

# Über das Saftsteigen.

Von

**E. B. Copeland**, Los Baños.

Mit 1 Textfigur.

---

„Le phénomène de l'ascension de la sève est resté jusqu'à nos jours sans aucune explication plausible“, schrieb Dutrochet in 1837. 36 Jahre früher machte Knight eine ähnliche Behauptung; und jetzt trifft sie immer noch zu.

Im Jahre 1902 veröffentlichte ich eine ziemlich erschöpfende Kritik der früheren Arbeiten und suchte alle wichtigeren Tatsachen sowie die Argumente für und gegen jede Theorie zusammenzustellen. Meine Absicht war weniger eine vollkommene mechanische Aufklärung des Saftsteigens zu geben oder zu verteidigen, als im Lichte alles bisher Entdeckten und Vorgestellten die Richtung, in welcher die Erklärung gesucht werden müßte, festzustellen. Betreffs dieser Richtung kam ich zu folgendem Schlusse: — (S. 269).

Of the various theories on the ascent of the sap we have found no other to have so much in its favor, logically and empirically, as that which says the ultimate cause of the upward movement of water in the wood to replace the loss by transpiration is the pressure of the atmosphere against the water absorbed by the roots. To the sufficiency of this theory it is objected that at most the atmospheric pressure can push water up only 10 m; and this objection is not refuted, but rather better applied, when it is pointed out that the downward pressure of water actually occurring in transpiring trees of whatever height is never such that one atmosphere cannot overcome it. The kernel of the whole problem is, why is this atmospheric

pressure exhausted so slowly with the ascent of the tree that, whatever height is reached, and however rapidly and forcibly water may be drawn from the wood, some pressure always remains?

Die Behauptung, daß der in transpirierenden Räumen wirklich vorkommende Druck, bzw. die Tension, niemals den atmosphärischen übersteigt, war zum Teil auf manometrischen Beobachtungen gegründet, gegen welche vielerseits Mißtrauen geäußert worden ist. Von den verschiedenen Bedenken scheint mir nur eins wichtig. Dieses besteht darin, daß ein Manometer, in einem Bohrloche eines Baumes angebracht, die kleinste Abweichung des atmosphärischen Druckes, welche irgendwo an der Peripherie des Loches vorkommt, anzeigen muß. Obgleich viel kleinere Drucke in den geschnittenen Gefäßen vorhanden sein können, so können sie entweder gar nicht, oder wenigstens nicht früher, als bis die größeren Drucke ausgeglichen werden, zum Ausdruck kommen. Jetzt bin ich imstande über manometrische Beobachtungen zu berichten, gegen welche dieses Bedenken sein Gewicht vollständig verliert.

In meiner früheren Arbeit dachte ich über die Kohäsionstheorie folgenderweise wegzukommen: — (S. 193).

It is applicable only in explaining the transmission of negative tensions; but negative tensions do not occur, nor do the positive tensions present approach zero; the movement of water is prevented by artificially removing the normal positive tensions; if negative tensions could arise they would be immediately released as a result of the movement of the water and the agitation of the trees; more than an insignificant negative tension is impossible in the presence of free gas or a vacuum, as the only bar to the enlargement of the bubble is its surface tension, and this decreases with the pressure; when the tension is low and transpiration is active, there are bubbles in all water conducting elements.

Damals glaubte ich auch, daß die Theorie, nach welcher lebende Zellen an dem Saftsteigen aktiv und unmittelbar beteiligt seien, durch Strasburgers berühmte Versuche endgültig widerlegt worden war.

Indessen sind die Arbeiten, die während der letzten Dekade in ansehnlicher Zahl über diese Frage erschienen sind, fast alle in der Annahme durchgeführt worden, daß von diesen zwei Theorien, — der Kohäsionstheorie und der vitalistischen Theorie —,

entweder die eine oder die andere richtig ist und richtig sein muß. In der Mehrzahl dieser Arbeiten findet man ebensoviel Eifer für die Zerstörung anderer Theorien, wie für die Bekräftigung der Theorie, welcher die Abhandlung gewidmet ist. Auf diese Weise hat sich jede Veröffentlichung auf diesem Gebiete in eine Art Krieg zwischen beiden Theorien entwickelt; und in diesem Kriege sind beide Parteien im Angriff glücklicher als in der Verteidigung gewesen.

Die vitalistische Theorie ist hauptsächlich von Ursprung und seinen Mitarbeitern unterstützt worden. Das besondere Ergebnis ihrer Arbeit ist der wiederholte Beweis der schon bekannten Tatsache, daß die Wasserbewegung mehr oder weniger unmittelbar erschwert wird, wenn ein Teil eines Stammes getötet wird. Spätere Anhänger dieser Theorie sind: — Overton, welcher zeigte, daß in *Cyperus* gefäßverstopfende Substanzen häufig zu sehen sind: Dixon, der die recht häufig vorkommende Bildung giftiger Substanzen als Erfolg des Tötens nachwies; dann Ursprung selbst, und nach ihm wieder Overton, welche beide keine Erschwerung, sondern eine Erleichterung der Bewegung beobachteten, wenn der Tod durch Gebrauch gewisser Gifte, wie Sublimat und Pikrinsäure, verursacht wurde. Mit diesen Forschern sind auch Jost und Renner, ihrer kritischen oder experimentalen Mitteilungen halber, zu nennen. Schwendener, in seiner letzten Äußerung über die Frage, betont die Notwendigkeit irgendwelcher vitalistischer Aktivität, ohne jedoch andere Gründe als die Unzulänglichkeit rein physikalischer Erklärungen vorzuführen. Auch Janse, durch seine früheren Arbeiten auf demselben Gebiet wohl bekannt, nimmt sie wieder auf, unterstützt die allgemeine vitalistische Theorie, und stellt ein Schema auf, wonach die Wasserbewegung eine Funktion der strömenden oder rotierenden Protoplasmabewegung ist, und die notwendige Energie von der Atmung geliefert wird.

Jede solche Theorie, mag sie noch so sinnreich und kühn verfaßt worden sein, darf als wesentlich unnötig zur Seite gestellt werden wegen der einen Tatsache, daß die Wasserhebung in Geweben, wo das Vorhandensein lebender Zellen unmöglich ist, immer noch eine gewisse Zeit dauern und unbestimmte Höhen erreichen kann. Es ist wiederholt gezeigt worden, daß Substanzen wie z. B. Pikrinsäure und Kupfervitriol in ansehnlicher Konzentration zu unbestimmten Höhen steigen können. Es ist sicher-

lich eine gerechtfertigte Annahme, daß, wo diese gelösten Substanzen steigen, das Wasser, welches sie in Lösung hält, auch steigen muß. Ferner wird allgemein anerkannt, daß das Vorhandensein dieser Gifte den Zellen tödlich ist.

Ewart, der wie Schwendener sich der vitalistischen Theorie zuwendete, weil ihm alle anderen Theorien unzureichend schienen, begnügt sich damit, das Saftsteigen für „A vital problem insofar as it depends upon conditions which hitherto can only be maintained in living wood“ zu halten. Soweit dürfen wir auch alle ihm beistimmen. Ursprung hat sich immer als ein redlicher Verteidiger bewiesen, und gesteht stets die Unvollkommenheit seiner Theorie ein.

Dixon ist der hervorragendste der Verteidiger der Kohäsionstheorie. Er wird von Renner und anderen enthusiastisch unterstützt. Die Argumente für diese Theorie bleiben immer noch fast ausschließlich die schon vor zwei Jahrzehnten vorgeführten; diese habe ich schon in meiner früheren Arbeit hinreichend besprochen. Die wichtigsten Einwände gegen diese Theorie sind nicht allein nicht widerlegt worden, sondern auch gewöhnlich sogar stillschweigend umgangen. Daß eine Wassersäule unter Tension brechen wird, wenn sie gelöste Luft einschließt und Stößen ausgesetzt wird, ist doch heute noch eben so wahr wie es jemals war. Dazu wurde neuerdings von Ursprung gezeigt, daß ein Apparat, der für die Demonstration der Kohäsionskraft von reinem Wasser speziell und vortrefflich geeignet ist, ausnahmslos die Abwesenheit der Kohäsion beweist, wenn Pflanzensäfte die Stelle des Wassers vertreten, — auch wenn alle Stöße vermieden werden.

Trotz der schematischen Bilder in einigen Abhandlungen steht es fest, daß in den Geweben, die den Transpirationsstrom führen, Luftblasen vorhanden sind, und daß diese Blasen desto zahlreicher auftreten, je tätiger die Transpiration ist. Daß jedes einzelne Gefäß Blasen enthält, ist freilich nicht bewiesen worden; eben so wenig daß jedes Gefäß an der Stromleitung teilnimmt. Ich selbst bin davon überzeugt, daß Blasen in allen leitenden Gefäßen vorkommen, wenn die Transpiration sehr aktiv gewesen ist. Bei direkter Beobachtung habe ich Blasen in einem so großen Teil der sichtbaren Gefäße gefunden, daß ich an ihrem Vorhandensein irgendwo in allen anderen Gefäßen nicht wohl zweifeln konnte.

Nicht allein die empirisch gefundenen Tatsachen sprechen gegen die Kohäsionstheorie, sondern es scheinen mir Dixons Folgerungen auch vom physikalischen Standpunkt betrachtet nicht einwandfrei. Wie Ursprung hingewiesen hat, ist Dixon zu der Annahme außerordentlicher Verschiedenheiten in der Kohäsion des Wassers in benachbarten Tracheiden gezwungen.

Eine noch merkwürdigere, in Dixons Beweisführung eingeschlossene Annahme ist die, daß die Luft sich am liebsten in denjenigen Gefäßen, in welchen der Druck am größten ist, in Blasenform ausscheidet; daß sie in einem Gefäß, einer negativen Spannung von mehreren Atmosphären ausgesetzt, gelöst bleibt, während sie in dem nächststehenden unter einem leicht meßbaren positiven Drucke frei heraustritt. Außerhalb dieser Gefäße zeigt das Verhalten gelöster Gase doch genau das Gegenteil. Auch in dem einzelnen Gefäß verhalten sich die gelösten Gase den allgemeinen Regeln konform: bei vermindertem Drucke treten die Blasen hervor. Daß in zwei benachbarten Gefäßen ganz entgegengesetzte Regeln herrschen, ist doch fast ungläublich.

Renner, Ewart und andere Forscher haben mehrere Beobachtungen vorgeführt, die beweisen sollen, daß die Wasserhebung, mit der Geschwindigkeit, die während rascher Transpiration vorkommen muss, einem Widerstand begegnet, für dessen Überwindung ein Druck, bezw. ein Zug, von einer Größe von mehreren Atmosphären notwendig ist. Meine eigenen Beobachtungen, die in der folgenden Abteilung erwähnt werden sollen, führen eher zu einem anderen Schlusse. Indessen habe ich die Versuche Ewarts und Renners nicht wiederholt und halte es deshalb nicht für angebracht, dieselben zu diskutieren. Soweit diese Versuche irgendwie für die Frage nach der Mechanik der Wasserleitung anwendbar sind, können sie die Kohäsionstheorie nur durch die sehr schwache Beweisführung unterstützen, daß sie die Notwendigkeit ungeheuer großer Züge beweisen sollen. Da es unmöglich geblieben ist, die Existenz irgendwelchen Zuges in transpirierenden Pflanzen direkt zu beweisen, und da die Bedingungen einen solchen Zug unmöglich erscheinen lassen, so fühle ich mich genötigt, die Schlußfolgerung, daß ein Zug vorkommen muß, nicht anzuerkennen.

Es ist keinem Verteidiger der Kohäsionshypothese gelungen, die wiederholt bewiesene Tatsache, daß die Wasserbewegung aufhört, wenn der wirklich tätige Druck irgendwie bis in die Nähe des

Nullpunktes vermindert wird, zu beseitigen. Zum Beweis dieser Bewegungsbedingung hat Ursprung neuere Beobachtungen vorgeführt. Solange diese Tatsache ihre Kraft bewährt, ist die Kohäsionstheorie nur eine geistreiche Erklärung, die sich auf nicht nachweisbare Vorgänge in den Pflanzen stützt.

Im folgenden ist der experimentelle Beweis für die Tatsache geliefert, daß der hydrostatische Druck, welcher von dem Wasser in den leitenden Geweben eines Lianenstammstückes ausgeübt wird, geringer ist als der einer gleichhohen Wassersäule in einer Glasröhre. Daß dies wahr ist, schien mir aus verschiedenen älteren Versuchsergebnissen zu folgen. Eben diese Tatsache empfahl ich der Aufmerksamkeit, als eine Aufgabe, deren Aufklärung für die lang gesuchte Theorie des Saftsteigens am meisten hoffen ließ. Ich will damit behaupten, daß die folgenden Versuche hierfür die Kraft eines unumgänglichen Beweises haben.

Die Versuchseinrichtung ist sehr einfach. Ich brachte zwei Teile der Saftleitungsbahn durch eine mit Wasser gefüllte Glasröhre in Verbindung, und beobachtete dann die Bewegung der Bewegungstendenz des Wassers in der Röhre. Die bekannte Schwierigkeit, sicher zu sein, daß dieselben Leitungsbahnen beidemale getroffen waren, überwand ich, indem ich das ganze Leitungssystem durchschnitt. Dies ist offenbar sehr leicht erzielt, wenn man mit schlanken Lianen arbeitet. Wir haben hier viele vortreffliche Versuchsobjekte: ich arbeitete mit *Calamus mollis* Blanco, *Merremia vitifolia* Hall. f., *Pericampylus incanus* Miers, *Tinospora reticulata* Miers und *Cissus* sp.

Bei *Calamus* bietet die leichte Luftbewegung im Parenchym eine gewisse Schwierigkeit dar: doch fließt das Wasser in den Gefäßen so äußerst leicht, daß es auch hier möglich war trotz der erwähnten Schwierigkeit, die erwarteten Resultate wenigstens qualitativ zu erzielen. Die bequemste Versuchspflanze, wenn allzu große Stammlängen nicht notwendig sind, ist *Merremia*, weil der reiche Milchsaft die Intercellularen in der Rinde gegen eine mögliche Luftbewegung verstopft. An anderen Versuchsobjekten wurden die Stämme entrindet. Zum bequemen luftdichten Verschuß aller Verbindungen diente mir das „tire paste“ des Radfahrers.

Gewählt wurden Lianen von einer solchen Größe, daß sie sich bequem und fest durch die Löcher in einen Gummistopfen einsetzen ließen. Der Stamm wurde unter Wasser dem Boden

nahe abgeschnitten, und das Ende des oberen Teils wurde durch einen Gummistopfen gesetzt. In ein zweites Loch in demselben Stopfen wurde eine kurze Glasröhre eingesetzt, die eventuell die Wasseraufnahme aus einer Bürette ermöglichte. Der Stopfen wurde in das eine Ende einer kurzen etwa 2,5 cm weiten Glasröhre gesetzt, die ich von nun an als die „untere Röhre“ bezeichnen werde. Im anderen Ende derselben fand sich ein Gummistopfen, durch welchen eine lange enge Glasröhre eingesteckt wurde. An einem bequemen höheren Punkte wurde der Stamm wieder mit denselben Vorsichtsmaßregeln abgeschnitten. Die beiden freien Enden wurden durch die zwei Löcher eines Gummistöpsels gesteckt, und dieser Stopfen wurde in eine zweite kurze und weite Röhre, die „obere Röhre“, eingesetzt. Im anderen Ende dieser Röhre war ein mit zwei Löchern versehener Gummistopfen. Das eine Loch diente zum Entziehen eventuell eintretender Luft: das andere führte eine lange enge Glasröhre. Die beiden erwähnten langen und engen Röhren tauchten in eine dicht verschlossene Quecksilber enthaltende Flasche ein.

Der obere Teil der Pflanze, mit der ganzen Belaubung, zog sein Wasser aus der oberen Röhre. Wenn der abgeschnittene Stammteil horizontal gestellt wurde, diente die beschriebene Versuchseinrichtung vortrefflich zum Messen des im Stammteil gegen die Wasserbewegung ausgeübten Widerstandes. Um diesen zu messen, läßt man die (morphologisch) aufwärts führende enge Röhre in Quecksilber tauchen, während die abwärts führende Röhre in dem darüberstehenden Wasser endet. Am Anfang des Versuchs war der beobachtete Widerstand ausnahmslos viel geringer, als aus den meisten Veröffentlichungen zu erwarten war. Im Falle eines 1,7 m langen *Merremia*-Stammteils mit ca. 3 mm dickem Holzzylinder, stieg das Quecksilber an einem sonnigen Nachmittag zu einer zwischen 1,8 und 2,2 cm schwankenden Höhe. Diese Quecksilbersäule mißt direkt den Widerstand. Die Schnelligkeit der Wassereinsaugung in das untere Stammende war 1 cm in 75 Sekunden. Als das Licht, und mit ihm die Transpiration und Absorption, abnahm, sank das Quecksilber auch, bis am Abend die Standhöhe fast null wurde. Am folgenden Tage, mit gleich günstigen Transpirationsbedingungen, stieg das Quecksilber zu 3,5 cm, während weniger Wasser eingesaugt wurde. Was hier vorkam, war nur die allmähliche Abnahme an Durchlässigkeit, welche jedem Arbeiter auf diesem Gebiete wohl bekannt ist. Bei

*Merremia* ist die Abnahme langsamer als bei den meisten Versuchspflanzen.

In den ersten Stunden eines Versuches mit einem 2,2 m langen Stammstück von *Pericampylus incanus* stieg das Quecksilber 4 cm hoch, während 1 cm Wasser in 40 Sekunden eingesogen wurde. Gegen Abend fiel der Quecksilberstand bis auf 2 cm, während immer noch 1 cm Wasser in 80 Sekunden aufgenommen wurde. Am folgenden Tage stieg der Druck früh bis 12 cm, bei einer Wasseraufnahme von 1 cm in 2 Minuten; des Nachmittags stieg er endlich bis 18 cm bei einer kaum veränderten Aufnahmegeschwindigkeit. Aus diesen und noch mehreren Versuchen derselben Art, wie auch aus allen früheren Arbeiten, tritt klar hervor, daß Versuche über die Wasserbewegung in Stämmen möglichst unverzüglich durchzuführen sind; und daß, wenn solche Versuche einige Tage dauern, die späteren Ergebnisse recht wenig die in der Natur vorkommenden Prozesse aufklären. In Versuchen mit *Cocos* kommt eine überraschende Verzögerung sogar während der ersten Stunde vor.

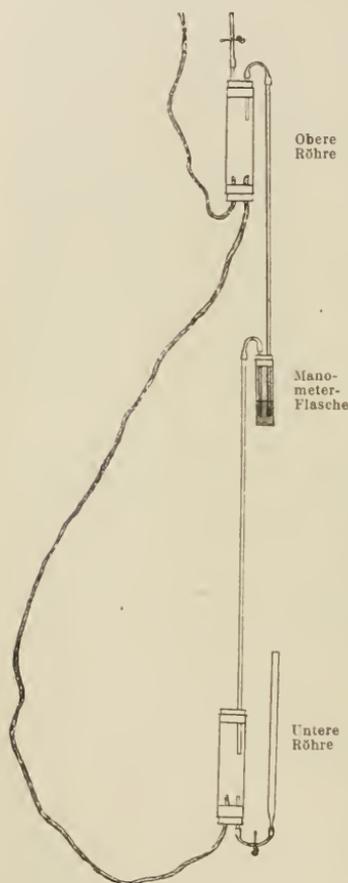


Fig. 1.

Nach diesen vorläufigen Versuchen richtete ich den Apparat, wie zuerst beabsichtigt war, ein, mit den zwei Schnittstellen, wie in der Natur, eine fast senkrecht über der anderen (Fig. 1). Beide engen Glasröhren in der Quecksilberflasche wurden in das Quecksilber eingeschoben. Es stieg deshalb das Quecksilber je nach den Bedingungen in der einen oder anderen Röhre. Bei sehr aktiver Transpiration stieg es in der aufwärtsleitenden Röhre, und bewies dabei, daß der Wasserbedarf genügend groß war, um teilweise durch die Glasröhre, wie auch natürlich teilweise durch den Stamm befriedigt zu werden. Dieses geschah auch, wenn der Versuch dauerte, bis die Veränderungen im Holze die leichte

Beweglichkeit des Wassers verhinderten. Die Steighöhe war jedoch nicht groß, gewöhnlich nicht mehr als 3 cm. Die größte beobachtete Steighöhe war 14 cm, und diese kam nur einmal vor, und zwar mit einem Stamme, der schon mehr als 26 Stunden geschnitten war. Größere Steighöhen wären natürlich als Erfolg der stets sich vergrößernden Undurchlässigkeit zu erreichen, wenn nicht eben dieselben Veränderungen über dem oberen Schnitt vorkämen. In allen diesen Versuchen traten einige Bläschen aus den geschnittenen Enden der Stämme aus. Gelegentlich traten sie aus allen Schnittflächen aus, manchmal wurden sie nur abwärts ausgesogen. Jedesmal traten die Blasen leichter abwärts als aufwärts aus. Der Erfolg des Blasenaustritt wäre vielleicht der, das Quecksilber abwärts zu schieben; jedoch war die ganze ausgesogene Luftmenge im Vergleich mit dem eingesogenen Wasservolumen so klein, daß die Beeinträchtigung der Resultate keineswegs anscheinlich war.

Anderseits geschah es wiederholt am ersten Abend eines Versuchs, daß das Quecksilber in der abwärts leitenden Röhre stieg: diese Tatsache bewies nicht nur, daß die Transpiration nicht mehr das Wasser in den engen Röhren in Anspruch nahm, sondern auch, daß das Gewicht dieser Wassersäule genügend war, Wasser aus dem Stamme herauszuziehen.

Um diese letzte Beobachtung bequemer zu prüfen, entfernte ich den beblätterten Sproß, wonach der Apparat praktisch nur in einem langen Stamm Ausschnitt bestand, dessen Enden durch eine Wassersäule in Verbindung waren. Wie in den vorhergehenden Versuchen, zeigt das Quecksilber die Bewegungstendenz des Wassers an. Das Resultat war in jedem Falle ein Aufstieg des Quecksilbers in der abwärtsleitenden Röhre. Wenn es reichlich vorkommt, könnte das Heraussaugen von Blasen für die Bewegung des Quecksilbers verantwortlich sein. Es gelang mir aber mit jeder Versuchspflanze diese Bewegung nachzuweisen in einem Apparat, welcher, abgesehen von dem Luftinhalt des Stammes, vollständig luftfrei war. Wenn man die engen Glasröhren aus dem Quecksilber hebt und sie wieder eintaucht, und dafür sorgt, daß kein einseitiger Druck erzeugt wird, so stellt sich bald wieder der beschriebene Druck her: und dieser abwärtsgerichtete Druck im Glasröhrensystem läßt sich so oft wie man wünscht feststellen.

Daß zur Vermittlung und Volumenkompensation der Quecksilberbewegung Wasser aus dem oberen Ende des Stammstückes aus und im unteren Ende eintritt, ist außer Frage. Zieht man die Röhren in der Manometerflasche aus dem Quecksilber empor, wodurch der Ausgleich des Druckes durch das Quecksilber unmöglich gemacht wird, so sollte die Wasserbewegung, im Stamme aufwärts und im Glasröhrensystem abwärts, ununterbrochen vor sich gehen.

Um diese Bewegung direkter zu beobachten, ersetzte ich das Wasser in der unteren Röhre durch eine Eosinlösung. Der Versuchsgegenstand war ein 2,2 m langes *Vitis*-Stammstück, mit einem Höhenabstand von 1,7 m zwischen den Enden. Vor der Zuführung der Lösung war der Stamm schon 24 Stunden geschnitten worden. Nach weiteren 36 Stunden war kein Eosin in der oberen Röhre; eine Färbung am Fuße der engen Röhre war eben so wenig zu konstatieren. Das Stammstück wurde dann wiederholt abgeschnitten, wobei Eosin bis auf 50 cm in fast allen Holzelementen, und in größeren Höhen in einer geringeren Zahl von Gefäßen bis auf 1,8 m gefunden wurde.

Um endgültig zu beweisen, daß dasselbe Wasser, welches unten in den Stammteil eingesogen wird, denselben durchläuft und aus der oberen Schnittfläche austritt, während die Druckverschiedenheit unten und oben geringer ist als die in einer im Glas eingeschlossenen Wassersäule derselben Höhe, und daß dieses ohne die Mitwirkung lebender Zellen geschieht, benutzte ich eine *Mucuna*<sup>1)</sup>. Die Liane wuchs in einem niedrigen Staudenbestand mit einem nur 3 m hohen beblätterten Gipfel, aber mit einem unbeblätterten und unverzweigten 10,5 m langen Stamm. Sie wurde dicht am Grunde abgeschnitten und in eine Röhre, die der „unteren“ in dem schon beschriebenen Versuche entsprach, gesteckt. Dann wurde die Pflanze von den Seitensprossen befreit und an eine bequeme Versuchsstelle versetzt. Da wurde sie horizontal gestellt und 12 m von dem ersten Schnitt wieder abgeschnitten. Ein kleiner Zweig mit wenigen Blättern fand sich unterhalb des zweiten Schnittes. Die obere Röhre wurde wie schon besprochen behandelt, die untere aber nicht mit der Manometerflasche in Zu-

---

1) *Species ignota*. Wir haben hier mehrere zum Teil unbeschriebene *Mucuna*-Arten, die im vegetativen Zustande unbestimmbar sind.

sammenhang gebracht. Das untere Ende wurde dann 10,5 m senkrecht unter das obere gestellt.

Nach diesen Einrichtungen und den notwendigen Prüfungen der Luftdichtigkeit, der Zugkraft in der oberen Röhre und der Absorptionsgeschwindigkeit war es schon Abend. Bei beschatteter Belaubung war die Absorption am unteren Ende zu langsam, um in kurzen Zeiträumen bestimmt zu werden. Nachdem aber die Blätter 2 Minuten dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden waren, konnte ich die Absorption schon messen. Die schnellste beobachtete Absorption war 1 cm in 4 Minuten. Aus den Enden des ausgeschnittenen Stammteils traten keine Blasen hervor; aus der Schnittfläche des distalen Teils entwichen sie aber ziemlich rasch, sobald die Transpiration das Wasser in der oberen Röhre angriff und einen irgendwie beträchtlichen Zug erzeugte. Wegen des Heraustretens dieser Blasen, oder vielleicht weil ein ansehnlicher Zug auf jeden Fall nicht zu erwarten war, stieg das Quecksilber im Manometer während des Nachmittags niemals über 2 cm. Gegen Abend wurde die Absorption äußerst langsam, und die Quecksilbersäule zeigte weder Druck noch Zug an. Über dem Quecksilber aber fand sich eine 63 cm hohe nicht kompensierte Wassersäule, die einen gewissen Zug gegen die Schnittflächen ausübte.

Unterhalb der Schnittstelle, und 1,5 von derselben entfernt, war ein kleiner Zweig, der ca.  $\frac{1}{20}$  der ganzen Beblätterung trug. Dieser wurde intakt gelassen, um eine mögliche Schwierigkeit zu vermeiden, die im Schließen einer Schnittfläche und der Notwendigkeit doppelter Beobachtung der Zugkraft und der etwaigen Absorption besteht. Bei einer Insolation, intensiver als jemals an dem Orte, wo die Pflanze wuchs, erfolgte mäßiges Welken. Die Erholung während der Nacht war vollständig.

Endlich ersetzte ich das Wasser in der unteren Röhre durch eine konzentrierte Kupfersulfatlösung.

Wegen eines Leckes konnte die Absorption während der Nacht nicht bestimmt werden: allerdings war sie recht gering. Um 7<sup>20</sup> vorm., nachdem die Dichtigkeit wieder hergestellt war, fing die Beobachtung an. Die Bürette an der unteren Röhre zeigte dann 37,7 cm, und das Quecksilber im Manometer oben stand in beiden Armen gleich. Folgende Tabelle gibt die Manometer- und Büretteablesungen während der folgenden Stunden an.

Tageszeit	Büretteablesung	Quecksilberstand	Bemerkungen
7. <sup>20</sup>	37,7	0, cm	Anfang.
7. <sup>30</sup>		1,0 „	Besonnt.
7. <sup>40</sup>		2,0 „	Hervortreten von Blasen aus dem Distalteil des Stammes.
7. <sup>50</sup>	38,6	3,5 „	
8. <sup>20</sup>	39,8	6,5 „	Viele Blasen.
8. <sup>50</sup>	40,7	4,6 „	Blätter beschattet.
9. <sup>10</sup>	41,7	2,9 „	Wieder besonnt.
10. <sup>20</sup>	43,2	— 1,0 „	Vorgeschnittenes Welken.
11. <sup>20</sup>	45,2	— 1,5 „	Zum Anzeigen niedrigerer Stände war das Manometer nicht eingerichtet.

Um 11.<sup>20</sup> brachte ich etwas Ferrocyankali in die obere Röhre. Ein dichtes braunes Präzipitat bildete sich in der unmittelbaren Nähe der Schnittfläche des Basalteils der Pflanze. Die Zeit der ersten Erscheinung der Kupferlösung in der Röhre ist natürlich nicht genau festzustellen. Weil jedoch die Röhre wiederholt während des Vormittags, und einmal so spät wie 10.<sup>20</sup> erschüttert worden war, und weil die Verfärbung stark lokalisiert blieb, ist es höchst wahrscheinlich, daß alles Kupfer während der letzten Stunde eintrat, d. h., während der Druckunterschied zwischen beiden Enden des leitenden Stammes nur 32 mm Quecksilber betrug. Während der folgenden Stunden war die Ausfällung vielfach beträchtlicher.

Meiner Meinung nach hat das Vorhandensein eines Zweiges unterhalb der oberen Röhre die Gältigkeit des Versuchs keineswegs beeinträchtigt. Eine reiche Beblätterung des leitenden Stammes wäre gleichfalls ohne Einfluß gewesen. In allen solchen Versuchen gebrauchte ich nur der Bequemlichkeit halber nackte Stämme, um den ganzen durch die Transpiration erzeugten Zug gegen das Wasser in der oberen Röhre zu richten, und eine Beziehung zwischen den unten eingesogenen und oben ausgesogenen Wassermengen eventuell erkennen zu können. Wenn man auch glaubt, daß die Blätter des Zweiges für die Wasserhebung bis an die Zweigstelle verantwortlich waren, muß man doch anerkennen, daß der von der Transpiration herrührende Zug durch das Leitungssystem des Zweiges abwärts fortgepflanzt und das Wasser im Hauptstamme angreifend, danach in beiden Richtungen, aufwärts

und abwärts, gleichkräftig wirkt, und daß das in die obere Röhre aufsteigende Wasser über der Zweigstelle diesen Zug überwinden muß. Deshalb ist das Vorhandensein etwaiger Zweige für die zum Saftsteigen nötige Energie ohne Belang.

Der eben beschriebene Versuch beweist, wie schon früher wiederholt bewiesen wurde, daß lebende Zellen zum Saftsteigen nicht unmittelbar nötig sind. Daß eine Lösung die ganze Länge eines Stammes durchdringen kann, ohne irgendwelche die Bewegung vermittelnde Zellen zu berühren, darf nicht angenommen werden: und daß alle von der Kupfersulfatlösung berührten Zellen getötet wurden, ist wohl sicher.

Derselbe Versuch beweist auch am klarsten, daß die Druckdifferenz unten und oben in derselben Saftleitungsbahn einer Pflanze der Druckdifferenz unten und oben in einer Wassersäule derselben Höhe irgendwo anders keineswegs entsprechend zu sein braucht. In diesem Falle war bei einem Höhenabstand von mehr als der Wasserbarometerhöhe der größte Druckabstand 132 mm Hg. Während der letzten Stunden des Versuchs sank die Druckdifferenz bis 31 mm Hg ab, und auch diese genügte, einen aufsteigenden Strom zu erzeugen. In anderen Versuchen, mit kürzeren Stammteilen, beobachtete ich wiederholt einen absteigenden Strom, wenn die Drucke unten und oben gleich waren, und diese Abströmung war bisweilen auffallend rasch. In jedem solchen Falle genügte ein Zug, kleiner als der einer Wassersäule derselben Höhe, die Strömungsrichtung umzukehren.

Daß unter diesen Bedingungen die Kohäsion des Wassers zur Erklärung der Saftleitung nicht herangezogen werden kann, ist klar.

Das wesentliche Problem bleibt, wie ich schon früher nachwies, die Erforschung der Tatsache, daß beim Saftsteigen die Saftdruckabnahme keineswegs der Druckabnahme in einer Wassersäule entspricht.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Copeland E.B.

Artikel/Article: [Über das Saftsteigen. 447-459](#)