denn Kundt's Versuchsanordnung ist ja eine wesentlich andere; er verwendet nicht einen trockenen, sondern einen mit Wasser getränkten Tonzylinder und somit ist das Graham'sche Gesetz auf Kundt's Versuche gar nicht anwendbar. Aber selbst bei L. Dufour's Experimenten waren die Voraussetzungen, welche dem Graham'schen Gesetz zugrunde liegen, nach H. Dufour[1]) nicht erfüllt. „Les parois poreuses absorbent la vapeur d'eau avec une certaine intensité, il se produit un phénomène de vaporhésion de sorte que la loi de Graham ne peut être appliquée aux phénomènes de diffusion hygrométrique, cette loi n'étant exacte que pour les substances poreuses indifférentes. Les phénomènes de diffusion hygrométriques sont

1) H. Dufour, Arch. sc. phys. et nat. 1879, 3me période, Tome II, pag. 527.

compliqués de phénomènes de condensation et d'évaporation analogues à ceux que produisent certaines substances colloïdes."

Nach experimentellen Untersuchungen, die er aber als noch nicht beendigt erklärt, stellt dann H. Dufour[1]) folgenden Erklärungsversuch auf, den er selbst als hypothetisch bezeichnet. „Considérons deux masses gazeuses séparées par une paroi poreuse et soumises à la même pression. Si la diffusion est un phénomène résultant, uniquement des mouvements propres des molécules, comme le suppose Graham, ces molécules viennent frapper la paroi, et un certain nombre d'entre elles pénètrent librement au travers des pores. Si les deux masses ont des densités différentes, mais la mêne température, les carrés des vitesses des molécules seront inversément proportionnels aux densités; dans ce cas la loi de Graham sera applicable.

Cela suppose que la paroi n'arrête aucune des molécules qui pénètrent dans ses pores. Dans le cas qui nous occupe, au contraire, les molécules de vapeur, contenues dans l'air humide, pénètrent d'un côté de la paroi en plus grand nombre que celles d'air sec de l'autre côté, mais tandis que ces dernières passent librement au travers des pores, un certain nombre des premières restent dans l'intérieur du corps poreux, de sorte que la pression exercée par celles qui peuvent traverser la paroi, malgré leur vitesse plus grande, résultant de leur moindre densité, ne compense pas la diminution de pression produite par la libre sortie des molécules d'air.

On voit donc que dans ce cas l'air sec étant par exemple dans le vase poreux et l'air humide à l'extérieur, il y a diminution de pression dans l'intérieur.

Pour expliquer le cas inverse nous admettous volontiers une partie de la solution proposée par M. Kundt, seulement, l'évaporation qui serait produite par le passage de l'air sec vers l'air humide contenu dans le vase poreux, ne le serait pas parce que le corps est mouillé, mais parce qu'il a condensé dans ses pores une certaine quantité de vapeur, et que l'air sec, en passant, entraîne une partie de ces molécules de vapeur dont la force élastique vient s'ajouter à la sienne."

Endlich ist nicht zu vergessen, daß bei Verwendung von Alkohol-, Äther- oder Chloroformdampf wir es mit Stoffen zu tun haben, deren Dichte größer ist als die der Luft und die sich daher nach dem Graham'schen Gesetz umgekehrt verhalten müßten wie Wasserdampf.

---

1) H. Dufour, Observations sur la diffusion hygrométrique. Recherches sur quelques points relatifs aux mouvements des gaz au travers des corps poreux. Lausanne 1879, pag. 81.

Von allen physikalischen Versuchsanordnungen kommt nun jedenfalls jene L. Dufour's den Verhältnissen im Nelumbo-Blatt am nächsten, ohne allerdings sich damit zu decken. Geht auch aus dem Vorhergehenden zur Genüge hervor, mit welchen Schwierigkeiten eine exakte Erklärung der Versuche Dufour's zu kämpfen hat, so kann es jetzt doch nicht mehr schwer halten, die Blasenausscheidung des Nelumbo-Blattes verständlich zu machen. Die Interzellularen enthalten ein Gasgemisch von wechselnder Zusammensetzung, das wir der Einfachheit wegen aus Luft und Wasserdampf bestehend betrachten können. Außen findet sich Luft und um so weniger Wasserdampf je rascher derselbe weggeweht wird. Wir hätten also — um die Bezeichnungsweise Kundt's zu gebrauchen — den Innendruck $p + W$ und den Außendruck P, wenn außen der Wasserdampf durch den Wind oder auf andere Weise entfernt wird. Der Innendruck wächst natürlich mit W und der Zunahme von p, und wenn der Überdruck groß genug geworden ist, so wird er Luft plus Wasserdampf an den Stellen geringsten Filtrationswiderstandes auspressen; diese Stellen sind die Spreitenmitte und am abgeschnittenen Blatt der Stielquerschnitt. Durch Diffusion dringt stets Luft von Außen ein und im Innern wird fortwährend Wasserdampf gebildet, so daß die Blasenausscheidung, ceteris paribus, so lange fortdauert, als die Spreite genügend erwärmt und ausreichend mit Wasser versorgt wird.

Im Jahre 1874 stellte auch Barthélemy[1]) in Montpellier Beobachtungen an Nelumbo an. Über die Gasausscheidung in den heißen Tagen des Juli und August schreibt er: „Le dégagement gazeux peut être tel qu'il donne, dans les cuves contenant les plantes, l'aspect et le bruit d'un véritable bouillonnement. C'est par centaines de litres par minute qu'on pouvait estimer l'air qui s'échappait ainsi dans l'intérieur des cuves.“ Er macht auf die gute Ausbildung der Interzellularen bei Nelumbo aufmerksam und teilt unter anderm mit, daß es beim Einblasen in den Stiel gelingt Luft durch das Rhizom hindurch zu pressen und zum Austritt aus der Spreite eines anderen Blattes zu veranlassen. Der von Merget angegebene Maximaldruck, unter dem noch Gas ausgeschieden werden kann, wird von Barthélemy bestätigt, indem er noch 2 und 3 dm unter Wasser einen Blasenaustritt konstatierte. Ebenso bestätigt er die schon von Delile gesehene Gasausscheidung während der Nacht. Das am Tage aus-

---

1) A. Barthélemy, De la respiration et de la circulation des gaz dans les végétaux. Ann. sc. nat. 1874, V. Sér., Tome XIX, pag. 131.

geschiedene Gas wird sauerstoffreicher gefunden als die atmosphärische Luft. Bezüglich der Temperatur, die ein besonntes Blatt annehmen kann, werden einige Angaben von Martins[1]) zitiert. Ein in eine besonnte Spreite eingewickeltes Thermometer zeigte hiernach im Mittel 31,37°, das Thermometer frei an der Sonne aufgehängt aber 25,46°; im Schatten zeigte das in das Blatt eingewickelte Thermometer 20,97°, das freie 19,88°. „Il résulte, pour les feuilles exposées et pour celles qui sont à l'ombre, une différence de tension dans les gaz intérieurs qui peut être considérable. De là un mouvement circulatoire de l'air entrant par les stomates de certaines feuilles, sortant par d'autres, à travers le réseau aérien de la feuille et les canaux du pétiole et de la tige, et dont le sens pourra varier suivant la différence des pressions intérieures.“ Man sieht hieraus, wie wenig tief Barthélemy in das Verständnis der Erscheinung eingedrungen war.

Durch Einführung der Spreite eines an der Pflanze befindlichen Blattes in eine mit Wasser gefüllte Glocke über das Niveau des Wasserspiegels beobachtete derselbe Autor „un des plus curieux phénomènes de la physiologie végétale. Une quantité incroyable de gaz se dégage par plaques, soit du disque, soit de toute la surface de la feuille . . . On peut ainsi recueillir, suivant la grandeur de la feuille et l'intensité de la succion, de un à plusieurs litres d'air par minute“. Werden jedoch alle anderen Blätter dieser Pflanze ganz unter Wasser getaucht, so hört die Gasausscheidung auf, um wieder zu beginnen, wenn die Blätter von neuem über den Wasserspiegel emportauchen. Die Analyse zeigte in dem ausgeschiedenen Gas fast stets mehr Stickstoff als in der Luft, was Barthélemy veranlaßt, die Erscheinung aufzufassen als „un simple jeu de la pression atmosphérique compliqué de phénomènes de diffusion par les petites ouvertures“, denn der größere Stickstoffgehalt „est d'accord avec les lois de la diffusion des gaz par les petites ouvertures“. Da aber diese ungemein energische Gasausscheidung schon bei den schwächsten Druckdifferenzen (2 bis 3 mm Wasser) sich einstellt, so ist an einen Diffusionsvorgang nicht zu denken, um so mehr als dieser stärkere Stickstoffgehalt auch auf viel einfacherem Wege sich erklären läßt.

Bei Goebel[2]) finden wir die beiläufige Angabe, daß in Blattstielen von Nelumbo auch ein negativer Druck herrschen kann; da

---

2) Martins, Note sur la somme de chaleur efficace nécessaire à la floraison du Nelumbium speciosum. Bull. soc. bot. de France, Tome IV, pag. 652.

2) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, pag. 251, 1891.

die ausführlichen Mitteilungen sich auf Nymphaea beziehen, so werden wir später auf sie zurückkommen.

Im Jahre 1910 veröffentlichte Ohno[1]) eine Arbeit „Über lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von Nelumbo nucifera Gaertn.", welche das bereits Bekannte bestätigt. Folgende Punkte verdienen es besonders hervorgehoben zu werden. Die im wesentlichen vorhandene Übereinstimmung der Zusammensetzung des ausgeschiedenen Gases und der atmosphärischen Luft wird durch Zahlenbelege erhärtet. Als Überdruck, unter dem die Blasen ausgeschieden werden, beobachtete Ohno mehrere Zentimeter Wasser, im Maximum 10,8 cm; er erhielt also lange nicht so hohe Werte wie Barthélemy bei Besonnung und Merget bei künstlicher Erwärmung, was vielleicht mit der Verwendung einer Zwergform zusammenhängt. Aus dem früher Mitgeteilten, speziell aus den Versuchen L. Dufour's folgt, daß die Blasenausscheidung aufhören muß, wenn die Außenluft reich an Wasserdampf wird; die experimentelle Bestätigung für das Nelumbo-Blatt gab nun Ohno, indem er durch Überstülpen eines Trichters oder einer Glasglocke über die Spreite die Blasenbildung zum Stillstand brachte. Nach Dufour ist die Größe der porösen Wand ohne Einfluß auf die erreichbare Druckdifferenz und es ist daher verständlich, daß diese sich nicht änderte, als Ohno den größten Teil der Spreite mit Vaseline bestrich. Die Erklärung Ohno's deckt sich im Prinzip mit derjenigen von Kundt. Wir haben die letztere früher schon besprochen, so daß wir jetzt nicht mehr darauf zurückzukommen brauchen. Gewisse Unrichtigkeiten bei der Erwähnung der Versuche Dufour's hängen wohl damit zusammen, daß Ohno die Originalarbeiten nicht durchgesehen hat.

Neu sind zwei Experimente, die ohne Erklärungsversuch angeführt werden. „Eine sehr merkwürdige Erscheinung beobachtet man, wenn man eine Kältequelle der Blattfläche nähert. Ich verfuhr dabei folgendermaßen: Ein großes Becherglas wurde mit Eisstückchen und Wasser gefüllt (das Thermometer zeigte in einem Abstande von 1 cm vom Boden des Glases entfernt quer gehalten nach $1^1/_2$ Minute eine Temperatur von 24° C bei 31° Zimmertemperatur) und mit dem Boden in verschiedenen Abständen von einer Blattspreite gehalten". Während der Druck im Zimmer bei 31° 16—18 mm Wasser betrug, stieg er bei Annäherung des Becherglases ohne vorherige Volumenkontraktion auf 30 mm.

---

1) Ohno, Über lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von Nelumbo nucifera. Zeitschr. f. Bot. 1910, 2. Jahrg., pag. 641.

Die Erscheinung erklärt sich meines Erachtens dadurch, daß infolge der Abkühlung der Außenluft die Spannung des Wasserdampfes außen verringert wurde. Auch die Thermodiffusion müßte in gleichem Sinne wirken.

„Ein sehr interessanter Versuch läßt sich ausführen, wenn man . . . . einige Tropfen Äther auf die Oberseite der Blattspreite gießt. Es entsteht dann sofort ein starker negativer Druck, dem ebenso plötzlich ein starker positiver Druck folgt. Der Wechsel des Druckes geht in wenigen Sekunden vor sich.“ Der Vorgang erklärt sich meines Erachtens folgendermaßen. Anfänglich befindet sich über dem Blatt Ätherdampf, im Blatt aber nicht; da nun, wie wir früher sahen, der Äther durch eine poröse Scheidewand nur halb so rasch diffundiert als Wasserdampf und auch bedeutend langsamer als Luft, so muß offenbar ein negativer Druck entstehen. Sobald aber das Blatt selbst mehr Äther enthält als die umgebende Luft, so muß der Druck natürlich positiv werden und so lange anhalten, als Äther im Innern vorhanden ist.

Aufzuklären bleibt noch die Angabe von Merget, daß aus der Spreitenmitte nur dann Blasen austreten, wenn hier die Temperatur niedriger ist als in der übrigen Spreite. Da dieses Verhalten weder vor noch nach Merget konstatiert oder diskutiert worden ist und da mir Nelumbo nicht zur Verfügung stand, so werde ich später bei Besprechung von Nymphaea auf diesen Punkt zurückkommen.

II.

Wir wenden uns jetzt zu den Beobachtungen, die an Nymphaea angestellt worden sind.

Dutrochet[1]) beschreibt seine Versuche folgendermaßen: „Je plongeais dans un bocal plein d'eau une feuille de Nymphaea possédant une partie de son pétiole coupé transversalement. L'extrémité coupée de pétiole étant dirigée en bas, j'observais, à cette extrémité inférieure, le dégagement de l'air par les ouvertures béantes des tubes pneumatiques, ce dégagement d'air n'avait lieu que pendant le jour, sous l'influence de la lumière; il cessait pendant la nuit. Cette expérience était faite à la lumière diffuse. . . . Si la feuille du Nymphaea n'émet de l'air par l'extrémité coupée de son pétiole que lorsque le limbe de la feuille est submergé, cela provient de ce que le

1) Dutrochet, Réplique à M. Raffeneau-Delile au sujet de la respiration du Nelumbium. Ann. sc. nat., II. Sér., Tome XVI, pag. 337.

contact de l'eau occasionne l'occlusion des stomates nombreux qui existent sur ce limbe. L'oxigène versé à l'intérieur des organes pneumatiques où il s'accumule sans cesse sous l'influence de la lumière, ne trouvant plus d'issue par ces stomates, est forcé de s'évacuer par la seule issue qui lui est ouverte, c'est-à-dire par les ouvertures des tubes pneumatiques à la section du pétiole. Le limbe de la feuille étant replacé dans l'atmosphère, les stomates s'ouvrent et livrent à l'air accumulé dans les organes pneumatiques une issue plus facile que celle de l'extrémité inférieure du pétiole par laquelle il sortait auparavant; car, pour sortir, il avait là à vaincre la pression d'une colonne d'eau d'une certaine élévation,"

Im Jahre 1867 publizierte Lechartier[1]) eine Reihe von Experimenten, die er im Monat August an Nymphaea-Pflanzen an ihrem natürlichen Standort, „en pleine rivière", also unter normalen Vegetationsbedingungen angestellt hatte. Um Mittag trennte er an einem völlig untergetauchten Exemplar eine dem Wasserspiegel ziemlich nahe Spreite vom Stiel und sah nun sofort aus dem zurückbleibenden, mit der Pflanze zusammenhängeuden Stielende reichlich Blasen austreten, die auch dann noch zum Vorschein kamen, als das Stielende 26 cm unter Wasser getaucht wurde. Die Gasausscheidung dauerte während des ganzen Nachmittages im diffusen Licht, hörte erst bei völliger Dunkelheit auf und begann am anderen Morgen gegen 8,30 Uhr wieder von neuem. Die von Lechartier ausgeführte Gasanalyse ergab 12 % O und 88 % N; auch dauerte die Gasausscheidung fort, als alle Spreiten entfernt waren.

Aus einer Pflanze mit nur Schwimmblättern wurde nicht so leicht Gas ausgeschieden. „La face supérieure des feuilles étant en contact avec l'atmosphère, la force élastique du gaz intérieur n'est pas supérieure à la pression atmosphérique." Es schieden sich daher erst Blasen aus, als das mit der Pflanze zusammenhängende Stielende in einem mit Wasser gefüllten Gefäß über das äußere Niveau gehoben wurde. Bei einer Druckverminderung von 10 cm Wasser erfolgte eine heftige Ausscheidung von Gas, das viel weniger O enthielt als die atmosphärische Luft (7,7—9,7 % am Vormittag, bis 16,8 % am Nachmittag); ferner waren die ersten Gasproben jeweils CO_2 ärmer als die folgenden (z. B. I. Probe 0,5 %, V. 2,5 %, X. 2,4 %). „Ces analyses montrent donc bien que les gaz ont été puisés dans les couches profondes et

---

1) G. Lechartier, Sur le mouvement des gaz dans les plantes aquatiques. Ann. sc. nat. 1867, V. Sér., Tome VIII, pag. 364.

vaseuses de l'eau", und einleitend bemerkt er, „que indépendamment des gaz qui peuvent être puisés dans l'eau par les feuilles, il y a des gaz qui sont absorbés soit par les racines, soit par la tige, et qui traversent la plante pour être exhalés par les feuilles".

Barthélemy, den wir schon bei Nelumbo erwähnten, macht in der gleichen Arbeit auch Mitteilungen über Nymphaea. Im Gegensatz zu Nelumbo fand er hier keinen Gasaustritt aus den Spreiten „parce qu'elles sont dépourvues de villosités cuticulaires, et, par conséquent, d'air condensé". Auf die naheliegende wahre Ursache werden wir bald zurückkommen. Barthélemy führte ferner das Ende eines mit der Pflanze zusammenhängenden Stieles in eine mit Wasser gefüllte Glocke über das Außenniveau und erhielt eine lebhafte Ausscheidung von Gas (½ Liter in einigen Minuten) von der Zusammensetzung O 12,5 %, N 87,5 %. „Ces dégagements de gaz par des séctions du pétiole me semblent prouver seulement que l'atmosphère intérieure était arrivée à une tension plus grande que celle de l'atmosphère extérieure". Der massenhafte Gasaustritt zeigt, daß Barthélemy mit einer Pflanze operierte, die Schwimmblätter besaß; der Erklärungsversuch allerdings ist, wie wir gleich sehen werden, gänzlich mißglückt. Ferner wird mitgeteilt, daß „les stomates dans l'air et pour de faibles variations de pression, laissent sortir les gaz intérieurs et ne permettent pas à l'air de rentrer". Diese Angabe, die auch Pfeffer[1]) erwähnt, stützt sich auf folgenden Versuch[2]), der wahrscheinlich mit einer an der Pflanze befindlichen Spreite des oben erwähnten Exemplares mit Schwimmblättern ausgeführt worden ist. „J'ai placé la feuille, sans la toucher, sous une cloche à robinet pleine d'air. J'ai enfoncé la cloche, le robinet étant ouvert; une partie de l'air a été ainsi chassée. J'ai fermé ensuite le robinet, et, la cloche ayant été soulevée, j'ai produit une succion de 15 centimètres environ. Le nivean ayant été marqué sur la cloche, on l'a vu s'abaisser d'abord rapidement, puis plus lentement, de sorte que trois heures après le niveau était redevenu le même qu'à l'extérieur. On a alors enfoncé la cloche de manière à produire une pression égale à la succion précédente, et le niveau est resté à peu près invariable pendant le mème laps de temps". Das bei Saugung ausgetretene Gas enthielt am Morgen 5—6 %, am Abend bis 28 % O.

Während Lechartier die Gase in den „couches profondes et vaseuses de l'eau" geschöpft werden läßt, meint Barthélemy, daß die

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, pag. 179.
2) Barthélemy, l. c. pag. 160.

Zusammensetzung der Gase doch kaum mit dieser Ansicht sich vereinbaren lasse und daß diese wohl meistens aus dem Wasser entnommen würden. „Ces gaz puisés par les racines, seraient nécessairement à une pression supérieure à celle de l'atmosphère et viendraient s'accumular dans le rhizome, qui est ordinairement poreux et gorgé en effet de gaz. De là ils se répandraient dans le pétiole et dans le limbe de la feuille, où les stomates serviraient à leur mouvement naturel.“ Und damit ja kein Zweifel aufkommen kann, sagt er zum Schlusse nochmals „Que les stomates . . . ont pour but de laisser exhaler au dehors les gaz intérieures; tandis qu'ils sont en général disposés de manière à les empêcher de rentrer“.

Negative Drucke wies K. Goebel[1]) in Nymphaeen nach. „An einem trüben Herbsttage wurden Blattstiele von Nymphaea rubra und N. stellata unter Quecksilber abgeschnitten (nahe der Wasseroberfläche) und so, daß die Blattstiele möglichst aufrecht gehalten wurden. Es ergab sich, daß die feineren Interzellularräume bei allen untersuchten Blättern mit Quecksilber injiziert wurden, selbst bei 60 cm langen Stücken ließen sich die Quecksilberfäden bis an die Blattspreite hin verfolgen.“ Die Erklärung sieht Goebel darin, daß, bei der starken Reduktion der Assimilation und dem Fortdauern der Atmung (die Wasserwärme in dem Nymphaeenbassin betrug 25°), der Sauerstoff der Interzellularen zum großen Teil aufgebraucht und die bei der Atmung gebildete Kohlensäure von den Zellen absorbiert wurde. Nach Bunsen ist der Absorptionskoeffizient

der Kohlensäure 1,24 bei 8,4° C
des Sauerstoffes 0,04 bei 8,3° C.

Über das Vorkommen positiver Drucke zitiert Goebel eine briefliche Mitteilung von Sachs, wonach jedesmal ein lebhafter Blasenstrom hervorkam, wenn von besonnten Pflanzen Blattstiele tief unter Wasser abgeschnitten und die Schnittfläche bis auf 3—5 cm unter die Wasseroberfläche gehoben wurde. Die Ursache wird in der Assimilation gesucht.

Die in der Literatur vorhandenen Angaben über Gasströme in Nymphaeen und die sie bedingenden Ursachen sind also sehr verschiedenartig. Die einen wollen z. B. Ströme beobachtet haben von der Spreite zur Wurzel, die andern von der Wurzel zum Blatt; dieser findet eine Blasenausscheidung nur, wenn die Spreite submers ist, jener auch, wenn sie über den Wasserspiegel emporragt; ein Autor

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, pag. 251, 1891.

erklärt den Ausgleich einer Druckdifferenz durch die Stomata für unmöglich oder sehr schwierig, ein zweiter läßt ihn leicht erfolgen; als Ursache des Innendruckes wird die Assimilation bald bestimmt angenommen, bald ebenso bestimmt in Abrede gestellt. Erneute Versuche mit Nymphaea schienen daher wünschenswert.

Infolge der Sauerstoffbildung bei Beleuchtung ist eine Druckzunahme in den Interzellularen von Nymphaea a priori zu erwarten und die von Dutrochet und Sachs vertretene Ansicht erscheint daher sehr plausibel. Man begreift auch, daß nach Untertauchen des Blattes der Innendruck sich leichter geltend machen wird, weil eben dann ein direkter Ausgleich mit der Atmosphäre nicht möglich ist. Es läßt sich die Gasausscheidung aus einem abgeschnittenen, untergetauchten Blatt natürlich noch mehr erleichtern, wenn man das Stielende in einer mit Wasser gefüllten Bürette etwas über das umgebende Niveau emporhebt. Das Aufhören und Wiedereinsetzen der Blasenbildung, je nachdem man in diesem Versuch das Blatt verdunkelt oder dem Licht aussetzt, zeigt deutlich, daß wir es hier mit dem Assimilationsvorgang zu tun haben. Auch wird der reiche Sauerstoffgehalt der aus solchen Blättern austretenden Blasen von Dutrochet ausdrücklich hervorgehoben. Eine Folge der Assimilationstätigkeit ist es ferner, daß das Gas, welches Barthélemy aus an der Pflanze befindlichen Blättern erhielt, am Abend bis 28 % O aufwies, während es am Morgen nur 5—6 % enthielt.

Wie leicht ersichtlich muß bei alleiniger Tätigkeit der Atmung der Sauerstoffgehalt sinken. So erwähnt Pfeffer[2]) eine Angabe von Dutrochet[2]) wonach Wurzeln von Nuphar luteum, trotz des stark entwickelten Interzellularsystems nur 8 % O enthielten; andererseits bemerkt er aber gewiß mit vollem Recht, daß unter normalen Verhältnissen das eingeschlossene Gas nie aus reinem Stickstoff besteht und daß die diesbezüglichen, auf die Blätter von Pontederia und Typha sich beziehenden Angaben von Barthélemy auf einem Irrtum beruhen. Ist die Versuchsanordnung so getroffen, daß das analysierte Gas nicht nur aus assimilierenden, sondern auch aus bloß atmenden Pflanzenteilen stammt, so kann unter Umständen ein relativ geringer Sauerstoffgehalt ebenso wenig verwundern, als ein verhältnismäßig hoher Prozentsatz an Kohlensäure, was bei den Analysen von Lechartier und Barthélemy zu berücksichtigen ist.

---

1) Pfeffer, l. c. pag. 188.
2) Dutrochet, l. c. pag. 175.

Spielt auch die Assimilation bei den Gasströmungen im Nymphaea-Blatt zweifellos eine nicht unwesentliche Rolle, so ist sie doch nicht der einzige Faktor, der in Betracht fällt. Von dem Vorhandensein einer weiteren Kraft, welche in einem Teil der erwähnten Versuche eine Blasenausscheidung bewirkte, kann man sich am einfachsten auf folgende Weise überzeugen.

Man führe den Stiel eines abgeschnittenen Blattes von Nymphaea alba in eine mit Wasser gefüllte Bürette über das umgebende Niveau, während die Spreitenoberseite in Luft sich befindet; bei einer bestimmten Verminderung des auf dem Stielende lastenden Druckes treten aus ihm kontinuierlich zahlreiche Blasen aus. Die Druckverminderung, die nötig ist um einen regelmäßigen Blasenaustritt zu veranlassen, erreicht sehr verschiedene Werte, bald 2, 3, 4 oder 5 cm Wasser, in anderen Fällen aber auch 13, 15 oder noch mehr Zentimeter Wasser. Diese Gasausscheidung hört sofort auf, wenn die Spreitenoberseite mit Vaseline bestrichen oder unter Wasser getaucht wird und beginnt alsbald von neuem, wenn man die untergetauchte Spreite wieder an die Luft bringt. Die Blasenausscheidung wird ebenfalls sofort sistiert, wenn der Überdruck aufhört. Ob man hier noch von Diffusion reden will, ist Geschmackssache. Versteht man unter Diffusion das langsame, ohne Einwirkung äußerer Kräfte erfolgende Eindringen zweier Körper ineinander, so gehört unser Vorgang zweifellos nicht hierher. Bekanntlich pflegt man aber oft den Begriff weiter zu fassen und auch auf den in irgend einer Weise erfolgten Durchtritt von Gasen durch poröse Scheidewände auszudehnen. In unserem Falle handelt es sich einfach um ein Durchpressen von Luft durch das Blatt, indem der Außendruck auf der Seite der Spreite größer ist als auf der Seite des Stielendes. Auch erfolgt die Erscheinung ebensogut in Blättern mit dürrer, wie in solchen mit turgeszenter Spreite, ein Beweis, daß der Gehalt der Interzellularen an Wasserdampf keine Rolle spielt und daß die hygrometrische Diffusion nicht in Betracht fällt.

Die sehr verschieden starke Blasenausscheidung, die sich in verschiedenen Nymphaea-Blättern bei demselben Überdruck beobachten läßt, ist somit durch die verschiedene Gangbarkeit der Interzellularen oder der Spaltöffnungen bedingt. Bezüglich der Stomata behauptet Barthélemy, wie wir schon hörten, daß sie den Gasen wohl den Austritt, nicht aber den Eintritt erlauben. Er hatte nämlich auf die in Luft befindliche Spreite eines Blattes einen negativen Druck ausgeübt und dabei Gas austreten sehen, während bei Ausübung eines positiven Druckes kein Gaseintritt erfolgt sein soll. Ich habe diesen Versuch

in der von Barthélemy angegebenen Weise wiederholt. Ein Nymphaea-Blatt mit langem Stiel wurde abgeschnitten, die Schnittfläche des Stiels oberhalb des Wasserniveaus befestigt und über die auf dem Wasser schwimmende Spreite eine Glocke gestülpt. Die Glocke wurde so weit gehoben oder gesenkt, daß die über der Spreite befindliche Luft unter einem negativen oder positiven Druck von 11 cm Wasser sich befand. In beiden Fällen hatte sich die Niveaudifferenz in einigen Stunden ausgeglichen. Ähnlich verhielt sich ein Blatt, das an der Pflanze sich befand; der Druckausgleich durch das Rhizom und die übrigen Blätter hindurch war schon in einer Stunde erfolgt. Diese Resultate zeigen, daß die Stomata des Nymphaea-Blattes der Luft sowohl den Ein- wie auch den Austritt erlauben und daß somit die anders lautende Angabe Barthélemy's auf einem Irrtum beruhen muß. Auch bei meinen Versuchen blieb übrigens die Niveaudifferenz einmal erhalten, als die Spreite durch ein ungeschicktes Manipulieren ganz mit Wasser bedeckt worden war; auf dieses oder ein anderes Versehen werden die Ergebnisse Barthélemy's zurückzuführen sein.

Das von Dutrochet supponierte Spiel der Spaltöffnungen, welches wir Eingangs erwähnten, und das auch nach den an anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen von Mohl und Kohl nicht unverständlich gewesen wäre, findet ebenfalls nicht statt. Die Stomata turgeszenter Blätter von Nymphaea alba und Nuphar luteum schließen sich nach meinen Befunden weder in Wasser, noch in Rohrzucker oder Glyzerin. Es stimmt dies durchaus mit den Angaben von Leitgeb und Haberlandt[1]).

Wenn also die beobachtete Verschiedenheit in der Durchlässigkeit des Durchlüftungssystemes nicht auf einen aktiven Verschluß der Spaltöffnungen zurückzuführen sein kann, so muß die Ursache entweder in einem passiven Verschluß oder in einer Herabsetzung der Leitungsfähigkeit der Interzellularen der Spreite oder des Stiels bestehen. Über den anatomischen Bau der Spaltöffnungen der Nymphaeaceen schreibt Haberlandt[2]): „Bei Nymphaea alba und thermalis finden wir wieder die vorgezogenen äußeren Cuticularleisten, den trichterförmigen Porus und den vollständigen Mangel der inneren Cuticularleisten. Bemerkenswert ist die schon von Leitgeb hervorgehobene Tatsache, daß die Bauchwände der Schließzellen, welche bogig in die Innenwände übergehen, an älteren Spaltöffnungen in ihrer

1) Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887, Nr. 7.

2) Haberlandt, l. c. pag. 6.

ganzen Ausdehnung verdickt sind. . . . Etwas abweichend dagegen sind die Spaltöffnungen von Nuphar luteum ausgebildet. Es zeigt sich hier eine Annäherung an die typische Querschnittsform der Schließzellen, indem die unverdickt bleibenden Bauchwände sich vorwölben und so eine Zentralspalte bilden. Dieselbe ist aber so breit, daß sie niemals geschlossen werden kann.“ Die biologische Bedeutung des charakteristischen Baues der Spaltöffnungen sucht Haberlandt[1]) bekanntlich in einer Schutzeinrichtung gegen die kapillare Verstopfung der Spalten mit Wasser. „Daß die Stomata der Schwimmpflanzen dieser Gefahr besonders ausgesetzt sind, ist ja selbstverständlich. Andererseits kann zwischen den scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Kutikularleisten das Wasser blos in Form eines sehr wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Dasselbe wird sehr leicht platzen, oder auch bald durch Verdunstung verschwinden.“

Einen reichen Gasaustritt bei schwachem Überdruck beobachtete ich regelmäßig bei gesunden, turgeszenten Blättern, deren Spreite nicht benetzt war und deren Stiel ich erst kurz vor dem Versuch von der Pflanze losgetrennt hatte. Unter verschiedenen Umständen, besonders wenn die Blätter längere Zeit untergetaucht wurden, kann eine partielle Injektion der Luftwege erfolgt und damit der Widerstand beträchtlich angewachsen sein. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Ein Blatt von Nymphaea, das erst bei einem Überdruck[2]) von 13 cm Wasser Blasen aus dem Stiel austreten ließ, zeigte die Blasenausscheidung schon bei 4 cm Überdruck als der Stiel um 10 cm verkürzt worden war. Oft ist das vorhandene Hindernis leicht zu beseitigen. So begann bei einem anderen Blatt die Blasenausscheidung erst bei 8 cm Überdruck, erhielt sich aber dann auch noch bei 4 cm. Es mögen hier vielleicht Wasserhäutchen zwischen den Spaltöffnungen oder in den Luftkanälen sich befunden haben, welche leicht platzten und dann die freie Gaszirkulation ermöglichten. Ein Blatt, das längere Zeit unter Wasser gehalten worden war, ließ auch bei 19 cm Überdruck nur sehr wenig Gas passieren; da nach Abschneiden der Spreite die Durchlässigkeit dieselbe blieb, so mußten die Interzellularen des Stieles bedeutende Verstopfungen aufweisen. Sind dagegen die Interzellularen des Stieles völlig durchlässig, so ist eine Verkürzung desselben bedeutungslos, da

1) Haberlandt, l. c. pag. 8.

2) Unter „Überdruck“ verstehe ich die vertikale Erhebung des offenen Stielendes über das äußere Wasserniveau. Die an der Mündung der Luftgänge sich geltend machende Meniskenwirkung habe ich der Einfachheit wegen vernachlässigt, was ja, da es sich hier nur um relative Werte handelt, wohl erlaubt ist.

eben, bei der großen Weite des Durchlüftungssystems, die in Betracht fallenden Längendifferenzen keine Rolle spielen. Über eine praktische Verwertung von Blütenstielen, ägyptischer Nymphaeen berichtet Raffeneau-Delile[1]): „j'avais vu vendre, au marché du Caire, de longs pédoncules de fleurs de Nymphea, qui servaient à des fumeurs. Ils détruisaient le fond de la fleur, la remplissait de tabac allumé, et aspiraient la fumée par l'extrémité opposée du pétiole."

Sind die Interzellularen der Spreite leicht durchlässig, so tritt die Blasenausscheidung ein, sobald auch nur ein kleiner Teil der untergetaucht gehaltenen Spreite über das Wasser hervorragt; es ist hierbei gleichgültig, auf welche Stelle des Blattrandes dieser Kontakt mit der Atmosphäre sich bezieht, dagegen erfolgt der Luftdurchtritt im allgemeinen, aus leicht ersichtlichen Gründen, am lebhaftesten, wenn die Spreitenmitte aus dem Wasser hervorragt.

Was wir für Nymphaea alba berichtet haben, gilt im allgemeinen auch für Nuphar. Der Widerstand verstopfender Wassersäulchen zeigte sich z. B. in folgenden Versuchen. Durch einen Nuphar-Blattstiel, der die Gase leicht zirkulieren ließ, konnte auch bei einem Überdruck von 40 cm Wasser keine Luft gepreßt werden, als das freie Stielende einen Moment mit Wasser in Berührung gekommen war. Bei einem andern Blatt sank die Durchlässigkeit für Luft nach Abschneiden der Spreite um ein mehrfaches des anfänglichen Betrages, weil beim Durchschneiden des Stieles die Mündungen der Interzellularen mit Wasser verstopft worden waren. Bei schwer durchlässigen Blättern befinden sich die Verstopfungen bald im Stiel, bald in der Spreite, was leicht daraus hervorgeht, daß bei vorsichtigem Abschneiden der Spreite in den einen Fällen ein reicher Gasdurchtritt durch den Stiel erfolgt, in anderen Fällen dagegen nicht.

Auch durch ganze Pflanzen von Nymphaea und Nuphar zirkuliert die Luft bei einem geringen Überdruck. Wenn man an einem an der Pflanze befindlichen Blatt die Spreite abschneidet und das Stielende in einer mit Wasser gefüllten Bürette etwas über das äußere Niveau emporhebt, so entsteht alsbald ein regelmäßiger Blasenstrom. Natürlich war auch in den entsprechenden Versuchen von Lechartier und Barthélemy die Ursache der Blasenausscheidung dieselbe, und das sofortige Aufhören des Gasaustrittes beim Untertauchen sämtlicher Blätter zeigt deutlich, daß der von Barthélemy zur Erklärung herbeigezogene höhere Innendruck keine Rolle spielt. Daß die Ana-

1) l. c. p. 329, wörtlich.

lyse des austretenden Gases, wie Lechartier und Barthélemy fanden, von derjenigen der Luft bedeutend abweichen kann, bedarf nach dem früher Gesagten keiner Erklärung mehr.

Die Nymphaeen-Blätter vermögen aber auch dann noch Blasen auszuscheiden, wenn auf Spreite und Stiel derselbe Druck herrscht und wenn jegliche Assimilationstätigkeit völlig ausgeschlossen ist. So ließ ein abgeschnittenes, auf Wasser von 35° gelegtes Blatt aus dem dicht unter dem Niveau befindlichen Stielende im Dunkeln reichliche Gasmengen austreten, welche das Volumen des Blattes um das Vielfache übertrafen. Nach einiger Zeit hörte die Gasentwicklung auf, stellte sich aber sofort wieder ein, als mit Hilfe eines Ventilators die Luft über der Spreite erneuert wurde. Die „hygrometrische Diffusion" läßt sich also auch hier deutlich feststellen. Über die Bedeutung der Erwärmung geben die folgenden Versuche Aufschluß. In ruhiger Luft erfolgte bei Schwimmblätteru die Blasenausscheidung aus dem etwa $^1/_2$—1 cm unter dem Niveau befindlichen Stielende bald bei einer Wassertemperatur von 25°, bald waren über 30°, über 40°, in einem Falle sogar 56° nötig (55° reichten noch nicht aus). Außer den schon früher namhaft gemachten Umständen, welche derartige individuelle Verschiedenheiten bedingen können, ist hier auch noch auf die Verwundung der Spreite aufmerksam zu machen, die bei Nymphaea und Nuphar sehr häufig vorkommt und durch die Erleichterung des Gasaustrittes einem erhöhten Innendrucke natürlich entgegen arbeitet. Einmal begonnen, erhält sich die Blasenausscheidung aber oft auch bei niederer Temperatur, was nach unseren früheren Mitteilungen leicht verständlich ist. Einen großen Einfluß hat, wie zu erwarten, der Feuchtigkeitsgehalt der Luft. Die in ruhiger Luft erfolgende Blasenausscheidung hört sofort auf, wenn ein Trichter dicht über die Spreite gehalten wird; umgekehrt kann die in ruhender Luft fehlende Blasenausscheidung sofort beginnen, wenn der Ventilator in Gang gesetzt wird.

Der Einfluß verschiedener Faktoren auf diesen Diffusionsvorgang läßt sich leichter an dem erzeugten Innendruck erkennen als an dem Beginn und der Intensität der Blasenausscheidung. In der folgenden Tabelle sind einige Zahlenwerte mitgeteilt, damit man sich eine Vorstellung machen kann von den tatsächlich erreichten Druckgrößen, von der Bedeutung der Temperatur und der Luftbewegung, und vor allem auch von den starken individuellen Verschiedenheiten. Die Spreiten ragten in ihrer natürlichen Stellung zum Teil ganz in die Luft, zum Teil schwammen sie auf dem Wasserspiegel, so daß ihre Oberseiten

bald ganz trocken, bald auch mehr oder weniger stark benetzt waren. Die erste Kolonne enthält die Temperatur des Wassers, auf dem die Blätter bei dem Versuch schwammen, die zweite und dritte geben den Innendruck in Zentimetern Wasser an, abgelesen an einem an der Schnittfläche des Stiels befestigten Manometer. In der zweiten Kolonne ist die Luft über der Spreite ruhend, in der dritten durch einen Ventilator bewegt. Diese und die folgenden Angaben beziehen sich immer, wo nichts besonderes bemerkt ist, auf Nymphaea alba, gelten aber, wenigstens in qualitativer Hinsicht, auch für Nuphar.

Temperatur des Wassers	Druck in cm Wasser		Temperatur des Wassers	Druck in cm Wasser	
	Luft ruhend	Luft bewegt		Luft ruhend	Luft bewegt
20° C.	0,1	0,3	25° C.	0,4	3,2
20° „	0,1	0,4	30° „	0,8	2,5
20° „	0,1	0,5	30° „	2,0	3,0
20° „	0,1	0,6	34° „	3,0	6,0
20° „	0,1	0,7	36° „	4,0	7,0
20° „	0,1	0,8	37° „	4,0	6,5
20° „	0,1	1,1	37° „	5,0	7,5
20° „	0,2	0,5	38° „	2,0	4,5
20° „	0,2	0,7	38° „	5,5	9,5
20° „	0,2	1,0	40° „	1,2	4,5
20° „	0,2	1,1	40° „	1,8	6,5
20° „	0,3	1,0	40° „	3,5	9,5
20° „	0,3	1,1	40° „	4,0	5,5
20° „	0,3	1,2	40° „	4,5	8,5
20° „	0,3	1,3	41° „	3,5	7,5
20° „	0,3	1,4	42° „	5,5	10,5
20° „	0,3	1,5	43° „	3,0	7,0
20° „	0,4	1,5	43° „	8,0	10,5
20° „	0,4	1,8	44° „	5,0	9,0
20° „	0,5	1,0	45° „	—	21,0
20° „	1,0	3,5	48° „	0,8	3,0
21° „	0,0	1,5	50° „	3,5	5,5
21° „	0,3	1,0	50° „	4,0	6,5
21° „	0,3	1,1	50° „	4,5	12,0
22° „	0,0	1,7	50° „	5,0	12,0
23° „	0,3	0,8	50° „	11,0	17,0
23° „	0,3	1,7			

Beim Überstülpen eines Trichters ging der Druck bedeutend zurück und beim Untertauchen der Spreite unter Wasser hörte er ganz auf.

Wird etwas Äther auf die Spreite gegossen, so entsteht zuerst ein negativer und gleich darauf ein positiver Druck, der natürlich ebenfalls nur kurze Zeit anhält. Es ließen sich auf diese Weise negative Drucke von 2 bis zu 13 cm Wasser und, mit Hilfe des Ventilators,

positive Drucke bis zu 16 cm Wasser erzielen. Auch durch bloßes Überhalten der offenen Ätherflasche über die Spreite entstand ein negativer Druck (bis 8 cm), dem nach Entfernen der Flasche ein bedeutend schwächerer positiver Druck (bis 2 cm) folgte.

Die Erklärung aller dieser Erscheinungen ist dieselbe wie bei Nelumbo, so daß wir hierauf nicht zurückzukommen brauchen. Mit dieser Deutung des Diffusionsvorganges stehen auch die folgenden Versuche im Einklang. Mit der Oberseite eines in Zimmerluft von 22° befindlichen Nymphaea-Blattes wurde eine mit einer Kältemischung (Eis und Kochsalz) gefüllte Schale in Berührung gebracht; der Druck stieg sofort von 0,0 auf 1,7, fiel dann aber rasch. Die Wiederholung des Versuches hatte eine Drucksteigerung von nur 0,9 zur Folge, und je öfter das Experiment wiederholt wurde, um so schwächer wurde der Ausschlag. Die Berührung der Oberseite mit einer Schale, die warmes Wasser (49°) enthielt, ließ keine Drucksteigerung erkennen; dieselbe trat jedoch augenblicklich ein (von 0,0 auf 1,5) als die Schale entfernt und damit die Blattoberseite freigelegt wurde. Die Erklärung ergibt sich von selbst aus dem bei Nelumba Mitgeteilten und daraus folgt auch, warum bei Berührung des noch warmen Blattes mit der Kältemischung der größte Ausschlag erzielt wurde (4,0 cm). Bei den geprüften Nuphar-Blättern waren die Ausschläge weniger stark, erfolgten aber natürlich im gleichen Sinne.

An dieser Stelle möchte ich noch auf ein Experiment von Merget mit Nelumbo-Blättern zurückkommen, das ihn wohl veranlaßte, die Gasausscheidung aus der Spreite für eine Thermodiffusionserscheinung zu halten und das mit unserem Erklärungsversuch in Widerspruch zu sein scheint. Nach Merget treten nämlich in der Spreitenmitte nur dann Blasen aus, wenn hier die Temperatur niedriger ist als in der übrigen Spreite. „En admettant cette explication comme plausible, il en resultait que l'eau du centre de la feuille, ayant uniquement pour effet de soustraire les tissus sous-jacents à l'action calorifique du foyer, son remplacement par de l'eau suffisamment chaude pour uniformiser la température du limbe devait arrêter toute émission gazeuse par les surfaces mouillées. C'est, en effet, ce résultat qu'on obtient, et l'on peut aller plus loin que cette expérience négative; car dans le cas où les bulles, se dégageant lentement sous l'eau froide, semblent retenues par une sorte de pédicelle gazeux qui les maintient en communication avec la masse d'air intérieure, par des affusions graduées d'eau chaude, on les voit progressivement disparaître, comme résorbées par les tissus dans lesquels elles rentrent.“ Da keiner der späteren Experimentatoren diese

Angabe nachgeprüft noch auch nur diskutiert hat, so wollte ich mir über diesen Punkt so gut als möglich Klarheit verschaffen. Weil mir Nelumbo nicht zur Verfügung stand, so suchte ich die Erscheinung bei Nymphaea hervorzurufen, in dem ich in die Spreitenmitte, über dem Stielende, mit einer Nadel Löcher stieß und diese mittlere Partie durch Einstellen in ein enges Becherglas unter Wasser tauchte, während die übrige Spreite in die Luft ragte. Dadurch, daß ich das Becherglas mit kaltem oder heißem Wasser füllte und das Glas samt dem Blatte auf den Tisch oder auf ein erhitztes Sandbad stellte, konnte ich die Temperatur der Spreitenmitte nach Belieben höher oder tiefer als die der übrigen Spreite wählen. Das Resultat war, daß bei genügender Erwärmung der übrigen Spreite aus der Mitte ein kontinuierlicher Blasenstrom austrat, gleichgültig, ob diese Mittelpartie in kaltes oder warmes Wasser tauchte; bei der Verwendung von warmem Wasser war der Blasenstrom sogar noch energischer. Dieses Verhalten war, wie leicht ersichtlich, vorauszusehen, wenn der zugrundeliegende Erklärungsversuch richtig ist. Ich zweifle nicht daran, daß man mit Nelumbo, bei richtiger Versuchsanordnung, das gleiche Resultat erhalten wird. Trotzdem brauchen die entgegengesetzten Angaben von Merget nicht fehlerhaft zu sein; es kann ja z. B. sehr wohl der beim Aufbringen von warmem Wasser übertragene Dampf die Diffusionsströmung so stark geschwächt haben, daß nun die Blasenausscheidung unterblieb.

Die Auffälligkeit der Gasausscheidung wird bei Nelumbo vor allem dadurch hervorgerufen, daß die Blasen aus der Spreite austreten und das auf derselben vorhandene Wasser in Bewegung setzen. Die besonderen Bedingungen, welche dies ermöglichen, sind die teller- oder trichterförmige Gestalt des Blattes, welche die Ansammlung von Wasser erlaubt und die weiten Ausfuhrgänge des Durchlüftungssystems am Grunde des Trichters. Beides fehlt bei Nymphaea und darum vermissen wir hier auch am intakten Blatte die leichte Sichtbarkeit des Phänomens. Denn daß die Intensität der Diffusionsströmung stark genug wäre, geht aus einem Vergleich der Zahlenwerte für beide Pflanzen deutlich hervor; zudem ist ja in dem oben beschriebenen Versuch der experimentelle Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung enthalten.

Bei der Ansammlung von Wasser am Grunde des Nelumbo-Blattes sind Einrichtungen zur Verhinderung einer Wasserverstopfung der Luftwege von besonderer Notwendigkeit. Die Nichtbenetzbarkeit der Spreite ist auch tatsächlich sehr stark ausgebildet, was schon Raffeneau-Delile erwähnt hat.

Daß der Gasaustritt unter Wasser aus den engen Ausfuhrgängen der Nymphaea-Spreite viel weniger leicht erfolgt als aus den weiten des Stiels, ist eine notwendige Folge der Kapillaritätsgesetze, und läßt sich zum Überfluß sehr einfach demonstrieren, indem man an dem einen Ende eines Kautschukschlauches eine sehr enge, am anderen eine weitere Kapillare befestigt und nun bald das eine, bald das andere Ende so hoch in einer mit Wasser gefüllten Bürette über das äußere Niveau emporhebt, daß eben Luft auszutreten beginnt. Durch Einblasen in den Stiel kann man übrigens aus unter Wasser gehaltenen Nymphaea- und Nuphar-Spreiten Luft meistens nicht nur aus Wunden, sondern auch aus den Spaltöffnungen zum Austritt veranlassen. Es repräsentiert dies bei etwas starkem Blasen einen Überdruck von 8—9 cm Hg. Es sind jedoch auch hier die individuellen Verschiedenheiten recht bedeutend, so daß sich oft ein doppelt so starker Überdruck noch als zu schwach erweist. Es kann daher nicht Wunder nehmen, daß der Diffusionsstrom aus untergetauchten Spreiten oder Spreitenteilen keine Luft zu pressen vermag.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn die Oberseite der Spreite an Luft grenzt; es werden dann, wie man sich mit Hilfe eines Wassermanometers leicht überzeugen kann, die kleinsten positiven oder negativen Druckdifferenzen, sowohl durch das Blatt, wie durch die ganze Pflanze hindurch rasch ausgeglichen und es folgt hieraus, daß derartige Druckverschiedenheiten für den Gaswechsel von Bedeutung sind. Ist z. B., was in der Natur leicht vorkommen kann, die Spreite *a* einer Nymphaea-Pflanze höher erwärmt oder stärker vom Wind getroffen als die Spreite *b*, so wird atmosphärische Luft bei *a* eintreten und Interzellularluft bei *b* austreten; auch kann natürlich, wenn die entsprechenden Bedingungen erfüllt sind, bei derselben Spreite an der einen Stelle ein Einstrom, an einer anderen ein Ausstrom erfolgen.

Im Verlauf dieser Untersuchungen konnte ich auch mehrfach die Entstehung von negativen Drucken feststellen. Ohne auf diesen Punkt näher einzugehen, seien nur einige mehr beiläufige Beobachtungen mitgeteilt. In einem Fall entstand bei Überleiten von Wasserdampf über ein auf Wasser liegendes Nymphaea-Blatt ein negativer Druck von 5 cm, was vermutlich wieder auf „hygrometrischer Diffusion“ beruhte, nur daß hier die stärkere Strömung von innen nach außen gerichtet war. Kleinere negative Drucke, die bald in positive umschlugen, notierte ich mehrfach bei Einwirkung des Ventilators auf ein Blatt mit feuchter Oberseite. War endlich das Blatt ganz unter Wasser getaucht und nur schwachem, diffusem Licht ausgesetzt, so bildete sich in

seinem Innern in kurzer Zeit ein negativer Druck bis über 7 cm, der dann am Lichte, infolge der einsetzenden Assimilation, in einen positiven Druck überging. Die Druckverminderung dürfte in diesem letzten Falle darauf beruhen, daß die durch Atmung gebildete Kohlensäure leicht absorbiert wird, während bei der geringen Beleuchtung nur äußerst wenig Sauerstoff entsteht.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß die in Rede stehende Diffusionserscheinung nicht auf die untersuchten Pflanzen beschränkt ist, sondern überall da sich finden muß, wo die Bedingungen für ihr Zustandekommen gegeben sind, und dies ist innerhalb und außerhalb des Pflanzenreiches vielfach der Fall. Eine biologische Bedeutung dürfte ihr allerdings nur unter besonders günstigen Umständen zu Teil werden, wenn die treibenden Kräfte besonders groß und die entgegenstehenden Widerstände besonders klein sind. Bei Wasser- und Sumpfpflanzen, die zum Teil in die Luft ragen und ein gut entwickeltes System weiter Interzellularen besitzen, wird man diese Bedingungen am ehesten erfüllt finden, während bei Landpflanzen mit engen Interzellularen einer Druckfiltration der Luft über längere Strecken zu große Widerstände entgegenstehen. Von Bedeutung können natürlich auch alle jene Faktoren werden, welche die Erwärmung der Spreite erleichtern und die Abführung des entstandenen Wasserdampfes durch den Wind fördern, wie z. B. die Gestalt und Lage der Spreite, ihre Stellung zu den auffallenden Sonnenstrahlen oder die Ausbildung von Anthocyan.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 104

Autor(en)/Author(s): Ursprung Alfred

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Gasdiffusion in Pflanzen 129-156