

Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen.

Von

Prof. Dr. **A. Ursprung** (Freiburg, Schweiz).

Im Jahre 1891 glaubte Strasburger¹⁾ den Nachweis erbracht zu haben, daß die lebenden Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt sind. Die im folgenden Jahre von Schwendener²⁾ ausgeübte Kritik schien Strasburger von der Unzulänglichkeit seiner Versuche nicht zu überzeugen, denn in der 1893 publizierten Abhandlung „über das Saftsteigen“³⁾ wurde an der Nichtbeteiligung lebender Zellen festgehalten. In demselben Jahre kam Schwendener⁴⁾ durch Berechnung der Leistungsfähigkeit der bekannten physikalischen Kräfte zum Schlusse, daß die Annahme der Beteiligung der lebenden Zellen am Saftsteigen fast unabweislich ist. Seit dieser Zeit wurde die in Rede stehende Frage weder durch experimentelle Untersuchungen noch durch theoretische Ausführungen weiter gefördert.

Es ist ohne Weiteres klar, daß durch ein gründliches Studium der Leistungen der bekannten physikalischen Kräfte die Frage nicht endgültig gelöst werden kann. Denn wenn es einerseits auch gelingen sollte zu zeigen, daß eine vorhandene physikalische Kraft Wasser in die Baumspitze treiben kann, so ist damit doch noch nicht bewiesen, daß in der Natur diese Kraft das Wasser auch wirklich in die Baumspitzen treibt. Andererseits muss der Nachweis, daß die bekannten physikalischen Kräfte das Wasser nicht in die Baumspitzen treiben können, die Mitwirkung lebender Zellen sehr wahrscheinlich machen, ohne jedoch ein abschließendes Urteil geben zu können. Denn es handelt sich ja im Grunde nicht darum, zu entscheiden, ob die bekannten rein physikalischen Kräfte genügen, sondern darum, ob rein physikalische Kräfte überhaupt ausreichen.

1) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

2) Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. (Sitzb. d. Berliner Akad. XLIV. 1892.)

3) Strasburger, Über das Saftsteigen. Jena 1893.

4) Schwendener, Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jamin'schen Kette. (Sitzber. d. Berliner Akad. XL. 1893.)

148 Ursprung, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen etc.

Im folgenden soll die Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen von neuem einer experimentellen Untersuchung unterzogen werden.¹⁾ Bevor ich zur Beschreibung und Diskussion der eigenen Versuche übergehe, halte ich es für geboten, die bereits vorliegenden Untersuchungen in Kürze zu besprechen.

An erster Stelle mögen die Experimente Strasburgers Erwähnung finden, die wir in zwei Gruppen einteilen können. Zur ersten Gruppe zählen wir die Versuche, bei denen das Aufsteigen von farbigen Lösungen beobachtet wurde; als Untersuchungsmaterial dienten abgeschnittene Pflanzen. Zur zweiten Gruppe nehmen wir jene Versuche, bei denen der organische Zusammenhang zwischen Wurzel und Stamm nicht gestört wurde.

Nach Strasburger besteht das Ergebnis der Versuche der ersten Gruppe darin, daß Farbstoffe auch in toten Stämmen bis 20 m hoch steigen; hieraus zieht er den Schluß, daß die lebenden Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt sind. Schwendener hat nun gezeigt, daß durch die Art der Versuchsanstellung Zustände geschaffen wurden, die denen in der Natur nicht entsprechen, und daß daher auch die erhaltenen Resultate nicht ohne weiteres auf Zustände in der Natur übertragen werden dürfen. Hier liegt es mir daran, nachzuweisen, daß selbst dann, wenn die Verteilung von Wasser und Luft dem natürlichen Zustand entsprechen würde, die Versuche nichts beweisen könnten. Strasburger kalkuliert folgendermaßen: deshalb, weil Wasser im toten Baum bis in die Krone steigt, sind die lebenden Zellen am Saftsteigen nicht beteiligt. Diese Kalkulation ist aber unrichtig, denn es genügt nicht zu wissen, daß das Wasser steigt, es muß auch untersucht werden, ob es in genügender Menge steigt. Diese quantitative Seite des Problems hat Strasburger in diesen Versuchen aber gänzlich vernachlässigt, und denselben in folgedessen die Beweiskraft genommen. Die Methode mit dem Aufsteigenlassen giftiger Lösungen ist zur Entscheidung unserer Frage schlecht geeignet. Das sicherste und untrügliche Zeichen dafür, daß Wasser in genügender Menge geleitet wird, bietet uns das Verhalten der Blätter. Bleiben die Blätter turgeszent, dann genügt der Wassertransport, welken sie, dann genügt er nicht. Sobald aber die Spreiten mit einer giftigen Lösung durchtränkt werden, so sterben sie ab und welken, auch wenn das Wasser in genügender Menge zuströmt. So einleuchtend es auch ist, daß die Bedeutung eines Faktors nur dann richtig gewürdigt werden kann, wenn er sowohl qualitativ als quantitativ untersucht wird, man trifft doch immer wieder auf Untersuchungen, die dieser elementaren Forderung nicht gerecht werden. Es ist dies ein Punkt, auf den ich schon früher²⁾ nachdrücklich hingewiesen habe.³⁾

¹⁾ Diese Untersuchungen waren schon vor Jahren geplant, konnten aber erst in letzter Zeit ausgeführt werden.

²⁾ Ursprung, Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Bibliotheca botanica. Heft 60. p. 106.)

³⁾ Ähnlich spricht sich auch Jost aus. Vorles. üb. Pfl. phys. 1904. p. 94.

Neben diesen Versuchen hat jedoch Strasburger in seinen Leitungsbahnen mehrere Experimente beschrieben, die zur Lösung unserer Frage einen Beitrag liefern können. Wurzel, Stamm und Blätter wurden während der ganzen Dauer des Versuches in organischem Zusammenhang gelassen, der Stamm eine Strecke weit abgetötet, während Wurzel und Blätter vollständig intakt blieben. Diese Versuche sollen jetzt besprochen werden.¹⁾

1. *Wistaria*: Ein 15 m langer Ast mit ca. 80 Blättern an der Spitze wurde auf 10,5 m abgebrüht. Die Blätter begannen nach 2 Tagen zu welken.
2. *Wistaria*: Ein 13 m langer Ast mit 12 Blättern an der Spitze wurde auf 10,5 m abgebrüht. Die Blätter begannen nach 2¹/₂ Tagen zu welken.
3. *Bryonia*: Drei Stengel von 7, 7,5 und 7,6 m Länge wurden mit Ausnahme von 1 m abgebrüht. Die Blätter der Gipfel blieben 4—5 Tage turgeszent.
4. *Bryonia*: 4—4,5 m lange Pflanzen auf 3 m abgebrüht, blieben nicht mehr als 5 Tage frisch; nur auf 1 m abgebrüht, blieben sie über 1 Woche frisch.

Eine Diskussion dieser Experimente konnte ich nirgends finden, was wohl damit zusammenhängt, daß Strasburger dieselben nicht für entscheidend hielt. Tatsächlich sind aber dies die einzigen Versuche, die uns über die Menge des geleiteten Wassers den nötigen Aufschluß geben, während alle übrigen nur die qualitative Seite des Problems berücksichtigen. Das Resultat lautet folgendermaßen: Bei einer Pflanze, deren Wurzel und Blätter vollständig im normalen Zustand belassen werden, tritt in kurzer Zeit Welken ein, wenn der Stengel auf eine längere Strecke abgetötet worden ist. Welken findet deshalb statt, weil das Wasser nicht mehr in genügender Menge zugeleitet wird. Wenn aber nach Abtöten der lebenden Zellen des Stengels die Wasserzufuhr eine ungenügende wird, so folgt, daß bei den Versuchspflanzen die lebenden Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Strasburgers eigene Versuche führen uns somit zu einem Resultat, das dem Seinigen gerade entgegengesetzt ist.

Schon früher hatte Boehm²⁾ ähnliche Experimente mit einer allerdings viel niedereren Pflanze, *Phaseolus multiflorus*, ausgeführt. Der Stengel wurde auf eine 18 cm lange Strecke mit Wasserdampf abgetötet. Die Pflanze „lebte“ in einem Versuche noch nach 3 Wochen, während in der Regel viel früher Welken eintrat. Das Welken der Blätter ist nach Boehm „entweder durch Erfüllung der Gefäße mit Gummi, oder (infolge sekundärer Veränderungen) durch Unterbrechung der Wasserfäden im halm-

¹⁾ Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. p. 646.

²⁾ Boehm, Ursache des Saftsteigens. (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1889. p. 55.)

förmigen Stengelteile mit Luft bedingt“. Eine Diskussion dieser Versuche mag unterbleiben, da sie uns etwas wesentlich Neues nicht lehren, und wir später einläßlich auf eigene Experimente mit dieser Pflanze eingehen werden.

Wenn aus den vorliegenden Untersuchungen auch mit Deutlichkeit folgt, daß bei den Versuchspflanzen die lebenden Zellen am Saftsteigen beteiligt sind, so bleibt es doch noch vollständig unaufgeklärt, welcher Art diese Beteiligung ist.

Um über diese letzte Frage Aufschluß zu erhalten, dürfte es zweckmäßig sein, zuerst die Veränderungen zu diskutieren, welche als Folge der Abtötung der lebenden Zellen durch Wasserdampf denkbar sind.

Der Stengel enthält lebende Zellen, tote Zellen und Interzellularen.

Der plasmatische Inhalt der lebenden Zellen verliert durch das Abtöten die charakteristischen osmotischen Eigenschaften. Es hören daher alle etwaigen Krafterleistungen auf, die hierdurch hervorgerufen werden; dann steigt auch, infolge des erleichterten seitlichen Austritts des Zellsaftes, die Transpiration des Stengels, falls der Wasserverlust durch die verkorkten Membranen eines starken Hautgewebes nicht genügend verhindert wird. Die seitliche Wasserabgabe des Stengels muß für die wasserleitenden Elemente von Nachteil sein, sobald die in ihnen sich findende Verteilung von Wasser und Luft eine für den Wassertransport unvorteilhafte Veränderung erfährt. Ferner ist eine Verstopfung der Leitungsbahnen zu befürchten.

Für die Membranen ist eine nachteilige Beeinflussung durch Veränderung der Imbibitionsfähigkeit, der Benetzbarkeit und des Filtrationswiderstandes denkbar.

Eine eventuelle Veränderung des Interzellulareninhaltes müßte durch einen oder mehrere der genannten Faktoren hervorgerufen werden.

Die Beteiligung der lebenden Zellen des Stengels am Saftsteigen kann somit eine mehrfache sein. Es ist denkbar:

1. daß sie einen Teil der zur Hebung des Wassers nötigen Kraft liefern.
2. daß sie die Aufgabe haben, die Gefäße und Tracheiden im leitungsfähigen Zustand zu erhalten, durch Verhinderung einer unvorteilhaften Veränderung des Inhaltes oder der Membran der leitenden Elemente (zu starker Austritt von Wasser bzw. Eintritt von Luft, Verstopfung, die Leitfähigkeit beeinträchtigende Veränderung der Gefäßwand).
3. daß sie zugleich im Sinne 1 und 2 wirken.

Als Versuchsobjekte wählte ich zuerst leitende Organe von geringer Länge. Später wurde die Länge so weit gesteigert, als dies zur Entscheidung der vorliegenden Frage nötig schien.

A. Versuche mit Blättern von *Primula sinensis* und einiger anderer Pflanzen.

Zu den Versuchen wurden zwei *Primula*-Stöcke verwendet, von denen jeder mehr als ein Dutzend Blätter besaß.

Ein 12 cm langer Blattstiel wurde auf eine Strecke von $9\frac{1}{2}$ cm abgetötet. Zu diesem Zwecke wurde ein 2,5 cm weites und $9\frac{1}{2}$ cm langes Glasrohr über den Stiel geschoben, die Rohrenden durch 2 halbierte und mit einer Öffnung für den Stiel versehene Korke sorgfältig verschlossen. In das obere und untere Ende dieses weiten Rohres mündete je ein enges Röhrchen, das eine diente zur Zuleitung, das andere zur Ableitung des Wasserdampfes. Alle dampfführenden Röhren wurden, soweit es nötig war, mit Watte isoliert, um eine Beschädigung benachbarter Blätter zu verhindern. Das Ableitungsrohr war natürlich so lang, daß der austretende Dampf die Pflanze nicht verletzen konnte. Es wurde 3 Minuten lang Wasserdampf durch das Rohr geleitet und dadurch ein $9\frac{1}{2}$ cm langes Stielstück abgetötet. Die Spreite und die übrigen nicht eingeschlossenen Stielteile waren nicht beschädigt worden. Daß auch die Wurzel intakt geblieben war, bewies das Verhalten der übrigen Blätter, die sich während der ganzen Versuchsdauer vollständig turgeszent erwiesen. Vier Stunden nach dem Durcheilen des Dampfes war die Spreite welk und das abgetötete Stielstück bandartig dünn geworden. Die Spreitenfläche betrug 18 cm^2 .

Ein 9 cm langer Blattstiel wurde auf eine Strecke von 6 cm abgetötet, indem man aus einem engen Rohre, das über die abzutötende Strecke hingeführt wurde, einen Strahl von Wasserdampf auf den Stiel einwirken ließ¹⁾. Nach 4 Stunden war die Spreite welk, nach 1 Tag dürr. Die Spreitenfläche betrug ca. 14 cm^2 .

Zwei weitere Versuche führten zu demselben Resultat; nach 1—3 Tagen waren die Spreiten dürr.

Diese Versuche zeigen, daß die Blattspreite von *Primula sinensis* in kurzer Zeit welkt und verdorrt, wenn der Stiel auf etwa $\frac{2}{3}$ seiner Länge abgetötet wird. Somit können die lebenden Zellen schon bei ganz niedern krautigen Pflanzen zur Wasserleitung nötig sein.

Wie schon oben auseinandergesetzt wurde, kann man sich diese Wirkung durch verschiedene Ursachen entstanden denken. Um eine bessere Einsicht zu gewinnen, tötete ich einige Stiele nur auf kürzere Strecken ab. Ein Stiel wurde nur auf 1 cm abgetötet, ein anderer auf 3,5 cm; die Spreiten beider Blätter waren nach 14 Tagen noch völlig turgeszent.

¹⁾ Die Abtötung geschah bei Blattstielen, wo nichts besonderes bemerkt ist, immer auf diese Weise. Die Spreite wurde durch Umgeben mit feuchter Watte oder mit einem feuchten Tuch vor dem Wasserdampf geschützt und der Stiel durch eine Papierschiene in seiner natürlichen Lage gehalten.

Hieraus folgt, daß in unsern obigen Versuchen die Ursache des Abdorrens der Spreite nicht in einer Gefäßverstopfung bestehen kann. Denn eine Gefäßverstopfung, welche die Folge der Abtötung der lebenden Zellen ist, kann bei einer Abtötung auf $3\frac{1}{2}$ cm nicht ausbleiben, wenn sie bei einer Abtötung auf 6 cm eintritt. Allerdings müßte das Welken, falls die Verstopfung nicht den ganzen Lumenquerschnitt betrifft, langsamer erfolgen, da die schlecht leitende Schicht kürzer ist; niemals aber könnte die Spreite in dem einen Fall nach 14 Tagen noch völlig frisch sein, während sie im andern Fall schon nach wenigen Stunden welkt. Auch dann, wenn man annimmt, daß die Verstopfungen sich hauptsächlich an den Stellen finden, wo die abgetötete Stielpartie an die lebende angrenzt, ist eine Erklärung unmöglich. Zu demselben Resultate führten die sogleich zu besprechenden Versuche mit paraffinierten Stielen. Die später vorgenommene anatomische Untersuchung von zwei der ganzen Länge nach abgetöteten Stielen, bestätigte das eben auf indirektem Wege erhaltene Resultat. Die Stiele der infolge ungenügender Wasserzufuhr verdorrten Spreiten zeigten keine Gefäßverstopfungen; die Gefäße enthielten Jaminsche Ketten mit langen Luftblasen.

Pelargonium zonale: Ein 9 cm langer Blattstiel wurde der ganzen Länge nach abgetötet und mit dem Stengel natürlich in organischem Zusammenhang gelassen. Die Spreite von ca. 40 cm^2 Flächeninhalt war nach einigen Tagen welk. Von einem 8 cm langen Stiel wurden 5 cm abgetötet; die Spreite, deren Inhalt 42 cm^2 betrug, war noch nach 1 Woche turgeszent. Von einem 16 cm langen Stiel wurden $8\frac{1}{2}$ cm abgetötet; die Spreite, deren Inhalt 16 cm^2 betrug, war noch nach 2 Wochen turgeszent.

Von zwei 8 cm langen Stielen einer *Begonia* wurde der eine auf eine Strecke von 4 cm, der andere der ganzen Länge nach abgetötet; die Spreite des ersten Blattes war noch nach 1 Woche turgeszent, die des zweiten in wenigen Tagen vollständig welk.

Von zwei $3\frac{1}{2}$ cm langen Stielen einer *Impatiens* wurde der eine auf eine Strecke von $1\frac{1}{2}$ cm, der andere der ganzen Länge nach abgetötet; die Spreite des ersten Blattes war noch lange turgeszent, während die Spreite des zweiten Blattes rasch welkte. Von zwei *Fuchsiablättern* wurden die 6 bzw. 7 mm langen Stiele der ganzen Länge nach abgetötet; nach 1—2 Tagen waren die Spreite vollständig welk.

Vicia Faba: Von zwei 25 cm hohen Pflanzen wurde die eine bis 4 cm unter der Spitze abgetötet; die Blätter der lebenden Partie waren in einigen Tagen welk. An dem Stengel der anderen Pflanze wurden 5 Stellen von je 1 cm Länge abgetötet; die toten Stellen waren jeweils um $\frac{1}{2}$ cm von einander entfernt; die Blätter waren nach 14 Tagen noch vollständig turgeszent.

Bei allen bis jetzt untersuchten Pflanzen tritt somit in kurzer Zeit Welken ein, wenn der Blattstiel oder der Stengel auf

eine lange Strecke abgetötet wird; das Welken findet dagegen unverhältnismäßig viel langsamer statt, wenn die abgetötete Strecke kurz ist.

Nachdem gezeigt wurde, daß das Abdorren der Blätter nicht durch Gefäßverstopfung hervorgerufen sein kann, soll jetzt untersucht werden, ob ein zu starker seitlicher Wasserverlust die Ursache ist. Ich tötete Blattstiele von *Primula* von 10—12 cm Länge mit dem Dampfstrahl auf die bekannte Weise ab.

Ein Stiel wurde nicht weiter verändert.

Ein zweiter Stiel wurde seiner ganzen Länge nach mit Watte umgeben.

Ein dritter Stiel wurde, durch Einschließen in ein mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidetes Glasrohr, in feuchter Luft gehalten.

Ein vierter Stiel wurde mit Paraffin bestrichen.

Die Spreite des ersten Blattes war nach 2 Tagen dürr.

Die Spreite des zweiten Blattes war nach 2 Tagen welk. nach 4 Tagen dürr.

Die Spreite des dritten Blattes war noch nach 6 Tagen turgeszent, nach 8 Tagen welk.

Die Spreite des vierten Blattes war selbst nach 1 $\frac{1}{2}$ Monat — zwar welk — aber noch nirgends dürr.

Diese Versuche zeigen deutlich, daß bei Blattstielen von *Primula sinensis* das Welken umsoweniger rasch erfolgt, je mehr die seitliche Wasserabgabe verhindert wird. Ähnliche Resultate lieferten 12 weitere Versuche, in denen die getöteten Blattstiele paraffiniert oder mit Asphaltlack bestrichen wurden. Wenn es auch nicht mehr gelang, die Blätter so lange am Leben zu erhalten, wie in dem eben erwähnten Falle, so waren doch selbst in den Versuchen, in denen das Absterben am schnellsten erfolgte, die Spreiten nach 3 Tagen noch ganz turgeszent, während sie bei ungeschütztem Stiel in derselben Zeit vollständig welkten. Die Tatsache, daß in dem einen Falle die Spreite noch nach mehr als einem Monat frisch war, spricht dafür, daß eine ausreichende Leitung möglich ist, ohne die Beteiligung von Transportkräften, die in den lebenden Stielzellen ihren Sitz haben. Dabei ist allerdings die Voraussetzung gemacht, daß die Abtötung des Stieles eine vollständige war: ob dies auch zutrifft ist jedoch zweifelhaft, da das erwähnte Resultat nur ein einziges mal erhalten wurde. Wenn somit die Rolle, welche die lebenden Zellen des *Primulablattstieles* spielen auch noch nicht ganz aufgeklärt ist, so steht doch fest, daß ihnen die Aufgabe zukommt, eine zu starke seitliche Wasserabgabe zu verhindern; ob diese Funktion die einzige ist, die für die Frage des Saftsteigens Bedeutung hat, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Daß das lebende Plasma eine Herabsetzung der Transpiration bedingt, ist allgemein bekannt, doch glaubte man die Wirkung des lebenden Plasmas gegenüber der Wirkung der

Cuticula vernachlässigen zu dürfen. Jedenfalls hat dieser Satz keine allgemeine Gültigkeit. Hängt man 2 möglichst gleiche Blattstiele, deren Enden verklebt sind und von denen der eine mit Wasserdampf getötet wurde, so auf, daß sie ungehindert transpirieren können, so ist der bedeutend stärkere Wasserverlust des getöteten Stieles äußerst augenfällig. In einem Versuche war der getötete Stiel nach einem Tage dürr, während der andere zwar nicht mehr turgeszent, aber doch noch sehr wasserreich war. Es ist wahrscheinlich, daß vor allem die zahlreichen Drüsenhaare für die starke Wasserabgabe des toten *Primulastieles* verantwortlich zu machen sind.

Die Tatsache, daß Blätter, deren Stiele nur auf eine kürzere Strecke abgetötet wurden, lange Zeit turgeszent bleiben, ist wohl verständlich, wenn eine tiefere Einsicht zur Stunde auch noch fehlt. Falls die lebenden Zellen einen Kraftbeitrag zur Leitung des Wassers liefern, so ist das Kräftedefizit eben um so geringer und um so leichter ohne Nachteil zu ertragen, je kürzer die abgetötete Strecke ist; aber auch der seitliche Wasserverlust ist um so kleiner und kommt um so weniger in Betracht, je kürzer die tote Strecke ist. Diese Versuche zeigen ferner deutlich, daß lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind, da sonst die Länge der toten Strecke gleichgültig sein müßte.

B. Versuche mit *Phaseolus multiflorus*.

Es wurden 3 möglichst gleich beschaffene Exemplare ausgewählt, von denen jedes 60 cm hoch war. Sämtliche Blätter, mit Ausnahme der beiden obersten, wurden abgeschnitten, so daß jede Pflanze an ihrem oberen Ende 2 mittelgroße Blätter trug. Nach Verkleben der Wundstellen wurde das eine Exemplar nicht mehr weiter verändert, die beiden andern dagegen vom Boden weg bis auf 40 cm Höhe mit Wasserdampf abgetötet, so daß jeweils eine, die Blätter tragende Stengelstrecke von 20 cm Länge am Leben blieb.¹⁾ Nach erfolgter Abtötung wurde die getötete Strecke bei dem einen Exemplar paraffiniert, bei dem andern nicht. Die Blätter der beiden Pflanzen mit abgetöteten Stengelstrecken, waren nach 2—4 Tagen welk. Das Welken erfolgt bei der Pflanze mit nicht paraffiniertem Stengel etwas rascher; nach 4 Tagen waren ihre Blätter bereits dürr. Daß das Abschneiden der Blätter nicht nachteilig wirkte, bewies das Exemplar mit lebendem Stengel; dasselbe hatte sich nach einem Monat zu einer stattlichen Pflanze entwickelt, die 9 Blätter besaß.

Zwei 40 cm hohe Pflanzen wurden bis auf 10 cm von der Spitze abgetötet; die lebende Strecke trug jeweils 2 mittelgroße

¹⁾ Auch hier wurden die nicht abzutötenden Teile vor jeder Einwirkung des Dampfes durch Umwickeln mit nassen Tüchern sorgfältig geschützt. Da der Stengel oft ziemlich dick war, so ließ ich, um das Abtöten zu beschleunigen, gleichzeitig 2 Dampfstrahlen auf einander gegenüberliegende Seiten des Stengels einwirken.

Blätter; das abgetötete Stengelstück war bei der einen Pflanze paraffiniert. Die Blätter waren bei beiden Exemplaren nach 2 Tagen welk und nach 5 Tagen dürr.

Zwei 55 cm hohe Pflanzen wurden bis auf 15 cm von der Spitze abgetötet und die tote Strecke des einen Exemplares paraffiniert; die 3 am lebenden Teile stehenden Blätter waren in beiden Fällen nach 3 Tagen welk und nach 5 Tagen dürr.

Es wurden noch mehrere ähnliche Versuche mit demselben Erfolge ausgeführt; die abgetötete Stengelstrecke blieb entweder unverändert oder erhielt einen Überzug von Paraffin oder Asphaltlack.

War die abgetötete Stengelstrecke kurz, so blieb die Pflanze bedeutend länger am Leben. Eine 63 cm hohe Pflanze z. B., deren Stengel vom Boden nur bis zu 22 cm Höhe abgetötet wurde, war noch nach 19 Tagen turgeszent. Dieser Versuch zeigt zudem, daß durch die angewendete Abtötungsmethode eine Verletzung der Wurzeln nicht stattgefunden hatte und daß also das Welken nicht die Folge einer Beschädigung des Absorptionssystemes sein kann.

Die Tatsache, daß nach Abtöten einer längeren Stengelstrecke die Blätter nach kurzer Zeit welken, zeigt, daß auch bei *Phaseolus* die lebenden Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Da durch Umgeben der abgetöteten Strecke mit einer Schicht von Paraffin oder Asphaltlack der Welkungsprozeß nicht verlangsamt wurde, so hat hier die Verhinderung einer zu starken seitlichen Wasserabgabe durch die lebenden Zellen für das Saftsteigen nur eine ganz untergeordnete Bedeutung. Daß den lebenden Zellen diese Funktion auch bei *Phaseolus*stengeln zukommt, bewies der folgende Versuch: Zwei möglichst gleichbeschaffene Stengelstücke wurden im Laboratorium frei aufgehängt, nachdem die Schnittstellen verklebt und der eine Stengel abgetötet worden war; am folgenden Tag war der getötete Stengel vollständig welk und zusammengeschrumpft, der andere noch ziemlich turgeszent.

Daß Gefäßverstopfung nicht die Ursache des Welkens sein kann, ergibt sich einmal aus dem Verhalten von Pflanzen, deren Stengel nur auf eine kürzere Strecke abgetötet wurde und deren Blätter lange turgeszent blieben. Die Schlußfolgerung ist dieselbe wie bei *Primula*. Den direkten Beweis liefert die anatomische Untersuchung der abgetöteten Stengel; dieselbe wurde vorgenommen nachdem die Blätter vollständig verdorrt waren. Das Studium zahlreicher Längsschnitte zeigte, daß in vielen Stengeln die Gefäße beinahe gar keine Verstopfungen aufwiesen; in andern Stengeln fanden sich verstopfte Gefäße, aber nur in relativ sehr geringer Zahl. Da auch an den Gefäßmembranen keine Veränderungen nachgewiesen werden konnten, so bleibt von den früher für das Welken angeführten Erklärungsmöglichkeiten nur noch die eine übrig, die in der Mitwirkung lebender Zellen an der Erzeugung der Hebungskraft besteht.

C. Versuche mit *Hedera* und *Fagus*.

Da die abzutötenden Organe hier z. T. bedeutend dicker waren als in den vorhergehenden Versuchen, so mußte die Methode etwas abgeändert werden. Um die Abtötung auch hier im Wasserdampf erfolgen zu lassen, ließ ich mir einen einfachen Apparat konstruieren. Derselbe besteht aus einem 80 cm langen, 2 cm weiten Messingrohr, das der Länge nach in 2 Hälften zersägt wurde. Der abzutötende Pflanzenteil wurde in das Rohr hineingelegt und die beiden Rohrhälften durch mehrere starke Klammern fest aufeinander geschraubt. Zwei kleine, an den Rohrenden angebrachte Seitenröhrchen dienten zur Zu- bzw. Ableitung des Dampfes. Nachdem die Rohrenden durch entsprechende Korke sorgfältig verschlossen waren, ließ man während 20 Minuten einen kräftigen Dampfstrom durch das Rohr streichen. Zur Erzeugung des Dampfes diente ein ca. zwei Liter fassender Blechzylinder, welcher, da ich die Versuche im Wald ausführte, mit Hilfe eines Bartel-Brenners erwärmt wurde.

Ein 1,04 m hohes Exemplar von *Hedera*, das an einer Buche emporkletterte, wurde auf eine Strecke von 80 cm abgetötet, nachdem die Haftwurzeln von der Buchenrinde losgelöst worden waren. Nach der Abtötung bestrich ich den Stengel mit Asphaltlack und hielt ihn mittelst Bindfaden in der natürlichen, senkrechten Lage fest. Der obere 22 cm lange, lebende Abschnitt, trug 22 Blätter. Das Abtöten erfolgte am Abend des 24. Mai, am Morgen des 26. Mai, also nach 1½ Tagen, waren die jüngeren, noch zarteren Blätter vollständig welk. Die nachträgliche anatomische Untersuchung zeigte, daß die Ursache dieses Welkens nicht auf einer Gefäßverstopfung beruhen konnte.

Ein anderes 4,5 m hohes Exemplar von *Hedera* wurde auf 2,5 m abgetötet und mit Asphaltlack bestrichen. Die töte Strecke begann 1 m unterhalb der Spitze. Der obere lebende Teil trug 70 Blätter. Auch hier waren die jüngeren Blätter nach 1½ Tagen vollständig welk.

Daß das Abtrennen der an der abzutötenden Strecke befindlichen Blätter und das Entfernen der Pflanze von der Stütze nicht die Ursache des Welkens sein konnte, liegt auf der Hand, besonders da der Stengel und daher alle Wundstellen mit Asphaltlack¹⁾ zugedeckt wurden. Den direkten Beweis lieferte eine *Hederapflanze*, die ich vollständig von der Stütze entfernen ließ und deren Blätter bis auf die 4 obersten abgetrennt wurden, Blätter und Sproßspitze blieben völlig frisch und entwickelten sich ungestört weiter.

Auch eine junge Buche von 2 m Höhe wurde zu den Versuchen verwendet. Die Verzweigung des Stämmchens begann in 1 m Höhe; nur dicht über dem Boden fanden sich 3 Ästchen mit 60 Blättern. Die dazwischenliegende ca. 80 cm lange Strecke

¹⁾ Daß auch das Bestreichen mit Asphaltlack nicht nachteilig wirkte, wurde ebenfalls experimentell nachgewiesen.

wurde abgetötet und mit Asphaltlack bestrichen. Oberhalb der abgetöteten Strecke fanden sich ca. 120 Blätter; sie begannen nach 2 Tagen zu welken und waren nach 1 Woche zum größten Teile dürr, während die unterhalb der toten Strecke inserierten Blätter völlig turgeszent blieben. Gefäßverstopfungen konnten, wie die anatomische Untersuchung zeigte, nicht die Ursache des Welkens sein.

Da bei dem Versuche mit *Phaseolus* einige wenige Blätter abgetrennt wurden, bei den Experimenten mit *Hedera* sogar ziemlich viele, so läßt sich einwenden, die Bedingungen seien — von der Abtötung ganz abgesehen — andere gewesen als in der Natur, die erhaltenen Resultate hätte daher auch nur für die Versuchsbedingungen, nicht aber für natürliche Verhältnisse Geltung. Dieser Einwurf gilt nicht für die Experimente mit *Fagus* und *Primula*. Was die übrigen Versuche betrifft, so könnte das Abtrennen der Blätter deshalb von Wichtigkeit sein, weil hierdurch ebensoviele tiefer gelegene Saugpumpen entfernt wurden. Es ist die Möglichkeit denkbar, daß die Blätter in solchen Entfernungen angebracht sind, daß die Saugung eines beliebigen Blattes eben ausreicht, um das vom untern Blatt hergeschaffte Wasser um eine weitere Etappe zu heben. Diese Annahme ist aber schon deshalb sehr unwahrscheinlich, weil die Blätter nicht nur Saugpumpen, sondern zugleich auch sehr starke Wasserkonsumenten darstellen. Ein Beweis für die Unrichtigkeit der Ansicht von der Bedeutung der unteren Stengelblätter für das Saftsteigen ist dadurch zu erbringen, daß man sämtliche Blätter vollständig intakt läßt und nur die zwischenliegenden Stengelstücke abtötet. Diese Experimente sind ziemlich umständlich; die wenigen Versuche, die mir zur Zeit vorliegen, sprechen jedoch gegen eine solche Annahme. Ohne Schwierigkeit ist dagegen ein anderer Beweis zu führen. Wären die Saugkräfte der an der abgetöteten Stengelpartie befindlichen Blätter für den Wassertransport nach oben wesentlich, dann müßte derselbe, nach Abtrennen der genannten Blätter, nicht mehr mit genügender Stärke erfolgen können; dies trifft aber, wie der Versuch zeigte, nicht zu.

Da auch bei *Hedera* und *Fagus* keine Veränderungen in den Gefäßwänden konstatiert werden konnten, so gelangen wir wie bei *Phaseolus* zum Schlusse, daß die lebenden Stengelzellen bei der Erzeugung der Hebungskraft mitbeteiligt sind.

Das wichtigste Resultat der vorliegenden Untersuchungen besteht in dem experimentellen Nachweis, daß bei den verwendeten Versuchspflanzen lebende Zellen am Saftsteigen beteiligt sind. Die Funktion der lebenden Zellen kann eine verschiedene sein, sie haben entweder die Aufgabe die leitenden Elemente im leitungsfähigen Zustand zu erhalten oder aber einen Teil der Hebungskraft zu liefern. Die Hauptfunktion ist

158 Ursprung. Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen etc.

für höhere Pflanzen die letztere, während vielleicht bei niedern Kräutern die Erhaltung des leitungsfähigen Zustandes der Leitungsbahnen zur Hauptfunktion werden kann. Die Versuche beziehen sich erst auf wenige Pflanzen. Obschon dieselben absichtlich unter den niedern und mittleren Kräutern, sowie unter den Holzgewächsen ausgesucht wurden, und obschon kein Grund vorliegt a priori für andere Pflanzen ein wesentlich anderes Verhalten vorauszusetzen, da die Versuchspflanzen auch in anatomischer Hinsicht keine Besonderheiten aufweisen, so möchte ich die gefundenen Resultate doch nicht generalisieren, bevor durch weitere Experimente eine breitere Basis geschaffen ist. Den Schlußfolgerungen Strasburgers kommt deshalb keine Beweiskraft zu. weil in seinen Versuchen die Menge des geleiteten Wassers völlig unberücksichtigt blieb. Ob aber eine Kraft ausreicht, um den Transpirationsverlust zu decken, kann selbstverständlich durch reine qualitative Versuche niemals ermittelt werden.

Freiburg (Schweiz). Mai 1904.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [BH_18_1](#)

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

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. 147-158](#)