

Zur Physik des Saftaufstiegs in Bäumen.

Wie schafft „Hyperion“ das Wasser auf 115 m (hinauf) herauf ?

von

Hans-Jürg Gerber.

20. Juni 2011.

Kurzfassung

In Bäumen existieren Wasserfäden, die von den Wurzeln zu den Blättern reichen. Reines, von Verdampfungskeimen befreites Wasser besitzt beinahe eine Zugfestigkeit, wie sie Metallen eigen ist. Die Verdunstung des Wassers in den Blättern ist eine Wärmekraftmaschine, die diese „Wasserdrähte“ nach oben zieht. Die quantitative Anwendung physikalischer Gesetze bestätigt diese Vorstellung.

1. Einleitung

Der als der höchste Baum der Welt geltende heisst HYPERION. Er ist 115 m hoch und lebt inkognito in Kalifornien, d.h. an einem geheim gehaltenen Ort. Siehe Abb. 1. Hätte die „Linde von Linn“ die Höhe des Hyperion, so würde sie in Abb. 2 markant über den oberen Bildrand hinausragen.

Welches sind die Kräfte und die Energien, die den Saftaufstieg in Bäumen in solche Höhen schaffen und welche ausserordentlichen Eigenschaften benötigt das Wasser ?

Soll das Wasser in den feinen Röhren der „Leitbündel“ als dünne Fäden in die Blätter hochgezogen werden, so muss es eine der Baumhöhe und dem Strömungswiderstand entsprechende Zugfestigkeit besitzen.

Anhand einfacher physikalischer, quantitativer Abschätzungen wird gezeigt, dass die nötigen Kräfte, Energien und die Zugfestigkeit des Wassers potentiell (sogar im Übermass) vorhanden sind, sodass die in der obigen *Kurzfassung* beschriebene Vorstellung, wonach die Verdunstung in den Blättern die Kraft erzeugt und die Energie liefert, mit der das Wasser von der Wurzel her hinaufgezogen wird, als bestätigt gelten darf. Ein chemischer Filterungsprozess, der das Wasser zu hoher Zugfestigkeit konditioniert, findet wahrscheinlich in einer kompakten, einzelligen Wurzelschicht, Endodermis genannt, die vom Wassermolekülen einzeln durchquert werden muss, statt. Es ist der wiederkehrende Zweifel an einer verlässlichen Zugfestigkeit des Wassers, der zu vielen Kontroversen in den letzten 150 Jahren geführt hat.

Die grundlegenden Erkenntnisse und Hypothesen zum Saftaufstieg in Bäumen sind bereits im 19. Jh. gewonnen [1] und ausgesprochen [2, 3] worden. Wir zitieren aus [2]:

“The ‘Saugkraft’ of the leaf, or its suction force, has been appealed to by many botanists, as drinking away the sap at the top of the conduits Our theory is that this is the all-sufficient cause of the elevation of the sap by exerting a simple tensile stress on the liquid in the conduits. A porous pot, in which the pores were so exceedingly fine that the water meniscuses formed in them would be able to support a tension equivalent to many atmospheres pressure, and supplied below with water in a state capable of standing this high tension, would represent (according to our views) the arrangement obtaining in high trees.”

Hieraus ergibt sich, dass die beiden physikalischen Eigenschaften des Wassers, Oberflächenspannung (σ) und Zähigkeit (η), sowie die Dimensionen seiner Berandungen von Bedeutung sind.

Für eine zeitgemässe Darstellung, siehe [4] und *Anhang 1*.



Abb. 1. *HYPERION* in Kalifornien. 115 m hoch
Küstenmammutbaum
(*Sequoia sempervirens*)
Redwood-Nationalpark



Abb. 2. LINDE von LINN.

2. Anatomie von Boden und Bäumen

Damit der Baum ausreichend Wasser aus dem Boden beziehen kann, muss der Boden (i) Wasser leicht hergeben und (ii) genügend Wasser speichern und (iii) Wasser aus Nachbargebieten leicht nachfließen lassen können. Diese drei Eigenschaften werden stark mitbestimmt durch die Korngrösse der Mineralstoffe. Ein fruchtbarer Boden hat eine Korngrößenverteilung von ca. 2 bis 60 μm . Zu feinkörnige und damit zu feinporige Böden (Ton) halten das Wasser zu sehr fest, sodass die Wurzel nicht imstande ist, es aufzusaugen. Zu grobporige Böden (Sand) speichern das Wasser nur ungenügend. Wasser hat, aufgrund der Oberflächenspannung, die Tendenz, sich in in die feineren Poren zu verkriechen. Um es herauszudrücken wären Drucke von 1 bar (Größenordnung) notwendig. Bevor das Wasser in die aufsteigenden Leitungen, die „Leitbündel“ überfließen kann, unterliegt es einem Reinigungsprozess. Es muss in der Wurzel das Innere der Zellen (Cytoplasma) einer einzelligen, kompakten Schicht, des „Endoderms“, durchqueren, was vermutlich in einer Folge von chemischen Prozessen der einzelnen Wassermoleküle geschieht. Siehe Abb. 3. Wir zitieren Park S. Nobel [5]: *“The endodermal cells can represent the only place in the entire pathway for water movement from the soil, through the plant, to the air where it is mandatory that the water enter a cell’s cytoplasm.”*

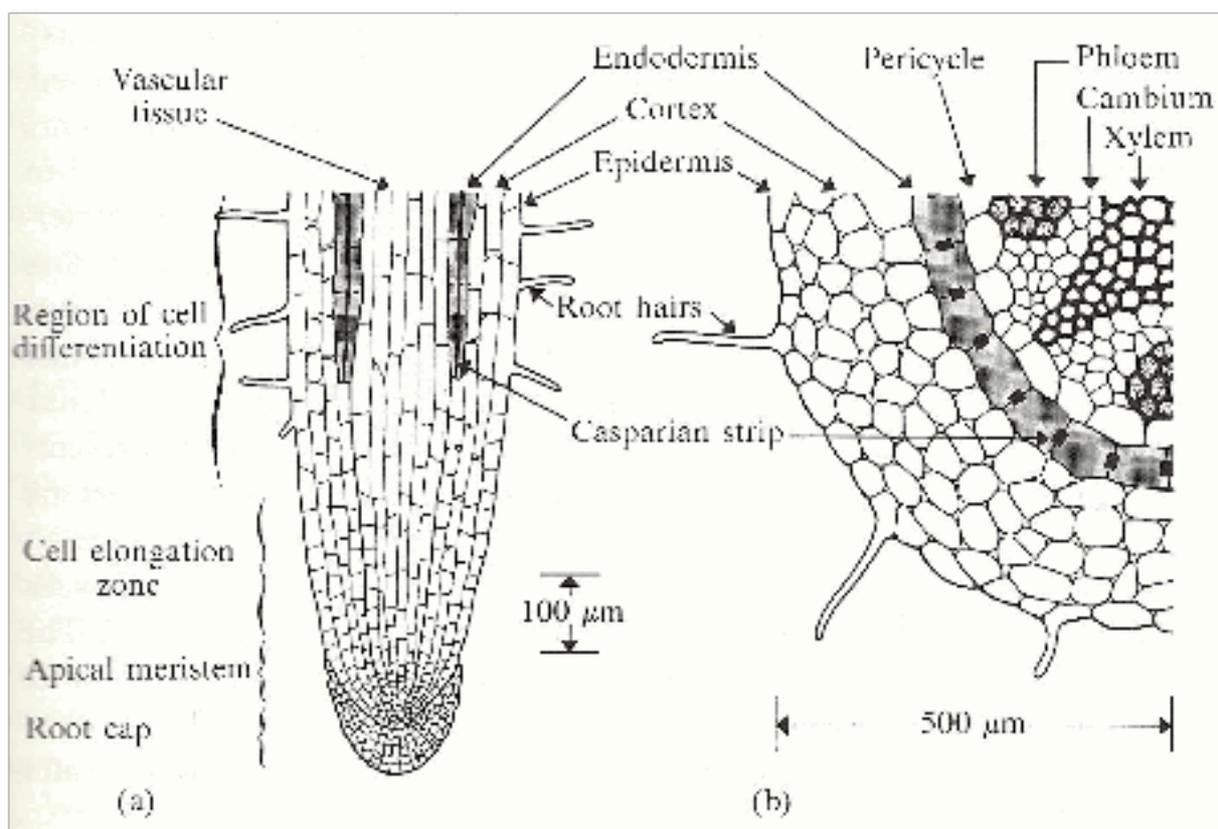


Abb. 3. Wurzel (schematisch).

(a) Zonen in der Nähe der Wurzelspitze

(b) Querschnitt 1 cm oberhalb der Spitze.

Die Endodermis mit den wachsartigen Casparischen Streifen bildet eine Schicht, die das Wasser nur auf dem Weg über das Zellinnere durchqueren kann. Bild aus Park S. Nobel [5].

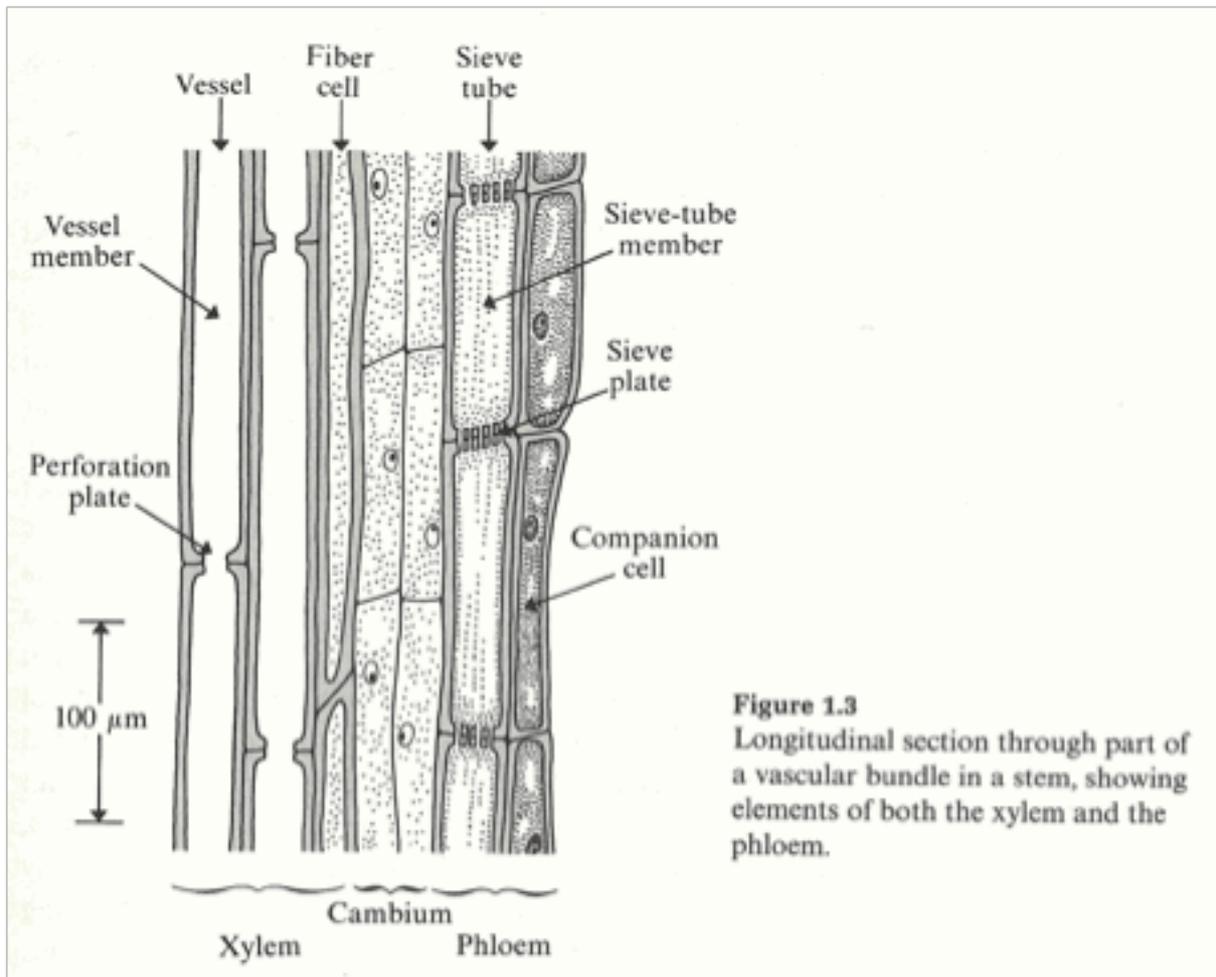


Figure 1.3
Longitudinal section through part of a vascular bundle in a stem, showing elements of both the xylem and the phloem.

Abb. 4. Xylem, das Bündel der Leitungen der aufsteigenden Wasseers.
Bild aus Park S. Nobel [5].

Hernach wird es von den Röhrchen des Xylem, siehe Abb. 4, nach oben geführt, gelangt dort in schwammiges Gewebe und schlusslich in die von der Spaltöffnung (stomatal pore) regulierte Atemhöhle. (Intercellular air space). Siehe Abb. 4 und 5 für schematische Darstellungen und Abb. 6 und 7 für entsprechende mikroskopische Aufnahmen.

Das aufsteigende Wasser steht unter mechanischer Zugspannung (negativem Druck). Es wird nach oben gesogen (gezogen). Ein allfälliger (positiver) Wurzeldruck ist bei den hier betrachteten Bäumen, wie offensichtlich auch bei Schnittblumen in der Vase (!) unerheblich. Die Zugspannung bringt das Wasser in einen gegen Verdampfung unstillen Zustand, der in den Röhren (Tracheen genannt) des Xylems oft zu Embolien führt. Abschnitte der Trachee füllen sich mit Wasserdampf (und ev. Luft), was den Wasserfluss wegen des Fehlens der sonst von oben wirkenden Zugkraft unterbricht. Damit sich eine Embolie nicht auf der ganzen Länge der Trachee ausbreiten kann, ist diese in Abschnitte aufgeteilt. Diese Abschnitte, und auch seitlich liegende Röhren, sind durch „Hoftüpfel“ verbunden, die als Ventile arbeiten. Siehe Abb. 6, oben links und die Abb. 7, 8 und 9.

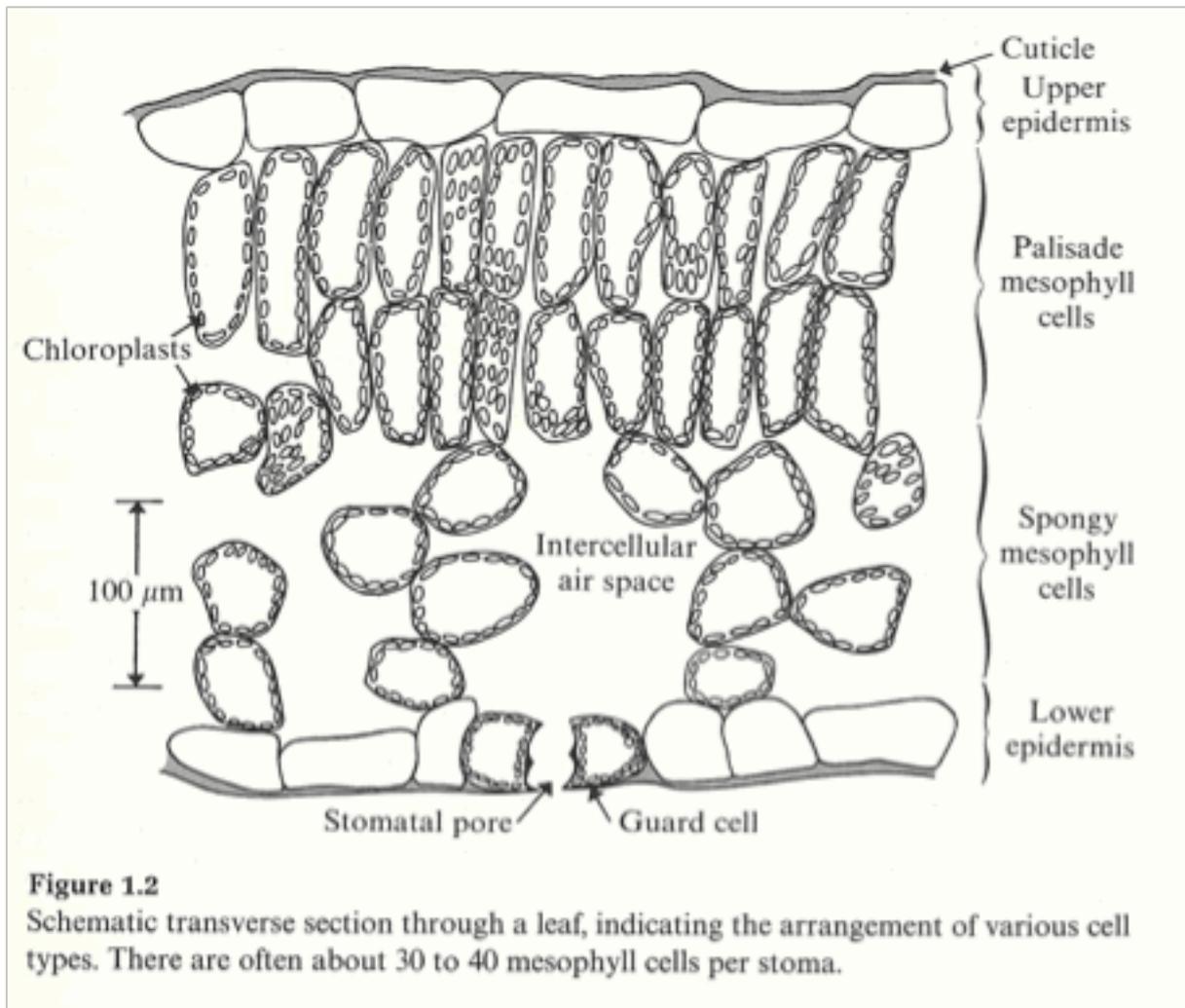


Abb. 5. Blattquerschnitt. Das Wasser tritt vom Xylem in Zwischenräumen zwischen Zellen, über schwammiges Gewebe in die Atemhöhle. Der Wasser- und CO_2 Austausch mit der Aussenwelt wird durch die Guard cells der Spaltöffnung reguliert.
Bild aus Park S. Nobel [5].

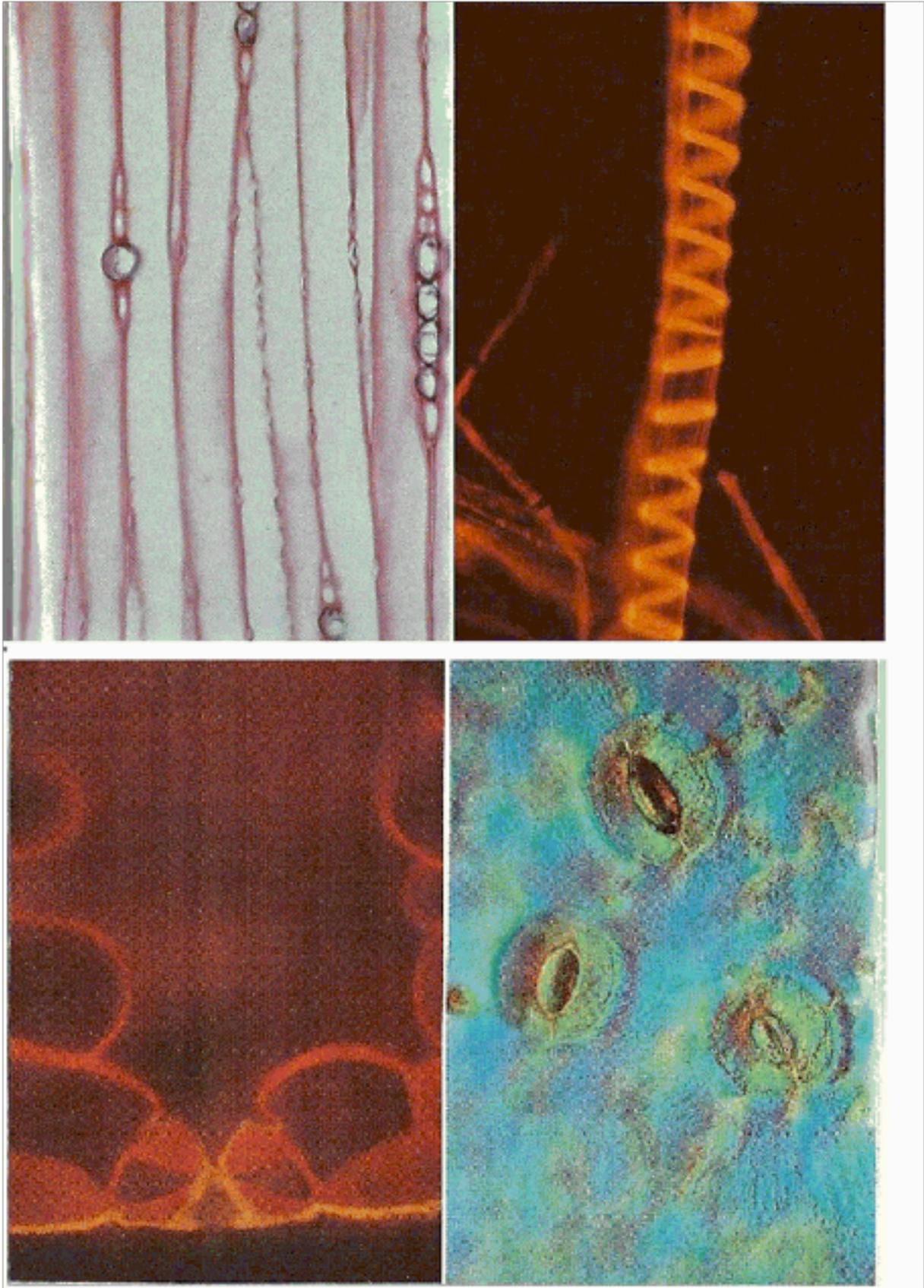


Abb. 6. Oben: Leitungsgewebe. Kiefer, mit „Hoftüpfel“ (links), Rhabarber (rechts)
 Unten: Spaltöffnungen. Querschnitt (links), Aufsicht (rechts).
 Die Bilder hier entsprechen den Abb. 4 und 5.
 Aus [6]: D. Gerlach, J. Lieder, *Taschenatlas zur Pflanzenanatomie*, Kosmos (1979).

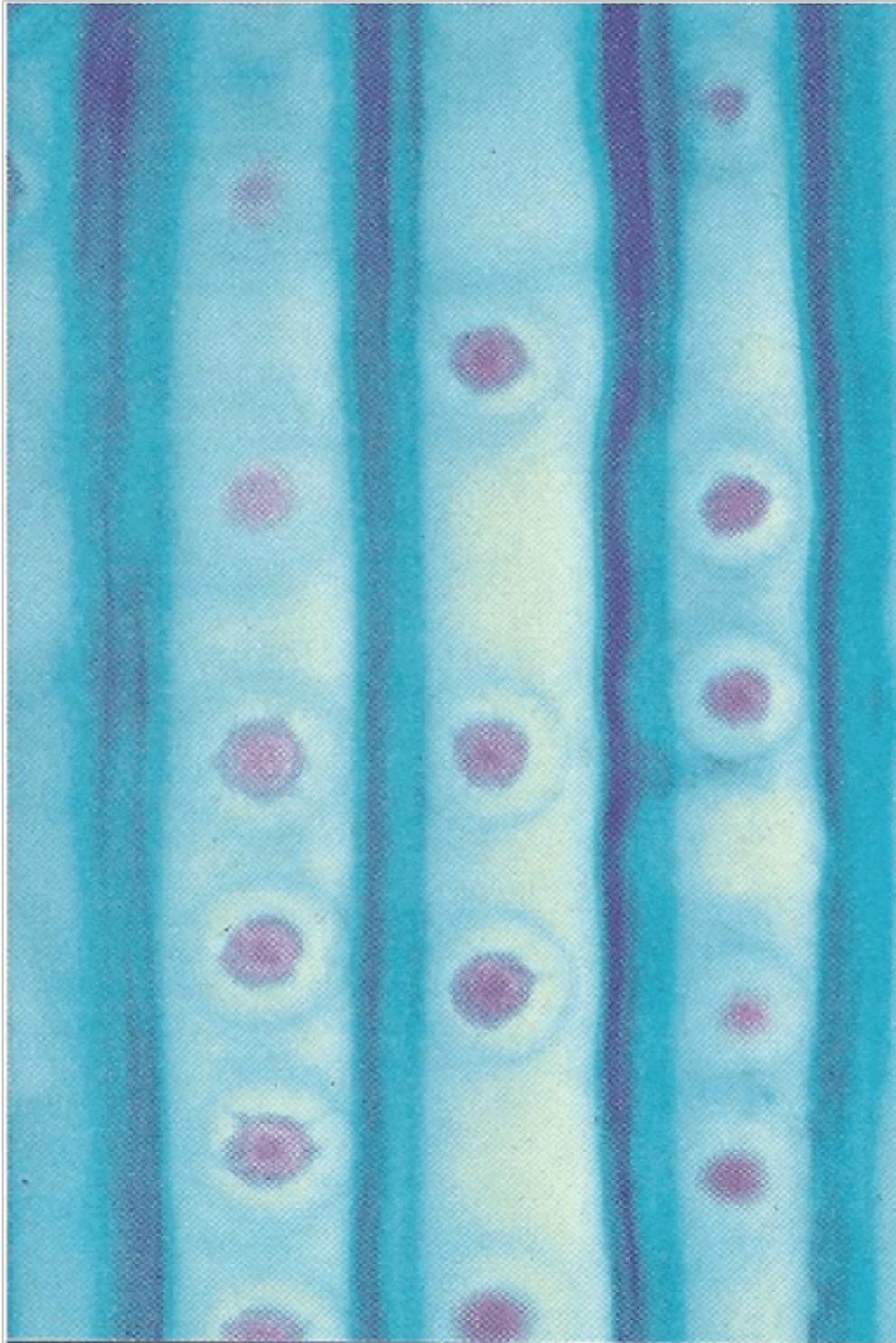
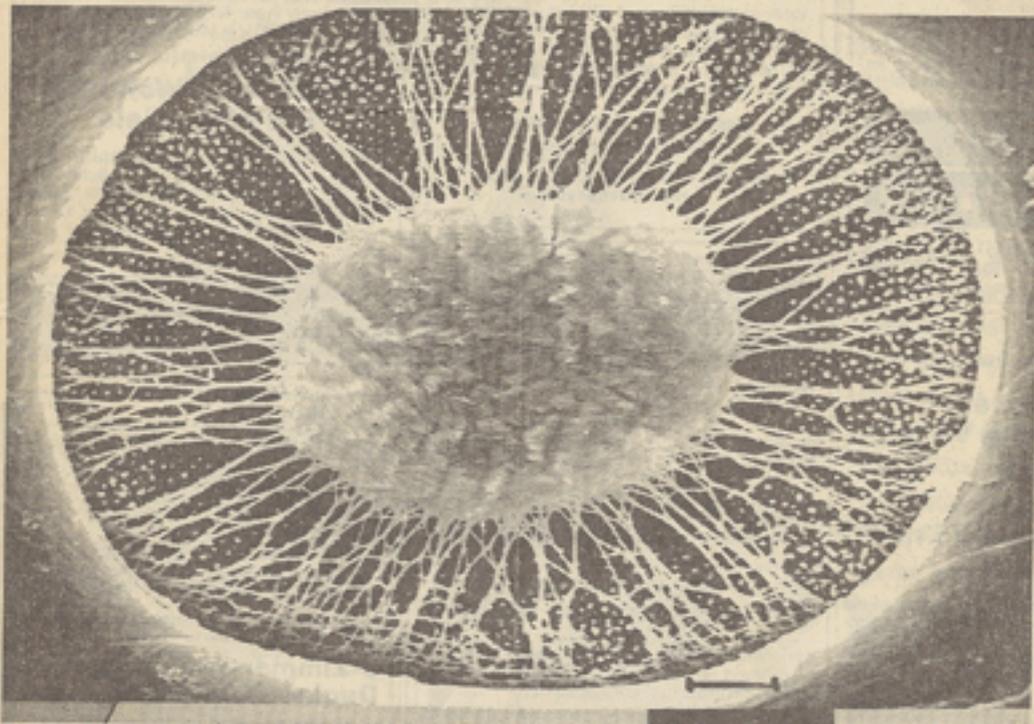


Abb. 7. Leitbündel.
Röhren mit seitlichen Hoftüpfeln.
Bild aus [6].

Der Saftaufstieg in Bäumen

Von Jakob J. Oertli

Aus einem Pflanzenbestand verdunstet täglich eine Wassermenge, die einer mehreren Millimeter tiefen Schicht entspricht. In einem Dattelpalmengarten überschreitet der Wasserverlust sogar 10 mm pro Tag, was über 100 000 Litern pro Hektare entspricht. Die Transpiration aus einer kräftigen Baumkrone kann an einem sonnigen Tag auch in unserm Klima 1000 Liter betragen. Wie werden diese riesigen Wassermengen bis auf Wipfelhöhe gebracht?



Torus und netzförmige Tüpfelmembran bei der Tanne. Der Lufttritt wird durch die grösste Pore in diesem Netz bestimmt. Markierung rechts unten: 2µm. (Bild Läßbe/Kucera)

Tracheen und Tracheiden

Wasser wird der Baumkrone in speziellen Leitelementen zugeführt. Laubbäume enthalten lange, weite Leitgefässe, sogenannte *Tracheen* (vgl. Abb. 1), neben engeren, kürzeren Elementen, den *Tracheiden*. Nadelblüme andererseits besitzen lediglich *Tracheiden*. In der Regel ist nur eine Kleinzahl dieser Elemente zum Safttransport befähigt, der Rest ist mit Luft gefüllt. Die Wände dieser Leitelemente sind von Öffnungen durchsetzt, den Tüpfeln. Es wird angenommen, dass der Safttransport zwischen zwei benachbarten Elementen hauptsächlich über diese Tüpfel erfolgt.

Der Küstenmammutbaum *Sequoia semper-*

pumpe fällt ebenfalls nicht in Betracht. Die Physik lehrt ja, dass mit einer Saugpumpe Wasser nur auf eine Höhe gepumpt werden kann, die ungefähr dem Atmosphärendruck entspricht, also etwa 10 m auf Meereshöhe. Wasser kann auch in *Kapillaren* aufsteigen. Unter optimalen Bedin-

Physik des Wassers i

Nach der Kohäsionstheorie steht das Wasser im Extremfall unter einer *Spannung* von -20 bar. Man muss sich das Wasser in den Leitgefässen also als Fäden vorstellen, die bis zu 100 m lang sind und an denen unten noch Gewichte hängen.

Abb. 8. Die Tüpfelmembran. Sie verbindet zwei Gefässe und verschliesst bei einem Druckunterschied, sodass kein Wasserdampf übertreten kann. Zur genaueren Funktionsweise, siehe Abb. 9. Aus NZZ, 16. 3. 1994.

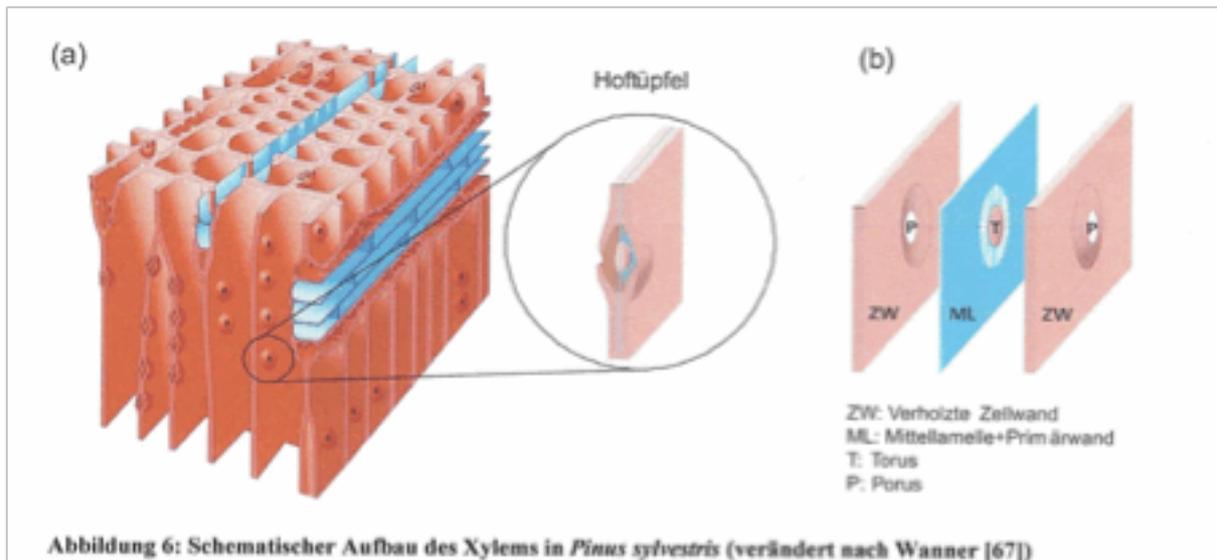


Abb. 9. Aufbau des Leitbündels und Funktionsweise der Hoftüpfelventile.
 Blau: Tüpfelmembran T: Die an Fäden beweglich aufgehängte Ventilplatte der Abb. 8.
 Unten: Der Überdruck im geschädigten, dampfgefüllten Rohr drückt die Ventilplatten an die Öffnungen der intakten Rohre.
 Aus [7]: C. Tötze, *Untersuchungen über den Zustand des tensilen Wassers in Bäumen*. Diss. Freie Universität Berlin (2008), pg. 17.

3. Wasser

3.1 Oberflächenspannung als Folge kurzreichweitiger Kräfte. Negativer Druck (= Zug)

Zufolge kurzer Reichweite der anziehenden Kräfte zwischen Massenelementen (Molekülen) einer Flüssigkeit bildet sich auf deren Oberfläche eine Schicht, die sich nur unter Ausübung von Druck verkrümmen lässt. Abb. 10, oben, erklärt diesen Zusammenhang. Moleküle, deren Reichweitebereich aus der Flüssigkeitsoberfläche hinausragt, erfahren, zufolge der gestörten Symmetrie, eine resultierende Kraft nach innen. Die Kraft F senkrecht zu einem Schnitt durch die Oberflächenschicht wirkt tangential zur Schicht und ist proportional zur Schnittlänge l

$$F = \sigma l. \quad (1)$$

Daraus ergibt sich für die (zwei Oberflächen einer) Seifenblase $p_2 = 2 \cdot 2\sigma/r$. Für eine einzige Oberflächenhaut wird

$$p = 2\sigma/r \quad (\sim 1/r) ! \quad (2)$$

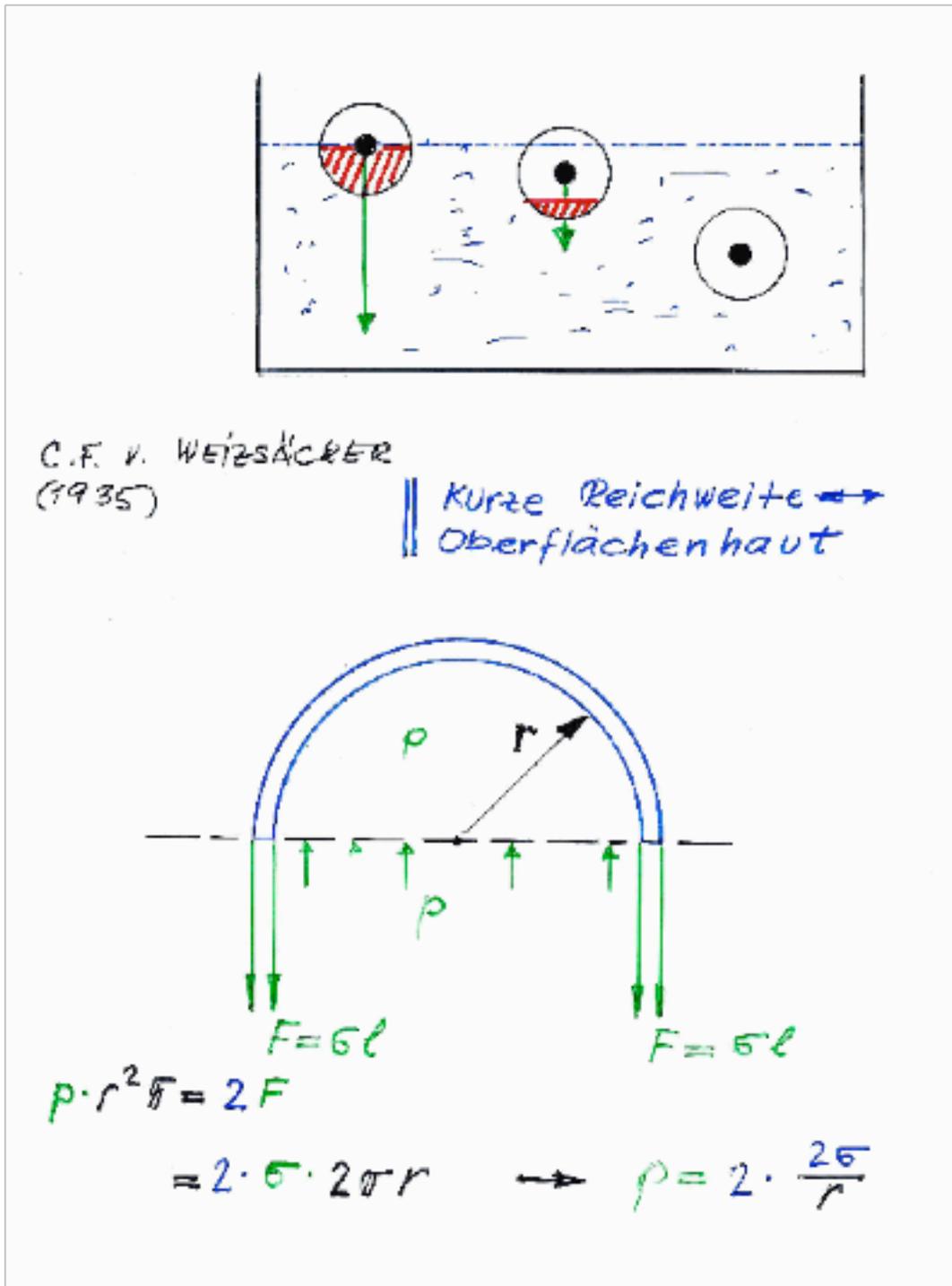


Abb. 10. Oberflächenspannung als Folge kurzreichweitiger Kräfte.
Oben: Moleküle nahe an der Oberfläche erfahren eine resultierende Kraft nach innen, was zur Bildung einer Oberflächenhaut führt.
Unten: Druck und Radius einer Seifenblase. Man beachte: $p \sim 1/r$.

Auch Atomkerne haben, wegen der geringen Reichweite der die Kernbausteine zusammenhaltenden „Kernkraft“, eine Oberflächenhaut. Die Weizsäcker-Formel berechnet deren Anteil am Energieinhalt eines (vornehmlich schweren) Kernes (Tröpfchenmodell). Wir werden, angewandt auf Wasser, den Zusammenhang der Oberflächenspannung mit der Verdampfungswärme ausrechnen.

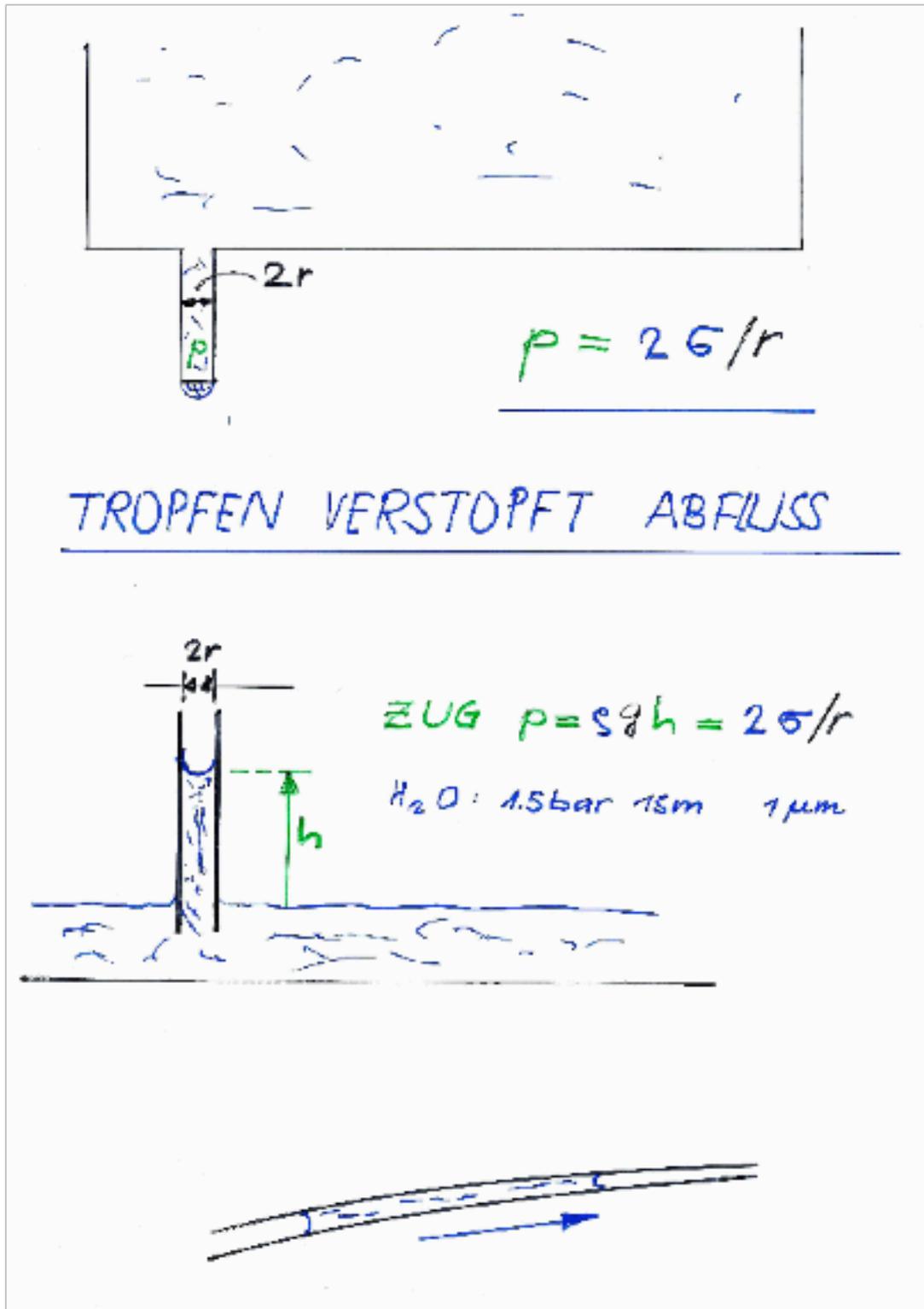


Abb. 11. Drei Manifestationen der Oberflächenspannung. Bemerkenswert (für Wasser) 1.5 bar entspricht 15 m entspricht 1 μm.

Die Oberflächenspannung wirkt im Wasserhaushalt und im Wasseraufstieg in mehrfacher Weise. In Abb. 11 oben wird gezeigt, wie ein am Ende einer Kapillare hängender Wassertropfen den Wasserausfluss versperert, wenn der Wasserdruck unter dem durch Gl. (2) verlangten Wert liegt. In der Mitte von Abb. 11 wird die Steighöhe der Flüssigkeit in einer Kapillare angegeben, wobei (zur Vereinfachung der Rechnungen) angenommen wird, dass die Adhäsionskräfte zwischen Wasser und Glas die Kohäsionskräfte zwischen Wasser und Wasser stark übertreffen sollen. Nach diesem Kapillaraufstieg sind die Kraft der Oberflächenspannung längs der kreisförmigen, oberen Berandung des Wassers in der Kapillare, $2r\pi\sigma$ mit dem Gewicht $mg = \rho \cdot r^2 \pi h g$ der hängenden Flüssigkeit im Gleichgewicht. Daraus folgt, dass der Zug in der Flüssigkeitssäule am oberen Ende gleich deren Bodendruck ist, für den wir finden, dass auch Gl. (2), nämlich $p = 2\sigma/r$ gilt. Damit ist die Zugkraft umso grösser, je kleiner der Krümmungsradius des Flüssigkeitsmeniskus' ist. Dies hat zur Konsequenz, dass Wasser sich in eine Umgebung mit abnehmendem Querschnitt hineinverkrleicht, wie in Abb. 11 unten dargestellt. Damit ist es auch der kleinere Querschnitt, der (z.B. in einem Boden) den Druck bestimmt, der zur Befreiung des Wassers nötig ist.

3.2 Zugfestigkeit von Flüssigkeiten. Experiment von M. Berthelot [1], Demo von Hahn [13]

Das Experiment von Berthelot (1850) zeigt, dass geeignet präpariertes Wasser einen Zug (negativen Druck) von 50 bar aushalten und sich dabei an einer Glaswand festhalten kann. Dieser Zustand herrscht im mittleren Bild von Abb. 12 (Zeichnung von C. Tötze [7]) sowie im Demonstrationsexperiment [13]. Der Zustand ist instabil, indem eine mechanische Einwirkung den ursprünglichen Zustand mit einem von Luft und Wasserdampf gefüllten Teilraum wieder herstellen kann. Dies könnte dadurch geschehen, dass eine kleine, in der Flüssigkeit schwebende Blase aus Dampf als Verdampfungskeim wirkt und sich unter der Zugkraft der Flüssigkeit beliebig stark vergrössert. Wir studieren nun die Stabilität einer eingeschlossenen Dampfblase.

Abb. 13, rechts formuliert das Kräftegleichgewicht zwischen dem Zug der hängenden Wassersäule und der Oberflächenspannung. Überwiegt erstere, so wächst die Blase, überwiegt letztere, so verschwindet sie. Das Ergebnis besagt, dass grosse Blasen ($r > r_o$) wachsen, kleine verschwinden.

Der kritische Radius ist $r_o = 2\sigma/p$ (3)
mit $p = \rho g h$. (4)

Es scheint, dass die Endodermis in der Wurzel die Aufgabe hat, das Wasser siedekeimfrei zu präparieren. Die von Berthelot beobachtete Zugfestigkeit von 50 bar würde eine Baumhöhe weit über die von Hyperion hinaus erlauben !

3.3 Zugkraft des Verdunstungsprozesses

Wir fassen die Ablösung eines Wassermoleküls als die Ablösung von Flüssigkeit von einer Kapillaren auf, die durch die zurückgebliebenen Moleküle gebildet wird und deren Durchmesser gleich dem Moleküldurchmesser ist. In Abb. 14 wird die Rechnung vorgeführt. Für den Platzbedarf des Wasserstoffmoleküls nehmen wir s^3 , wobei

$$s^3 \cdot N_{Avogadro} = V_{Mol} = \text{Molvolumen}(H_2O) . \quad (5)$$

Daraus wird $s = 3 \cdot 10^{-10}$ m. Der Verdunstungsprozess erweist sich als fähig, einen Zug von 10'000 bar zu erzeugen, was über 500 mal so viel ist, als was Hyperion benötigen würde.

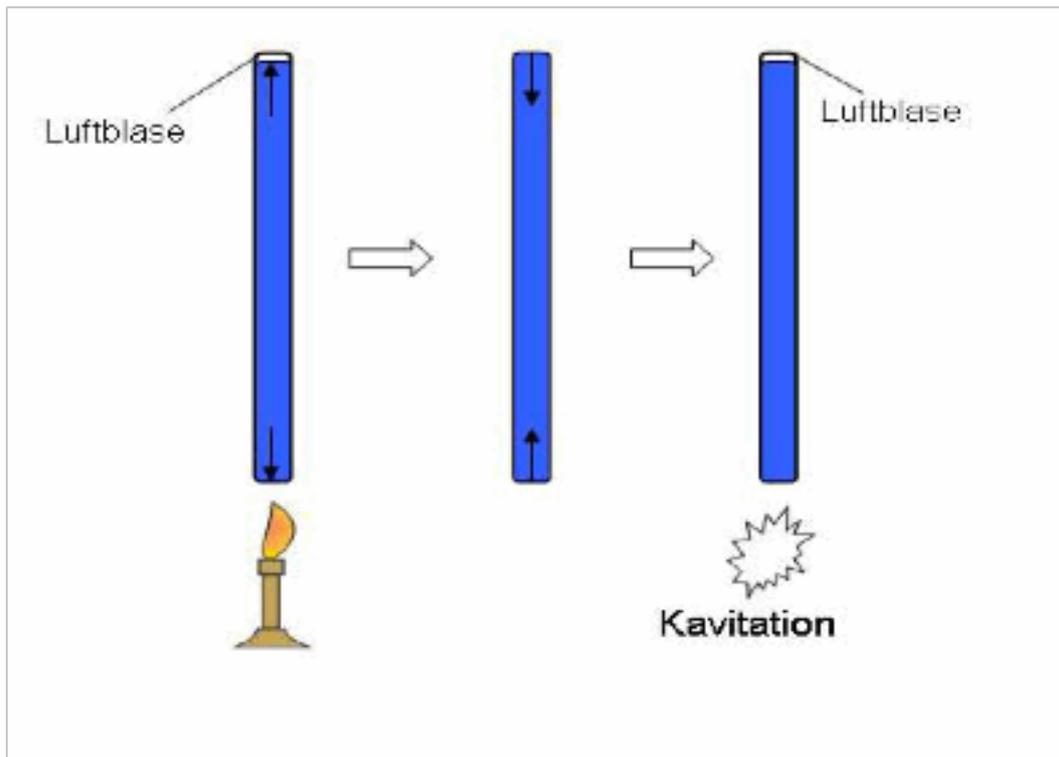


Abb. 12. Das Experiment von Berthelot, beschrieben in seinen Worten [1]:

Si l'on remplit d'eau à la température de 28 ou 30 degrés un tube capillaire un peu fort, fermé par un bout et terminé de l'autre par une pointe effilée; si l'on refroidit ce tube jusqu'à 18 degrés, de façon à y faire rentrer une certaine quantité d'air par la pointe ouverte; si alors on le ferme et qu'on chauffe de nouveau jusqu'à 28 degrés, et graduellement au-dessus, au bout d'un certain temps l'air se dissout complètement. Si l'on refroidit à 18 degrés, température initiale à laquelle le tube renfermait à la fois du gaz et du liquide, on remarque que l'eau continue à occuper la totalité de la capacité intérieure, et conserve ainsi une densité invariable de 28 à 18 degrés. On peut même en abaisser encore davantage la température, en versant goutte à goutte de l'éther sur le tube. A ce moment, le moindre choc ou froissement, la moindre vibration fait reparaître à

l'instant, avec une sorte d'ébullition, un léger bruit et une secousse plus ou moins notable, le gaz dissous dans l'eau. Il se dilate rapidement, et a repris en moins d'une seconde le volume qu'il occupait d'abord à 18 degrés.

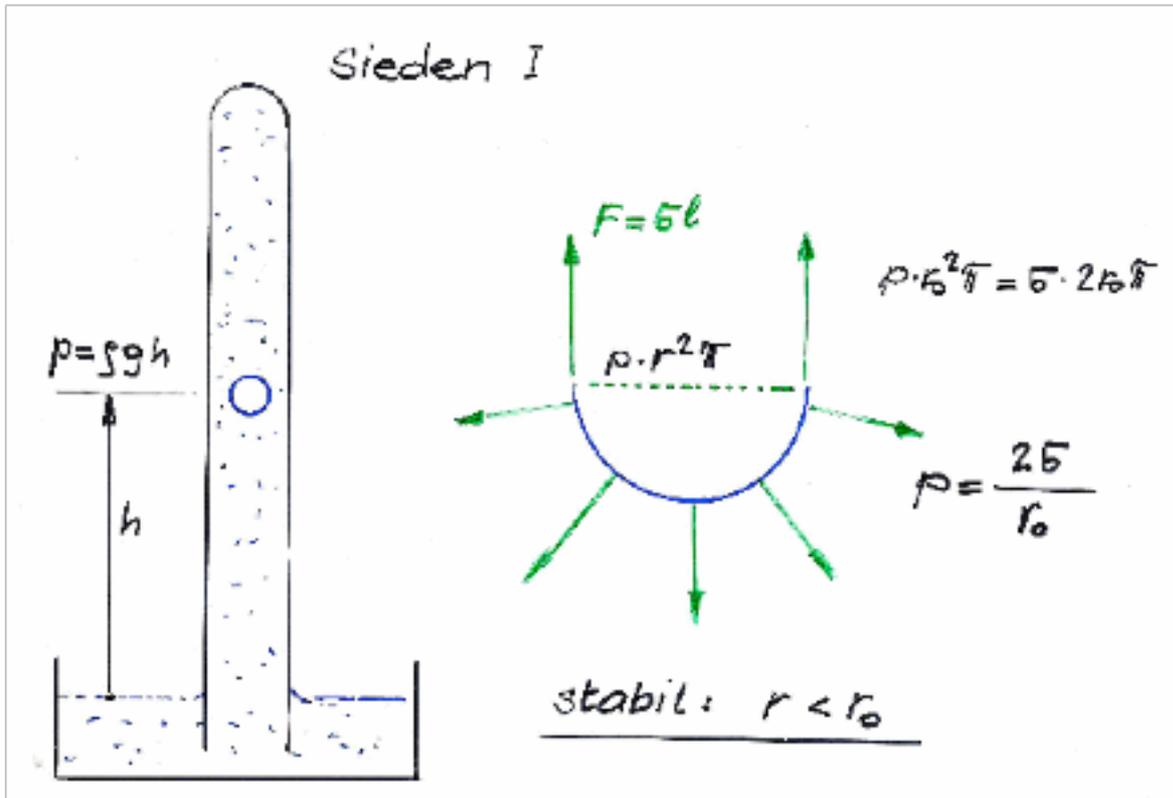


Abb. 13. Dampfblase als Siedekeim. Die Dampfblase löst Sieden aus, indem sie wächst. Dies geschieht, falls ihr Radius grösser ist als der kritische Radius $r_0 = 2\sigma/p$. p ist der Zug, verursacht durch die hängende Flüssigkeitssäule der Länge h . Bei kleineren Blasen überwiegt die Oberflächenspannung, sie verschwinden. Rechts: Gleichgewicht der Kräfte für die untere Halbkugel der Blase.

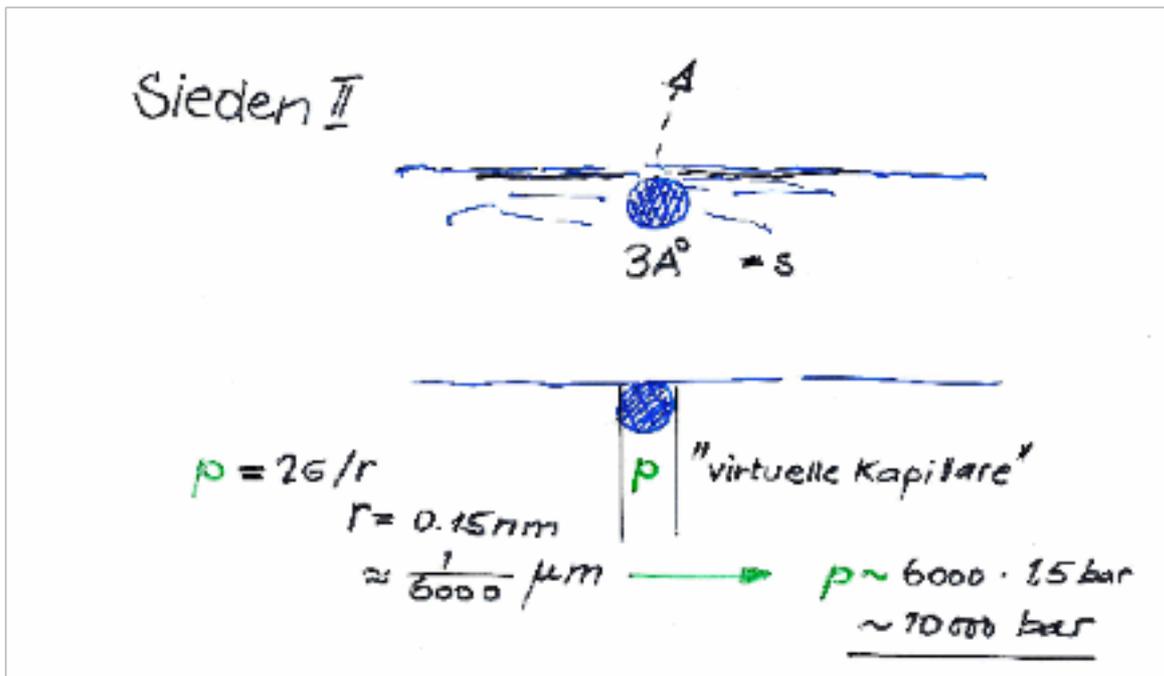
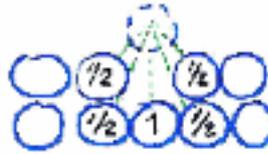


Abb. 14. Der Verdunstungsprozess bringt 10'000 bar auf, um ein Wassermolekül von 0.3 nm Durchmesser von der Wasseroberfläche zu befreien.

Sieden III



Bindungen lösen:

$$\frac{1}{2} + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + 1 = 3 \text{ Bindungen}$$

Kraft (1 Bindung) $K = p \cdot s^2$

Ablösearbeit $W = 3 \cdot p \cdot s^2 \cdot s = 3 p s^3$

$$= 3 \cdot 10^9 \cdot 27 \cdot 10^{-30} = \underline{8 \cdot 10^{-20} \text{ J}}$$

$$\text{Nebenbei: } W_{\text{gemessen}} = 6,9 \cdot 10^{-20} \text{ J}$$

Abb. 15. Eigentlich müsste man, als Verifikation unserer verwendeten Vorstellungen, aus Oberflächenspannung und Molekülgrösse, jetzt die Verdampfungswärme von Wasser berechnen können. Wir tun das hier mit dem schönen Erfolg, dass $6,9 \approx 8$. Unsere Rechnung entspricht der Weizsäcker-Formel für die Bindungsenergie von Atomkernen. Wegen der Kurzreichweitigkeit der Kernkräfte haben Kerne ebenfalls eine Oberflächenschicht, deren Energieinhalt für Kernreaktionen sowie für die Masse und die Stabilität der Kerne wesentlich ist.

3.4 Energie im Verdampfungsprozess. Weizsäcker für Wasser

Zur Probe unserer vereinfachten Vorstellungen über die Verdunstung berechnen wir die Verdampfungswärme, ausgehend von der Oberflächenspannungs-Konstanten $\sigma = 7,3 \cdot 10^{-2} \text{ N/m}$. Siehe Abb. 15. Verlässt das verdampfte Molekül die Wasseroberfläche, so hat es b Bindungen lösen müssen. (Wir schätzen $b = 3$). Die Ablösearbeit pro Molekül, W wird dann gleich

$$W = b p s^3 = 4 b \sigma s^2. \quad (6)$$

Wir haben (2) verwendet mit $r = s/2$.

Der Vergleich mit dem Messwert für die Verdampfungswärme ist ausgezeichnet. Siehe Abb. 15.

3.5 Habeo dimensionem, ergo sum

Die soeben durchgeführte Rechnung lässt vermuten, dass aus Verdampfungswärme und Oberflächenspannung atomare Grössen bestimmt werden könnten.

Das gelingt tatsächlich (für Molekülgrösse s und Avogadrozahl $N_{Avogadro}$) mit der folgenden Überlegung (deren Autor hier verschwiegen wird).

Bläst man eine Seifenblase vom Radius $r = 0$ zum Radius $r = R$ auf, so leistet die Druckkraft eine mechanische Arbeit zur Vergrösserung der Oberflächenspannung der Innen- sowie der Aussenfläche von

$$W = \int p dV = \int 2 \cdot 2\sigma/r \cdot 4\pi r^2 dr = 16 \pi \sigma \int r dr = 2 \cdot 4\pi R^2 \sigma = 2O \sigma. \quad (7)$$

O ist die (einfache) Oberfläche der Seifenblase.

Wir schätzen nun die Energie ab, die die Seifenblase zu einer monomolekularen Schicht aufbläst, auf der die Molekülmittelpunkte das k -Fache des Minimalabstandes haben und die ein kmol der Flüssigkeit beherbergt.

Seien V_{kmol} das Volumen von 1 kmol Flüssigkeit (18 Liter Wasser) und s^3 das Volumen eines Wassermoleküls, definiert durch

$$N_{Avogadro} s^3 = V_{kmol}. \quad (8)$$

Dann ist die Fläche O der Blasenschicht gegeben durch

$$O = k^2 V_{kmol} / s \quad (9)$$

und die Energie, die diese Schicht erzeugt hat, ist

$$W = 2 \sigma k^2 V_{kmol} / s. \quad (10)$$

Wir setzen diese Energie nun der Verdampfungswärme W_{kmol} von 1 kmol Flüssigkeit gleich und lösen (10) nach der Molekülgrösse s auf

$$s = 2 k^2 \cdot \sigma / (W_{kmol} / V_{kmol}) \quad (11)$$

Hiermit ist es gelungen, die Grösse des Wassermoleküls aus der Oberflächenspannung und der Verdampfungswärme pro Volumeneinheit der Flüssigkeit zu bestimmen, ohne (vorherige) Kenntnis der Avogadrozahl.

Diese erhalten wir unabhängig und zusätzlich aus (8)

$$N_{Avogadro} = V_{kmol} / s^3. \quad (12)$$

Eine Schwäche unserer Rechnung ist die mangelnde Kenntnis des genauen Wertes von k , der sinngemäss so zu bestimmen wäre, dass die Moleküle der monomolekularen Schicht untereinander keine Kräfte mehr ausüben und so die Dampfphase darstellen.

Setzen wir $k = 2$ (erraten)

$$\sigma = 7.3 \cdot 10^{-2} \text{ N/m} \quad (\text{oder } \text{J/m}^2)$$

$$V_{\text{kmol}} = 18 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3$$

$$W_{\text{kmol}} = 41.4 \cdot 10^6 \text{ J/kmol}$$

in (11) ein, so erhalten wir (die durchaus akzeptable Grösse !) $s = 2.5 \cdot 10^{-10} \text{ m}$.

Aus (12) und (11) entnehmen wir, dass N_{Avogadro} proportional zu $1/k^6$ ist. Diese hohe Potenz führt zu einer unangenehmen Verstärkung der Unsicherheit von N_{Avogadro} ausgehend von der von k . (Wir erhalten mit den Werten von oben $N_{\text{Avogadro}} = 1.1 \cdot 10^{27} \text{ kmol}^{-1}$ statt $0.6 \cdot 10^{27} \text{ kmol}^{-1}$).

Unser Ergebnis lässt noch eine grundlegende Interpretation zu. Vor Einsteins Arbeit über die Brown'sche Bewegung (Bern, 1905) galt die Existenz von Atomen als reale Gegenstände, und nicht nur als abstrakte Denkmöglichkeit, keineswegs als gesichert. Die hier vorgeführte Rechnung hätte vermutlich bereits in der Mitte des 19. Jh. ausgeführt und zum Beweis der Existenz der Moleküle vorgebracht werden können.

Wir haben folgendes erreicht:

Oberflächenspannung und Verdampfungswärme lassen sich als miteinander verknüpfte Phänomene verstehen, wenn man akzeptiert, dass beim Verdampfungsprozess das Wasser nicht kontinuierlich, sondern nur in Paketen des Volumens s^3 abgegeben wird. Diese Pakete, deren Grösse wir aus den makroskopischen Messwerten von σ und W_{kmol} errechnet haben, sind die Moleküle. Sie existieren real, da sie eine Grösse haben. Aus (11) sehen wir ferner: Eine grosse Oberflächenspannung oder eine geringe Verdampfungswärme schliessen kleine „Verdampfungspakete“ aus. Die Oberflächenspannung hält zu kleine Pakete zurück.

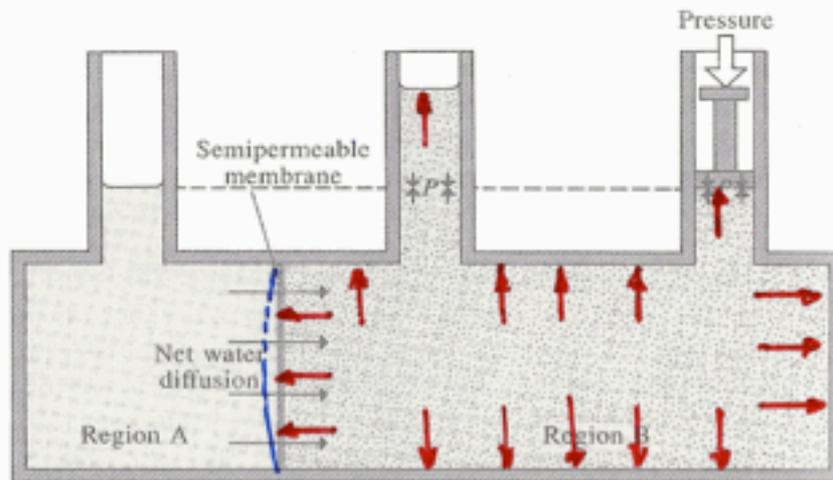
Der Verdampfungsprozess ist der Photoeffekt des materiell denkenden, kleinen Mannes !

3.6 Osmose bei verdünnten Lösungen, eine Nebenbemerkung

Wir behandeln hier die Osmose, um zu zeigen, dass wir sie für das Verständnis des Saftaufstiegs in hohen Bäume nicht benötigen.

Bei verdünnten Lösungen übt ein gelöster Stoff (Zucker) auf die Begrenzungsflächen seines Lösungsmittels (Wasser) einen Druck aus, als ob er, in Abwesenheit des Lösungsmittels, ein ideales Gas wäre (van't Hoff). Semi-permeable Wände lassen das Lösungsmittel passieren. *Eine freie Flüssigkeitsoberfläche ist somit eine semi-permeable Wand.*

Für hohe Bäume ist die Osmose unerheblich, da die Konzentration gelöseter Stoffe in der Xylemflüssigkeit zu gering ist. Siehe Abb. 16.



$$p \cdot V = nRT$$

$$\left. \begin{array}{l} V = 1 \text{ m}^3 \\ n = 1 \text{ kmol} \\ R = 8,3 \cdot 10^3 \text{ J/(kmol K)} \\ T = 300 \text{ K} \end{array} \right\} \underline{p = 25 \text{ bar}}$$

Coca Cola
 100 g Zucker/Liter: $\frac{n}{V} = \frac{1}{3} \text{ kmol/m}^3$

$$p \sim 8 \text{ bar}$$

Xylemsaft

typisch $\frac{n}{V} \sim \frac{1}{100} \text{ kmol/m}^3 \rightarrow 0,25 \text{ bar}$

Abb. 16. Osmose. Anwendung der Gleichung von van't Hoff auf Lösungen unterschiedlicher Konzentrationen. Originalbild aus [5].

4. Neuere Experimente

Wir besprechen Resultate von Experimenten zur Zugfestigkeit von Wasser und zu akustischen Erscheinungen beim Bruch durch Überschreiten der Zugfestigkeit (wie schon bei Berthelot [1] erwähnt), sowie eine Demonstration des Saftaufstieges in einer vollständig künstlichen Anordnung.

Ausführliche Literaturverzeichnisse finden sich bei Tötzke und Lang [7].

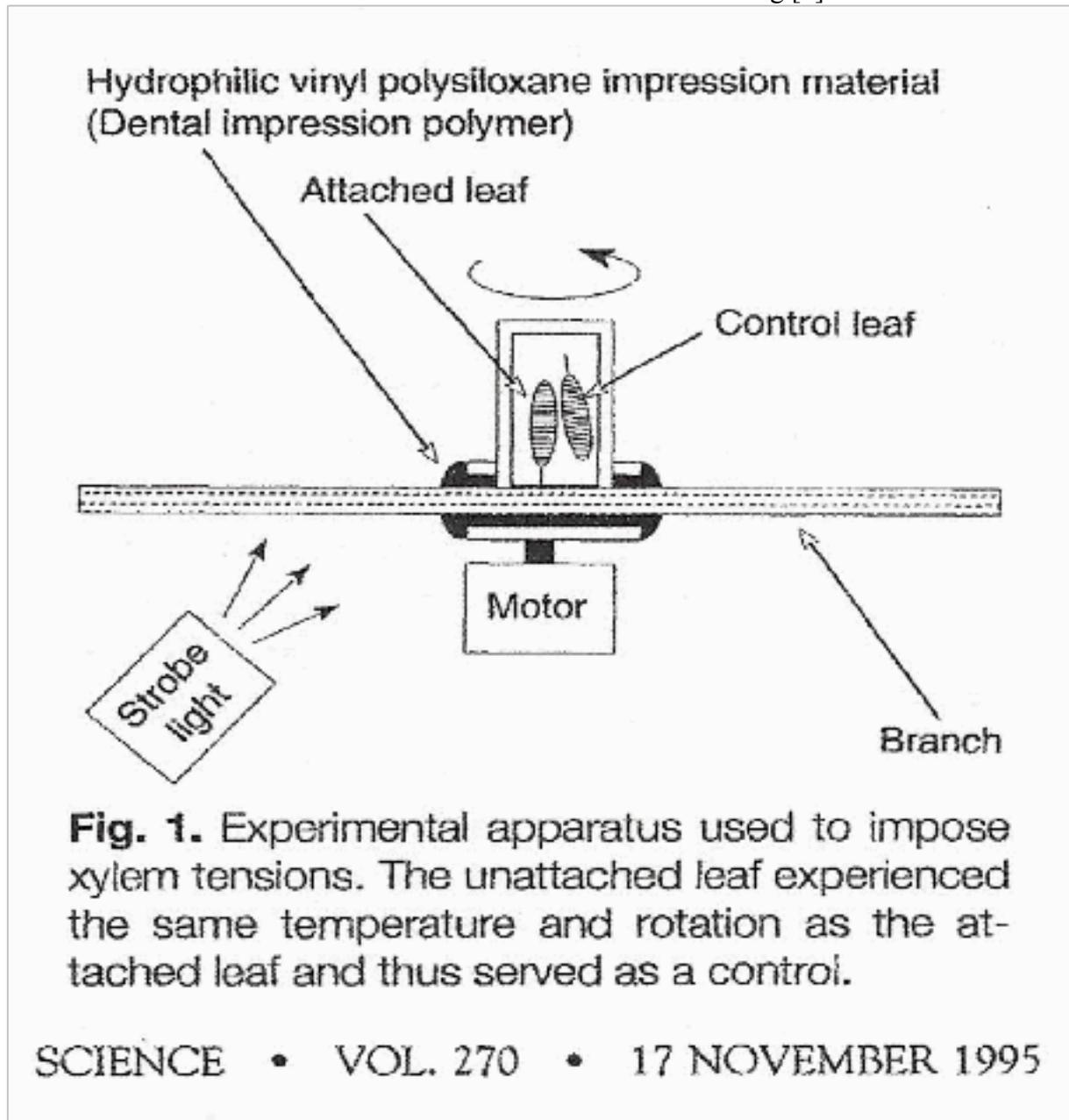


Abb. 17. Durch Zentrifugieren wird Pflanzensaft in seiner natürlichen Leitung unter Zug gesetzt, bis der Wasserfaden bricht. Beobachtet wird Zug bis zu 16 bar. Angewandt werden bis zu 70 Umdrehungen/s. Siehe [8].

4.1 Zug an Pflanzensaft

Die Experimente [8, 9] untersuchen Zugkräfte an Xylemsaft in seiner natürlichen, pflanzlichen Leitung. Siehe Abb. 17. Für verschiedene Pflanzen sind verschiedene Grenzwerte gefunden worden; bis 16 bar [8] und 40 bar [9].

4.2 Zug an reinem Wasser

Ebenfalls durch Zentrifugieren sind Zugfestigkeitsmessungen an reinem Wasser vorgenommen worden [10]. Siehe Abb. 18. Unterhalb von 5 °C sinkt die Festigkeit dramatisch ab. Jedoch liegt der Wert bei der tiefsten gemessenen Temperatur noch immer um 20 bar, was einen Baum von gut über 100 m Höhe erlauben würde. Der maximale gemessene Wert beträgt 280 bar. Die Messmethode erlaubt nicht, festzustellen, ob der Bruch zwischen Glas und Wasser oder zwischen Wasser und Wasser stattfindet.

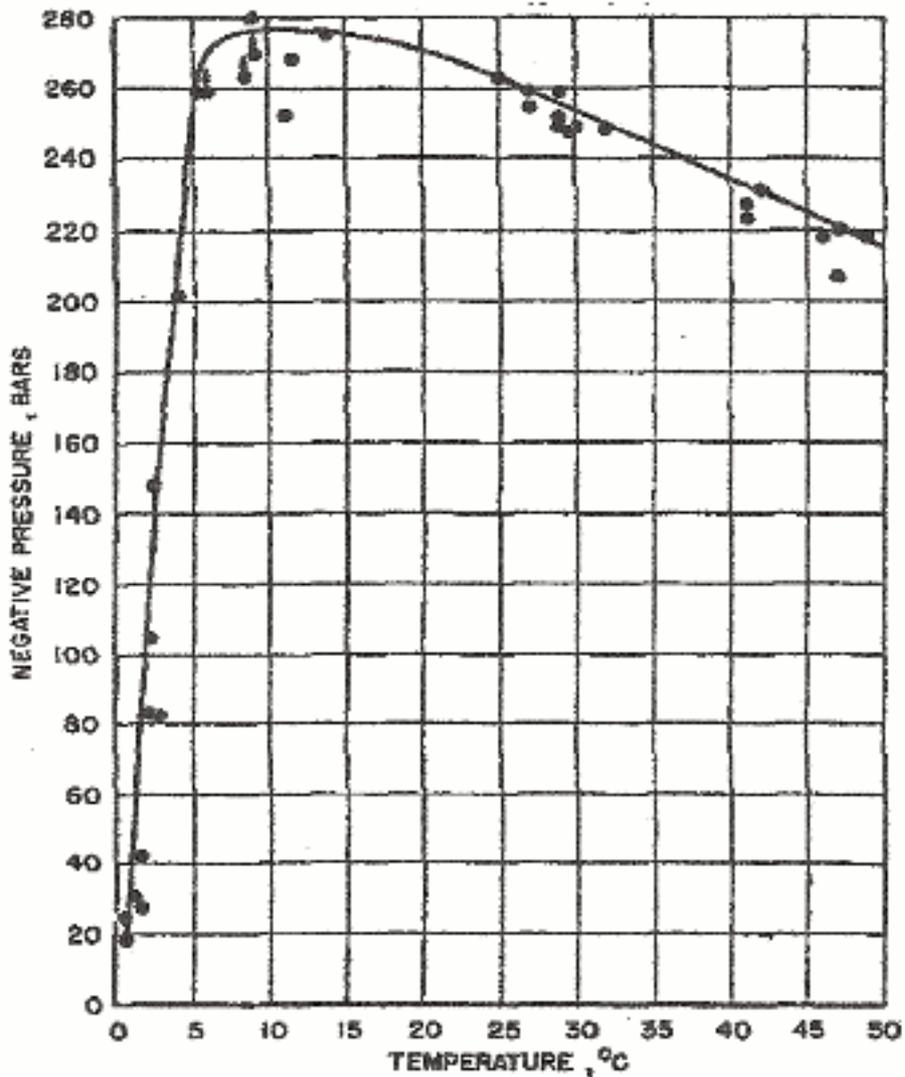


FIG. 1. The limiting negative pressure of water between 0° and 50°C.

Abb. 18. Zugfestigkeit bis zu 280 bar ! Doch kaltes Wasser wird brüchig (auf hohem Niveau).

4.3 Der künstliche Baum

Um zu prüfen, ob die Vorstellungen zum Saftaufstieg in Bäumen hinreichend sind, ist ein synthetischer Baum aus Kunststoff angefertigt worden [11]. Siehe Abb. 19. Die Verdunstung

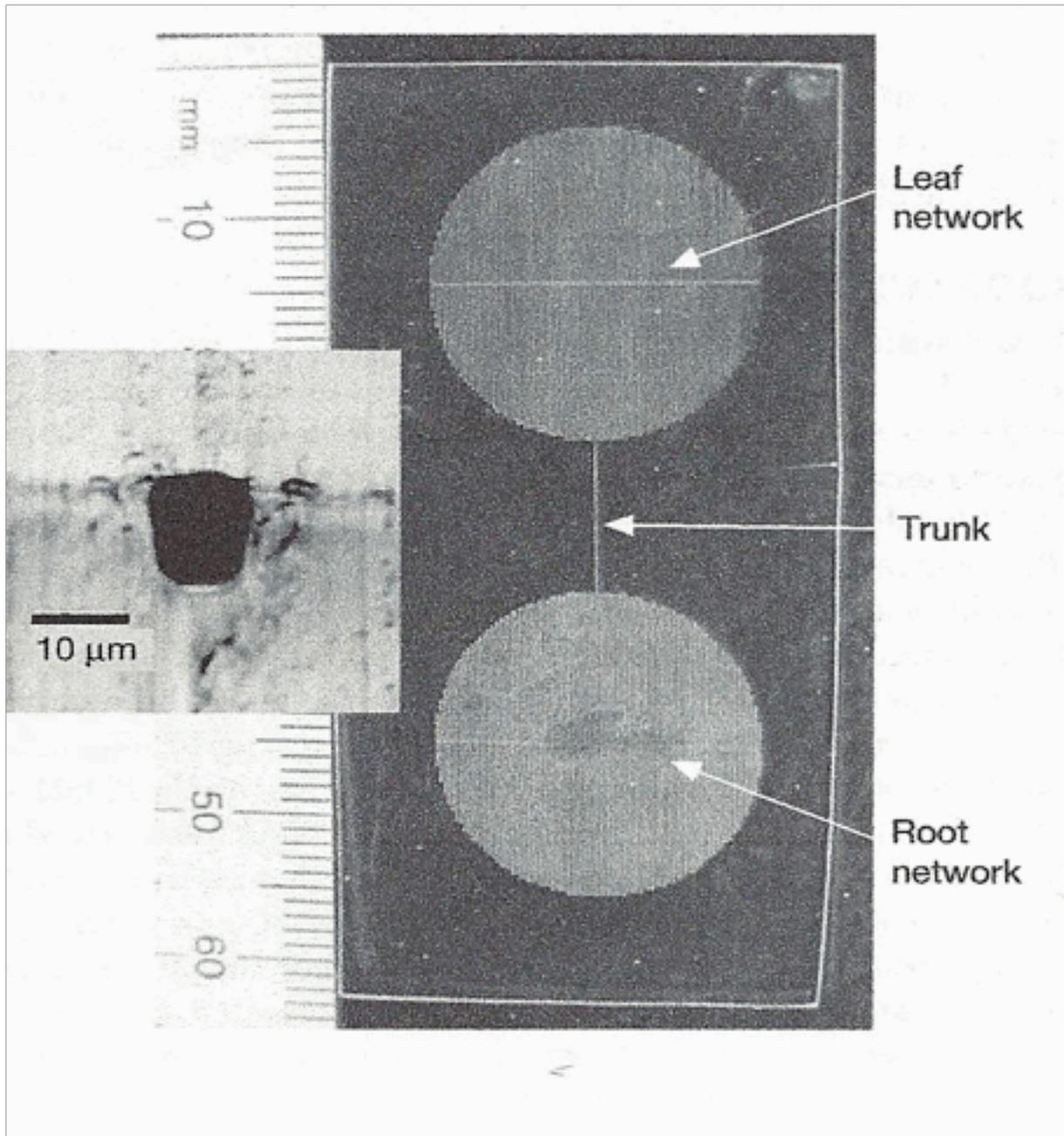


Abb. 19. Synthetischer Baum. In einer Ebene innerhalb einer 1 mm dicken Kunststoffplatte befindet sich ein System von Kanälen, die ein Blatt, eine Trachee im Baumstamm und die Wurzel darstellen. Die Trachee ist im Schnittbild zu sehen. Die Kanalordnungen in Wurzel und Blatt sind gleich aufgebaut. Ein horizontaler Kanal ist mit allen 80 vertikalen Kanälen die auf der Peripherie eines Kreises enden und dort nach aussen offen sind, sowie mit dem „Baumstamm“ (Trunk) verbunden. Wasser umspült das Wurzelnetzwerk, warme Luft das Blattnetzwerk. Die transportierte Wassermenge wird durch Wägung bestimmt, der Zug im Baumstammkanal wird nach Hagen-Poiseuille berechnet. Siehe [11].

im Blattnetzwerk erweist sich als fähig, das Wasser im Baumstammkanal unter einen Zug von 10 bar zu setzen und es so von der „Wurzel“ zum „Blatt“ zu fördern. Der Saftaufstieg erfordert also keinen metabolischen Vorgang und keine lebendigen Gewebe.

4.4 Ultraschallgebrüll dürstender Pflanzen

Berthelot [1] hat in seiner Arbeit von 1850 ein leichtes akustisches Signal wahrgenommen, das beim Übergang vom überhitzten Zustand einer Flüssigkeit in den Normalzustand entsteht. Siehe Abb. 12. Reisst der Faden des aufsteigenden Saftes in einer Pflanze, so müsste der dabei entstehende Ton hörbar sein. Das Erscheinen solcher Töne könnte als Frühwarnsignal für eine mangelhafte Bewässerung verwendet werden und hätte für Pflanzungen in Gegenden mit knappem Wasservorkommen eine für die Steuerung der Bewässerung praktische Bedeutung. In der Arbeit [12] sind solche Töne mit Hilfe einer Ultraschallsonde an einem Rosenzweig registriert und ihre Häufigkeit ist in Abhängigkeit von Entwicklungsstadium, Lichteinstrahlung und Bewässerungsgrad untersucht worden.. Siehe Abb. 20 und 21. Hier müsste man erklären, wie es die Pflanze schafft, diese vielen Embolien zu heilen.

5. Wir konstruieren jetzt „Mein Hyperion“

„Mein Hyperion“ ist ein gedachter Baum mit folgenden Eigenschaften:

Höhe	100 m
Umfang des Stammes	30 m
Verdunstung	1 m ³ /h
Silhouette der Krone	1000 m ³
Saftaufstiegsgeschwindigkeit	1 mm/s
Durchmesser der Tracheen	0.1 mm

Ist das ein möglicher Baum ?

Dazu einige numerische Verifikationen. Siehe die Abb. 22 und 23.

5.1 Fördermenge einer Trachee

Die Trachee von 0.1 mm Durchmesser hat eine Querschnittsfläche von ca. 0.01 mm². Bei einer Saftflussgeschwindigkeit von 1 mm/s fließt daher ca. 10⁻² mm³/s oder (genauer) $(\pi/4) \cdot 10^{-11}$ m³/s Flüssigkeit nach oben. Um 1 m³/h zu fördern, braucht es 4·10⁷ Tracheen, die sich im Baumstamm platzmässig leicht unterbringen lassen. Siehe Abb. 22.

5.2 Benötigte Zugkraft

Die Formel von Hagen und Poiseuille verlangt zur Überwindung der in der laminaren Strömung auftretenden Flüssigkeitsreibungskräfte eine Druckdifferenz von 3.2 bar. Diese Zahl ist mit der Saugkraft der Verdunstung (Größenordnung 10'000 bar) und dem Bodendruck des Flüssigkeitsfadens (10 bar entsprechend 100 m) in der Trachee zu vergleichen. Siehe Abb. 22. Der total benötigte Zug beträt also 13.2 bar.

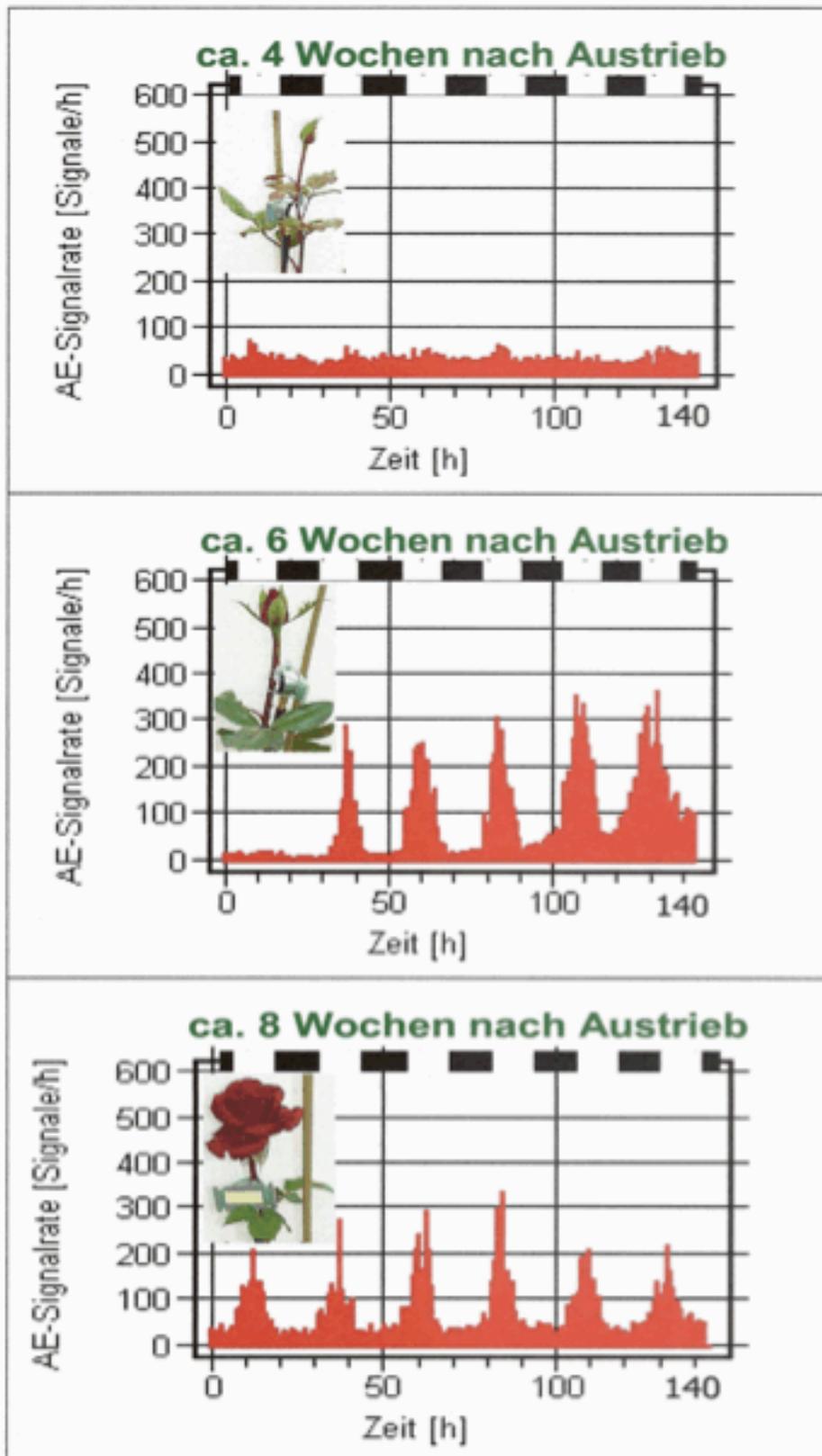


Abb. 8: Ultraschallsignallrate (AE-Signallrate) von *Rosa hybrida* bei unterschiedlichen Entwicklungsstadien des Triebes (4, 6 und 8 Wochen alt) während eines Austrocknungsversuches. Die Hell-Dunkelphasen sind am oberen Abbindegrnd grafisch dargestellt (schwarze Balken: Dunkelphase).

Abb. 20. Siehe die Legende oben. Aus Elena-Aida Schmid, Diss.Giessen (2010) [12].

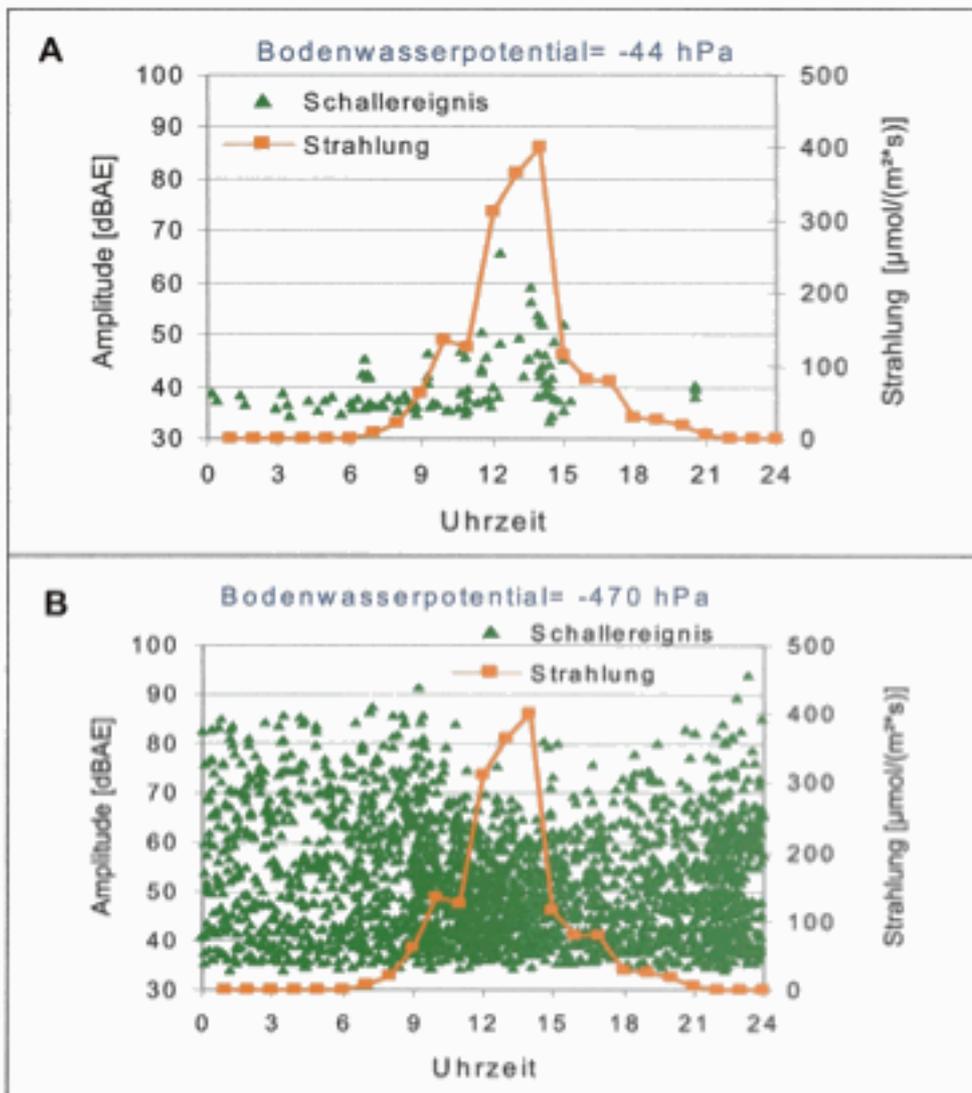


Abb. 11: Ultraschallereignisse und ihre Amplitude im Tagesgang.
 A) Ultraschallsignale an jungem Trieb einer ausreichend bewässerten Rosenpflanze.
 B) Ultraschallsignale an jungem Trieb einer Rosenpflanze unter Wassermangel.

Abb. 21. Siehe die Legende oben. Aus Elena-Aida Schmid, Diss.Giessen (2010) [12].

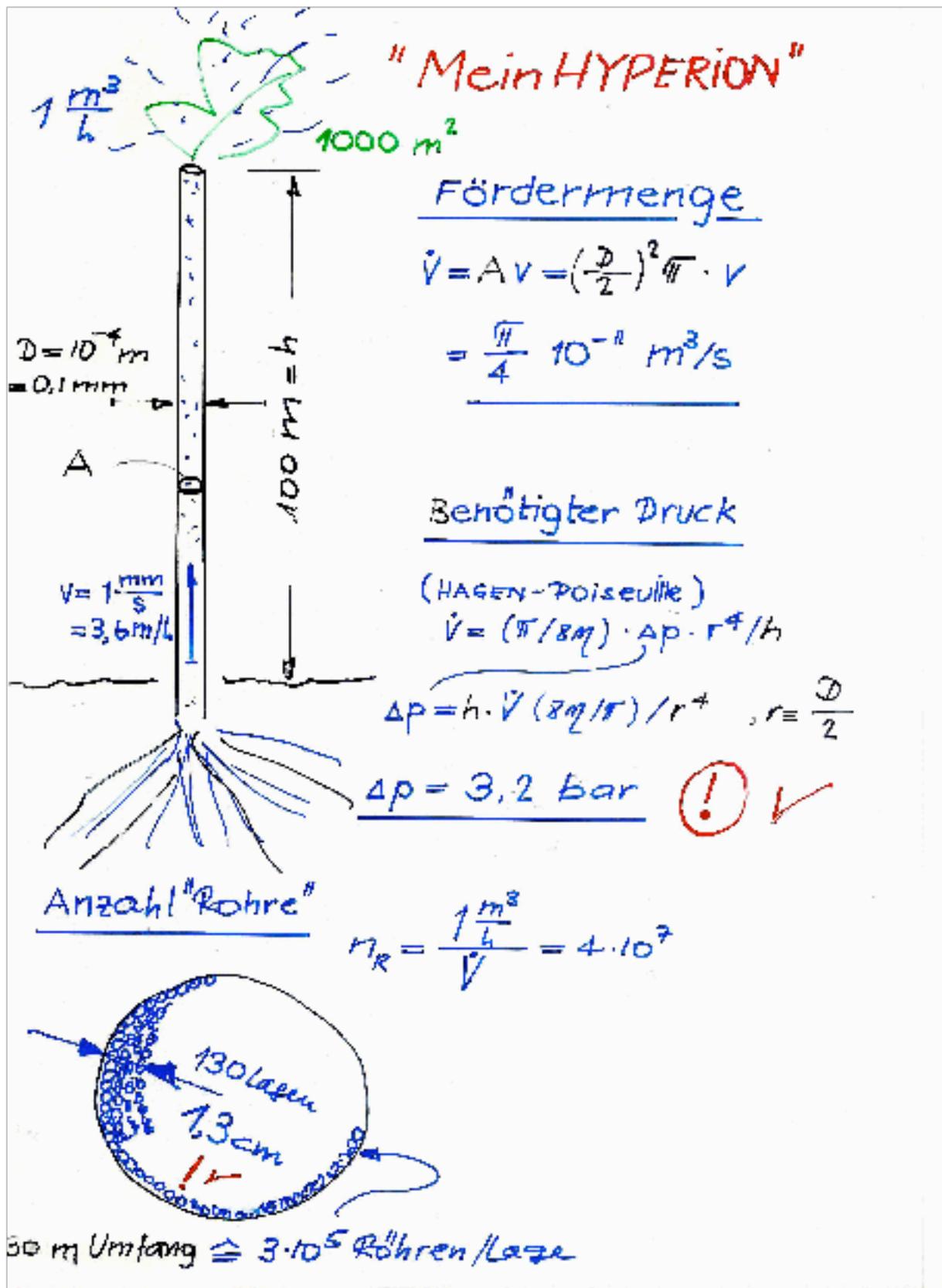


Abb. 22. Zur Konstruktion eines Baumes. Fördermenge von Wasser und Druck. Für das Leitbündel ist reichlich Platz vorhanden.

Verdampfung von $1 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O}$

$$Q_{1\text{m}^3} = 2,3 \cdot 10^9 \text{ J} \\ = 639 \text{ kWh}$$

$$1000 \text{ m}^2 \rightarrow 1000 \text{ kW} \\ = 1000 \text{ kWh/h} \quad \checkmark$$

Hubarbeit

1000 kWh (mech) ?

$$W_{\text{Hub}} (1000 \text{ kg}, 1 \text{ m}) = mgh \sim 10^4 \text{ J}$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{Verdampfungs-} \\ \text{W\u00e4rme} \\ \text{hebt} \\ \text{Fl\u00fcssigkeit} \end{array} \right\} h = \frac{W_{\text{Hub}}}{mg} = \frac{2,3 \cdot 10^9}{10^4} \\ = \underline{\underline{2,3 \cdot 10^5 \text{ m}}}$$

$$\left. \begin{array}{l} 1000 \text{ kWh (W\u00e4rme)} \\ \epsilon = 10^{-3} \end{array} \right\} 230 \text{ m} \cdot \frac{1000}{639} =$$

$$\underline{\underline{360 \text{ m}}}$$

HYPERION works!

Abb. 23. Die Sonnenenergie leistet reichlich Hubarbeit durch Verdunstung.

5.3 Benötigte Energie

Die Verdampfung von 1 m³ Wasser benötigt 639 kWh. Wäre diese Energie mechanisch, so liesse sich Wasser mit seiner eigenen Verdampfungsenergie auf 230 km hochheben.

Hat der Baum eine das Sonnenlicht absorbierende Fläche von 1000 m², so empfängt er, bei voller Sonnenstrahlung, eine Leistung an Sonnenwärme von ca. 1000 kWh pro Stunde. Wäre davon nur ein Tausendstel mechanisch wirksam, so liesse sich das Wasser damit auf 360 m Höhe befördern. Meinem Hyperion genügen 100 m. Siehe Abb. 23.

Auch Hubenergie ist reichlich vorhanden.

6. Zusammenfassung

Einfache Rechnungen und viele Experimente bestätigen, dass das Wasser in hohen Bäumen vom Verdunstungsprozess in den Blättern heraufgezogen wird. Eine Zellschicht in der Wurzel verleiht dem Wasser eine Verdampfungskeimfreiheit und damit die nötige Zugfestigkeit.

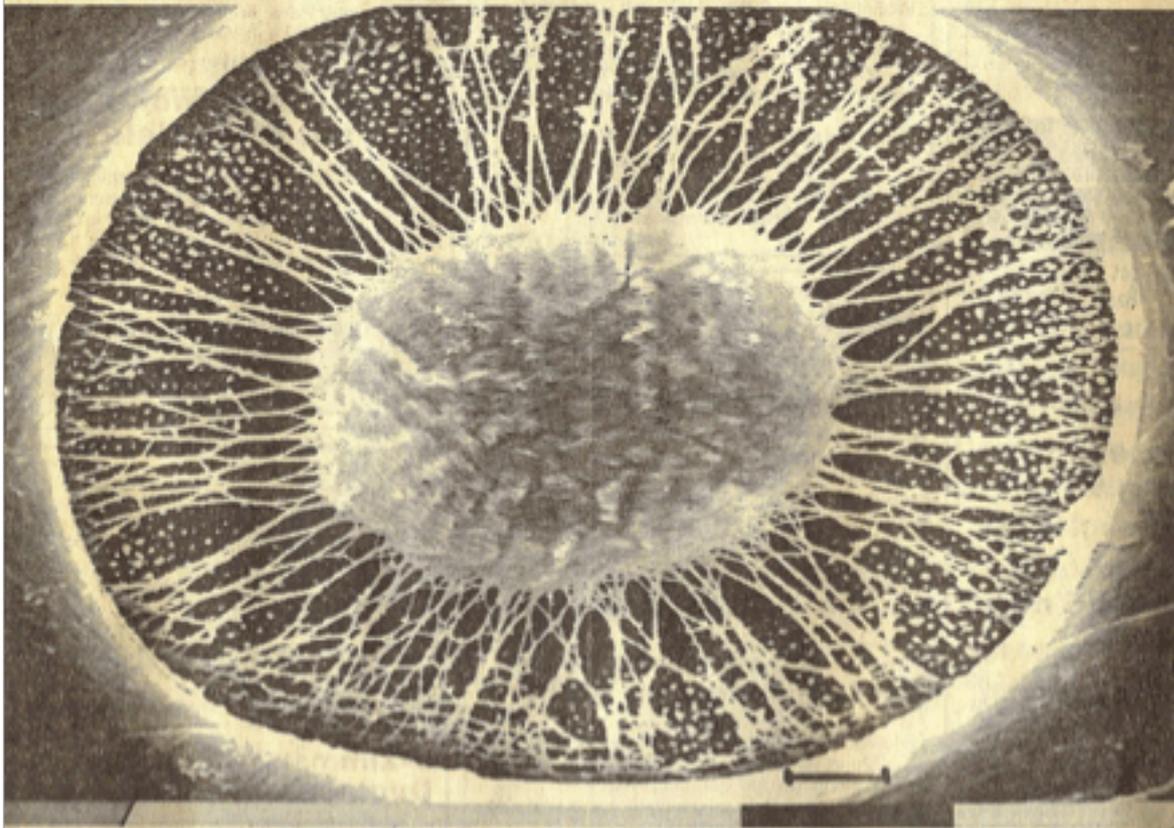
Referenzen

- [1] Berthelot M, *Sur quelques phenomenes de dilatation forcee des liquides*. Ann. Chim. Phys. 30 (1850) 232-7.
- [2] Dixon HH Mr and Joly J Dr, *On the ascent of sap*. Phil. Trans. Roy. Soc. London B 186 (1894) 563-76.
- [3] Boehm, J, *Ursache des Saftsteigens*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 7 (1889) 46-56.
Boehm, J, *Capillarität und Saftsteigen*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 11 (1893) 203-212.
Askenasy E, *Über das Saftsteigen*. Verh. des Heidelb. Naturhist.-Med. Vereins, Serie V, (1895) 325-45.
- [4] Oertli JJ, *Der Saftaufstieg in Bäumen*. Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 138/3 (1993) 169-90.
- [5] Park S. Nobel, *Biophysical Plant Physiology and Ecology*. Freeman, New York (1983).
- [6] D. Gerlach, J. Lieder, Taschenatlas zur Pflanzenanatomie, Kosmos (1979).
- [7] C. Tötze, *Untersuchungen über den Zustand des tensilen Wassers in Bäumen*. Diss. Freie Universität Berlin (2008). Siehe auch
Stefan Lang, *Ökophysiologische und anatomische Untersuchungen zum Saftfluss in verschiedenen Splintholzbereichen von Fagus sylvatica L.* Diss TH Karlsruhe (1999).
- [8] Holbrook NM, Burns MJ, Field CB, *Negative Xylem Pressures in Plants: A Test of the Balancing Pressure Technique*. Science 270 (1995) 1193-4.
- [9] Pockmann WT, Sperry JS, O'Leary JW, *Sustained and significant negative water pressure in xylem*. Nature 378 (1995) 715-6.
- [10] Briggs LJ, *Limiting Negative Pressure of Water*. J of Appl. Phys. 21 (1950) 721-2.
- [11] Wheeler TD, Strook AD, *The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree*. Nature 455 (2008) 208-12.
- [12] Schmid EA, *Ultraschallemissionen als Wasserstress-Signale an gärtnerischen Kulturpflanzen*. Diss. Justus-Liebig-Universität Giessen (2010).
- [13] B. Hahn, *Demonstration der Zugfestigkeit von Wasser*. Siehe Anhang 2.

Der Saftaufstieg in Bäumen

Von Jakob J. Oertli

Aus einem Pflanzenbestand verdunstet täglich eine Wassermenge, die einer mehreren Millimeter tiefen Schicht entspricht. In einem Dattelpalmengarten überschreitet der Wasserverlust sogar 10 mm pro Tag, was über 100 000 Litern pro Hektare entspricht. Die Transpiration aus einer kräftigen Baumkrone kann an einem sonnigen Tag auch in unserm Klima 1000 Liter betragen. Wie werden diese riesigen Wassermengen bis auf Wipfelhöhe gebracht?



Torus und netzförmige Tüpfelmembran bei der Tanne. Der Lufttritt wird durch die grösste Pore in diesem Netz bestimmt. Markierung rechts unten: 2µm. (Bild Läßbe/Kucera)

Tracheen und Tracheiden

Wasser wird der Baumkrone in speziellen Leitelementen zugeführt. Laubbäume enthalten lange, weite Leitgefässe, sogenannte *Tracheen* (vgl. Abb. 1), neben engeren, kürzeren Elementen, den *Tracheiden*. Nadelbäume andererseits besitzen lediglich *Tracheiden*. In der Regel ist nur eine Kleinzahl dieser Elemente zum Safttransport befähigt, der Rest ist mit Luft gefüllt. Die Wände dieser Leitelemente sind von Öffnungen durchsetzt, den *Tüpfeln*. Es wird angenommen, dass der Safttransport zwischen zwei benachbarten Elementen hauptsächlich über diese *Tüpfel* erfolgt.

Der Küstenmammutbaum *Sequoia semper-*

pumpe fällt ebenfalls nicht in Betracht. Die Physik lehrt ja, dass mit einer Saugpumpe Wasser nur auf eine Höhe gepumpt werden kann, die ungefähr dem Atmosphärendruck entspricht, also etwa 10 m auf Meereshöhe. Wasser kann auch in *Kapillaren* aufsteigen. Unter optimalen Bedin-

Physik des Wassers

Nach der Kohäsionstheorie steht das Wasser im Extremfall unter einer *Spannung* von -20 bar. Man muss sich das Wasser in den Leitgefässen also als *Fäden* vorstellen, die bis zu 100 m lang sind und an denen unten noch Gewichte hängen.

Der Blaugummibaum *Eucalyptus globulus* in Australien soll sogar Höhen von 130 m erreicht haben. Leider sind diese Prachtexemplare längst verschwunden. Es stellt sich nun die Frage, wie in einem solchen Baum täglich Saftmengen von 1000 Litern auf solche Höhen transportiert werden können. Am naheliegendsten wäre es mit einer Druckpumpe. In der Tat können gewisse Pflanzen über einen osmotischen Mechanismus in den Leitgefässen einen positiven Druck erzeugen, durch welchen Saft nach oben gepresst wird und sogar als Tropfen an der Oberfläche austritt. An Gräsern werden diese Guttationstropfen oft mit Tau verwechselt.

Die Kohäsionstheorie

Dieser Pumpmechanismus ist aber vorwiegend nachts bei hoher Luftfeuchtigkeit wirksam. Ausserdem reichen die gemessenen Drücke nicht aus, um Wasser in die Kronen hoher Bäume zu transportieren, und ausgerechnet bei hohen Blüten fehlt praktisch jede Evidenz für einen solchen Druckmechanismus. Dies erkennt man schon daran, dass am Wurzelstock eines gefällten Baumes kein Blutungssaft austritt, im Gegensatz etwa zu einer geschnittenen Weinrebe im Frühjahr. Ein Mechanismus analog einer technischen Saug-

schonverstand zu widersprechen. Bei zu grosser Spannung zerreisst dieser Faden, und die Gefässe werden anschliessend mit Luft gefüllt. Damit geht die Fähigkeit zur Wasserleitung verloren.

Nun gelten die Gesetze der Physik auch für Wasser in den Leitgefässen: hier treten scheinbare Probleme auf. Zum Beispiel sind die zwischenmolekularen Kräfte (Adhäsionskräfte) zwischen Wasser und sauberem Glas ebenfalls sehr hoch. Warum ist es nicht möglich, mit einer Glaspumpe Wasser auf eine Höhe von mehr als 10 m zu heben? Fällt zudem der Druck über Wasser unter den Dampfdruck, so beginnt das Wasser zu sieden, weil nun die Gasphase stabil ist. In diesem Fall ist der Druck des Wassers immer noch positiv. Nach der Kohäsionstheorie treten aber viel niedrigere (negative) Drücke auf. Warum siedet das Wasser nicht?

Das Wasser muss in einem hohen Grad metastabil sein, aber es ist falsch anzunehmen, dass ein Wechsel zur stabilen Phase sofort zu erfolgen hätte. Holz oder Zucker sind in der freien Atmosphäre metastabil, und doch wissen wir, dass unter geeigneten Bedingungen Holz jahrtausendlang erhalten bleibt. In einer wachsenden Siedeblase vergrössert sich die Oberfläche, d. h., es muss Oberflächenarbeit geleistet werden im Betrag von:

$$4 \pi r^2 \zeta$$

wo r den Durchmesser und ζ die Oberflächenspannung zwischen der gasförmigen und flüssigen Phase des Wassers bedeutet. Der höhere Druck in der Gasblase (Dampfdruck des Wassers) andererseits leistet Arbeit. Es wird Arbeit gewonnen im Ausmass von:

$(4/3) \pi r^3 (P_L - P_{Da})$, wobei P den Druck im flüssigen (L) und dampfförmigen (Da) Wasser bezeichnet.

Werden diese beiden Arbeitsterme zusammengezählt (vgl. Abb. 2), so erkennt man, dass bei einer kleinen Blase Arbeit aufgewendet werden muss, damit diese wachsen kann, bei einer grossen Blase dagegen Energie gewonnen wird. Das heisst, dass die kleine Blase dazu tendiert, wieder zu verschwinden. Übertrifft andererseits der Radius der Blase das Arbeitsmaximum in Abb. 2, so wird sie spontan wachsen und das ganze Volumen des Leitgefässes ausfüllen. Die Kontinuität des Wasserfadens wird also nicht durch Zerreißen, sondern durch eine Embolie oder Kavitation zerstört.

Je negativer der hydrostatische Druck, um so wahrscheinlicher eine Embolie. Dies entspricht unseren Erfahrungen. Spezielle chemische und morphologische Oberflächeneigenschaften der Gefässwände können eine Embolie begünstigen. Das unmittelbar nach der Embolie mit Wasserdampf gefüllte Gefäss wird sich anschliessend mit Luft füllen. Lufteintritt durch die Gefässwände kann ebenfalls eine Embolie verursachen. Grenz das Gefäss an Luft, so herrscht in der Gasphase

Aus dem Inhalt

Flüssiger Wasserstoff

Flüssiger Wasserstoff wird hauptsächlich als Raketentreibstoff in der Raumfahrt verwendet. Die flüssige Form dieses Elements ist rund zehnmal teurer als die gasförmige. Doch hat sie auf Grund ihres geringeren Volumenbedarfs für den Transport kostengünstigere Vorteile. Die grösste Wasserstoff-Verflüssigungsanlage Europas ist das in Nordfrankreich gelegene Werk Waziers, wo pro Tag 10 Tonnen flüssiger Wasserstoff hergestellt werden. 67

Hormone und das Hirn

Können weibliche Hormone die Alzheimersche Krankheit verhindern oder hinauszögern? Eine kürzlich durchgeführte Untersuchung zeigte, dass Frauen, die nach der Menopause eine Hormonersatztherapie erhielten, weniger häufig Alzheimer und andere Demenzen entwickelten als Frauen, die keine Hormone einnahmen. 69

Apples Power Macintosh

Die neue Generation der Macintosh-Computer ist auf dem Markt. Im Gegensatz zu den bisherigen Macintosh, nutzt die neue Reihe einen anderen Chip, der gemeinsam von IBM, Apple und Motorola entwickelt wurde. 70

Verantwortlich für «Forschung und Technik»:
Lucien Trueb

gungen (volle Benetzung der Gefäßwand) gilt die Gleichung für den kapillaren Aufstieg

$$h=0,3/D$$

wobei die Aufstieghöhe h und der Kapillardurchmesser D in cm gemessen werden. Für eine Trachee von 0,03 cm Durchmesser ergibt dies lediglich eine Steighöhe von 10 cm; für die engeren Tracheiden (0,003 mm Durchmesser) erhält man 100 cm. Zellwände, inklusive Wände der Leitelemente, sind aus einem System von Fibrillen aufgebaut. Das zwischen den Fibrillen liegende Porensystem hat Durchmesser von 2 bis 200 nm (Nanometer) und könnte damit Steighöhen von 150 bis 15 000 m erklären. Allerdings erzeugen diese engen Poren einen unmöglich hohen Transportwiderstand. Kapillarität vermag also ebenfalls den Saftaufstieg nicht direkt zu erklären. Dennoch spielen Kapillarität und Saugpumpe eine wichtige Rolle im heutigen Erklärungsmodell.

Wassermoleküle werden durch starke Kräfte zusammengehalten: flüssiges Wasser hat eine relativ hohe *Kohäsion*. Vor ungefähr 100 Jahren wurde vorgeschlagen, dass dank diesen Kohäsionskräften Wasser in vollständig gefüllten Leitgefäßen höher als 10 m steigen kann. Die Vorstellung war, dass ein Wassermolekül, das an der Blattoberfläche verdunstet, durch ein anderes ersetzt wird und dieses wiederum das nächste Molekül durch Kohäsion nachzieht. Die ersten Vorschläge fanden wenig Akzeptanz, die Kohäsionstheorie wird von einigen Wissenschaftlern heute noch in Frage gestellt.

In der Tat gibt es mit der Kohäsionstheorie Probleme, die aber lösbar sind. Der Druck im Wasser nimmt nach oben für jede 10 m 1 bar (0,1 Megapascal oder etwa 1 atm) ab. Der hydrostatische Druck im Bodenwasser ist meist etwas geringer als 1 bar. Nehmen wir 1 bar als Grundlage für die Berechnung, dann sollte der Druck auf 10 m Höhe 0 bar und auf 100 m sogar -9 bar betragen. Dies gilt für *ruhendes Wasser*. Messungen und Berechnungen zeigen, dass der Reibungsverlust im fließenden Saft einen zusätzlichen Druckabfall von ähnlicher Größenordnung verursacht wie die Abnahme mit der Höhe, so dass in 100 m Höhe der Druck in den Leitgefäßen durchaus -20 bar betragen kann.

rs in Leitgefäßen

Atmosphärendruck, im Gefäß aber ein negativer Druck. Der Druckunterschied wird durch die *Masse* an der Grenzschicht gehalten. Wird der Druckunterschied aber zu gross, dann dringt Luft von aussen in das Gefäß ein, und es kommt

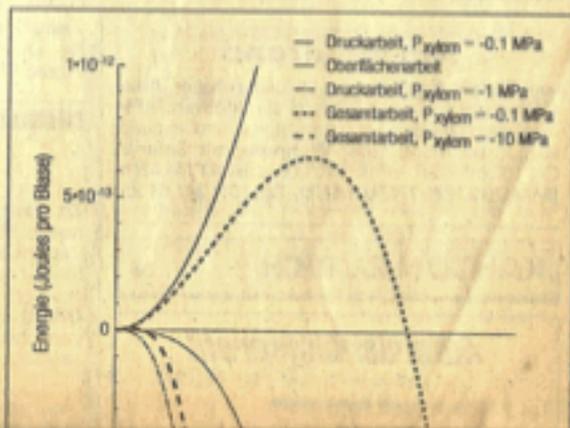
Das Pflanzenschutzmittel Kokain

tr. Dass Kokain aus den Blättern des Kokastrauches extrahiert werden kann, ist wohl bekannt. Was für eine Funktion das Alkaloid für die Pflanze hat, wurde erst kürzlich von Wissenschaftlern am *Massachusetts General Hospital* in Boston (USA) ermittelt. Es ist auffallend, dass der Kokastrauch nur in geringem Mass an Insektenfrass leidet. Aus diesem Grund wurden die Larven von Schadinsekten aus einem der traditionellen Koka-Anbaugebiete Südamerikas mit den Blättern ihrer üblichen Wirtspflanzen gefüttert, die mit Kokain besprüht worden waren. Es zeigten sich deutliche Verhaltensstörungen wie Hochrecken, Zittern und Fluchtbewegungen. Anscheinend ist die Toxizität des Kokains auf die Blockierung der Rezeptoren für *Octopamin* zurückzuführen, einen der wichtigsten Neurotransmitter bei Insekten. Octopamin wirkt aber auch als Hormon und spielt bei der Regulation der motorischen Aktivität, des Stoffwechsels und des Verhaltens eine Schlüsselrolle. Beim Menschen blockiert Kokain die Aufnahme des Neurotransmitters Dopamin; dieser zufallsbedingte Effekt ist für die euphorisierende Wirkung des Alkaloids verantwortlich.

Quelle: Proc. Natl. Acad., Sci., USA, 90, 9645 (1993).

bauen, die Wasser über den durch den Atmosphärendruck gegebenen Wert zu heben vermag.

Im Laufe der Evolution sind eine Reihe von Anpassungen entstanden, die Bäumen das *Landleben* erleichtern oder überhaupt ermöglichen. Infolge der negativen Drücke stehen die Wände der Leitelemente unter hohen Druckdifferenzen. Ein Kollaps der Elemente wird durch verschiedenartige Verstärkungen verhindert. Der Flusswiderstand in einem Leitelement nimmt mit der vierten Potenz des Radius ab. Der Druckabfall von der



wiedermum zur Embolie. Wahrscheinlich ist der Lufteintritt wichtiger als die spontane Blasenbildung.

Unter einigen Annahmen, z. B. dass die Gleichung für den kapillaren Wasseraufstieg für die feinen Poren in Zellwänden noch gilt, findet man folgende Lufteintrittswerte:

Für Poren in Tüpfelmembranen (400–100 nm): 7,5–30 bar;

Für Poren in Zellwänden (1–10 nm): 300–3000 bar.;

Für Poren in Membrankanälen (0,1 nm): 30 000 bar.

Es besteht keine Gefahr, dass Luft durch normale Wandstellen oder durch Membranen eindringen kann. Kritisch dagegen sind die Poren in den *Tüpfelmembranen*. In einem 100 m hohen Baum sollten sie 100 nm nicht überschreiten. Vielleicht werden Baumhöhen durch diese Wasserbeziehungen bestimmt. Grobe Tüpfelmembranen erhöhen die Gefahr einer Embolie, feine Membranen erhöhen den Reibungswiderstand, also den Druckverlust und damit wiederum die Gefahr einer Embolie. Die höchsten Höhen könnten dort erreicht werden, wo diese beiden (und andere) Faktoren optimiert werden. Der Lufteintritt ist auch eine Erklärung, weshalb es kaum möglich sein wird, eine Saugpumpe zu



Abb. 1. Leitelemente in Bäumen. Oben: Tracheiden mit Hoftüpfeln der Waldflöhe, unten: Tracheen der Linde mit Wandverstärkungen. Markierungen rechts unten: 0,1 mm. (Bild Hirzel/Kucera)

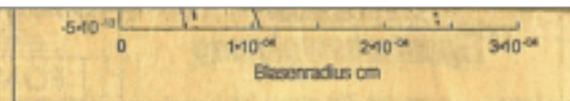


Abb. 2. Energiebedarf zur Blasenbildung. Die Bildung einer Blase benötigt Oberflächenarbeit, andererseits wird Druckarbeit gewonnen, weil der Druck in der Blase höher als in der Flüssigkeit ist. Die Summe der beiden Arbeitsterme (dicke Kurven) zeigt ein Maximum. Erreicht eine Blase dieses Volumen, dann wird sie sich spontan vergrössern – es kommt zur Embolie. Eine kleinere Blase wird wieder verschwinden. Bei höherem Wasserstress (hier bei Saftdruck -1 MPa) ist der Energiebedarf kleiner und damit die Gefahr einer Embolie grösser.

Wurzel zur Spitze wäre bei grossen Elementen also geringer. In dieser Hinsicht wäre eine Entwicklung zu grossen Leitelementen eigentlich sinnvoll gewesen. Kommt es aber zur Embolie, so verliert die Pflanze einen grösseren Anteil der Leitfähigkeit.

Der Grösse und auch der Länge von Leitelementen sind also Grenzen gesetzt. Immerhin werden in Laubbäumen Gefässe bis zu 10 m Länge gemessen. Wahrscheinlich sind andere Selektionskriterien als die Leitfähigkeit sogar wichtiger für die *Weite* der Tracheen. Die Kräfte, die die Gefässe zusammendrücken, nehmen bei konstantem Druckunterschied mit der Gefässgrösse zu. Der Wasserfluss zwischen Leitelementen wird durch Tüpfel erleichtert. Kommt es nun in einem Element zur Embolie, so besteht die Gefahr, dass sich durch eine Kettenreaktion die Embolie durch diese Poren in benachbarte Elemente ausbreitet.

In der Form von *Hoftüpfeln* sind in der Evolution bei gewissen Arten Sicherheitsventile entstanden, die dem Baum einen Schutz gegen solche Katastrophen bieten. Sobald eine Embolie sich entwickelt, steigt der Druck auf den Dampfdruck des Wassers, und durch den Druckunterschied wird die Tüpfelmembran gegen die Vorsprünge der Tüpfel gepresst und die Öffnung durch den Torus versiegelt. Warum siedet aber das Wasser im praktischen Leben, jedoch nicht in Leitgefässen?

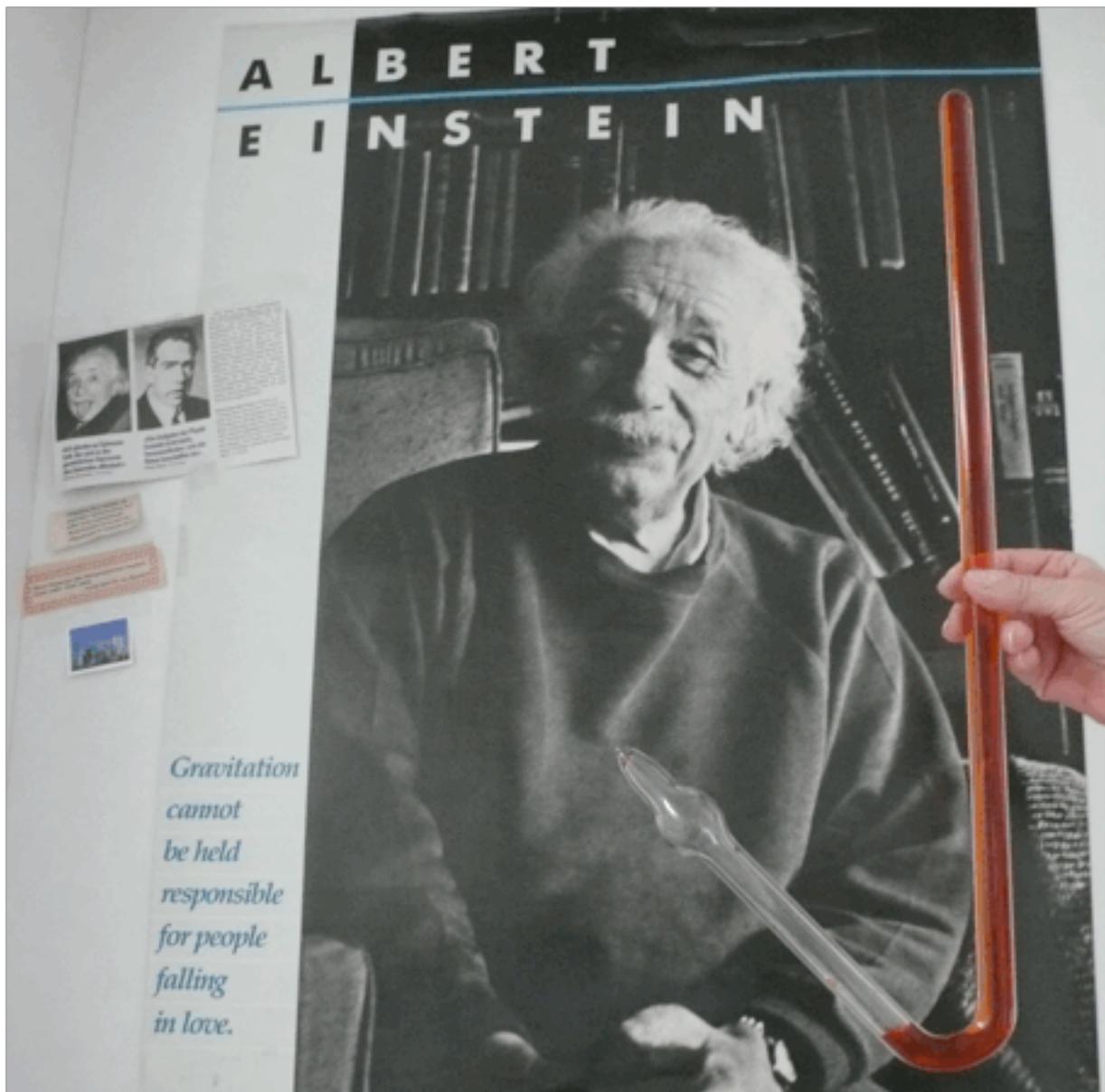
Die Blasenbildung (Sieden) wird durch Keime erleichtert, die sich an Unebenheiten und Verschmutzungen der Gefässwände bilden. Man kann leicht feststellen, dass der Siedevorgang von ganz bestimmten Stellen der Gefässwand erfolgt. Diese Möglichkeiten sind in pflanzlichen Leitelementen abwesend oder stark reduziert. Metastabile Zustände gewisser Flüssigkeiten werden heute in *Blasenkammern* erzeugt. Partikel radioaktiver Substanzen erzeugen Keime, und die feinen Bläschen zeigen den Pfad der Partikel. Die Energie der natürlichen Radioaktivität (^{40}K , ^{14}C usw.) reicht aber nicht, um im Baumsaft unter normalen Bedingungen Siedebblasen zu erzeugen.

Gekürzte Fassung der Abschiedsvorlesung des Autors an der ETHZ. Adresse: Schauenweg 25, CH-4107 Ettingen.

Anhang 2 Demonstrationsexperiment von Prof. B. HAHN, Bern zu

„*Geschlagenes Wasser klebt am Glas und ist reissfest*“.

Das Bild zeigt ein Glasrohr, in dem rot gefärbtes Wasser *hängt*. Das leere Volumen im Glasrohr (unten links) ist luftleer. Die Wassersäule erfährt von unten her keine Stützkraft. Die Präparation des Wassers erfolgt durch Schlagen mit einem Holzstück gegen die äussere Glaswand, wobei Verdampfungskeime in der Form von zu grossen Dampfbläschen zerschlagen werden.



ENDE des Dokumentes.