Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 54 (1944)

Artikel: Über die Benetzungsgrösse der Mesophyllinterzellularen

Autor: Häusermann, Elsa

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-38526

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: 16.12.2025

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

Über die Benetzungsgröße der Mesophyllinterzellularen.

Von *Elsa Häusermann.*

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.)

Eingegangen am 28. Juli 1944.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung 541
A. Vorversuche 544
1. Physikalische Grundlagen 544
2. Untersuchungsmethode 546
3. Versuchsmaterial und Apparatur 547
4. Steigflüssigkeiten 549
5. Berechnung 550
6. Ergebnisse der Vorversuche 551
B. Modellversuche mit Filtrierpapier 554
1. Versuchsanordnung 554
2. Ergebnisse der Modellversuche 555
C. Das Steiggesetz und das Verhalten der Steigflüssigkeit im Blattmesophyll 559
D. Steigversuche im Blatt 567
1. Versuchsmaterial und Steigflüssigkeiten 567
2. Meßresultate 567
3. Besprechung der Ergebnisse 569
4. Extraktionsversuche 572
5. Gegenüberstellung der Kutintheorie und der andern Theorien . . . 574
Zusammenfassung 576

Einleitung.

Über die Infiltration des Durchlüftungssystems der Blätter findet man in der botanischen Literatur eine ganze Reihe von Aufzeichnungen. Schon Moll (1880) stellte fest, daß sich die Interzellularen der Blätter beim Einpressen von Wasser in abgeschnittene Zweige unter bestimmten Umständen infiltrieren. Diese Beobachtung wurde durch Spanjer (1898) bestätigt. Auch Stahl (1897) spricht von einer Infiltration des Blattmesophylls, welche eintritt, wenn man bestimmte hydathodenlose Pflanzen in sehr feuchtem Milieu kultiviert.

Lepeschkin (1902) untersuchte die Folgen einer solchen Infiltration der Interzellularen und gelangte zu dem Ergebnis, daß dadurch der Gasaustausch in der Pflanze nicht merklich behindert wird und

somit eine Benetzung der Interzellularwände für die Pflanze nicht schädlich ist.

Durch Molisch (1912) und Neger (1912, 1918) fand die künstliche Infiltration von Blättern zum ersten Male Verwendung als biologische Untersuchungsmethode. Neger infiltrierte Blätter durch Evakuation in Wasser und untersuchte den Zusammenhang des Interzellularsystems. Er konnte mit dieser Methode zwei Blattypen feststellen, solche mit zusammenhängenden Interzellularen (homobarisch) und solche mit in einzelne gegeneinander abgeschlossene Bezirke aufgeteilten Interzellularen (heterobarisch).

Molisch (1912) entdeckte bei seinen Untersuchungen über die Bestimmung des Offen- oder Geschlossenseins der Spaltöffnungen eine neue Anwendungsmöglichkeit der Blattinfiltration, indem bei offenen Spaltöffnungen gewisse Flüssigkeiten (Alkohole, Benzol, Xylol, Terpentinöl, Paraffinöl usw.) in das darunter liegende Interzellularsystem eindringen und durch die Infiltration den momentanen Öffnungszustand der Spaltöffnungen anzeigen. Dabei fielen bei den verschiedenen Flüssigkeiten die großen Unterschiede in der Geschwindigkeit des Eindringens auf. Molisch bestimmte dann eine Reihe von Flüssigkeiten, die sich für diese Versuche am besten eignen. Diese Reihe wurde von anderen Botanikern kritisiert und erweitert (Stein 1912; Schorn 1929) und auch der Einfluß von Oberflächenspannung und Viskosität der betreffenden Flüssigkeit auf die Infiltrationsgeschwindigkeit studiert (Schorn 1929). Die Untersuchungen dieser Autoren stimmen darin überein, daß Flüssigkeiten mit relativ geringer Viskosität wie Alkohole, Benzol, Xylol usw. schneller infiltrieren als Öle, die eine hohe Viskosität besitzen.

Diese Versuche zeigten, daß Alkohole und Öle bei offenen Spaltöffnungen ohne weiteres in das Durchlüftungsgewebe eindringen, während die Infiltration mit Wasser nur durch künstliches Einsaugen (Neger 1912) bewirkt werden kann. Ursprung (1924) suchte die Ursache der schweren Benetzbarkeit der Interzellularen durch Wasser herauszufinden. Er wies zuerst nach, daß sich Wassertropfen auf freigelegtem Mesophyllgewebe nicht ausbreiten und die Interzellularwände nicht benetzen. Durch Bestimmung der Steighöhe einer Wassersäule in den Luftgängen von Nymphaea-Blattstielen konnte Ursprung den Winkel berechnen, den die Wasseroberfläche mit der Interzellularwand bildet und damit wieder die schwere Benetzbarkeit der Interzellularoberfläche durch Wasser zeigen. Die Beobachtung des kapillaren Aufstieges von verschiedenen Flüssigkeiten in vertikalen Blattstreifen ergab, daß die Steiggeschwindigkeit bei Äther am größten war, dann folgten Xylol, Benzol, Chloroform und Alkohol, während Wasser überhaupt nicht eindrang. Bei dieser Methode ging Ursprung von dem Lucasschen

Gesetz für die zeitliche Abhängigkeit des Aufsteigens von Flüssigkeiten in Kapillaren aus (Lucas 1918).

Nun hängt das Eindringen und die Steiggeschwindigkeit der Flüssigkeiten in den Interzellularräumen großenteils davon ab, wie diese die Interzellularwand benetzen. Aus den Untersuchungen von Ursprung (1924) geht hervor, daß die Interzellularoberfläche durch hydrophile Stoffe gar nicht oder nur sehr schlecht benetzt wird. Als Ursache dieser schweren Benetzbarkeit erwog Ursprung zwei Möglichkeiten: das Vorhandensein einer adhärierenden Gasschicht oder das Vorhandensein eines fett- oder wachsähnlichen Überzuges. Die letzte Annahme steht im Widerspruch zu den Ansichten Haberlandts (1918), welcher glaubt, daß die Interzellularoberfläche wahrscheinlich aus Pektin besteht. Da die Interzellularbildung in den Geweben schizogen durch Auseinanderweichen der Membranen benachbarter Zellen geschieht, wird die aus Pektinsubstanzen bestehende Mittellamelle gespalten. Infolgedessen könnten möglicherweise die Interzellularen mit einem Pektinfilm ausgekleidet sein; diese Ansicht wurde schon durch Czapek (1913) vertreten. Doch müßte dann die Benetzbarkeit durch Wasser viel besser sein, weil die Pektinstoffe stark hydrophil sind. Andere Botaniker wie v. Mohl (1845), de Bary (1877), Schwendener (1892) und Montfort (1918) sprechen hingegen von einer Kutikula oder einer kutikularisierten Außenlamelle in einzelnen Teilen des Durchlüftungssystemes verschiedener Pflanzen, was mit den Benetzungsverhältnissen übereinstimmen würde.

Bangham und Lewis (1937) machten ebenfalls Untersuchungen über das kapillare Aufsteigen von Flüssigkeiten in Blattstreifen. Ihre Steigversuche zeigten, daß Paraffinöl, Benzin, Chloroform, Öle usw. in die Interzellularräume eindringen, Wasser hingegen nicht. Lewis (1938) infiltrierte die Blätter mit Farblösungen. Nach seinen Mitteilungen werden Protein anzeigende Farbstoffe in der Nähe ihrer Eintrittsstelle von der Interzellularwand adsorbiert, während andere jedoch in die Interzellularräume hineingehen, ohne adsorbiert zu werden. Auf Grund dieser Beobachtungen stellte Lewis die Hypothese auf, daß die Oberfläche der Interzellularen nicht aus Zellulose usw., sondern wahrscheinlich aus Protein bestehe.

Über die Art des Stoffes, der die Interzellularen auskleidet, gibt es also bis heute verschiedene Theorien. Da der Oberflächenfilm sehr dünn sein muß, konnte er in histologischen Schnitten mit spezifischen Farbreaktionen gar nicht oder nur an bestimmten Stellen (Arzt 1933) bei einigen Pflanzen nachgewiesen werden. Die Untersuchungen über das kapillare Aufsteigen von Flüssigkeiten in den Interzellularen geben uns vorläufig ein Bild über ihre Benetzung und damit einigen Aufschluß über die Lipophilie oder Hydrophilie ihrer Oberfläche. Bis heute sind in dieser Richtung wohl nur qualitative Versuche gemacht worden. Um

jedoch Genaueres über die Benetzbarkeit aussagen zu können, sind quantitative Untersuchungen nötig. Die Aufgabe dieser Arbeit war darum, mit Hilfe genauer Messungen die Benetzbarkeit der Interzellularwände zu studieren und dadurch beizutragen zur Klärung der Frage, woraus die Oberfläche der Interzellularen besteht.

A. Vorversuche.

1. Physikalische Grundlagen.

Um den Aufstieg von Flüssigkeiten in den Interzellularen quantitativ auswerten zu können, muß man eine Formel für den Aufstieg von Flüssigkeiten in Kapillaren zur Verfügung haben. Das Interzellularsystem ist ähnlich gebaut wie das System der Kapillaren im Filtrierpapier. Ausführliche Bestimmungen der Steiggeschwindigkeit von Flüssigkeiten in Filtrierpapier wurden erstmals von Goppelsröder (1907) gemacht. Wo. Ostwald (1908) fand durch Auswertung der Ergebnisse dieser Untersuchungen, daß die Geschwindigkeit des kapillaren Aufstiegs von Flüssigkeiten unter den verschiedensten Bedingungen folgender Exponentialformel gehorcht:

$$h = K \cdot t^m \qquad (1)$$

h ist die von der Flüssigkeit in der Zeit t zurückgelegte Aufstiegstrecke, K und m sind Konstanten.

Die Konstanten bestimmte Ostwald auf graphischem Wege. Durch Logarithmieren der Formel (1) erhält man eine Gerade

$$\log h = \log K + m \cdot \log t \qquad (2)$$

Der Tangens des Neigungswinkels der Geraden gibt den Wert des Exponenten m in Gleichung (1) an. Die Konstante K wurde durch Versuche ermittelt; sie muß nach Ostwald mit der Viskosität und der Oberflächenspannung der Steigflüssigkeit in Zusammenhang stehen. Die meisten Werte des Exponenten m liegen bei den Messungen von Goppelsröder zwischen 0,20 und 0,35; sie weisen jedoch beträchtliche Schwankungen auf (Aceton 0,04, Methylnonylketon 0,49).

Die Richtigkeit der Formel von Ostwald wurde von Lucas (1917) bestätigt, welcher die Geschwindigkeit des kapillaren Aufstiegs von destilliertem Wasser in Filtrierpapier untersuchte. Doch genügte ihm die von Ostwald empirisch gefundene Gleichung nicht, da darin nicht zum Ausdruck kommt, von welchen physikalischen Größen die Konstante K abhängig ist. Auf rein theoretischem Wege leitete er folgende Formel ab (Lucas 1918):

$$h^2 = \frac{\omega}{\eta} \cdot \frac{r}{2} \cdot t \qquad (3)$$

h bedeutet hierbei die Steighöhe zur Zeit t, ω die Oberflächenspannung und η die Viskosität der Steigflüssigkeit, r den Radius der Kapillare.

Diese Formel gilt bei vollkommener Benetzung. Ist diese nicht vollkommen, so muß nach Lucas die Oberflächenspannung ω durch das Glied $\omega \cos \vartheta$ ersetzt werden. Es wird nämlich meist angenommen, daß zum Überwinden des vertikal nach unten wirkenden Flüssigkeitsgewichtes nur die vertikale Komponente der Oberflächenspannung ω verwendet wird, ihre Größe beträgt $\omega \cos \vartheta$, wenn man mit ϑ den Randwinkel (Winkel zwischen Kapillarwand und Flüssigkeitsoberfläche) bezeichnet. ϑ liegt zwischen 0° (optimale Benetzung) und 90° (keine Benetzung), $\cos \vartheta$ zwischen 1 und 0.

Die Gleichung von Lucas heißt somit für unvollkommene Benetzung:

$$h^2 = \frac{\omega}{\eta} \cdot \frac{r}{2} \cdot \cos \vartheta \cdot t \qquad (4)$$

Der Quotient h^2/t ist direkt proportional der Oberflächenspannung ω, dem Kapillarradius r, dem cos des Randwinkels ϑ und umgekehrt proportional der Viskosität η.

Das Gesetz von Lucas (4) ist mit der empirischen Formel von Ostwald (1) identisch, wenn man letztere so umformt:

$$h^{\frac{1}{m}} = k \cdot t \qquad (5)$$

und setzt:

$$\frac{1}{m} = 2, \quad k = \frac{\omega}{\eta} \cdot \frac{r}{2} \cdot \cos \vartheta$$

Entsprechend ihrer Ableitung gilt die Gleichung von Lucas nur für bestimmte Meßgebiete, die Steighöhe h muß im Vergleich zur Endsteighöhe h_0 der Flüssigkeit klein sein.

Die Gleichung (4) hat die Form einer quadratischen Parabel. Durch Umformung ergibt sich

$$h^2 = A \cdot t \qquad (6)$$

wobei

$$A = \frac{\omega}{\eta} \cdot \frac{r}{2} \cdot \cos \vartheta$$

Wie bei der Ostwaldschen Formel (1) erhält man durch Logarithmieren auch eine Gerade:

$$\log h = \frac{1}{2} \cdot \log A + \frac{1}{2} \cdot \log t \qquad (7)$$

Der reziproke Wert des Exponenten der Parabel (m) gibt die Neigung der Geraden an; der tg des Neigungswinkels muß nach der Lucasschen Gleichung theoretisch immer ½ betragen, während bei Ostwald dieser Wert nicht festgelegt ist.

Bei der experimentellen Prüfung der Formel (4) durch Steiggeschwindigkeitsbestimmungen mit Filtrierpapier unter Verwendung verschiedener Flüssigkeiten berechnete Lucas für m Werte, die alle zwischen 0,4 und 0,5 liegen. Die empirisch gefundenen Exponenten sind also alle etwas zu hoch (2—2,5). Nach Lucas ist jedoch von vornherein kein besserer Anschluß an die Theorie zu erwarten, da die Formel für den Aufstieg von Flüssigkeiten in zylindrischen Kapillaren abgeleitet ist und diese Forderung beim Filtrierpapier sicher nicht erfüllt wird.

Größere Abweichungen von der Theorie zeigen die Werte, die Ostwald (1908) aus den Messungen von Goppelsröder (1907) berechnet hat. Die meisten Werte für m liegen zwischen 0,2 und 0,35; die Exponenten der entsprechenden Kurven weisen also hauptsächlich Werte zwischen 2,9 und 5 auf. Lucas führt diese großen Schwankungen der Resultate von Ostwald auf die mangelnde Berücksichtigung der Verdunstung (Arbeiten im offenen Gefäß, sehr lange Versuchsdauer) und auf die Temperaturschwankungen zurück.

2. Untersuchungsmethode.

Wie schon erwähnt, stellt das Interzellularnetz ein System vieler miteinander in Verbindung stehender Kapillaren dar, ähnlich demjenigen des Filtrierpapiers. Ebenso wie in letzterem zeigen verschiedene Flüssigkeiten auch im Blattmesophyll verschieden gutes Eindringen und verschiedene Steiggeschwindigkeiten. In Formel (4) gibt der Randwinkel ϑ über die Benetzung der Interzellularoberfläche Auskunft; er liegt zwischen 0° (optimale Benetzung) und 90° (keine Benetzung) und die entsprechenden Werte von cos ϑ zwischen 1 und 0. Mit zunehmender Benetzung nimmt der Randwinkel ab, der cos des Randwinkels zu, die Steiggeschwindigkeit vergrößert sich.

Die Benetzung ist abhängig von den hydrophilen und lipophilen Eigenschaften der Steigflüssigkeit und der benetzten Flächen. Gute Benetzung erfolgt nur bei Stoffen, bei denen der Grad der Hydrophilie oder Lipophilie mehr oder weniger miteinander übereinstimmt. Kennt man die Benetzung der Interzellularwand durch verschiedene Flüssigkeiten, so läßt sich daraus schließen, welcher Flüssigkeit die Interzellularoberfläche in dieser Beziehung am ähnlichsten ist. Lipophilie und Hydrophilie der wichtigsten membranbildenden Pflanzenstoffe sind wenigstens qualitativ bekannt. So kann man unter diesen denjenigen Stoff bestimmen, der infolge seiner lipophilen und hydrophilen Eigenschaften am ehesten der Flüssigkeit entspricht, welche die Interzellularwand am besten benetzt.

Das Ziel der Untersuchung ist daher die Bestimmung von cos ϑ. Von den Größen der Lucasschen Gleichung (4) sind bekannt: die Steighöhe h, die zur Zeit t gemessen wird; die absolute Viskosität η der Steigflüssigkeit, deren Oberflächenspannung ω gegen Luft und die Zeit t,

welche vom Beginn des kapillaren Aufsteigens an gerechnet wird. Der Kapillarradius der kommunizierenden Interzellularräume schwankt stark, und der mittlere Interzellularradius ist nicht oder nur sehr ungenau bestimmbar. Doch darf er für Blätter der gleichen Pflanzenart, welche unter gleichen Verhältnissen gewachsen sind, wohl als konstant angenommen werden. Deshalb wurde die Größe $r \cdot \cos \vartheta$ berechnet und schon in einer vorläufigen Mitteilung von Frey-Wyßling und Häusermann (1941) als *Benetzungsgröße* eingeführt. Für Versuche mit verschiedenen Steigflüssigkeiten variiert nur der Wert von $\cos \vartheta$, da jede Flüssigkeit die Interzellularen anders benetzt; der mittlere Kapillarradius aber bleibt konstant. Ein Vergleich der Werte für die Benetzungsgröße $r \cdot \cos \vartheta$ ergibt darum ein Maß für die Änderung des Randwinkels und somit auch für die verschieden starke Benetzung der Interzellularwand durch verschiedene Flüssigkeiten.

3. Versuchsmaterial und Apparatur.

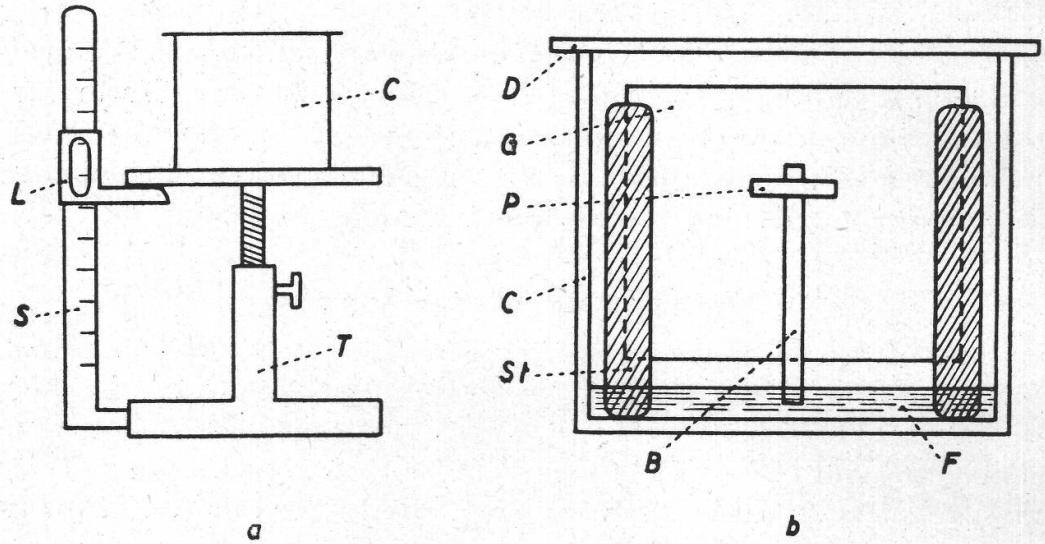
Um die Steiggeschwindigkeit der Flüssigkeiten im Mesophyll zu beobachten, wurden Blattstreifen vertikal aufgehängt und ihr unteres Ende in die Flüssigkeit getaucht. Aus Versuchen mit Blättern vieler Monokotylen und Dikotylen erwies sich das Blatt von Dianthus barbatus L. am geeignetsten für diese Messungen. Die Interzellularen sind zusammenhängend (homobarisch). Die ein Netz bildenden Blattnerven stören die Infiltration weniger als z. B. die feinen Quernerven von Funkia, Clivia oder andern Monokotylen. Aus den Blättern wurden immer an den gleichen Stellen 2 mm breite Streifen mit möglichst gleichmäßiger Nervatur herausgeschnitten und im Thermostaten getrocknet; diese Streifen ließen sich sehr gut aufbewahren.

Das Interzellularvolumen ist nach Nius (1931) sehr veränderlich; z. B. haben klimatische Verhältnisse einen großen Einfluß auf die Ausbildung des Durchlüftungssystemes. Um ein möglichst gleichartiges Material zu erhalten, wurden nur Blätter steriler Triebe verwendet, die aus der gleichen Vegetationsperiode und aus dem gleichen Milieu stammten und ungefähr im gleichen Zeitpunkt gepflückt wurden.

Natürlich wäre es interessant, quantitative Steigversuche mit Blättern verschiedener Pflanzenarten zu machen, aber dies würde sehr viel Zeit beanspruchen. Ein unmittelbarer Vergleich der für verschiedene Steigflüssigkeiten berechneten Benetzungsgrößen $r \cdot \cos \vartheta$ ist jedoch sowieso nur bei Blättern der gleichen Art möglich, da sich die Ausmaße der Interzellularräume von Art zu Art ändern können und dadurch natürlich auch der mittlere Wert des Interzellularradius variiert.

Die Messungen wurden in einer Cuvette aus planparallelen Glasplatten ausgeführt (Fig. 1 b). An den beiden Schmalseiten der Cuvette sind zwei U-förmig gebogene Glasstäbe eingepaßt, und in diese Führung ist eine Glasplatte gestellt. Das Gefäß wird so hoch mit der gewünschten

Steigflüssigkeit gefüllt, daß zwischen dem Flüssigkeitsniveau und dem untern Plattenrand noch ein Luftraum bleibt. Die Platte kann nach Belieben herausgenommen werden, so daß man das Blattstück mit einem gummierten Papierstreifen bequem darauf befestigen kann. Das untere Ende des Blattstreifens muß den Plattenrand so weit überragen, daß es beim Einschieben in die Cuvette zirka 2 mm tief in die Flüssigkeit eintaucht. Die Glasplatte verhindert eine Krümmung der Blatt-



Figur 1.

Meß-Apparatur. a) Schema des Apparates; b) Längsschnitt durch die Cuvette. B Blattstreifen, C Cuvette, D Deckplatte, F Steigflüssigkeit, G Glasplatte, L Läufer der Schublehre, P gummierter Papierstreifen, S Schublehre, St Glasstab (U-förmig gebogen), T Tisch (mit beweglicher Platte).

streifen, wie diese beim freien Aufhängen der Streifen regelmäßig auftritt. Infolge des Luftraumes zwischen Plattenrand und Flüssigkeitsniveau kann die Flüssigkeit nicht zwischen der Glasplatte und dem Blattstreifen heraufgesogen werden. Die Cuvette wird mit einer Glasplatte verschlossen und nur während des Auswechselns der Blattstreifen geöffnet. Dadurch wird erreicht, daß bei gleichbleibender Temperatur innerhalb einer Reihe von Messungen der Dampfdruck konstant bleibt.

Die Beobachtung der Infiltration geschah im durchfallenden Lichte; nur die infiltrierten Stellen sind dann durchscheinend. Die Steighöhe wurde mit Hilfe eines Horizontalmikroskopes gemessen, das gestattete, die jeweilige Infiltrationsgrenze genau einzustellen. Da das Mikroskop selbst unbeweglich war, mußte die Cuvette vertikal verschiebbar sein. Sie wurde darum auf einen kleinen Tisch (Fig. 1 a) gestellt, dessen Platte mittels Zahn und Trieb auf und ab bewegt werden kann. Beim Einstellen der Infiltrationsgrenze wird diese durch Änderung der Tischhöhe mit der horizontalen Linie des Fadenkreuzes im Okular zur Deckung ge-

bracht. Als Maßstab zur Bestimmung der Steighöhen dient eine am Tischfuß fixierte Schublehre, deren Läufer an der Tischplatte befestigt ist und sich mit dieser in vertikaler Richtung bewegt. Die Skala der Schublehre ermöglicht eine genaue Ablesung bis zu $^1/_{10}$ mm, $^1/_{20}$ mm können leicht geschätzt werden. Größere Meßgenauigkeit ist nicht möglich, da die Infiltrationsgrenze oft unscharf ist und unregelmäßig verläuft; in diesen Fällen wurde ein Mittelwert bestimmt. Da zudem beim Berechnen der Benetzungsgrößen stark interpoliert werden muß, ist es unnötig, die Ablesegenauigkeit weiter zu steigern.

Als Steighöhe wurde anfänglich die Strecke vom eingetauchten Blattstreifenende bis zur Infiltrationsgrenze betrachtet. Bei langsam eindringenden Flüssigkeiten zeigte sich jedoch beim Eintauchen, daß das benetzte Blattstück sich von den drei Schnittkanten aus augenblicklich infiltrierte, aber nur etwa zur Hälfte der gesamten Fläche. Aus diesem Grunde wurde dann die Steighöhe nicht von der untern Schnittfläche, sondern von der Mitte zwischen Streifenende und Flüssigkeitsniveau an gerechnet.

Bei jeder Messung geschah die Ablesung der Steighöhen zu 6 bis 10 verschiedenen Zeitpunkten, mit Intervallen von 30 Sekunden bei rasch oder von 60 Sekunden bei sehr langsam steigenden Flüssigkeiten, so daß jeder Steigversuch 4 bis höchstens 10 Minuten dauerte.

4. Steigflüssigkeiten.

Bei den Vorversuchen wurden folgende Steigflüssigkeiten verwendet:

1. Wasser.
2. Primäre Alkohole: Methyl-, Äthyl-, n-Propyl-, n-Butyl-, n-Amylalkohol.
3. Olivenöl.
4. Paraffinöl.

Wasser ist rein hydrophil.

Bei den *Alkoholen* ($C_nH_{2n+1}OH$) nimmt die Lipophilie mit steigender Anzahl der CH_2-Gruppen zu.

Olivenöl besteht hauptsächlich aus den Glyceriden flüssiger Fettsäuren, daneben kommen noch Glyceride fester Fettsäuren vor (Wiesner 1928). Den Hauptbestandteil bildet das Triglycerid der Ölsäure, das Triolein $(C_{17}H_{33}COO)_3C_3H_5$. Diese Verbindung ist sehr lipophil; einzig die —C=O-Gruppen zeigen noch hydrophile Eigenschaften.

Paraffinöl ist ein Gemisch aus höhern, verzweigten Paraffinketten C_nH_{2n+2} (n liegt zwischen 5 und 15) und besteht darum nur aus lipophilen Gruppen.

Von jeder Steigflüssigkeit wurden die Viskosität η mit dem Ostwaldschen Viskosimeter und die Oberflächenspannung ω mit dem

Stalagmometer nach Traube bestimmt und die Werte genau für die jeweilige Temperatur berechnet.

Während der einzelnen Versuche änderte sich die Meßtemperatur nicht, doch war sie nicht für alle genau gleich hoch, da es aus technischen Gründen unmöglich war, die Messungen in einem Thermostaten auszuführen.

5. Berechnung.

Die praktische Berechnung der Benetzungsgrößen aus den Steiggeschwindigkeitsmessungen wurde mit Hilfe einer graphischen Methode durchgeführt. Durch Logarithmieren der Lucasschen Formel (4) entsteht ja die Gleichung einer Geraden (7). Trägt man die Meßpunkte eines Steigversuches in ein beidseitig logarithmisches Netz ein, dessen Abszisse den Logarithmus der Zeit und die Ordinate denjenigen der Steighöhe angibt, so erhält man durch Verbindung der Punkte die logarithmische Funktion der Steigkurve. Aus der graphischen Darstellung kann man die Konstante A der Gleichung (7) bestimmen und daraus die Benetzungsgröße berechnen.

Wie schon erwähnt wurde, ist das Steiggesetz (4) von Lucas nur gültig, wenn die Steighöhe h gegenüber der Endsteighöhe h_0 klein ist (S. 545), d. h. wenn die Messungen weit vom Gleichgewicht entfernt ausgeführt werden. Bei den Steigversuchen mit Blättern wird diese Bedingung erfüllt. Zur Bestätigung wurde die maximale Steighöhe von Olivenöl für Kapillaren mit Radien von 15 μ und 30 μ berechnet. Diese Kapillarradien entsprechen etwa den Ausmaßen der größeren Interzellularräume in den getrockneten Dianthus-Blättern.

Zur Berechnung der Endsteighöhe h_0 diente die folgende Gleichung: In einer vollkommen benetzten vertikalen Kapillare steigt die Flüssigkeit, gehoben durch die Oberflächenspannung, so weit empor, bis diese Kraft im Gleichgewicht mit der Schwere der gehobenen Flüssigkeitssäule ist:

$$2 \cdot r \cdot \pi \cdot \omega = r^2 \cdot \pi \cdot \delta \cdot h_0 \qquad (8)$$

wobei h_0 die maximale Steighöhe, ω die Oberflächenspannung, r den Kapillarradius und δ das spezifische Gewicht der Flüssigkeit bedeuten. Für die Endsteighöhe h_0 gilt

$$h_0 = \frac{2 \cdot \omega}{r \cdot \delta} \qquad (9)$$

Bei nicht vollkommener Benetzung wird die Oberflächenspannung ω durch das Glied $\omega \cos \vartheta$ ersetzt (s. S. 545); es folgt

$$h_0 = \frac{2 \cdot \omega}{r \cdot \delta} \cos \vartheta \qquad (10)$$

Nun ist für Olivenöl auf Spiegelglas ein Randwinkel ϑ von 35° gemessen worden, für Wasser nur 4° (Landolt-Börnstein 1923, Bd. 1, S. 424). Dabei wird Glas durch Olivenöl relativ schlecht benetzt. Die Benetzung der lipophileren Interzellularwand ist sicher viel besser. Der entsprechende Randwinkel muß also ziemlich kleiner als 35° sein. Tabelle 1 gibt die maximalen Steighöhen von Olivenöl für Randwinkel ϑ von 0° und 35° bei Kapillarradien von 15 μ und 30 μ wieder.

Tabelle 1.
Maximale Steighöhen von Olivenöl.

Kapillarradius in μ	$\vartheta = 0°$ max. Steighöhe in mm	$\vartheta = 35°$ max. Steighöhe in mm
15	433,6	355,3
30	216,8	177,6

Infolge der kurzen Versuchsdauer sind die Steighöhen während der Messungen an Blättern klein. Für Olivenöl betragen sie höchstens 6—8,9 mm. Diese Werte sind selbst bei einem Randwinkel von 35° soviel kleiner als die Endsteighöhe, daß die Gleichung von Lucas für diesen Meßbereich sicher angewendet werden darf. Ähnliche Verhältnisse bestehen auch bei den andern Steigflüssigkeiten. Aus den großen Endsteighöhen ist ersichtlich, daß für den Aufstieg von Flüssigkeiten in Blattinterzellularen die maximalen Steighöhen nicht bestimmt werden können und darum die Steiggeschwindigkeit gemessen werden muß.

6. Ergebnisse der Vorversuche.

Die vorläufigen Ergebnisse der ersten Steigversuche mit Blattstreifen sind in einer kleinen Mitteilung erschienen (Frey-Wyßling und Häusermann 1941). Es zeigte sich, daß mit zunehmender Lipophilie der verschiedenen geprüften Steigflüssigkeiten die Benetzbarkeit der Interzellularoberfläche zuerst zunimmt. Von einem bestimmten Grad der Lipophilie der Infiltrationsflüssigkeit an (Amylalkohol) sinkt die Benetzungsgröße jedoch wieder ab, sie durchläuft also ein Maximum.

Nun waren aber diese Versuche insofern unbefriedigend, als sich eine gewisse Verschiedenheit zwischen theoretischen und empirischen Kurven ergab. Für alle Steigflüssigkeiten bleibt die Formel von Lucas (4) die Gleichung einer quadratischen Parabel. Mit Veränderung der Steigflüssigkeit ändern sich Oberflächenspannung ω, Viskosität η und Randwinkel ϑ; dies hat jedoch nur einen Einfluß auf die Konstante A (6),

nicht aber auf den Exponenten der Parabel. Die entsprechenden, durch Logarithmieren erhaltenen Geraden können darum wohl verschiedene Konstanten besitzen, aber der tg des Neigungswinkels oder, was das gleiche ist, ihr Wert für m bleibt theoretisch immer ½, die Geraden müßten also alle parallel liegen.

Für vergleichende Messungen mit ein und derselben Steigflüssigkeit in verschiedenen Blattstreifen müssen, ein konstanter durchschnittlicher Interzellularradius vorausgesetzt, alle Kurven gleich sein, da sie gleiche Konstanten besitzen. Die entsprechenden Geraden fallen aufeinander, ihr Wert für m muß natürlich auch ½ betragen.

Nimmt man an, daß die Blätter verschieden ausgebildet sind und darum der durchschnittliche Radius der Interzellularen sich von Blatt zu Blatt ändert, so wird wieder nur die Konstante A (6) beeinflußt; es entsteht dann eine Kurvenschar von quadratischen Parabeln. Theoretisch müssen also in jedem Falle die durch Logarithmieren der Kurven erhaltenen Geraden einen Neigungswinkel aufweisen, dessen tg gleich ½ ist.

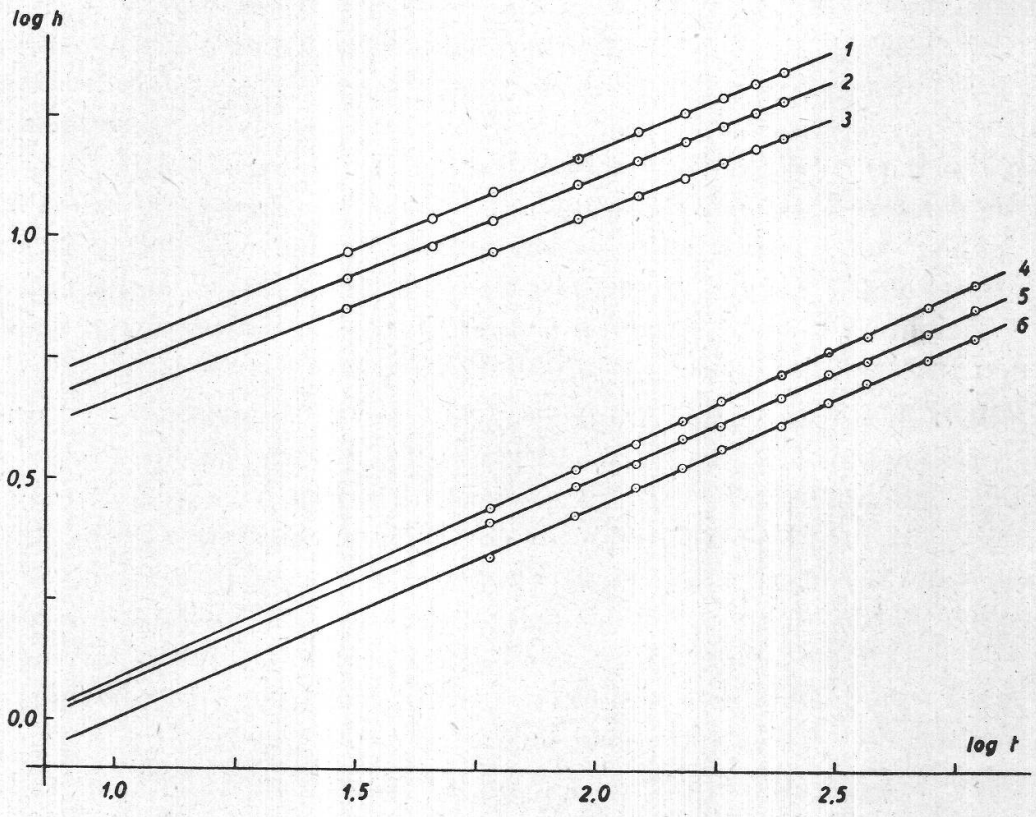
Die experimentell erhaltenen Kurven der Vorversuche bilden logarithmiert wohl Gerade, aber der tg der Neigungswinkel ist kleiner als ½; die Geraden verlaufen auch nicht genau parallel. Fig. 2 zeigt einige Gerade aus Vergleichsreihen von Steigversuchen mit Butylalkohol (Kurven 1, 2, 3) und mit Olivenöl (Kurven 4, 5, 6). Betrachten wir die Kurven der Messungen mit Butylalkohol. Die Meßpunkte der einzelnen Meßreihen liegen wirklich auf Geraden, z. T. mit großer Genauigkeit. Kleine Abweichungen kommen natürlich bei vielen Kurven vor, da sich nicht alle Beobachtungsfehler vermeiden lassen[1]. Der tg der Neigungswinkel ist jedoch kleiner als ½, das gleiche ist auch bei allen andern Geraden der Versuchsreihe der Fall. Ihre Werte für m liegen zwischen ½ und ⅓; die entsprechenden Kurven haben Exponenten zwischen 2 und 3 und zudem auch verschiedene Konstanten. Diese Kurven sind wohl Parabeln, aber keine quadratische, sondern solche höheren Grades.

Das gleiche Ergebnis zeigen die Geraden der Steigversuche mit Olivenöl (Kurven 4, 5, 6). Auch ihre Werte für m sind kleiner als ½. Diese Vergleichsreihe ergibt ebenfalls eine Schar von Parabeln mit Exponenten zwischen 2 und 3 und mit verschiedenen Konstanten. Nur sind die letzteren wesentlich kleiner als bei den Kurven der Steigversuche mit Butylalkohol, wie dies nach der Theorie auch zu erwarten ist.

---

[1] Bei manchen Kurven fällt der Anfangswert auffallend aus der Reihe heraus. Die gleiche Beobachtung wurde schon von Ostwald (1908) beschrieben. Es scheint, daß sich oft erst nach einer gewissen Zeit eine gleichmäßige Steiggeschwindigkeit einstellt. Einen Hinweis auf eine ähnliche Erscheinung geben Manegold, Komagata und Albrecht (1940) in einer Arbeit über polykapillare Kanalsysteme: Wird durch eine Kapillare unter konstantem Druck eine Flüssigkeit gepreßt, so ist die Strömungsgeschwindigkeit erst nach einiger Zeit konstant.

Man hat sich zu fragen, ob man diese z. T. beträchtlichen Abweichungen der empirischen von den theoretischen Kurven einzig und allein einer mangelhaften Meßmethode zuschreiben muß, oder ob auch die theoretischen Voraussetzungen nicht einwandfrei sind.



Figur 2.

Steigversuche im Blattmesophyll von Dianthus barbatus. Steigflüssigkeiten: Butylalkohol (Kurven 1, 2, 3) und Olivenöl (Kurven 4, 5, 6). Zeit t in sec, Steighöhe h in cm.

Nun haben schon Wo. Ostwald (1908) und Lucas (1918) bei ihren Versuchen mit Filtrierpapier für m Werte erhalten, die mit dem theoretischen (0,5) nicht genau übereinstimmen. Die Ostwaldschen Zahlen liegen zwischen 0,2 und 0,35, diejenigen von Lucas zwischen 0,4 und 0,5 und die unserer Vorversuche zwischen 0,33 und 0,47. Wir finden also etwas größere Abweichungen als Lucas. Nun ist das Interzellularsystem der Blätter unregelmäßiger gebaut als das Kapillarnetz des Filtrierpapiers, was die Ursache der größeren Differenz sein könnte. Da die Lucassche Gleichung für den Aufstieg von Flüssigkeiten in zylindrischen Kapillaren abgeleitet ist, wäre es sehr gut möglich, daß diese Formel unter Umständen nicht allen Faktoren des kapillaren Aufstiegs gerecht wird, wenn dieser in Filtrierpapier oder gar im Inter-

zellularsystem des Blattmesophylls erfolgt (Lucas gibt nichts Näheres über die speziellen Verhältnisse beim Filtrierpapier an).

Nach Manegold, Solf und Albrecht (1940), welche sich eingehend mit der Untersuchung von Kanalsystemen befaßten, ist der Durchtritt von Flüssigkeit durch ein heterokapillares und in sich zusammenhängendes Kapillarsystem eine so komplizierte Sache, daß sich Aussagen von allgemeiner Bedeutung schlecht machen lassen. Eine genaue Berechnung jeder Versuchsanordnung ist nötig, um sich vor Trugschlüssen zu bewahren. Beim Filtrierpapier und beim Interzellularsystem ist natürlich eine solche Berechnung nicht möglich. Die Tatsache, daß die Meßpunkte eines Steigversuches auch in diesem Falle im logarithmischen Netz eine Gerade ergeben, läßt jedoch den Schluß zu, daß die Formel von Lucas auch hier anwendbar ist, wenigstens solange keine Gleichung besteht, die den komplizierten Verhältnissen des heterogenen Interzellularsystems besser Rechnung trägt.

Schon Lucas wies darauf hin, daß zur Prüfung seiner Formel keine Säuren und Laugen verwendet werden dürfen, da diese eine allmähliche Quellung der Zellfasern bewirken. Ob nun Alkohole, Paraffinöl und Olivenöl in dieser Hinsicht absolut keinen Einfluß auf die Interzellularwand ausüben, kann nicht ohne weiteres gesagt werden. Wahrscheinlich würde sich eine auch noch so geringe Quellung in der Steigkurve bemerkbar machen. Es ist natürlich fraglich, ob sich die Wirkung von stark quellenden Flüssigkeiten gerade in einer Veränderung des Exponenten der Steigkurve ausdrückt.

Diese Überlegungen führten mich dazu, zuerst an Hand von Modellversuchen mit Filtrierpapier zu prüfen, ob ein Zusammenhang zwischen quellender Wirkung der Steigflüssigkeit und dem Exponenten der Steigkurve nachweisbar ist, und ob sich daraus eventuell eine Verbesserung der Lucasschen Gleichung erzielen läßt, so daß diese neue Formel den bestehenden Verhältnissen besser angepaßt wäre. Erst nach Abklärung dieser Frage konnte dann das eigentliche Problem, die Benetzbarkeit der Mesophyllinterzellularen, genauer untersucht werden.

B. Modellversuche mit Filtrierpapier.

1. Versuchsanordnung.

Um den Zusammenhang zwischen der Quellung und dem Exponenten der Lucasschen Gleichung zu untersuchen, mußten solche Flüssigkeiten gewählt werden, deren quellende Wirkung wenigstens qualitativ bekannt ist. Als Infiltrationsflüssigkeit dienten darum eine lyotrope Anionen- und eine Kationenreihe (Tabelle 3).

Über die Beziehung zwischen Laugenkonzentration und Quellungsgrad von Baumwollfasern (Zellulose !) findet man bei Katz (1928,

Fig. 141, S. 721) eine Angabe; diese kann für uns selbstverständlich nur richtungweisende Bedeutung haben, da der Einfluß der Laugen auf die Interzellularwände sicher anders ist. Entsprechend den Angaben von Katz wurde auch bei unsern Versuchen die quellende Wirkung von Flüssigkeiten mit gleichem Prozentgehalt, in Vol.-% berechnet, miteinander verglichen.

Die Ausführung der Messungen mit Filtrierpapier erfolgte auf die gleiche Weise wie die Steigversuche mit Blattstreifen. Mit jeder Steigflüssigkeit wurden zirka 30—40 Steigkurven aufgenommen und daraus diejenigen mit größeren Meßfehlern ausgeschaltet. Die Werte der Tabellen 2 und 3 sind Mittelwerte von je 20—25 Bestimmungen.

Die ½ cm breiten Filtrierpapierstreifen wurden wie die Blattstreifen auf einer vertikalen Glasplatte befestigt, diese aber so in die Cuvette gestellt, daß sie nicht in die Flüssigkeit tauchte. Dadurch konnte ein direktes Aufsteigen der letzteren zwischen Platte und Streifen verhindert werden. Vereinzelte Versuche, bei denen sich der Raum zwischen Filtrierpapierstreifen und Glas trotzdem mit Flüssigkeit füllte, wurden ausgeschaltet. Nun könnte die anliegende Glasplatte eventuell doch einen Einfluß auf die Steiggeschwindigkeit der Flüssigkeit ausüben. Versuche mit freihängenden Papierstreifen ergaben jedoch gleiche Kurven; auf jeden Fall waren keine deutlichen Unterschiede nachweisbar. Die freihängenden Streifen krümmten sich sehr stark; aus diesem Grunde wurde auch die Befestigung auf der Glasplatte vorgezogen.

Die Steighöhe wurde von der Oberfläche des Flüssigkeitsspiegels an gemessen, da sich beim Eintauchen das benetzte Stück des Streifens augenblicklich ganz mit Flüssigkeit infiltriert. Die Länge des eingetauchten Streifenendes betrug zirka 3 mm. Versuche, bei welchen diese Länge zwischen 3—7 mm variierte, ließen keinen Einfluß auf die Steiggeschwindigkeit feststellen.

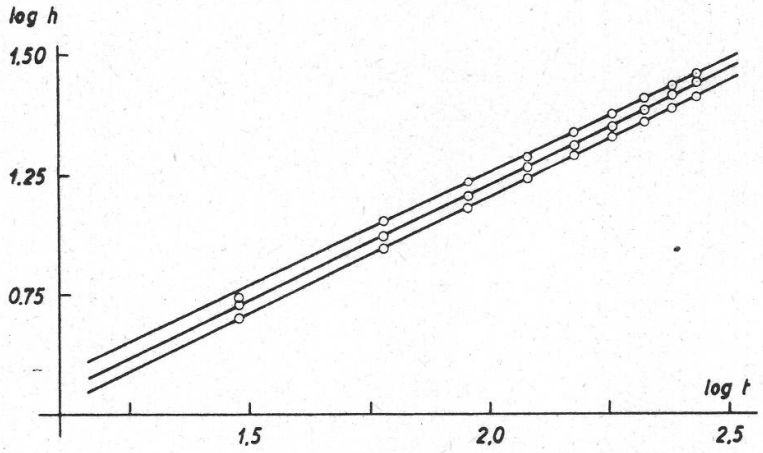
Für alle Messungen wurde die Filtrierpapiersorte Nr. 602 extra hart von Schleicher und Schüll verwendet.

2. Ergebnisse der Modellversuche.

Einige Kurven von Steigversuchen mit 5 % Natronlauge in Filtrierpapier sind in Fig. 3 dargestellt. Wie bei den Versuchen mit Blättern, verlaufen die Geraden nicht genau parallel, ihre Werte für m variieren also etwas.

Die Mittelwerte der Exponenten $\frac{1}{m}$ der Steigversuche mit Filtrierpapier sind in den Tabellen 2 und 3 zusammengestellt. Die Wahl der Steigflüssigkeiten und ihrer Konzentrationen geschah auf Grund von zwei Fragestellungen :

Zeigt sich bei zunehmender Konzentration einer bestimmten Flüssigkeit eine Veränderung des Exponenten $\frac{1}{m}$ der Steigkurven? Wie verhalten sich die Exponenten bei lyotropen Reihen ?



Figur 3.
Steigversuche mit Filtrierpapier. Steigflüssigkeit: 5 % NaOH. Zeit t in sec, Steighöhe h in cm.

Betrachten wir zuerst die Werte bei Verwendung verschieden starker Natronlauge (Tabelle 2). Bei den Konzentrationen von 5, 7 und 9 Vol.-% weichen die Exponenten $\frac{1}{m}$ nur wenig vom theoretischen Wert 2 ab und zeigen nur geringe Unterschiede. Doch deuten sie vielleicht auf eine Maximumkurve bei steigender Konzentration. Bei 11 % jedoch liegt der Wert für $\frac{1}{m}$ auffallend weit unter 2; doch konnte er nur näherungsweise bestimmt werden, da die Quellung schon sehr stark ist und nach kurzer Zeit sehr störend wirkt, so daß nur die allerersten Meßpunkte zur Berechnung verwendet werden dürfen. Messungen mit noch höheren Konzentrationen waren überhaupt unmöglich, weil sich die Streifen verkürzten.

Tabelle 2.
Exponenten ($\frac{1}{m}$) der Steigkurven für Natronlauge in Filtrierpapier.

Steigflüssigkeit	Konzentration in Vol.-%	$\frac{1}{m}$
NaOH	5	2,07 ± 0,008
	7	2,22 ± 0,021
	9	2,19 ± 0,031
	11	∾ 1,66 ± 0,025

Bei Na_2SO_4 (Tabelle 3) liegen beide Werte etwas unter 2; ihre Unterschiede sind im Vergleich zu den mittleren Fehlern so gering, daß sich praktisch kein Einfluß der Konzentration auf den Exponenten zeigt.

Auch bei den andern Natriumsalzen der Anionenreihe sind die Werte für 2- und 5%ige Lösungen praktisch gleich groß.

Tabelle 3.

Exponenten ($\frac{1}{m}$) der Steigkurven für verschiedene Flüssigkeiten in Filtrierpapier.

Steigflüssigkeit	Konzentration in Vol.-%	$\frac{1}{m}$
A. *Wasser*	—	1,95 ± 0,008
B. *Salzlösungen*		
Na_2SO_4	2	1,92 ± 0,009
	5	1,88 ± 0,007
NaCl	2	1,89 ± 0,008
	5	1,86 ± 0,012
NaBr	2	1,90 ± 0,008
	5	1,89 ± 0,008
NaJ	2	1,92 ± 0,008
	5	1,95 ± 0,007
C. *Laugen*		
KOH	5	1,94 ± 0,022
NaOH	5	2,07 ± 0,008
LiOH	5	2,34 ± 0,031

Vergleichen wir nun die Exponenten der Laugen gleicher Konzentration untereinander (Tabelle 3). Mit der Zunahme der Quellung nach der Hofmeisterschen Reihe

$$K^{\cdot} < Na^{\cdot} < Li^{\cdot}$$

nimmt auch der Exponentenwert etwas zu. LiOH 5 %, welches z. B. auf Baumwollfasern doppelt so stark quellend wirkt als NaOH 5 % (Katz 1928, S. 721), zeigt einen deutlich höheren Exponenten als Natronlauge.

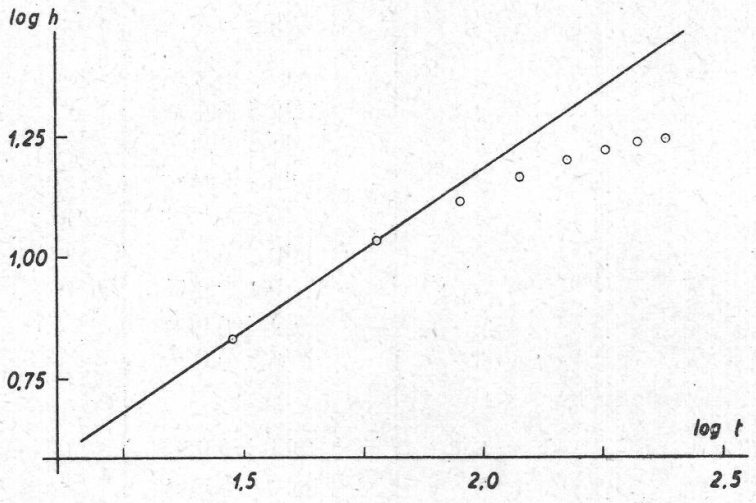
In der Reihe der schwächer quellenden Neutralsalze nimmt die Quellung nach folgender Richtung zu :

$$SO_4'' < Cl' < Br' < J'$$

Die Exponentenwerte weisen nur sehr geringe Unterschiede auf, doch scheint das Bestreben vorhanden zu sein, mit der Zunahme der Quellung etwas anzusteigen. Die Unterschiede zwischen den Werten der Konzentrationen von 2 und 5 % sind bei den einzelnen Flüssigkeiten so klein, daß sie innerhalb der Fehlergrenzen liegen.

Was läßt sich aus diesen Werten herauslesen, wenn man sie im gesamten prüft ? Fast alle Werte liegen relativ nahe bei 2, ausgenommen NaOH 11 % und LiOH 5 %. Die 11%ige Natronlauge quillt am stärksten von allen diesen Lösungen (Katz 1928). Hier folgt die Steigkurve

nicht mehr dem Lucasschen Gesetz, nur noch die ersten Meßpunkte liegen im logarithmischen Netz auf einer Geraden, welche sehr steil ansteigt; dann sinken die Werte rasch ab (Fig. 4). D. h. die Steiggeschwindigkeit ist zuerst sehr groß, dann nimmt sie schnell stark ab. Infolge der Quellung wird der Kapillarradius inkonstant, und dadurch ist die Bedingung eines konstanten Radius, die in der Lucasschen Ableitung des Steiggesetzes Voraussetzung ist, nicht mehr erfüllt.



Figur 4.
Steigversuch mit Filtrierpapier. Steigflüssigkeit: 11 % NaOH. Zeit t in sec, Steighöhe h in cm.

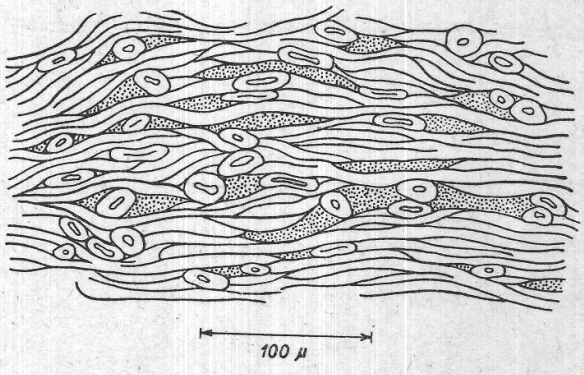
Wie kann man sich die durch die starke Quellung bewirkte Steigerung und die darauffolgende Abnahme der Steiggeschwindigkeit erklären? Durch die Quellung verengern sich die Kapillaren, dies scheint den Aufstieg von Flüssigkeiten auf zwei Arten beeinflussen zu können: 1. Durch die Verengung der schon infiltrierten Kapillaren wird Flüssigkeit nach oben gepreßt, so daß diese nicht mehr allein durch die Kraft der Oberflächenspannung gehoben wird. 2. Durch die Verengung der Kapillaren wird die Steiggeschwindigkeit verlangsamt. Die beiden Faktoren wirken antagonistisch; je nach ihrem Größenverhältnis wird die Quellung eine Beschleunigung oder eine Verlangsamung der Steiggeschwindigkeit zur Folge haben.

Im allgemeinen sind die Exponenten der stark quellenden Laugen NaOH und LiOH größer als 2, ausgenommen NaOH 11 %. Das deutet darauf hin, daß stark quellende Flüssigkeiten langsamer aufsteigen, daß also hier die Größe der Kapillaren maßgebend ist. Besonders schön ist dies bei LiOH 5 % sichtbar. Bei schwach quellenden Flüssigkeiten hingegen ist $\frac{1}{m}$ eher kleiner als 2; es scheint also in diesem Falle eher der 1. Faktor maßgebend zu sein wie bei ganz stark quellenden Flüssigkeiten, so daß die Steiggeschwindigkeit um ein geringes erhöht wird. Die Werte für $\frac{1}{m}$ liegen aber, wie schon gesagt, so nahe beim theoretischen Wert 2, daß man aus ihnen höchstens auf eine Tendenz des Ex-

ponenten schließen darf, sich nach dieser oder jener Richtung zu ändern; irgendwelche strenge Gesetzmäßigkeiten lassen sich aus diesen Ergebnissen nicht ableiten.

C. Das Steiggesetz und das Verhalten der Steigflüssigkeit im Blattmesophyll.

Die Versuche mit Blättern ergaben Abweichungen der empirischen Exponentenwerte der Steigkurven vom theoretischen Werte 2. Bei den Modellversuchen mit Filtrierpapier sind wir darauf von der Vermutung ausgegangen, daß diese Abweichungen vielleicht durch den Einfluß der Quellung verursacht würden. Nun haben die Steigversuche mit Filtrierpapier gezeigt, daß die Quellung eine geringe Steigerung oder Hemmung der Steiggeschwindigkeit bewirken kann. Infolgedessen sind die Exponenten der Steigkurven etwas kleiner resp. größer als 2; bei den Versuchen mit Blattstreifen liegen sie jedoch alle wesentlich über diesem Wert. Zudem weisen die Exponenten selbst bei den untersuchten relativ stark quellenden Laugen und Salzlösungen viel zu geringe Differenzen auf, als daß wir einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Quellung und Steiggeschwindigkeit ableiten könnten.

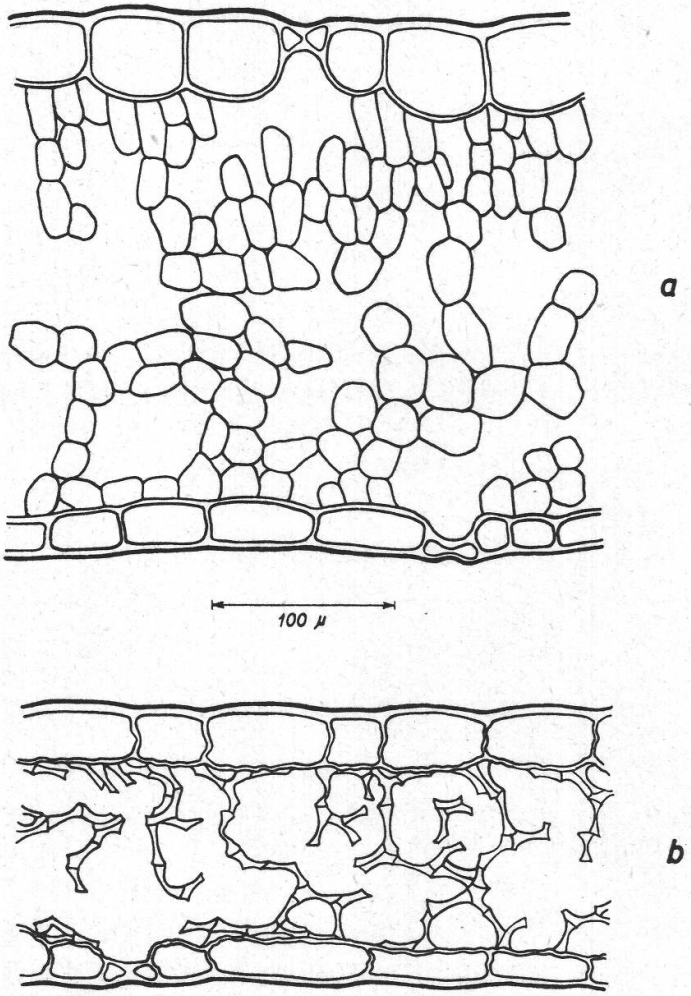


Figur 5.
Schnitt durch Filtrierpapier.
Kapillarräume punktiert.

Durch die Modellversuche mit Filtrierpapier ist für die Auswertung der Steigversuche im Blatt nichts gewonnen worden. Außerdem wurden bei den letzteren keine stark quellenden Flüssigkeiten verwendet. Die Abweichung der Exponenten der empirischen Kurven vom theoretischen Wert muß eine andere Ursache haben, welche sehr wahrscheinlich im Bau des Interzellularsystems zu suchen ist. Die Formel von Lucas ist ja für den Aufstieg in einer zylindrischen Kapillare aufgestellt worden. Im Filtrierpapier haben wir schon viel kompliziertere Verhältnisse; doch wird trotz des Netzes von Kapillaren verschiedenen Querschnittes das Lucassche Steiggesetz noch relativ gut erfüllt, während das Interzellularsystem der Blätter größere Abweichungen verursacht.

Fig. 5 zeigt einen Schnitt durch Filtrierpapier. Die Kapillarräume sind spaltförmig; die sie begrenzenden zylindrischen Flächen wölben sich gegen die Hohlräume vor. Wichtig ist, daß zwischen den einzelnen

Fasern keine feste Verbindung besteht, sie haften nur durch Adhäsionskräfte aneinander. Infolgedessen ist das Filtrierpapier sehr stark quellungsfähig. Die Steigflüssigkeit breitet sich der Faseroberfläche nach aus; dabei werden wohl nicht nur die ursprünglichen Hohlräume gefüllt, sondern zum Teil auch die fest aneinanderliegenden Fasern auseinandergedrängt.



Figur 6.
Blatt von Dianthus barbatus, parallel zur Mittelrippe geschnitten.
a) Blatt in Alkohol fixiert;
b) Blatt getrocknet (halbschematisch).

Bei den Blättern von Dianthus barbatus sind die Verhältnisse etwas anders. Fig. 6 a stellt einen parallel zur Mittelrippe geführten Schnitt durch ein in Alkohol fixiertes Blatt dar. Das Mesophyll ist, besonders gegen die Blattunterseite, sehr locker gebaut; neben kleinen Interzellularen sind sehr große Hohlräume vorhanden. Da das Dianthus-Blatt homobarisch ist, stehen alle Interzellularräume miteinander in Verbindung. Dies ist aus der Abbildung nicht ersichtlich, weil sie einen optischen Schnitt wiedergibt. Die scheinbar frei in die Hohlräume hineinragenden Zellen schließen natürlich oberhalb oder unterhalb der Schnittebene an andere Zellen an. Spaltöffnungen sind vereinzelt auch auf der

Blattoberseite vorhanden. Es ist keine deutliche Palisadenschicht ausgebildet. Die Wände der Epidermiszellen sind stark getüpfelt.

Durch das Trocknen nimmt die Blattdicke um ungefähr die Hälfte ab (Fig. 6 b). Die Zellen der obern und untern Epidermis werden nicht wesentlich verändert; sie sind etwas schmäler, da die Querwände sich verbogen haben. Das Mesophyll bietet hingegen einen ganz neuen Anblick. Die Parenchymzellen sind sehr stark zusammengeschrumpft, ihre Umrisse kann man im Mikroskop nur schwer erkennen. Die Interzellularräume scheinen eher etwas größer zu sein als beim frischen Blatt. Ihre Form bleibt im großen ganzen erhalten, nur sind die Wände durch nach außen gewölbte Flächen gebildet. Da die Zellen hauptsächlich in der Querrichtung schrumpfen, bleiben sie größtenteils an ihren Schmalseiten miteinander verbunden. Einzelne Zellgruppen werden gewiß auch auseinandergerissen, so daß die ursprüngliche Mittellamelle an die Oberfläche des Interzellularraumes gelangt. Doch ist aus dem mikroskopischen Bild gut sichtbar, daß der Zellverband im allgemeinen erhalten bleibt und die Interzellularoberfläche darum noch durch die gleichen Zellwände gebildet wird wie vor dem Trocknen. Es tritt daher keine wesentliche Veränderung der die innere Blattoberfläche auskleidenden Stoffe auf. Wie beim frischen Blatte stehen natürlich alle Interzellularräume miteinander in Verbindung.

Diesem komplizierten Bau des Durchlüftungssystems sollte Rechnung getragen werden, wenn die Steigformel mit den empirischen Kurven übereinstimmen soll. Die Vielgestaltigkeit der Interzellularräume erlaubt es aber nicht, eine Gleichung aufzustellen, die sich physikalisch-mathematisch genau dem gegebenen Kapillarsystem anpaßt. Doch soll im folgenden versucht werden, wie Lucas mit Hilfe des Gesetzes von Poiseuille eine Formel zu finden, die jedoch einen Faktor enthält, welcher die mannigfaltigen räumlichen Verbindungen der Kapillaren berücksichtigt, so daß die Gleichung den empirischen Kurven entspricht.

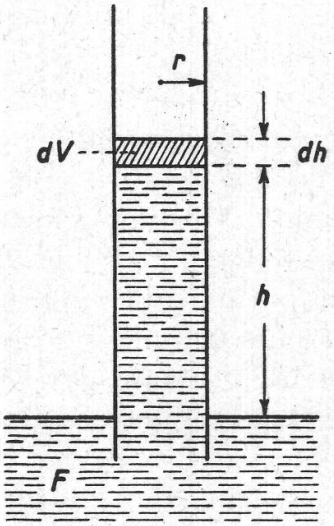
Betrachten wir zuerst die Verhältnisse in einer Kapillare mit kreisförmigem Querschnitt (Fig. 7). Das Volumen dV, welches in der Zeit dt von der aufsteigenden Flüssigkeit F erfüllt wird, ist nach Lucas (1918)

$$dV = \pi \cdot r^2 \cdot dh = \frac{\pi \cdot r^4 \cdot (h_o - h) \cdot \delta}{8 \cdot \eta \cdot h} dt \qquad (11)$$

wobei r den Kapillarradius, η die Viskosität der Flüssigkeit, δ ihr spezifisches Gewicht, h_o die maximale Steighöhe (Endsteighöhe) und h die Aufstiegstrecke in der Zeit t bedeuten.

Im Blattmesophyll bestehen, wie schon erwähnt, durchgehende Verbindungen zwischen sämtlichen Interzellularräumen. Nun kann man das Kapillarnetz idealisiert als ein System von parallelen Kapillaren auf-

fassen, welche durch seitliche Kapillaren miteinander verbunden sind (Fig. 9). Beim Aufstieg der Flüssigkeit müssen diese seitlichen, nicht direkt von unten zugänglichen Räume (große und kleine Interzellularen, Atemhöhlen) von den Steigkapillaren aus aufgefüllt werden; es ist dann, wie wenn die letzteren seitlich rinnen würden.



Figur 7.
Aufstieg von Flüssigkeit in einer kreiszylindrischen Kapillare.

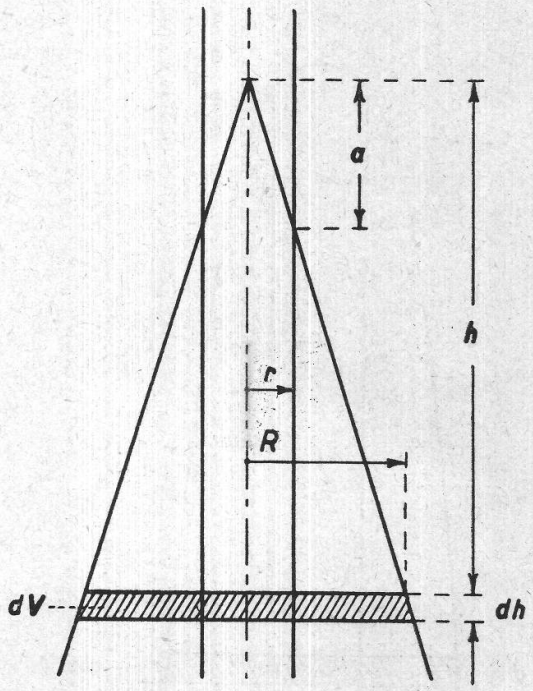
Solche aufzufüllende Räume bilden die Epidermiszellen, hauptsächlich diejenigen der Oberhaut. Beim Trocknen bleiben ihre Zellvolumen infolge ihrer dicken, widerstandsfähigen Wände erhalten; einzig die dünnen Stellen der Tüpfel reißen wahrscheinlich. Durch die so gebildeten Löcher können die Zellen von den Interzellularen des Mesophylls aus mit Flüssigkeit gefüllt werden.

Betrachten wir nun eine einzelne, allseitig gleichmäßig rinnende Kapillare. Das Gesamtvolumen V, welches die Flüssigkeit bei einer Steighöhe h einnimmt, ist dann größer als der Kapillarinhalt $\pi \cdot r^2 \cdot h$, da seitlich Flüssigkeit ausgeflossen ist. Dabei steht die Menge der seitlich austretenden Flüssigkeit in einem bestimmten Verhältnis zur Steighöhe h. Fig. 8 stellt eine solche Beziehung dar. Das Flüssigkeitsvolumen wird hier kegelförmig angenommen. Je größer die Steighöhe h ist, um so größer ist auch die Grundfläche des Kegels. Es gilt daher

$$R : r = h : a \qquad (12)$$

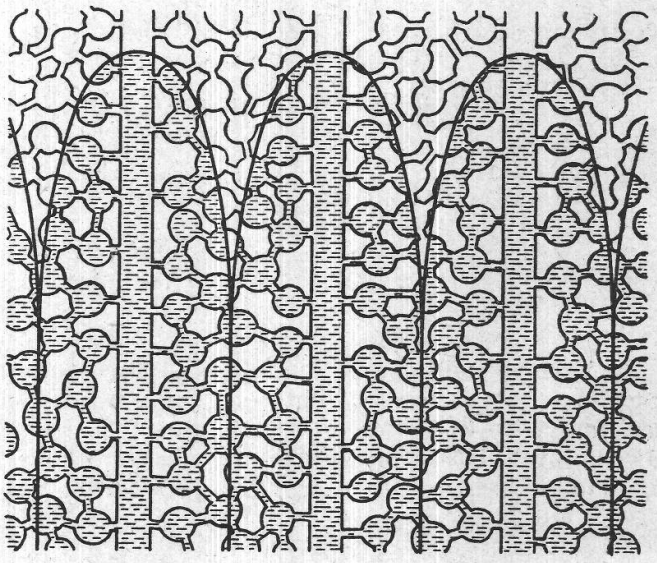
Durch die nahe der Kegelbasis liegenden Poren der Kapillare rinnt während der vollen Zeit t, welche zur Erreichung der Steighöhe h nötig ist, Flüssigkeit aus. Je näher die Poren bei der Spitze des Kegels liegen, um so kürzer ist also die Zeit, während der Flüssigkeit ausströmen kann.

Diese Ansätze gelten nur, wenn in der Kapillare ein stetiges seitliches Ausströmen stattfindet. Bei einem Bündel von parallelen, rinnenden Kapillaren fließt nur solange Flüssigkeit in die dazwischenliegenden, mit ihnen in Verbindung stehenden Hohlräume, bis diese aufgefüllt sind.

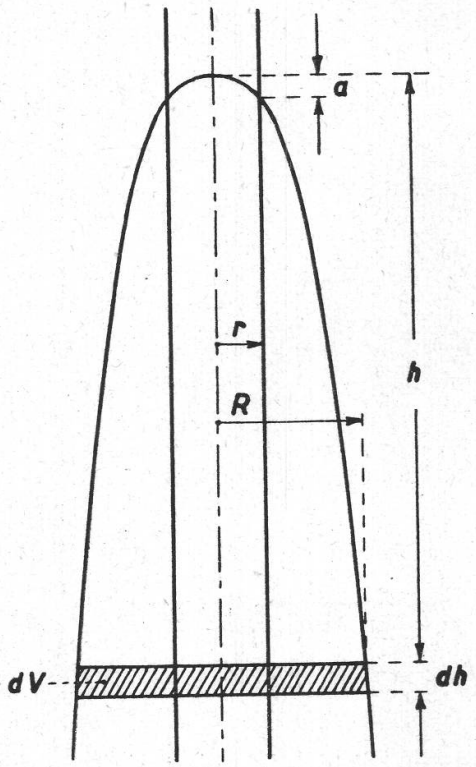


Figur 8.
Schematische Darstellung der Flüssigkeitsmenge, welche durch eine isolierte, allseitig gleichmäßig rinnende Kapillare gefördert wird.

Fig. 9 zeigt die Ausbreitung der Steigflüssigkeit in einem solchen System. Der Raum, in dem sich die Flüssigkeit von jeder Steigkapillare aus verteilt, kann theoretisch durch einen Rotationskörper dargestellt werden. Dieser wird wegen des zeitlich beschränkten seitlichen Ausfließens kein Kegel mehr sein, sondern eine Sättigungskurve als Erzeugende besitzen. Die Flüssigkeitsmenge, welche durch eine einzelne Steigkapillare gefördert wird, nimmt ein kleineres Volumen ein als der Gesamtraum, in welchen sie sich ergießt. Denn zwischen den seitlichen Kapillaren sind der Flüssigkeit unzugängliche Räume eingeschlossen (Fig. 9). Trotzdem aber läßt sich dieses Flüssigkeitsvolumen durch



Figur 9.
Verteilung der Steigflüssigkeit in einem Bündel paralleler allseitig gleichmäßig rinnender Steigkapillaren, schematisch dargestellt. Flüssigkeit horizontal schraffiert.



Figur 10.
Schematische Darstellung der Flüssigkeitsmenge, die durch eine einzelne Steigkapillare eines Kapillarsystems, wie es Fig. 9 zeigt, gefördert wird.

einen von einer Sättigungskurve erzeugten Rotationskörper wiedergeben, dessen zylindrischer Teil einen im Verhältnis zu seiner unveränderten Höhe (h) kleineren Durchmesser besitzen muß. Die mathematische Erfassung eines solchen Körpers ist indessen sehr schwierig. Zur Vereinfachung wählen wir deshalb als Erzeugende, in bester Annäherung an die Sättigungskurve, eine Parabel. Fig. 10 zeigt ein Profil durch ein Flüssigkeits-Paraboloid, welches die Flüssigkeitsmenge darstellt, die durch eine einzelne der allseitig gleichmäßig rinnenden Steigkapillaren des Bündels gefördert wird. Es gilt

$$R : r = h^k : a^k \tag{13}$$

wenn man annimmt, daß $k < 1$ ist. Nun erhält man

$$dV = \pi \cdot R^2 \cdot dh = \frac{\pi \cdot r^2 \cdot h^{2k}}{a^{2k}} dh \tag{14}$$

Durch Anwendung der Formel von Poiseuille ergibt sich

$$dV = \frac{\pi \cdot r^2 \cdot h^{2k}}{a^{2k}} dh = \frac{\pi \cdot r^4 \cdot (h_o - h) \cdot \delta}{8 \cdot \eta \cdot h} dt \text{ [1]} \tag{15}$$

[1] Streng genommen müßte man die Reibung der Flüssigkeit in den Seitenkapillaren noch berücksichtigen. Dann wäre h im Nenner des Ausdrucks auf der rechten Seite der Gleichung (15) durch h* zu ersetzen, wobei h* größer als h ist. Da dadurch in der Endformel noch ein neuer unbekannter Faktor auftritt, aber prinzipiell keine Verbesserung erzielt wird, und die Benetzungsgrößen nach jeder Berechnungsart ihrem Werte nach gleich bleiben, wurde auf diese Komplikation verzichtet.

oder

$$\frac{dh}{dt} = \frac{a^{2k} \cdot r^2 \cdot (h_o - h) \cdot \delta}{8 \cdot \eta \cdot h^{1+2k}} \tag{16}$$

Wird die Gleichung integriert, so erhält man

$$\int_{h=o}^{h=h} \frac{h^{1+2k}}{h_o - h} dh = \frac{a^{2k} \cdot r^2 \cdot \delta}{8 \cdot \eta} \int_{t=o}^{t=t} dt \tag{17}$$

oder durch Umformung

$$\frac{1}{h_o} \int_{h=o}^{h=h} h^{1+2k} \left(1 - \frac{h}{h_o}\right)^{-1} dh = \frac{a^{2k} \cdot r^2 \cdot \delta}{8 \cdot \eta} \int_{t=o}^{t=t} dt \tag{18}$$

Man entwickelt in Reihen

$$\frac{1}{h_o} \int_{h=o}^{h=h} h^{1+2k} \left(1 + \frac{h}{h_o} + \frac{h^2}{h_o^2} + \frac{h^3}{h_o^3} + \ldots\ldots\right) dh = \frac{a^{2k} \cdot r^2 \cdot \delta}{8 \cdot \eta} \int_{t=o}^{t=t} dt \tag{19}$$

Da die Messungen weit vom Gleichgewicht entfernt ausgeführt werden, ist h gegen h_o klein; daher dürfen $\frac{h^2}{h_o^2}$ und höhere Potenzen vernachlässigt werden:

$$\frac{1}{h_o} \int_{h=o}^{h=h} h^{1+2k} \left(1 + \frac{h}{h_o}\right) dh = \frac{a^{2k} \cdot r^2 \cdot \delta}{8 \cdot \eta} \int_{t=o}^{t=t} dt \tag{20}$$

$$\frac{h^{2+2k}}{(2+2k) \cdot h_o} \left[\frac{h_o + h}{h_o} - \frac{h}{h_o} \cdot \frac{1}{(3+2k)}\right] = \frac{a^{2k} \cdot r^2 \cdot \delta}{8 \cdot \eta} t \tag{21}$$

Das Glied $\frac{h_o + h}{h_o}$ strebt gegen 1 und $\frac{h}{h_o} \cdot \frac{1}{(3+2k)}$ gegen 0, da h gegen h_o sehr klein ist. Dann gilt

$$h^{2+2k} = \frac{(2+2k) \cdot a^{2k} \cdot r^2 \cdot h_o \cdot \delta}{8 \cdot \eta} t \tag{22}$$

Nun führt man die Oberflächenspannung ω nach Gleichung (9) (S. 550) ein und erhält

$$h^{2+2k} = \frac{(2+2k) \cdot \omega \cdot a^{2k} \cdot r}{4 \cdot \eta} t \tag{23}$$

Diese Formel gilt nur bei vollkommener Benetzung. Ist die Benetzung nicht vollkommen, so muß die Oberflächenspannung ω durch $\omega \cos \vartheta$ ersetzt werden (S. 545), wobei ϑ den Randwinkel bedeutet.

$$h^{2+2k} = \frac{(2+2k) \cdot \omega \cdot a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta}{4 \cdot \eta} t \tag{24}$$

Durch Umformung erhält man

$$h^{2+2k} = A' \cdot t \tag{25}$$

wobei

$$A' = \frac{(2+2k) \cdot \omega \cdot a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta}{4 \cdot \eta} = \text{konstant}$$

und der Exponent $(2 + 2k)$ dem Werte $\frac{1}{m}$ [Gleichung (5), S. 545] entspricht.

Außer a und k sind alle Faktoren der Gleichung (24) schon aus der Formel von Lucas (4) bekannt. Was bedeuten nun die Konstanten a und k? Beide sind abhängig vom Kapillarsystem. Bei einer normalen nicht rinnenden Kapillare mit kreisförmigem Querschnitt ist R (Fig. 9) unabhängig von der Steighöhe h, es gilt $R = r$; folglich ist $k = 0$. Dann entspricht die Formel (24) genau der Gleichung von Lucas (4). Wenn aber seitlich Flüssigkeit verloren geht, wird mit zunehmender Höhe h der Radius R größer, k ist dann größer als 0.

Die logarithmierte Gleichung (25) stellt eine Gerade dar

$$\log h = \frac{1}{2+2k} \cdot \log A' + \frac{1}{2+2k} \cdot \log t \tag{26}$$

Der Quotient $\frac{1}{2+2k}$ ist gleich dem tg des Neigungswinkels der Geraden, k kann darum graphisch ermittelt werden, ebenso die Konstante A'. Nach den in den Vorversuchen für m gefundenen Werten liegt k bei den Blattstreifen zwischen 0,06 und 0,5, variiert also etwas von Blatt zu Blatt.

Aus der graphisch bestimmbaren Konstanten A' läßt sich das Glied $a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta$ berechnen, da alle andern Faktoren bekannt sind. Wie schon erwähnt, wurde in einer vorläufigen Mitteilung (Frey-Wyßling und Häusermann 1941) die Größe $r \cdot \cos \vartheta$ als Benetzungsgröße eingeführt (S. 547). Auf Grund der neuen Formel (24), die den Verhältnissen im Blatte besser angepaßt ist, soll von nun an der Ausdruck $a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta$ als *Benetzungsgröße* bezeichnet werden.

Der Radius r, der einem mittleren Wert der Interzellularradien entspricht, ist natürlich nicht bei allen Blättern genau gleich groß, ebenso der vom Interzellularsystem abhängige Faktor a^{2k}. Darum wurde bei jeder Versuchsserie mit einer bestimmten Flüssigkeit für die Benetzungs-

größe $a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta$ aus vielen Werten jeweils der Mittelwert bestimmt. Da aber die Variation von r und a^{2k} bei den Blättern immer in den gleichen Grenzen bleibt, dürfen die Mittelwerte der Benetzungsgrößen von Versuchen mit verschiedenen Steigflüssigkeiten miteinander verglichen und ihr Verhältnis als Maß der Veränderung von $\cos \vartheta$ gebraucht werden.

Dieser Ableitung der Formel (24) mit den neuen Faktoren a und k liegen gewisse willkürliche, aber sehr wahrscheinliche Annahmen zugrunde. Die Versuche mit Blättern haben Kurven ergeben, welche dieser Gleichung entsprechen, sodaß es berechtigt erscheint, die Steigversuche vorläufig nach dieser Formel zu berechnen. Es ist ja an sich sehr erstaunlich, daß selbst bei einem so kompliziert gebauten Kapillarnetz, wie es das Interzellularsystem der Blätter darstellt, das kapillare Aufsteigen der Flüssigkeiten überhaupt gesetzmäßig erfolgt und die Abweichung von dem Lucasschen Steiggesetz nicht größer ist.

D. Steigversuche im Blatt.

1. Versuchsmaterial und Steigflüssigkeiten.

Für die quantitativen Infiltrationsversuche im Blattmesophyll wurden wie bei den Vorversuchen getrocknete Blattstreifen von Dianthus barbatus verwendet. Die Ausführung der Steiggeschwindigkeitsmessungen ist schon im Kapitel der Vorversuche beschrieben worden.

Die Wahl der Infiltrationsflüssigkeiten erfolgte nach ihren hydrophilen und lipophilen Eigenschaften. Es wurde eine Reihe zusammengestellt, die von reiner Hydrophilie zu reiner Lipophilie führt (Tabelle 4). Die Verwendung der Alkoholreihe ist günstig, da von Methylalkohol an jede folgende Stufe ein CH_2-Glied mehr besitzt, während stets nur eine hydrophile OH-Gruppe vorhanden ist, sodaß die höhern Glieder der Reihe schon ziemlich stark lipophil sind. Amyl- und Heptylalkohol n. prim. waren leider infolge des Krieges nicht mehr erhältlich, doch entstanden deswegen keine Lücken, da die Benetzungsgrößen von Butyl-, Hexyl- und Octylalkohol keine großen Unterschiede aufweisen. Den Übergang zu dem rein lipophilen Paraffinöl bildet wieder das Olivenöl.

2. Meßresultate.

Aus jeder Steighöhenmessung wurden der Exponent $\frac{1}{m}$ der Kurve und die Benetzungsgröße $a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta$ nach Gleichung (26) berechnet, dann für jede Versuchsserie mit der gleichen Steigflüssigkeit der Mittelwert der Benetzungsgrößen. Zur Bestimmung der Mittelwerte, die in Tabelle 4 zusammengestellt sind, wurden die Ergebnisse von je 30 bis 40 Kurven verwendet.

Tabelle 4.

Zusammenhang zwischen Benetzungsgröße und Steigflüssigkeit. Blattversuche.

Steigflüssigkeit	Grad der Lipophilie in %	Benetzungsgröße[1] $\times 10^6$	$\frac{1}{m}$
Wasser	0	0,0	0,0
Methylalkohol . .	50	24,89 ± 2,59	2,46 ± 0,058
Äthylalkohol . . .	66,7	31,15 ± 2,53	2,48 ± 0,034
n-Propylalkohol .	75	42,09 ± 3,34	2,33 ± 0,030
n-Butylalkohol . .	80	**49,55 ± 3,51**	**2,40 ± 0,020**
n-Hexylalkohol . .	85,7	46,97 ± 4,20	2,38 ± 0,023
n-Octylalkohol . .	88,9	44,10 ± 2,88	2,43 ± 0,018
Olivenöl	~ 90	42,37 ± 2,51	2,27 ± 0,031
Paraffinöl	100	36,88 ± 0,77	2,27 ± 0,019

Um die Benetzbarkeit der Interzellularwand in Abhängigkeit von den hydrophilen und lipophilen Eigenschaften der Infiltrationsflüssigkeit darstellen zu können, muß man einen Maßstab für die Hydrophilie und Lipophilie der Stoffe haben, doch fehlt uns heute noch ein solcher. In Tabelle 4 ist in Ermangelung einer bessern Lösung der Grad der Lipophilie so angegeben, daß die Strukturformeln der Flüssigkeiten in ihre lipophilen (CH_3—, —CH_2—) und hydrophilen (—OH, —C = O) Gruppen zerlegt und dann die Anzahl der lipophilen Gruppen in Prozenten der gesamten Gruppenzahl berechnet wurden. Natürlich ist dies nur eine ungenaue Einteilung. Dabei wird nur die Zahl der lipophilen und hydrophilen Gruppen berücksichtigt, nicht aber ihre gegenseitigen Lagebeziehungen. Diese sind jedoch sehr wichtig, z. B. ist iso-Butylalkohol hydrophiler als n-Butylalkohol; in den Vorversuchen zeigte sich das deutlich bei den entsprechenden Benetzungsgrößen. Um besser vergleichen zu können, sind zu diesen Steigversuchen nur Alkohole mit unverzweigten Ketten verwendet worden, so daß die Stellung der OH-Gruppe sich nicht ändert.

Betrachten wir die Benetzungsgrößen der Tabelle 4. Wasser dringt überhaupt nicht in die Interzellularen ein; folglich sind annäherungsweise folgende Werte anzunehmen: $a^{2k} \cdot r \cdot \cos \vartheta = 0$, $\cos \vartheta = 0$ und $\vartheta = 90^\circ$. Die Interzellularwand wird von Wasser sozusagen nicht benetzt.

Die Reihe der primären Alkohole weist zuerst eine Zunahme der Benetzungsgröße auf, d. h. der Randwinkel wird kleiner, folglich verbessert sich mit zunehmender Lipophilie der Steigflüssigkeit die Be-

[1] In der vorläufigen Mitteilung von Frey-Wyßling und Häusermann (1941) ist im Kopf der Tabelle bei der Benetzungsgröße der Faktor 10^3 versehentlich nicht gesetzt worden. Im übrigen sind jene Werte nach einer einfacheren Formel und aus einer viel kleineren Anzahl von Versuchen berechnet worden; sie sind darum nicht vergleichbar mit den Werten der Tabelle 4.

netzung der Interzellularoberfläche. Butyl- und Hexylalkohol weisen fast die gleichen Werte auf, dann sinkt die Benetzungsgröße wieder. Olivenöl zeigt einen kleineren Wert für $a^{2k} \cdot r \cdot \cos\vartheta$ als Octylalkohol, und für das rein lipophile Paraffinöl ist er noch geringer.

Hieraus geht hervor, daß mit zunehmender Lipophilie der verschiedenen geprüften Flüssigkeiten die Benetzbarkeit der Interzellularoberfläche zunächst zunimmt, von einem bestimmten Grad der Lipophilie an jedoch wieder absinkt; die Benetzungsgröße und damit auch die Benetzbarkeit durchläuft also mit steigender Lipophilie der Flüssigkeit ein Maximum. Es zeigt sich, daß der *bestbenetzende Stoff ziemlich lipophil ist, jedoch auch noch hydrophile Gruppen besitzt.*

Die Werte der Benetzungsgröße von Oliven- und Paraffinöl dürfen aber nur mit einiger Vorsicht mit den übrigen Zahlen verglichen werden. Gemäß unserer Ableitung der Formel (24) sollte für ein bestimmtes Kapillarsystem der mittlere Wert der Größe k konstant sein. Nach den Erläuterungen zu Gleichung (25) ist nun der Ausdruck $2 + 2k$ gleich dem Exponenten $\frac{1}{m}$ der Steigkurve. Wie aus der letzten Kolonne der Tabelle 4 hervorgeht, sind die Mittelwerte der Exponenten der Steigkurven von Blattversuchen bei der Alkoholreihe gleich groß, wenn man von einer gewissen, für jedes biologische Objekt unvermeidlichen Streuung absieht. Infolgedessen ist k konstant. Bei Oliven- und Paraffinöl jedoch ist der Mittelwert des Exponenten $\frac{1}{m}$ kleiner; daraus ergibt sich für k ein geringerer Wert. Weil dadurch der Faktor a^{2k}, welcher in der Benetzungsgröße enthalten ist, auch kleiner wird, erscheint die letztere zu gering, wenn man sie mit derjenigen der Alkohole vergleicht.

3. Besprechung der Ergebnisse.

Nach den Resultaten der Steigversuche im Mesophyll von Dianthus barbatus muß die Interzellularoberfläche aus einem Stoff bestehen, der sowohl lipophile wie auch hydrophile Gruppen besitzt, wobei aber die lipophilen überwiegen. Es muß also ein Stoff sein, dessen Moleküle polar gebaut sind. Unter den in Frage kommenden Pflanzenstoffen entspricht *Kutin* diesen Anforderungen am besten.

Kutin besteht aus hochpolymeren Verbindungen mit gesättigten und ungesättigten Fett- und Oxyfettsäuren als Grundkörper (Tunmann und Rosenthaler 1931; Zetzsche 1932). Für Fettsäuren gilt folgende Formel: $C_nH_{2n+1}COOH$; die Oxyfettsäuren gehören dem Typus $CH_3(CH_2)_x(CHOH)COOH$ an. Diese Verbindungen sind polar gebaut, die Kutine bestehen also aus polaren Ketten. Ihre lipophilen und hydrophilen Eigenschaften decken sich mit denjenigen der Interzellularoberfläche, da wohl hydrophile Gruppen vorhanden sind, die lipophilen aber überwiegen.

Noch andere Gründe stützen die Annahme einer kutinisierten Interzellularoberfläche. Die äußerste Schicht der Epidermiszellen der Blätter besteht aus Kutin; diese Kutikula bildet die Oberfläche gegen die Luft. Über die Entstehung des Kutins ist man noch nicht genau orientiert. Die Grundsubstanzen müssen vom Plasma aus durch die Zellwand ausgeschieden werden und an der Oberfläche polymerisieren. Warum diese Ausscheidung stattfindet, ist nicht bekannt; ebensowenig ob nur die Epidermiszellen dazu befähigt sind. Die Kutikula setzt sich indessen durch die Spaltöffnungen im Blattinneren fort und überzieht die Atemhöhlen auf der epidermalen Seite. Verschiedene Botaniker stellten eine noch tiefergehende Ausbreitung der Kutikula fest. v. Mohl (1845) beobachtete bei mehreren Pflanzen, daß die Kutikula die unter der Epidermis verlaufenden Interzellulargänge teilweise überzieht und sich auf der Innenseite der Epidermis netzförmig ausbreitet. Bei Helleborus niger und viridis fand v. Mohl sogar eine solche *innere Kutikula* bei den Epidermiszellen der Blattoberseite, trotzdem dort keine Spaltöffnungen vorhanden sind. De Bary (1877) hat diese Beobachtung bestätigt. Bei Armeria-Arten, Dianthus Caryophyllus usw., wird nach de Bary die Innenfläche der unteren Epidermis, soweit sie an die Interzellularen grenzt, von einer Kutikula überzogen. Schwendener (1892) stellte eine kutinisierte Außenlamelle fest, die die Luftgänge von Nymphaea alba auskleidet, nur sollen diese trotzdem durch Wasser vollständig benetzbar sein. Diese Ansicht wurde jedoch durch Ursprung (1924) widerlegt. Rehfous (1917) entdeckte bei einigen Pflanzen verschiedener Familien eine innere Kutikula, und Montfort (1918) beschreibt eine solche bei Vaccinium vitis idaea.

Das Vorkommen einer Kutikula im Blattinneren wurde am eingehendsten von Arzt (1933) studiert. Er untersuchte die Blätter einer ganzen Anzahl von dikotylen Pflanzen und konnte durch sorgfältigste Färbungen mit Chlorzinkjod feststellen, daß bei den meisten eine sogenannte *Innenkutikula* vorhanden ist. Meistens befindet sich diese an Stellen, wo die Epidermis der Blattunterseite an die Interzellularen grenzt; sie reicht fast immer ein wenig an den Wänden der Schwammparenchymzellen hinauf. Bei verschiedenen Pflanzen wurde sie auch in den kleinen Interzellularen zwischen der Epidermis der Blattoberseite und den Palisadenzellen beobachtet. Die Atemhöhlen und Interzellularen von Populus nigra (Arzt 1933, Abb. 1, S. 474) und einiger anderer Pflanzen sind bis weit in das Blatt hinein von einer Innenkutikula völlig ausgekleidet. In den wenigen Fällen, da eine solche gar nicht beobachtet werden konnte, war die Atemhöhlenkutikula schon kaum mehr sichtbar. Dann ist nach Arzt die Innenkutikula so dünn, daß sie auch mit der sorgfältigsten Färbung mit Chlorzinkjod nicht nachgewiesen werden kann. Auf Grund dieser Befunde macht Arzt die Annahme, daß bei

den meisten, vielleicht bei allen dikotylen Pflanzen eine Innenkutikula vorkommt.

Die Theorie von Arzt deckt sich mit dem Ergebnis der vorliegenden Infiltrationsuntersuchungen, obwohl zwei ganz verschiedene Methoden angewandt wurden. Demnach wären sämtliche Interzellularen mit einer Kutikula ausgekleidet, deren Dicke aber so gering sein müßte, daß sie mit Färbemethoden meistens nicht nachgewiesen werden kann. Interzellularoberfläche und Epidermis des Blattes wären im Prinzip gleich gebaut, beide Oberflächen grenzen ja auch an Luft. Auf Grund dieses Resultates liegt die Vermutung nahe, daß Kutinschichten überall dort entstehen, wo die Pflanzenzellen mit der Luft in Berührung kommen, daß vielleicht die Kutinbildung gerade durch den Kontakt mit Luft angeregt wird. Schon Géneau de Lamarlière (1906) scheint dieser Ansicht gewesen zu sein infolge seiner Beobachtungen an Wasserpflanzen. Die Fähigkeit, Kutikularsubstanzen zu bilden, wäre demnach eine vielen Zellen zukommende Eigenschaft.

Noch eine andere Erscheinung spricht für das Vorhandensein eines Kutinüberzuges in den Interzellularen. Gäumann und Jaag (1939) haben bei ihren Untersuchungen über die stomatäre Transpiration an verschiedenen Pflanzen festgestellt, daß die Leistungsfähigkeit der Spaltöffnungen nicht voll ausgenützt wird; d. h. daß aus den Spaltöffnungen viel weniger Wasserdampf herausströmt, als nach den physikalischen Voraussetzungen hinausgehen könnte. In unbewegter Luft beträgt die Leistung des Spaltenmundes bei geringer Öffnungsweite ungefähr 20—40 % der maximal möglichen, bei höheren Öffnungsweiten nur 1—5 % (Gäumann und Jaag 1939, S. 613). Gäumann und Jaag schreiben diese Tatsache zum großen Teil einem ungenügenden Wasserdampfnachschub aus dem Blattinnern infolge des Filterwiderstandes des Plasmagerüstes und der Zellwände zu. Bei Phyllitis Scolopendrium entspricht die Leistung der Spaltöffnungen bei größerer Lichtmenge und einer größeren Spaltenweite einer Luftfeuchtigkeit von 82 % in den Atemhöhlen. Quercus Robur hingegen weist bei maximaler Spaltenweite nur 60—70 % auf. In den Zellen herrscht ungefähr ein Dampfdruck, der einer relativen Feuchtigkeit von 98 % entspricht, wenn man für die Zelle einen osmotischen Wert von 0,75 vol. mol. annimmt, wie ihn z. B. die Epidermiszellen von Syringa vulgaris besitzen (Brauner 1932, S. 36); zum mindesten muß die relative Feuchtigkeit 90 % betragen. So ist von der Zelle in die Atemhöhle ein Dampfdruckgefälle von rund 10—35 % vorhanden. Dieses Gefälle kann zwei Ursachen haben:

1. Die Dampfdruckverhältnisse sind ungleich infolge eines Diffusionswiderstandes in den Interzellularen. Vor der Zelle sei z. B. ein Dampfdruck von 90 % vorhanden, weiter außen 85 % und in der Atemhöhle 80 %, wenn die Diffusion des Wasserdampfes durch die Gestalt

der Interzellularräume gehemmt wird. Diese Annahme ist aber unwahrscheinlich, da die Lufträume relativ groß sind.

2. Der Ausgleich der relativen Feuchtigkeit wird durch einen gewissen *Filterwiderstand* der Zellwand verhindert, wenn diese für Wasser schlecht durchlässig ist. Dann wäre der Dampfdruck schon direkt vor der Zelle um 10—30 % geringer als in der Zelle selbst. Nach Gäumann und Jaag ist dieser Filterwiderstand die Hauptursache des ungenügenden Wasserdampfnachschubes. Also ist eigentlich die Beschaffenheit der Interzellularoberfläche für die stomatäre Transpiration maßgebend. Gäumann und Jaag (1939, S. 625) schreiben: « Die stomatäre Transpiration wird durch die innere Oberfläche der Pflanzen und nicht unmittelbar durch den Spaltenmund, dessen Kapazität ja nur zu wenigen Prozenten ausgenützt ist, gesteuert. »

Nun deckt sich diese Ansicht sehr schön mit der Annahme eines Kutinüberzuges in den Interzellularen. Eine Kutinschicht ist für Wasser viel weniger durchlässig als z. B. Zellulose oder Pektin. Sie stellt für die Transpiration ein Hindernis, einen Widerstand dar. Danach würde die stomatäre Transpiration ungefähr unter den gleichen Verhältnissen vor sich gehen wie die kutikuläre; einzig wäre die Kutinschicht der Interzellularen dünner als die epidermale.

4. Extraktionsversuche.

Nach Ursprung (1924) wird die schwere Benetzbarkeit der Interzellularwände durch hydrophile Flüssigkeiten von einem fett- oder wachsähnlichen Überzug verursacht. Die Steigversuche zeigen, daß die Auskleidung der Interzellularen wohl ziemlich lipophil sein muß, aber trotzdem hydrophiler als die lipophilen Fette oder Wachse. Dennoch wurden einige Extraktionsversuche ausgeführt, um die Theorie von Ursprung zu prüfen. Die folgenden Untersuchungen haben allerdings nur orientierenden Charakter, da zu einem eingehenden Studium dieser Frage außerordentlich viel Zeit und Blattmaterial erforderlich wären.

Fette und Wachse sind in geeigneten organischen Flüssigkeiten löslich. Um nun die angenommene Fett- oder Wachsauskleidung der Interzellularen zu zerstören, wurden die Blattstreifen im Soxhlet in verschiedenen fettlösenden Flüssigkeiten 100—200 Stunden heiß extrahiert und danach im Thermostaten wieder getrocknet. Nach der Extraktion waren die Blattstreifen durchscheinend, ein Beweis, daß sich die Durchlüftungsräume wirklich mit Flüssigkeit gefüllt hatten.

Nun sollten Steiggeschwindigkeitsmessungen zeigen, ob und wie sich die Interzellularoberfläche in bezug auf ihre Hydrophilie und Lipophilie verändert hatte. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Die Benetzungsgrößen dürfen nicht unmittelbar mit den Werten der Tabelle 4 verglichen werden, da die Blätter der Extraktionsversuche

aus einer andern Wachstumsperiode stammen; zudem findet durch die lange Extraktionsdauer sicherlich eine Veränderung der Größe der Interzellularräume statt. Wichtig ist jedoch das Verhältnis der Benetzungsgrößen zueinander.

Tabelle 5.

Einfluß der Extraktion der Blattstreifen auf die Benetzungsgröße.

Extraktionsmittel	Extraktionsdauer in Stunden	Steigflüssigkeit			
		Paraffinöl		Methylalkohol	
		Benetzungsgröße $\times 10^6$	$\frac{1}{m}$	Benetzungsgröße $\times 10^6$	$\frac{1}{m}$
Tetrachlorkohlenstoff .	115	66,27	2,8	11,12	2,7
	265	35,55	3,0	44,02	2,9
Benzol	160	10,49	3,9	24,32	2,7
Hexan	160	—	—	41,37	2,3
Äther-Alkohol 1 : 1 .	200	31,86	2,9	—	—

Die Benetzungsgrößen der Steigversuche mit Paraffinöl variieren etwas, aber es ist doch deutlich sichtbar, daß dieses die Interzellularen auch nach der Extraktion mit verschiedenen Fettlösungsmitteln noch immer relativ gut benetzt. Mit Tetrachlorkohlenstoff wurden zwei Extraktionsversuche gemacht, wobei die Extraktionszeiten ungleich lang waren. Die Werte für die Benetzungsgröße lassen darauf schließen, daß sich mit zunehmender Extraktionsdauer die Benetzung durch lipophile Flüssigkeiten verschlechtert. Dadurch muß natürlich eine Zunahme der Benetzbarkeit durch hydrophile Stoffe auftreten, was sich auch deutlich in den entsprechenden Werten für Methylalkohol ausdrückt. Auch die Messungen mit dieser Steigflüssigkeit zeigen für verschiedene Extraktionsmittel unterschiedliche Benetzungsgrößen; diese Variation wird sicher durch die ungleiche Einwirkung der Lösungsmittel bedingt. Die Benetzung durch Methylalkohol scheint allgemein besser zu sein als bei nicht extrahierten Blättern. Die Steigversuche mit Wasser verliefen alle negativ, dieses drang überhaupt nicht in die Interzellularen ein.

Aus diesen wenigen Messungen geht doch schon hervor, daß bei extrahierten Blättern die Benetzung sehr wahrscheinlich vom Extraktionsmittel und von der Extraktionsdauer abhängig ist. Mit langer Einwirkung des Fettlösungsmittels scheint die Hydrophilie der Interzellularoberfläche etwas zuzunehmen. Wichtig ist, daß sich die Auskleidung der Durchlüftungsräume trotzdem noch stark lipophil verhält. Durch lang andauernde Extraktion wird wahrscheinlich eine lipophile Substanz herausgelöst; der unlösbare, die neue Oberfläche bildende Stoff ist aber

nur wenig hydrophiler als der herausgelöste. Blattstreifen, welche jedoch nur kurze Zeit extrahiert werden, zeigen keine Veränderung der Interzellularoberfläche.

Wie stimmt nun die Kutin-Theorie mit den Resultaten der Extraktionsversuche überein? Diese Versuche haben, wie schon erwähnt, nur orientierenden Charakter, aber man muß sie trotzdem in Betracht ziehen. Kutin ist sehr schwer löslich; es wird durch sehr wenige Chemikalien angegriffen, heiße Kalilauge z. B. bewirkt eine Verseifung (Tunmann und Rosenthaler 1931; Zetzsche 1932). Alle verwendeten Fettlösungsmittel haben keinen Einfluß auf das Kutin. Es zeigte sich ja auch, daß die Interzellularoberfläche durch eine kurzdauernde Extraktion nicht verändert wird. Allerdings ist noch zu erklären, warum ihre relativ geringe Hydrophilie bei langer Extraktionszeit doch etwas zuzunehmen scheint. Durch lange Einwirkung der Fettlösungsmittel muß eine lipophile Komponente der Interzellularwand herauslösbar sein. Nun sind mittels polarisationsoptischer Untersuchungen in den Kutikularschichten verschiedener Pflanzen Wachseinlagerungen nachgewiesen worden (Ambronn 1888; Meyer 1938). Diese Wachse konnten durch lange Extraktion mit Fettlösungsmitteln herausgelöst werden. Es wäre nun sehr gut denkbar, daß in der Kutinschicht der Interzellularoberfläche auch gewisse Wachseinlagerungen vorkommen könnten. Allerdings wurden die Kutinwachse in der Kutikularschicht gefunden und nicht in der Kutikula. Aber es ist sehr wohl möglich, daß die Einlagerungen in der Kutikula zu gering sind, um sie durch polarisationsoptische Untersuchung nachweisen zu können. In der Interzellularwand müßten die Wachsmoleküle das Kutingerüst durchdringen; das würde die Tatsache erklären, daß die Lösungsmittel erst nach langer Zeit einwirken. Wenn eine oberflächliche Wachsschicht vorhanden wäre, müßte diese schon nach einer viel kürzeren Extraktionszeit aufgelöst sein. Da sich die Interzellularoberfläche nach der Extraktion noch immer so stark lipophil verhält, daß Wasser in die Kapillaren überhaupt nicht eindringen kann, ist es um so wahrscheinlicher, daß der zurückbleibende Überzug aus dem ziemlich lipophilen unlöslichen Kutin besteht.

5. Gegenüberstellung der Kutin-Theorie und der andern Theorien.

Alle diese angeführten Gründe sprechen dafür, daß die Interzellularen mit einem *Kutinfilm* ausgekleidet sind. Dieser Ansicht stehen die Theorien verschiedener Botaniker entgegen: Die Interzellularoberfläche besteht

1. nach Czapek und nach Haberlandt aus Pektin;
2. nach Ursprung aus fett- oder wachsähnlichen Stoffen;
3. nach Lewis aus Protein.

Wodurch lassen sich diese Theorien begründen, und wie stimmen sie mit den Ergebnissen der Infiltrationsversuche überein ?

1. Die Interzellularen der Blattgewebe entstehen durch Auseinanderweichen der Membranen benachbarter Zellen. Die gemeinsame Mittellamelle wird dabei gespalten; da sie aus Pektinsubstanzen besteht, sollen die Interzellularen infolgedessen mit einem Pektinfilm ausgekleidet sein (Czapek 1913; Haberlandt 1918). Die Pektinstoffe setzen sich aus Polygalakturonsäureketten zusammen (Frey-Wyßling 1935; Karrer 1941); sie sind sehr ähnlich gebaut wie die Zellulose, verhalten sich aber wegen des Auftretens von COOH-Gruppen viel hydrophiler als diese. Steigversuche mit in Wasser eintauchenden Filtrierpapierstreifen zeigen ohne weiteres die hohe Benetzbarkeit der Zellulose. Wenn nun die Interzellularwandung mit dem noch hydrophileren Pektin überzogen wäre, müßte man für Wasser eine relativ höhere Benetzungsgröße erhalten. Die Interzellularoberfläche wird aber von diesem so schlecht benetzt, daß ein kapillares Aufsaugen überhaupt nicht stattfindet. Folglich kann der Oberflächenfilm keineswegs aus Pektinstoffen bestehen. Wie aber Kutin an Stelle des Pektins der Mittellamelle tritt, ist noch nicht erklärbar. Wahrscheinlich wird das Pektin bei der Spaltung der Zellwände aufgelöst und durch den Kontakt mit Luft die Kutinbildung angeregt.

2. Ursprung (1924) weist hauptsächlich auf das mögliche Vorhandensein eines fett- oder wachsähnlichen Überzuges der Interzellularwände hin. Diese Annahme setzt an sich schon eine Kutinbildung auf der Oberfläche der die Interzellularen begrenzenden Zellen voraus, da bis heute alle Wachsüberzüge auf Kutinschichten gefunden wurden und nicht direkt auf dem Zellulosegerüst. Bestände aber die Auskleidung der Interzellularräume aus Wachs, so sollte meines Erachtens die Benetzung durch lipophile Flüssigkeiten wie Oliven- und Paraffinöl mindestens ebenso gut sein wie durch die hydrophileren Alkohole. Wie schon erwähnt (S. 573), wird zudem die Benetzbarkeit nur durch langdauernde Extraktion mit wachslösenden Extraktionsmitteln verändert, und zwar nur in sehr geringem Maße. Der die Interzellularen auskleidende Stoff muß also sozusagen unlöslich sein. Dies kann allein durch die Annahme einer Kutinmembran erklärt werden. Die Möglichkeit, daß in das Kutingerüst in geringer Menge Wachse eingelagert sein könnten, wurde bei der Besprechung der Extraktionsversuche schon in Betracht gezogen.

Nach Ursprung kann die schwere Benetzbarkeit von Oberflächen, ähnlich wie dies bei Bodenteilchen nachgewiesen ist, auch durch eine denselben adhärierende Gasschicht bedingt sein. Die Erscheinung, daß Wassertropfen auf staubiger Unterlage zuerst kugelförmig liegen bleiben und Benetzung erst nach einer gewissen Zeit eintritt, ist auf diese Tatsache zurückzuführen. Wenn nun auch die Interzellularwände

einen solchen die Benetzung erschwerenden Gasfilm aufwiesen, so ließe sich dadurch doch nicht erklären, wieso die Benetzbarkeit zum Grad der Lipophilie der Steigflüssigkeit im geschilderten Verhältnis steht. Für diese Erscheinung gibt die Annahme eines Kutinüberzuges eine viel einfachere und ungezwungenere Erklärung.

3. Lewis (1938) infiltrierte Blattstreifen von Ficus elastica mit verschiedenen Farblösungen. Nach seinen Ausführungen werden Protein anzeigende Farbstoffe nahe ihrer Eintrittsstelle auf den Zelloberflächen adsorbiert; andere, nicht Protein anzeigende Farbstoffe gehen jedoch mit dem Lösungswasser (Infiltration unter Druck !) in die Interzellularräume und werden nicht adsorbiert. Daraus schließt Lewis, daß die Interzellularoberfläche wahrscheinlich aus einer dünnen Schicht von Protein bestehen muß.

Nun sind die meisten der nicht adsorbierten Farbstoffe sauer: Kongorot, Orange G, Nigrosin, Corallin usw. Adsorbiert werden hauptsächlich basische Farbkörper: Methylenblau, Neutralrot, Diamantfuchsin, Jodgrün usw. Diese Farbstoffe sind aber nicht spezifisch für Protein ! Außerdem gibt Lewis nicht an, auf welche Weise sie adsorbiert werden. Wahrscheinlich gehen sie eine Verbindung mit sauren Gruppen ein. Eine solche Salzbildung kann auch eintreten, wenn die Interzellularoberfläche aus Kutin besteht, da die Fett- und Oxyfettsäuren freie COOH-Gruppen besitzen. Die Beobachtungen von Lewis schließen darum die Kutin-Theorie keineswegs aus. Es wäre eine weitere Aufgabe, die Infiltration mit Farbstoffen genauer zu untersuchen.

Zusammenfassung.

1. Mit Blattstreifen von Dianthus barbatus wurden unter Verwendung verschiedener Flüssigkeiten Steigversuche gemacht. Dabei zeigte sich, daß der kapillare Aufstieg im Interzellularsystem nicht genau dem Gesetz von Lucas für die zeitliche Abhängigkeit des Aufsteigens von Flüssigkeiten in Kapillaren folgt.
2. Durch Modellversuche mit Filtrierpapier wurde der Einfluß der Quellung auf die Form der Steigkurve untersucht. Stark quellende Flüssigkeiten scheinen den kapillaren Aufstieg fördern oder hemmen zu können. Doch ist die Wirkung auf den Verlauf der Kurve sehr gering.
3. Es wurde versucht, mit Hilfe des Gesetzes von Poiseuille eine Formel für den Aufstieg von Flüssigkeiten in Kapillarsystemen abzuleiten, welche die speziellen Verhältnisse beim Interzellularnetz berücksichtigt. Die Benetzungsgröße, die sich aus dieser Gleichung berechnen läßt, gibt Aufschluß über die Benetzung der Interzellularoberfläche durch die verschiedenen Steigflüssigkeiten.
4. Quantitative Steigversuche mit Blattstreifen von Dianthus barbatus

unter Verwendung verschiedener Flüssigkeiten zeigten, daß die Interzellularoberfläche durch einen ziemlich lipophilen Stoff, der aber auch noch hydrophile Eigenschaften hat, am besten benetzt wird. Auf Grund dieses Ergebnisses wurde die Hypothese aufgestellt, daß der Oberflächenfilm der Interzellularen aus Kutin besteht.

5. Orientierende Extraktionsversuche mit Blattstreifen lassen vermuten, daß durch lange Einwirkung von Fettlösungsmitteln auf die Interzellularoberfläche Wachsstoffe herausgelöst werden, welche wahrscheinlich in sehr geringer Menge in das Kutingerüst eingelagert sind.
6. Die Kutin-Theorie wird andern Theorien über die Beschaffenheit der Interzellularoberfläche gegenübergestellt.

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyßling im Pflanzenphysiologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich ausgeführt. Für die vielseitigen Anregungen und die stete Hilfsbereitschaft meines sehr verehrten Lehrers spreche ich ihm den herzlichsten Dank aus.

Ebenfalls bin ich Herrn Prof. Dr. H. Jenny-Lips (Töchterschule Zürich) für seine wertvollen Ratschläge sehr zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Ambronn, H. 1888. Über das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. Ber. dtsch. bot. Ges. **6**, 226.

Arzt, Th. 1933. Untersuchungen über das Vorkommen einer Kutikula in den Blättern dikotyler Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **51**, 470.

Bangham and Lewis, 1937. Wettability of the cellulose walls of the mesophyll in the leaf. Nature (London) **139**, 1107.

De Bary, A. 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig. S. 79.

Brauner, L. 1932. Pflanzenphysiologisches Praktikum. 5. Aufl., Jena. II. Teil.

Czapek, Fr. 1913. Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl., Jena. Bd. I, S. 671.

Frey-Wyßling, A. 1935. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin. S. 73.

— und Häusermann, 1941. Über die Auskleidung der Mesophyllinterzellularen. Ber. schw. bot. Ges. **51**, 430.

Gäumann und Jaag, 1939. Der Einfluß des Windes auf die pflanzliche Transpiration II. Ber. schw. bot. Ges. **49**, 555.

Géneau de Lamarlière, L. 1906. Sur les membranes cutinisées des plantes aquatiques. Rev. gén. bot. **18**, 289.

Goppelsröder, F. 1907. Capillar- und capillaranalytische Untersuchungen. Verh. naturf. Ges. Basel **19**, H. 2, 1.

Haberlandt, G. 1918. Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl., Leipzig. S. 407.

Karrer, P. 1941. Lehrbuch der organischen Chemie. 7. Aufl., Leipzig. S. 379.

Katz, J. R. 1928. Micellartheorie und Quellung der Zellulose. Chemie der Zellulose von Heß, K. Leipzig. S. 605.

Landolt-Börnstein, 1923. Physikalisch-chemische Tabellen. Berlin.
Lepeschkin, W. 1902. Die Bedeutung der Wasser absondernden Organe der Pflanze. Flora **90,** 5.
Lewis, F. J. 1938. Nature of the outer surface of the cell wall of the mesophyll of the leaf. Nature (London) **141,** 34.
Lucas, R. 1917. Über das kapillaranalytische Verhalten von Filtrierpapieren. Kolloid-Z. **21,** 105.
— 1918. Über das Zeitgesetz des kapillaren Aufstiegs von Flüssigkeiten. Kolloid-Z. **23,** 15.
Manegold, Komagata und Albrecht, 1940. Über Kapillarsysteme XIX/11. Die Kanalzahl-Verteilungskurve für polykapillare Kanalsysteme. Kolloid-Z. **93,** 166.
— Solf und Albrecht, 1940. Über Kapillarsysteme XIX/10. Kapillarer Gegendruck, Kapillarweite und Durchtritt einer Phasengrenzfläche durch Einzelkapillaren und Kapillarsysteme. Kolloid-Z. **91,** 243.
Meyer, M. 1938. Die submikroskopische Struktur der kutinisierten Zellmembranen. Protoplasma **29,** 552.
Mohl, H. v. 1845. Über das Eindringen der Cuticula in die Spaltöffnungen. Bot. Ztg. **3,** 3.
Molisch, H. 1912. Infiltrationsmethode. Über das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen. Z. f. Bot. **4,** 106.
Moll, J. W. 1880. Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injektion bei Blättern. Bot. Ztg. **38,** 49.
Montfort, C. 1918. Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der « physiologischen Trockenheit » der Hochmoore. Z. f. Bot. **10,** 257.
Neger, F. W. 1912. Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. dtsch. bot. Ges. **30,** 179.
— 1918. Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. Flora **11,** 152.
Nius, E. 1931. Untersuchungen über den Einfluß des Interzellularvolumens und der Öffnungsweite der Stomata auf die Luftwegigkeit der Laubblätter. Jb. wiss. Bot. **74,** 33.
Ostwald, Wo. 1908. Über das Zeitgesetz des kapillaren Aufstiegs von Flüssigkeiten und über die Beziehungen desselben zur chemischen Konstitution der letzteren. Kolloid-Z. **2,** Su. 2, XX.
Rehfous, L. 1917. Etudes sur les stomates. Thèse, Genève.
Schorn, M. 1929. Untersuchungen über die Verwendbarkeit der Alkoholfixierungs- und der Infiltrationsmethode zur Messung der Spaltöffnungsweiten. Jb. wiss. Bot. **71,** 783.
Schwendener, S. 1892. Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz. Ber. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin **44,** 911.
Spanjer, O. 1898. Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Bot. Ztg. **56,** Teil I, 35.
Stahl, E. 1897. Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Ztg. **55,** 71.
Stein, E. 1912. Bemerkungen zu der Arbeit von Molisch: « Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode ». Ber. dtsch. bot. Ges. **30,** 66.
Tunmann und Rosenthaler, 1931. Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl., Berlin.
Ursprung, A. 1924. Über das Eindringen von Wasser und andern Flüssigkeiten in Interzellularen. Beih. bot. Centralbl. **41,** Abt. I, 15.
Wiesner, J. v. 1928. Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. 4. Aufl. Leipzig. Bd. I.
Zetzsche, F. 1932. Kork- und Kutikularsubstanz. Handb. d. Pflanzenanalyse **3,** I, 205.