

VIII.

Ueber das Welken abgeschnittener Sprosse.

Von

Dr. Hugo de Vries.

Es ist eine bekannte, im Pflanzenreich ziemlich weit verbreitete Erscheinung, dass grossblättrige Sprosse, deren Holzkörper noch nicht hinreichend entwickelt, deren Transpiration aber sehr beträchtlich ist, nach einiger Zeit anfangen zu welken, wenn man sie frisch von der Pflanze abgeschnitten und in Wasser gestellt hat. Um sie wieder frisch zu machen, genügt es, das Wasser nicht durch einfache Saugung aufnehmen zu lassen, sondern es mittelst Druck in die Pflanze hinein zu pressen. SACHS, der diesen Versuch zuerst machte, fand, dass in vielen Fällen ein Quecksilberdruck von 8–10 Cm. hinreichend war, die welken Sprosse innerhalb 10 Minuten bis einer halben Stunde wieder turgescent zu machen.¹⁾ Bei einer späteren Ausdehnung dieser Untersuchungen fand er, dass die durch Druck wieder frisch gemachten Sprosse auch dann noch turgescent bleiben, wenn durch den Verbrauch des Wassers im Apparat für die Verdunstung der Blätter das Quecksilber in dem offenen Rohre sich so gesenkt hat, dass es um 8 bis 10 Cm., oder auch mehr, tiefer steht als in dem durch die Pflanze geschlossenen Rohre; m. a. W., dass die durch Druck wieder turgescent gewordenen Sprosse später auch bei negativem Druck frisch bleiben können (so bei *Helianthus annuus*, *Nicotiana*, u. v. A.)

Ferner fand er, dass der Wurzelstumpf solcher Pflanzen, wenn man sie während der Verdunstung durchschneidet, in den ersten Stunden Wasser einsaugt, und erst später anfängt, Saft ausfliessen zu lassen, dass aber die Menge des ausgeschiedenen Saftes immer geringer, oft viel geringer ist als die Menge des, während derselben Zeit vom abgeschnittenen und in Wasser gestellten Gipfel aufgenommenen Wassers, ungeachtet dieser oft

¹⁾ SACHS, Lehrbuch d. Botanik 2. Auflage S. 575.
Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg. III.

sehr stark welkt, also weniger aufnimmt, als er im gesunden Zustande aufnehmen würde.

Im Anfang des Sommers 1871 theilte Herr Professor SACHS mir diese Beobachtungen mit, und forderte mich auf, die bei diesen Untersuchungen noch unbekannt gebliebene Ursache des Welkens solcher Sprossgipfel zu erforschen. Herr Professor SACHS hatte die Güte, mir die Veröffentlichung der von ihm gemachten Versuche, woraus er obigen Schluss ableitete, an dieser Stelle zu erlauben. Da sie den Ausgangspunkt für meine eigenen Untersuchungen über die genannte Frage bilden, schicke ich sie der Mittheilung dieser voran.

I. Versuch. *Tithonia lagetiflora*.

Eine im Topf im Freien erwachsene, kräftige Pflanze mit blühendem Terminalkopfe, zahlreichen Blättern und kleinblättrigen Achselknospen wurde am 15. Aug. 1870 Abends 4 Uhr nach einem sonnigen Tage in's Zimmer genommen und der Stengel 7 Cm. über der Erde durchschnitten. Auf den Wurzelstumpf wurde ein Glasrohr aufgesetzt, und in dieses 20 Cm. hoch Wasser gegossen. In den ersten 40 Minuten sog der Wurzelstumpf aus dem Rohr 1,1 CC., und bis zum 16. Aug. 8 Uhr früh noch 1,3 CC., dann fing er an Wasser auszuscheiden. Jetzt wurde ein neues Ausflussrohr aufgesetzt, in dem der Druck auf die Schnittfläche constant = 0 war. Seit der Zeit schied der Wurzelstumpf mehrere Tage hindurch Wasser ab, und zwar in den ersten 24 Stunden 4,0 CC., in den drei folgenden Tagen je 2,0—2,6 CC. (Temperatur der Erde im Topf 16,2°—21,4° C.)

Der Gipfel wurde sogleich nach dem Abschneiden mittelst eines doppelt durchbohrten Kautschuckpfropfes auf einen mit Wasser gefüllten Cylinder gesetzt; durch das zweite Loch wurde ein Wasser-Manometer angebracht, um die Saugung abzulesen. In den ersten 40 Minuten, also in der Zeit, wo der Stumpf 1,1 CC. aufzog, sog der Gipfel 2,7 CC. Wasser; er begann sofort zu welken. Am 16. August, 8 Uhr früh, war der Gipfel ganz welk, alle Blätter und Zweige hingen herab, er hatte 40 CC. gesogen. Um 9 Uhr 20 Min. wurde der Gipfel in ein U-förmiges Rohr gesetzt, und das Wasser unter 20 Cm. Quecksilberdruck hineingepresst. Nach etwa 5½ Stunden war der Hauptstamm wieder straff, die Blüthe aufgerichtet, die Blätter aber noch welk. Es waren 25 CC. gesogen, und dadurch das Quecksilber in beiden Schenkeln des Rohres auf ein gleiches Niveau gekommen. Jetzt wurde neues Wasser eingefüllt, und wieder unter einen Druck von 20 Cm. Quecksilber versetzt. In weiteren 17 Stunden hatte der Gipfel fast alles Wasser, nämlich 48 CC. aufgesogen, und dabei das Quecksilber auf 19 Cm. Höhe hinaufgehoben. Dabei waren der Hauptstamm und die Blüthe frisch geblieben; die Blätter aber noch welk. Die Lufttemperatur während dieses Versuchs war ziemlich constant 21—22° C.

II. Versuch. *Nicotiana latissima*.

Kräftige, im Topf im Freien erwachsene blühende Pflanze mit 10 grossen

Blättern. Am 10. Aug. 1870 um 7 Uhr Abends wurde der Stamm oberhalb des zweitunteren Blattes durchschnitten, und der Gipfel mit acht Blättern in Wasser gestellt; der Stumpf wurde, nach Wegnahme der Blätter und Verschmierung der Narben mit Maskenlack, mit einem Abflussrohr versehen, in welchem der Druck auf die Schnittfläche = 0 war. Die Pflanze hatte die beiden letzten Tage während starken Regens draussen gestanden; dennoch sog der Stumpf ein wenig Wasser ein (etwa 0,5 CC.). Die folgende Tabelle enthält die vom Wurzelstumpf abgeschiedenen Saftmengen, und die in gleichen Zeiträumen vom Gipfel aufgesogenen Wassermengen.

Tag 1870.	Stunde.	Temperatur °C.		Pro Stunde berechnete		Bemerkungen.
		Erde.	Luft.	Ausfluss- menge in CC.	Saugung des Gipfels in CC.	
10. Aug.	7 Ab.					Anfang.
11. Aug.	8 Fröh	18.9	19.5	0.03	3.0	Meist Regen, Luft feucht.
	10.15	19.2	20.2	0.15	4.4	
	12.30	19.6	20.7	0.15	3.6	
	4.5	20.6	21.9	0.24	4.8	
12. Aug.	5.10	—	—	0.13	—	Meist Regen, Luft feucht.
	8 Fr.	19.2	20.5	0.10	2.6	
	10.0	—	—	0.30	2.5	
	12.0	—	—	0.30	5.0	
	3.30	—	—	0.31	2.2	
13. Aug.	5.0	21.1	21.7	0.10	3.3	13. Aug. Heiteres Wetter.
	7.30	19.4	20.5	0.13	0.82	
	9.30	—	—	0.30	1.5	
	11.30	20.4	22.4	0.27	1.0	
14. Aug.	4.45	21.2	22.1	0.20	1.6	Am Gipfel das unterste Blatt welk und verdorben.
	5.45	21.2	22.1	0.10	1.0	
	8.30	19.1	20.7	0.10	0.72	Das zweituntere Blatt welk, alle Blätter etwas schlaff.
	10.30	19.9	21.6	0.25	0.5	
	12.0	20.4	22.2	0.20	1.4	
15. Aug.	3.30	21.2	22.5	0.20	0.6	Neu gegossen.
	4.45	21.2	21.7	0.12	0.6	
	8 Fr.	19.6	20.6	0.11	0.84	
	10.0	20.1	22.6	0.2	1.0	
	2.15	21.5	22.6	0.24	—	Summe für die ganze Zeit berechnet.
			15.7CC.	200 CC.		

III. Versuch. *Cucurbita Pepo.*

An einer im Topf erwachsenen, nicht starken Pflanze wurde 25. Juli 1869 Abends um 4 Uhr der Stengel in einiger Entfernung oberhalb der Erde durchschnitten, der Gipfel in Wasser gestellt und auf den Wurzelstumpf ein Ausflussrohr aufgesetzt. Anfangs wurden Luftblasen abgeschieden, seit 26. Juli 12 Uhr aber nicht mehr. Von da bis 28. Juli 8 Uhr früh, wurden 11,4 CC. Saft ausgeschieden, bei einer Temperatur der Erde im Topfe von 20,8—23,4° C.

Der abgeschnittene Gipfeltheil mit 13 ausgewachsenen Blättern hat von dem Augenblick des Abschneidens ab, in den ersten 7 1/2 Stunden nur 6 CC.

gesogen, und war dabei sehr stark gewelkt. Bis zum 28. Juli 8 Uhr früh blieb der Gipfel welk und sog dennoch 14 CC. auf. (Lufttemperatur 21,8—23,4° C.) Obgleich der Gipfel also fortwährend sehr welk war, sog er doch mehr Wasser auf, als vom Wurzelstumpf in der gleichen Zeit abgeschrieben wurde.

IV. Versuch. *Helianthus annuus*.

Ein im Topfe erwachsenes Exemplar wurde am 26. Juli um 10 Uhr früh in einiger Entfernung über der Erde durchschnitten, der Gipfel in Wasser gestellt und auf den Wurzelstumpf ein Rohr gesetzt. Nach 6 $\frac{1}{4}$ Stunden war im Rohr das Wasser um 2,4 CC. vermehrt; der Gipfel hatte aber 9,5 CC. Wasser aufgesogen; dabei waren die Blätter gewelkt. Temperatur der Erde 20—22° C.; der Luft 18° C.

V. Versuch. *Helianthus annuus*.

Eine ähnliche Pflanze wurde in gleicher Weise behandelt:

Ausscheidung des Wurzelstumpfes in 4 Stunden bei 20° C. Bodentemperatur = 0,5 CC.

Aufsaugung des Gipfels in 4 Stunden bei 15° C. Lufttemperatur = 1,2 CC.

Dabei welkte der Gipfel ein wenig. (30. Juni 1869).

Die hier in Betracht kommenden Pflanzen, deren abgeschnittene und in Wasser gestellte Gipfel und Sprosse, bei normaler Verdunstung, bald zu welken anfangen, verhalten sich also in Bezug auf den Druck des Wassers im Innern der lebendigen Pflanze genau so, wie die übrigen Pflanzen: Während kräftiger Verdunstung herrscht in sämtlichen Theilen der Pflanze bis in die Wurzel hinein ein negativer Druck, und erst einige Zeit nachdem durch das Abschneiden des Stengels die Verdunstung aufgehört hat, kann sich der positive, von der Wurzeln ausgehende Druck an Schnittflächen bemerklich machen. Die in Wasser gewelkten Sprossgipfel dieser Pflanzen können zwar durch positiven Druck wieder frisch gemacht werden; einmal wieder frisch geworden, brauchen sie aber, um turgescens zu bleiben, des positiven Druckes ebensowenig, wie die unverletzte Pflanze.

Beim Abschneiden von dem Wurzelsystem oder von dem Hauptstamme erfahren solche Sprossgipfel also eine Veränderung, deren Folge das Welken ist, und welche durch einen kurze Zeit dauernden, positiven Druck beseitigt werden kann. Aufgabe der folgenden Untersuchungen war es nun die Natur dieser Veränderung zu erforschen.

Meine Versuche wurden alle mit *Helianthus tuberosus* gemacht; viele aber nachträglich mit anderen Arten wiederholt, um über die Allgemeinheit ihrer Resultate ein Urtheil zu gewinnen. Wo keine Art genannt wird, ist immer *H. tuberosus* gemeint. Um mich im Folgenden kurz und deutlich ausdrücken zu können, will ich die Erscheinung des Welkens bei den abgeschnittenen Sprossen von *Helianthus tuberosus* etwas näher beschreiben. Schneidet man im Hochsommer einen etwa 20 Cm. langen Gipfel eines

Sprosses in der Luft ab, und stellt ihn dann mit der Schnittfläche in Wasser, so fangen schon in einigen Minuten die jüngsten entfaltenen Blätter an zu welken. Ihnen folgen die nächstälteren und die ältesten Blätter, während die Endknospe mit allen ihren noch ganz oder fast ganz der Achse parallelen Blättern frisch bleibt; die äussersten Blätter dieser Knospe sind bis 10 Cm. lang, bisweilen sogar etwas länger. Später fängt auch die Endknospe an zu welken, dann erschlafft der Gipfel des Stengels unter ihr, und wenn etwa 5—10 Cm. von diesem ganz schlaff geworden sind, hört das weitere Erschlaffen und Zusammenfallen auf, und tritt durch weiteren Wasserverlust Vertrocknung ein. Nicht selten ist dieses letzte Stadium des Welkens schon innerhalb einer bis zweier Stunden erreicht.

Die Stelle, wo man den Schnitt führt, mit anderen Worten, das Alter des Sprosses an der durchschnittenen Stelle, hat einen grossen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Welkens. Abgeschnittene Sprosse von 2 Meter Länge und mehr, sah ich gewöhnlich, nachdem sie mit der Schnittfläche in Wasser gestellt waren, mehrere Tage hindurch frisch bleiben. Schnitt ich Sprosse in einer Entfernung von 40—60 Cm. von der Spitze ab, und stellte ich sie ebenso in Wasser, so blieben sie mehrere Stunden hindurch frisch, ehe sie anfangen zu welken; während bei einer Länge des abgeschnittenen Gipfels von 10—20 Cm. das Welken gleich nach dem Einsetzen in das Wasser anfängt. Schneidet man zu kleine Sprossenden ab, so besitzen diese keine hinreichende Anzahl von Blättern, um durch ihre Verdunstung das Welken herbei zu führen.

Um die Erscheinung des Welkens beobachten zu können, muss man also weder zu kleine, noch zu grosse Sprossgipfel abschneiden, sondern den Schnitt an einer kräftig wachsenden, noch nicht verholzten Stelle führen und auch für eine genügende Anzahl Blätter an dem Sprossgipfel sorgen. In den folgenden Versuchen ist diesen beiden Bedingungen immer genügt, wenn nicht das Gegenteil angegeben wird. Der Grad der Verholzung hängt zwar hauptsächlich von dem Alter der betrachteten Stelle, aber auch von anderen Umständen ab, und wird also nicht immer einfach durch die Entfernung von der Spitze des Sprosses gemessen. Ganz verholzte Stengel zeigen die hier betrachtete Erscheinung nicht mehr.

Bei Sprossenden von *Helianthus tuberosus*, deren Länge ungefähr 30 Cm. war, gelang es mir in vielen Versuchen niemals, das Welken dadurch zum Aufhören zu bringen, dass ich das Wasser mittelst eines Druckes von 10—20 Cm. Quecksilber in den Spross hineinführte. Erst als ich einen Druck von 40—45 Cm. anwandte, gelang es mir einen solchen anfangs welken Sprossgipfel wieder turgescent zu machen. Machte ich aber an einem ähnlichen und gleichaltrigen Sprosse den Schnitt 1,5 Meter unter dem Gipfel, so reichte ein Quecksilberdruck von 20 Cm. vollkommen aus, um die in Wasser nur wenig gewelkte Spitze bald wieder frisch zu machen.

In den von SACHS gemachten und den bisher mitgetheilten Versuchen wurde der Schnitt immer in der Luft gemacht; es fand also immer eine Unterbrechung der Wasserleitung im Stengel statt. Um den Einfluss dieses Umstandes zu untersuchen, bog ich lange Sprosse von Helianthus, ohne sie von der Pflanze zu trennen, und ohne sie zu knicken, so herab, dass eine 20 Cm. von dem Gipfel entfernte Stelle in das Wasser eines untergestellten Gefässes tauchte, der Gipfel aber selbst, sammt allen Blättern, in der Luft blieb. Jetzt schnitt ich mit sehr scharfem Messer den Gipfel unter Wasser ab, so dass die Schnittfläche auch keinen Augenblick mit der Luft in Berührung kam und keine Unterbrechung in der Zuleitung des Wassers stattfand. Diese so von der Pflanze getrennten Sprossgipfel blieben mehrere Tage hindurch turgescent. Ich habe diesen Versuch mit vielen Sprossen von Helianthus wiederholt und immer das nämliche Resultat erhalten, wenn nur bei dem Durchschneiden keine Verletzung des an der Schnittfläche grenzenden Theiles des Stengels (wie z. B. durch Knickung) stattgefunden hatte.

Die Unterbrechung der Wasserleitung während des Abschneidens in der Luft ist also wahrscheinlich die Ursache des Welkens. Es fragt sich deshalb zunächst, wie die Sache sich verhalten wird, wenn der Schnitt in der Luft gemacht wird, während die Wasserströmung in der Pflanze still steht, oder doch eine sehr geringe ist.

Ich bog von grossen Sprossen von Helianthus, ohne sie von der Pflanze zu trennen, die Gipfel senkrecht abwärts und tauchte diese mit einer beträchtlichen Anzahl von Blättern unter Wasser. Nach einigen Minuten schnitt ich den Stengel in der Luft durch, tauchte die Schnittfläche nach 10 Secunden unter Wasser, hob die Blätter daraus hervor und trocknete diese ein wenig ab. So bereitete ich mir vier, je 20 Cm. lange Gipfel vor. Die ersten 24 Stunden nach dem Versuche blieben alle ganz turgescent; später fingen sie an zu welken, und nach abermals 24 Stunden waren sie schon deutlich, wenn auch noch nicht vollkommen welk. Ich wiederholte den Versuch mit vier andern, gleichlangen Sprossgipfeln, welche ich aber vor dem Abschneiden $1\frac{1}{2}$ Stunde im Wasser untergetaucht liess, damit sie ihre volle Turgescenz annähmen, und so die Strömung des Wassers im Stengel noch mehr reducirt werden würde; die in der Luft befindlichen Blätter dieser Sprosse schnitt ich vor Anfang des Versuches alle ab. Hier war das Welken noch langsamer: nach 48 Stunden hatten drei Exemplare je nur ein welkes Blatt (das vierte Exemplar war schon ganz welk). Noch 24 Stunden später welkten auch diese drei Sprosse, doch war auch jetzt noch in einem die Endknospe frisch, später verwelkte Alles.

Je geringer also die Wasserströmung in dem zu durchschneidenden Stengeltheile, desto langsamer das Welken der Sprosse.

Die Dauer der Berührung der Schnittfläche eines in der Luft durchschnittenen Sprosses mit der Luft muss demzufolge bei unverminderter

Verdunstung der Blätter einen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Welkens haben. Folgender Versuch bestätigt dieses.

Es wurden Sprosse von *Helianthus* an der Pflanze heruntergebogen und ihre Spitze kurz über einer Wasserfläche in einem starken, nach oben concaven Bogen gebogen. Das Wasser berührte den Stengel nicht. Jetzt wurde der Stengel in der Krümmung mit einem sehr scharfen, trockenen Messer in der Luft durchschnitten; der abgeschnittene Theil schlug vermöge seiner Elasticität augenblicklich in's Wasser hinein. Die Dauer der Berührung der Schnittfläche mit der Luft war vielleicht nur $\frac{1}{10}$ Secunde. Die vier so vorbereiteten Sprossgipfel, je 40 Cm. lang, blieben während 24 Stunden frisch, nur an einem waren nach dieser Zeit ein Paar welke Blätter. Dann fingen sie langsam an zu welken, nach 12 Stunden hatten sie je 3—5 welke Blätter, nach 48 Stunden später waren alle Blätter welk, die Endknospen aber (mit bis 12 Cm. langen äussersten Blättern) noch ganz frisch.

Ich stellte sechs in der Luft abgeschnittene, je 20 Cm. lange Sprossgipfel sogleich in's Wasser, sie hatten schon hinreichend Holz gebildet, um hierin frisch zu bleiben. Nach 24 Stunden nahm ich sie aus dem Wasser heraus, trocknete ihre Schnittfläche ab und liess drei von ihnen $\frac{3}{4}$ Stunde, die drei anderen $4\frac{1}{2}$ Stunde in der Luft liegen; hier welkten sie, und als sie später wieder in's Wasser gestellt wurden, wurden sie nicht wieder frisch. Dieses zeigt, dass in älteren durchschnittenen Stellen eine längere Zeit der Berührung mit der Luft zum Hervorrufen des Welkens nothwendig ist als in jüngeren.

Hat man einen frischen Spross in Wasser stehen, so darf man weder seine Schnittfläche mit der Luft in Berührung bringen, noch einen neuen Schnitt in der Luft machen, wenn der Spross nicht welken soll. Wohl aber darf man ihn aus dem Wasser herausheben und in ein anderes Wassergefäss stellen, wenn nur ein Tropfen Wasser an der Schnittfläche hängen bleibt. Diesen letzteren Versuch habe ich zahllose Male, auch mit vielen anderen Arten, gemacht, und niemals hat ein Spross demzufolge gewelkt. Ich mache die Querschnitte zu dem Zwecke rechtwinklig auf die Achse des Stengels.

Aus allen diesen Versuchen darf man schliessen, dass eine Unterbrechung der Leitung des Wassers in dem Stengel, während die Blätter Wasser saugen, eine Aenderung im Stengel verursacht, deren sichtbare Folge das Welken der Blätter und des Sprossgipfels ist. Je jünger die Strecke des Sprosses, wo der Schnitt gemacht wird, je stärker die Saugung der Blätter, und je länger die Dauer der Unterbrechung ist, desto stärker und schneller ist das Welken.

Die Annahme, dass diese Veränderung im Stengel eine Verminderung seiner Leitungsfähigkeit für das Wasser ist, liegt auf der Hand und lässt sich durch folgenden Versuch leicht beweisen.

Zwei Sprossgipfel von *Helianthus* wurden in der Luft abgeschnitten und in Wasser gestellt. Der eine war 40 Cm. lang und hatte 16 Blätter, der andere war 20 Cm. lang und hatte 12 Blätter. Nach kurzer Zeit fingen sie an zu welken, aber langsam. Nach 12 Stunden war der erstere ganz welk, mit einer 7 Cm. langen welken Strecke des Stengels, in dem andern waren die Endknospe und alle Blätter welk. Jetzt entfernte ich die 12 ältesten Blätter des einen und die 6 ältesten Blätter des anderen Sprosses, ohne sonst was zu verändern. Demzufolge wurden sie beide wieder frisch und blieben dann mehrere Tage hindurch turgescens. Das für den Turgor und die Verdunstung von 4 resp. 6 Blättern nöthige Wasser konnte also durch den Stengel geleitet werden, das für alle Blätter nöthige aber nicht. Entfernt man an in der Luft durchschnittenen Sprossen vor dem Welken einige Blätter, so können diese Sprosse ganz frisch bleiben; vertrocknen an einem welkenden Sprosse die älteren Blätter, ehe die Endknospe zu welken anfängt, so kann diese letztere noch lange frisch bleiben.

Die Leitungsfähigkeit wird nicht im ganzen Stengel verändert, sondern nur in einer grösseren oder kleineren Strecke oberhalb der Schnittfläche. Dieses folgt daraus, dass, als ich von in der Luft abgeschnittenen und demzufolge im Wasser welkenden Sprossen eine 5—6 Cm. lange Strecke oberhalb des ersten Schnittes durch einen neuen, jetzt aber unter Wasser geführten Schnitt, entfernte, die Sprosse sich wieder erholten und völlig turgescens wurden. Ich habe diesen Versuch mit Sprossen von 10—20 Cm. Länge und mit solchen von 50 Cm. und mehr mehrfach wiederholt, den neuen Schnitt entweder einige Stunden nach dem ersten, oder bei nicht sehr raschem Welken bis drei Tage nachher gemacht und immer das nämliche Resultat erhalten. Schnitt ich vor dem Eintreten des Welkens an einem in der Luft abgeschnittenen Sprosse unter Wasser eine 5—6 Cm. lange Strecke weg, so unterblieb das Welken immer. Um nicht mit dieser Strecke Blätter mit zu entfernen und dadurch zugleich eine andere Ursache der Wiederherstellung des Turgors, nämlich die Verminderung der Verdunstung herbeizuführen, entfernte ich in diesen Versuchen die betreffenden Blätter immer vor Anfang des ganzen Versuchs.

Den nämlichen Versuch habe ich mit einer Anzahl von andern Arten wiederholt, indem ich 20 Cm. lange Gipfel grossblättriger Sprosse in der Luft abschnitt, sie nach 30 Secunden in Wasser setzte, sie anfangen liess zu welken, und als dieses sehr deutlich eingetreten war, unter Wasser eine 5—6 Cm. lange Strecke entfernte. Sie wurden demzufolge alle wieder frisch und blieben dieses mehrere Tage hindurch. Ich untersuchte *Impatiens Roylii*, *Sambucus nigra*, *Broussonetia papyrifera*, *Staphylea pinnata*, *Xanthium echinatum*, *Helianthus trachelifolius*, *Siegesbeckia cordifolia* u. A.

Ich habe diesen Versuch auch so gemacht, dass ich den neuen Schnitt in der Luft machte, während die sämtlichen Blätter unter Wasser waren,

und schon einige Minuten vorher im Wasser gewesen waren. Tauchte ich dann die neue Schnittfläche nach Entfernung einer Strecke von 5—6 Cm. in's Wasser und hob die Blätter daraus hervor, so erholten sich die Sprosse, diejenigen von *Helianthus tuberosus* fingen aber nach einiger Zeit wieder an zu welken, während die anderer Arten mehrere Tage hindurch frisch blieben. So z. B. *Xanthium echinatum*, *Siegesbeckia cordifolia*.

Ueber die Grösse der Strecke, welche diese Veränderung erleidet, habe ich nur ein paar Versuche angestellt. Aus dem Vorhergehenden ersieht man, dass sie in den meisten Fällen nicht 5—6 Cm. beträgt. Vier je 15 Cm. lange Sprossgipfel wurden in der Luft abgeschnitten und nach 10 Secunden in Wasser gestellt, wo sie anfangen zu welken. Als sie nach einer Stunde sehr welk waren, wurde unter Wasser eine neue Schnittfläche gemacht, indem nur eine 1 Cm. lange Strecke des Stengels entfernt wurde. Die Sprosse welkten immer weiter. Nach mehreren Stunden wurde nochmals ein neuer Schnitt unter Wasser gemacht, jetzt aber 6 Cm. des Stengels entfernt. Demzufolge erholten sich die Sprosse, innerhalb 6 Stunden waren die Endknospen, innerhalb 24 Stunden die meisten Blätter wieder frisch. Das nämliche Resultat gab mir bei völlig gleicher Untersuchung *Siegesbeckia cordifolia*. Die so turgescent gewordenen Sprosse blieben dieses mehrere Tage hindurch. Es war natürlich auch hier vorher gesorgt, dass bei der Entfernung der unteren Strecke des Stengels keine Blätter mit entfernt werden konnten.

Wahrscheinlich ist die veränderte Strecke desto grösser und ihre Veränderung eine desto stärkere, als das Welken der Blätter rascher und stärker ist.

Die Verminderung der Leitungsfähigkeit, welche nach dem Vorhergehenden bei grossblättrigen Sprossen, deren Holzkörper noch nicht hinreichend entwickelt ist, in einer grösseren oder kleineren Strecke des Stengels oberhalb eines künstlichen Querschnittes eintritt, wenn durch den Schnitt eine Unterbrechung in der Zufuhr des Wassers herbeigeführt wird, während die Blätter und der obere Theil des Sprosses Wasser saugen, kann man sich auf folgende Weise entstanden denken. Durch das Aufhören der Wasserzufuhr verlieren zunächst die vom Schnitt getroffenen Zellen einen Theil ihres Wassers, das von den höher liegenden Zellen aufgesogen und nicht ersetzt wird. Bald verlieren auch die nächsthöheren Zellen, welche das Wasser leiten müssen, aus derselben Ursache von ihrem Wasser. Wird nun der Stengel mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, so nehmen diese Zellen zwar wieder Wasser auf, man muss aber annehmen, dass sie unter diesen Umständen ihren Verlust nicht völlig ersetzen können, das heisst, ihren normalen Gehalt an Wasser nicht wieder erreichen können. Nimmt man nun weiter an, dass von dem Wassergehalt dieser Zellen die Geschwindigkeit der Wasserleitung abhängt, so sind

diese beiden Annahmen im Stande die Verminderung der Leitungsfähigkeit vorläufig zu erklären.

Ich will jetzt noch einige Versuche mittheilen, welche ich über die Frage gemacht habe, durch welche äusseren Umstände die verminderte Leitungsfähigkeit wieder auf das normale Maass zurückgeführt werden kann.

Erstens ist hier an die schon anfangs erwähnten Versuche von SACUS zu erinnern, aus denen hervorgeht, dass die welken Sprosse nicht nur durch Hineinpressen des Wassers unter Druck wieder frisch werden, dass also die Leitung des Wassers im Stengel unter Druck eine raschere ist, sondern dass dadurch auch die Leitungsfähigkeit des Stengels wieder auf das normale Maass gebracht wird und darauf auch nach dem Aufhören des Druckes bleibt.

Drei je 30 Cm. lange Sprossenden von *Helianthus* wurden in der Luft abgeschnitten und in Wasser gestellt; sie waren innerhalb einer Stunde welk. Nachdem sie noch zwei Stunden weiter gewelkt hatten, wurden sie, ohne Erneuerung ihrer Schnittfläche in Wasser von 35° C. gestellt und blieben hierin einige Stunden bis die frei in der Luft sich ausbreitenden Blätter wieder frisch geworden waren. Die Temperatur des Wassers blieb constant zwischen 35° und 40° C.; ein 10 Cm. langer Theil jedes Stengels ragte in das warme Wasser hinein. Dann wurden sie in kaltes Wasser gesetzt; nach 12 Stunden war ein Exemplar noch ganz frisch, die zwei andern hatten je zwei welke Blätter; noch 12 Stunden später hatten sie alle drei einige welke Blätter. Die Leitungsfähigkeit im erwärmten Theile war also, wenn auch nicht vollkommen wiederhergestellt, so doch bedeutend erhöht worden.

In der Luft abgeschnittene und in Wasser gestellte, 20 Cm. lange Sprossgipfel von *Sambucus nigra* welkten sehr stark binnen einer Stunde; dann stellte ich sie mit dem unteren Ende in Wasser von 35° C., wo sie in einer bis zwei Stunden turgescens wurden. Jetzt in kaltes Wasser gestellt, blieben sie während mehrerer Tage vollkommen frisch. Während des Versuchs wurde die Schnittfläche nicht erneuert.

Drei 12 Cm. lange, in der Luft abgeschnittene und in Wasser gesetzte Sprossenden von *Helianthus* fingen bald an zu welken und wurden nach einer Stunde in welchem Zustand völlig unter Wasser getaucht. Auch die Schnittflächen waren unter Wasser. Als sie innerhalb 10 Minuten frisch geworden waren, wurden die Blätter aus dem Wasser genommen und etwas abgetrocknet; die Schnittflächen blieben im Wasser. Nach einer Stunde waren je 2—3 Blätter welk, nach 4 Stunden nur die Endknospen noch frisch und 12 Stunden später waren auch diese welk. Von andern ähnlichen Exemplaren, an denen aber, nach dem Aufenthalte im Wasser eine neue Schnittfläche in der Luft gemacht war, während die Blätter noch unter Wasser waren, die sonst aber vollkommen gleich behandelt waren, waren nach 16 Stunden noch keine, nach 24 Stunden nur 1—2 Blätter

welk. Aehnliche Versuche stellte ich mit demselben Resultate mit 16 Cm. langen Sprossenden von *Xanthium echinatum* an.

Eine grössere Anzahl je 40 Cm. lange Sprossspitzen von *Helianthus* waren in der Luft abgeschnitten und sogleich in Wasser gesetzt, wo sie bald anfangen zu welken. Jetzt wurde eine Glasglocke übergestülpt, wodurch die Verdunstung bald aufhörte und sämtliche Blätter wieder frisch wurden. Nach 14 Stunden wurde die Glasglocke entfernt; 12 Stunden später waren die meisten Blätter welk, aber die Endknospen noch frisch; später wurden alle Blätter welk, und bald darauf fingen auch einige Endknospen an zu welken.

Wenn diese beiden Versuche zeigen, dass bei gewöhnlicher Temperatur auch unter Umständen, welche der Aufnahme des Wassers im Stengel sehr günstig sind, dennoch die normale Leitungsfähigkeit nicht wieder erreicht wird, so scheinen sie doch Grund für die Vermuthung zu geben, dass eine geringe Vergrösserung der Leitungsfähigkeit stattgefunden hatte, da die Sprossgipfel zum zweiten Male langsamer welkten als zum ersten Male. Für diese Vermuthung sprechen auch die beiden folgenden Beobachtungen.

Einige 6—12 Cm. lange Sprossenden von *Helianthus* wurden in der Luft abgeschnitten und in Wasser gesetzt, nachdem so viele Blätter entfernt waren, dass an jedem ausser der Endknospe nur die drei jüngsten Blätter blieben. Bald welkten je 1—2 dieser Blätter, nach einigen Stunden erholten sie sich aber wieder und blieben mehrere Tage hindurch frisch.

In der Luft abgeschnittene und in Wasser gestellte, 40 Cm. lange Sprossgipfel von *Sida Napaea* fingen bald an zu welken. Nach mehreren Stunden waren sie, ohne dass die Schnittfläche erneuert worden war, wieder turgescens geworden und blieben mehrere Tage hindurch in diesem Zustande.

Die genauere Erkenntniss der Abhängigkeit der Verminderung der Leitungsfähigkeit von verschiedenen Umständen, und die Entdeckung ihrer wahren Ursache muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Nach dem Vorhergehenden darf man aber die Hoffnung hegen, dass das nähere Studium der hier behandelten Erscheinung dazu führen wird, auf die bei der Wasserleitung im Pflanzenkörper stattfindenden Verhältnisse ein neues Licht zu werfen.

November 1871.

Nachtrag.

Nachdem das Manuscript der vorliegenden Abhandlung schon längst dem Herausgeber übergeben worden war, erschien eine Arbeit von Dr. N. J. C. MÜLLER über »Beziehungen zwischen Verdunstung, Gewebespannung

und Druck im Inneren der Pflanze«. ¹⁾ Da die Thatsache, dass abgeschnittene, in Wasser gestellte Sprosse von *Helianthus annuus* welken und nach MÜLLER'S Ansicht nur durch dauernden Druck daran verhindert werden können, eine Hauptstütze der dort vertretenen Ansichten ist, und diese Ansichten überhaupt mit der herrschenden Auffassung im Widerspruch stehen, halte ich es für meine Pflicht die Erörterungen MÜLLER'S hier nachträglich zu besprechen.

Auf den beiden ersten Seiten dieser Abhandlung werden einige falsche, theilweise veraltete, theilweise niemals ausgesprochene Ansichten über die Bewegung des Wassers in der Pflanze als die herrschende Auffassung hingestellt. So sollen die Resultate der HALE'Schen und HOFMEISTER'Schen Versuche über den Wurzeldruck, welche bei Ausschluss der Verdunstung gemacht wurden, von den früheren Schriftstellern ohne Weiteres auf die verdunstenden Pflanzen übertragen worden sein, ja MÜLLER behauptet sogar, »dass der HALE'Sche Druck als Motor genannt wird für die Bewegung der Wassermassen in dem 200 Fuss hohen Baum«. Wo Herr MÜLLER in der botanischen Literatur diese Ansichten gefunden hat, ist mir nicht bekannt, da die erforderlichen Literaturangaben für diese Behauptungen fehlen. Eine historische Untersuchung der Frage liegt auch nicht in meiner Absicht, da es vielmehr Herrn MÜLLER'S Pflicht wäre, selbst durch eine solche, mit den nöthigen Citaten ausgestattete Behandlung des Thema's das wirkliche Vorhanden- und Verbreitetsein der von ihm als solche angegebenen Ansichten zu beweisen.

Ich halte mich an die letzte, etwa zwei Jahre vor MÜLLER'S Arbeit erschienene Darstellung der hierher gehörigen Erscheinungen, welche von SACHS in der zweiten Auflage des Lehrbuchs der Botanik, S. 572—580 gegeben wurde. Die verschiedenen Vorgänge der Wasserbewegung, welche von MÜLLER in seiner Arbeit fortwährend mit einander vermischt und verwirrt werden, sind hier klar und deutlich von einander getrennt und in ihren Beziehung zu den verschiedenen wirkenden Ursachen dargethan. SACHS unterscheidet (man sehe z. B. S. 577.) 1) »die langsamen Bewegungen des Wassers, wodurch dieses den assimilirenden und den wachsenden Zellen und Gewebmassen zugeführt wird«, 2) »die durch Verdunstung angeregte, meist raschere Wasserströmung im Holzkörper« und 3) »den Auftrieb des Wassers aus der Wurzel in den Stamm«. Jede dieser drei Arten der Bewegung des Wassers tritt unter Umständen von den Andern gesondert in die Erscheinung, meistens aber wirken sie zu gleicher Zeit in der nämlichen Pflanze, wobei aber die zweite fast ausnahmslos bei weitem die ausgiebigste ist. Die Natur dieser verschiedenen Bewegungen, die Gewebe, in denen sie stattfinden und die zu ihrer Erklärung zu benutzenden physi-

1) Botanische Untersuchungen von DR. N. J. C. MÜLLER 1872 Heft II. S. 24—55.

kalischen Erscheinungen werden dargelegt und dadurch eine Einsicht, so weit unsere physikalischen Kenntnisse diese eben erlauben, angebahnt.

Dieser Darstellung gegenüber erscheint nun die MÜLLER'sche Arbeit nicht nur als überflüssig, sondern sogar als ein bedeutender Rückschritt. Für die Bewegungen des Wassers in hohen Bäumen, sagt MÜLLER (S. 22), könne man sich a priori zwei mögliche Ursachen denken: den Wurzeldruck und die Imbibition. Da nun der Wurzeldruck offenbar nicht für die ganze Erhebung des Wassers ausreicht, meint MÜLLER, dass die Imbibition allein den Wasserverlust deckt. Diese Folgerung wurde aber schon von HALES (siehe SACHS, Handbuch, S. 213.) ausgesprochen. Wenn nun abgeschnittene belaubte Aeste von Bäumen und Sträuchern, in Wasser gestellt, frisch bleiben, reiche bei diesen Arten die Imbibition zur Erklärung der Erscheinung hin. Bei Helianthus-Zweigen aber, welche abgeschnitten und in Wasser gestellt welken, reiche die Saugung nicht hin, den Wasserverlust zu decken, es müsse hier also ein Wurzeldruck mitwirken. Diese Ansicht wurde schon von SACHS, l. c. ausgesprochen, die Fortsetzung der von SACHS an jener Stelle beschriebenen Versuche führte diesen aber zu der Ansicht, dass die Folgerung nicht richtig sei; diese fortgesetzten Untersuchungen bildeten, wie im Anfang vorliegenden Aufsatzes hervorgehoben wurde, den Ausgangspunkt für meine eigenen Untersuchungen.

MÜLLER aber, der, ohne SACHS zu citiren, die Folgerung als seine eigene hinstellt, betrachtet sie als richtig und geht bei seinen folgenden Untersuchungen von ihr aus. Merkwürdig ist es dabei zu bemerken, dass MÜLLER's eigene, in seiner Arbeit mitgetheilten Versuche die Unrichtigkeit der Behauptung zeigen: Auf Seite 38 giebt er an, dass ein Blatt von Helianthus annuus bei einem von -24 bis -130 Mm. Quecksilber fallenden Drucke während mehrerer Stunden turgescens bleibt; auf S. 44, dass Helianthus in normaler Weise lange Zeit unter negativem Druck von bis 400 Mm. Quecksilber verdunstete. Wie stimmen diese Beobachtungen zu dem Seite 24 gezogenen Schlusse: dass ein Wurzeldruck bei solchen saftreichen Krautpflanzen nöthig ist, um das Welken zu vermeiden?

Die angebliche Thatsache, dass das in den Blättern hoher Bäume verdunstende Wasser durch die Imbibition herbeigeschafft werden kann, dass aber niedere Krautpflanzen den Wurzeldruck für eine normale Verdunstung brauchen, sucht nun MÜLLER durch die ganz unbegründete Annahme zu erklären, dass die Verdunstungsgrösse der Blätter hoher Bäume gegenüber der Krautpflanze sehr klein sei. Die von SACHS, l. c. nachgewiesene Beziehung zwischen der Verdunstung und der Entwicklung des Holzes und einige andere Umstände machen es im Gegentheil sehr wahrscheinlich, dass grade bei hohen Bäumen die Verdunstung der Blätter eine sehr namhafte ist: Auch die von MÜLLER selbst citirte Paulownia und andere grossblättrige Bäume, machen diese Annahme MÜLLER's wenigstens sehr unwahrscheinlich.

Es wäre aber nutzlos weiter hierauf einzugehen, oder auch eine Kritik

der S. 25—27 geführten Discussion über die Möglichkeit einer Messung des bei Krautpflanzen angeblich für normale Verdunstung nöthigen Wurzel-druckes zu liefern, nachdem die im Anfang meiner Arbeit mitgetheilten Versuche von SACHS die Existenz einer kräftigen Saugung frisch decapitirter Wurzelstücke, also eines negativen Druckes, auch für diese Fälle ausser Zweifel gesetzt haben.

Die von MÜLLER citirten Experimente von HALES und HOFMEISTER über die bei der Imbibition von Wasser in lebendige Gewebe beobachteten Druckkräfte haben, wie sich aus ihrer Beschreibung leicht ergibt, keineswegs den höchsten Druck bestimmt, unter denen noch Quellung unter Aufnahme von Wasser stattfinden kann. Sie haben nur gezeigt, dass dieser Druck zwei Atmosphären erreichen oder sogar überschreiten kann. Dass die Kraft der Imbibition wahrscheinlich viel grösser (sogar grösser als 5—6 Atmosphären) sei, wurde von SACHS, l. c. S. 378, hervorgehoben, der darauf hinwies, dass »trockene Stärkekörner sich, wenn sie Wasser von gleicher Temperatur imbibiren, um 2—3° C. erwärmen; (siedendes) Wasser durch einen Druck von 40 Atm. nur um 0,078° C. erwärmt wird. Da nun die Erwärmung durch Imbibition wahrscheinlich auf Verdichtung des Wassers beruht, so erlauben diese Angaben einen Schluss auf die enorme Kraft der Imbibition«. MÜLLER, der dieser Stelle ebensowenig wie sonstiger, richtiger Ansichten seiner Vorgänger erwähnt, meint, dass die Imbibitionskräfte »eher 30 als 20, eher 40 als 30 Atmosphären gleichkommen«. Ober dieses aus eigenen oder Anderer Experimenten folgert, bleibt unbekannt, da die Angabe der Quelle fehlt.¹⁾ Wenn nun auch diese Behauptung an sich nicht unwahrscheinlich ist, so nützt sie doch wenig, wenn keine Thatsachen zu ihrer Unterstützung mitgetheilt werden.

Um nicht zu viele Einzelheiten aus MÜLLER'S Arbeiten zu besprechen, komme ich gleich zum Schlusse dieses Capitels, wo in folgenden zwei Sätzen das Resultat zusammengefasst wird: (S. 31.) »Das Wachsen der Knospen wird also viel eher mit den Quellungserscheinungen und den osmotischen Spannungen der Zellinhalte, wie mit den Wurzeldrucken in Causalzusammenhang stehen. Die Drucke der Zellinhalte wachsender Zellen auf ihre Wand in der Nähe der Vegetationspunkte werden ganz unabhängig vom Wurzeldruck sein, was für sehr hohe Pflanzen, Bäume nicht erst zu beweisen war«. In diesen beiden Sätzen sind wieder die einzelnen, bei SACHS, l. c., richtig von einander getrennten Erscheinungen mit einander verwirrt. Dass das Wachsen der Knospen ohne den Einfluss des Wurzel-drucks vor sich gehen kann, und in gewöhnlichen Fällen ohne diesen vor sich geht, ist Jedem bekannt, und daraus zu folgern, dass durch die Ver-

1) Das von MÜLLER in dieser Richtung angestellte Experiment Nr. 49 befindet sich auf S. 52. Leider ist aber nur die Methode des Experiments beschrieben und die Grösse der benutzten Gewichte angegeben; was aber die Folge war, wird nicht mitgetheilt.

dunstung immer ein negativer Druck herbeigeführt wird.¹⁾ Ob aber das Wachsen und die Drucke der Zellinhalte wachsender Zellen auf ihre Wand in der Nähe der Vegetationspunkte vom Wurzeldruck, wenn dieser da ist, unabhängig sind, darüber können nur directe Versuche entscheiden.

Auch die Beschreibung der Bewegung des Wassers im Baum (S. 34—35) ist nur eine unklare Darstellung der Vorgänge im Stamme, welche schon von SACUS, l. c., auseinandergesetzt sind. Die von ihm hervorgehobene bedeutende Leitungsfähigkeit des lebendigen Holzes, gegenüber der geringen Leitungsfähigkeit des todten Holzes wird hier nicht berücksichtigt; die Berücksichtigung dieses Verhältnisses hätte aber zu einer Erklärung der Thatsache führen können, dass abgeschnittene und mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Birkenstämme nur 6—8 Tage hindurch frisch bleiben, dann aber welken.

Ueber die MÜLLER'schen Versuche selbst wäre noch Manches zu bemerken, da sie aber fast nur Wiederholungen allgemein bekannter Versuche sind, oder doch keine neuen Thatsachen gebracht haben, unterlasse ich es näher auf sie einzugehen.

Meiner Meinung nach sind also die von MÜLLER besprochenen Thatsachen theils längst bekannt, theils unrichtig und ist seine unklare Darstellung ihres Zusammenhanges bei dem jetzigen Zustande unserer Wissenschaft, zumal nach der vor zwei Jahren von SACUS gelieferten Darlegung als ein entschiedener Rückschritt zu betrachten.

¹⁾ Beispiele wachsender Pflanzentheile, in denen auch ohne starke Verdunstung offenbar kein positiver Druck herrscht, findet man bei SACUS, l. c. S. 577.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): de Vries Hugo

Artikel/Article: [Ueber das Welken abgeschnittener Sprosse 279-301](#)