

|                     |   |
|---------------------|---|
| <b>Zeitschrift:</b> | Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse |
| <b>Herausgeber:</b> | Schweizerische Botanische Gesellschaft  |
| <b>Band:</b>        | 42 (1933)   |
| <b>Heft:</b>        | 2   |
| <b>Artikel:</b>     | Dynamik des Saftergusses aus turgeszenten Kapillaren  |
| <b>Autor:</b>       | Frey-Wyssling, Alb.   |
| <b>DOI:</b>         | <a href="https://doi.org/10.5169/seals-28408">https://doi.org/10.5169/seals-28408</a>           |

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 22.02.2026

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

# Dynamik des Saftergusses aus turgeszenten Kapillaren.

Von Alb. Frey-Wyssling.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der E. T. H. Zürich.)

Eingegangen am 8. Juni 1933.

|   | Inhalt. | Seite |
|---|---------|-------|
| Einleitung . . . . .  |         | 254   |
| A. Theoretischer Teil . . . . .   |         | 255   |
| 1. Die Stromlinien der Saftströmung in flächenhaft entwickelten Kapillar-<br>systemen . . . . .   |         | 255   |
| 2. Das Problem der Saftströmung in elastischen Kapillaren . . . . .                               |         | 258   |
| 3. Das Längsprofil der durchströmten Kapillaren . . . . .   |         | 260   |
| 4. Zerlegung des Strömungsvorganges in zwei Teilprobleme . . . . .                                |         | 262   |
| a) Ausflussfunktion für die elastische Entleerung einer Röhre von<br>konstanter Länge L . . . . . |         | 262   |
| b) Ausflussfunktion für eine Poiseuille-Strömung bei wachsender Ka-<br>pillarenlänge L . . . . .  |         | 265   |
| c) Bedeutung der beiden aufgestellten Ausflusstypen . . . . .                                     |         | 265   |
| B. Experimenteller Teil . . . . .   |         | 266   |
| 1. Anwendung der abgeleiteten Ausflussgleichungen . . . . .                                       |         | 266   |
| a) Der Milchsafterguss einer Rindeninsel . . . . .  |         | 267   |
| b) Der Milchsafterguss eines nicht völlig isolierten Rindenstreifens . .                          |         | 269   |
| c) Kombination der beiden aufgestellten Strömungsweisen . . . . .                                 |         | 271   |
| 2. Die Turgordehnung der Milchröhren von <i>Hevea</i> . . . . .                                   |         | 272   |
| 3. Begleiterscheinungen der Milchsaftströmung . . . . .   |         | 274   |
| a) Die Verdünnungsreaktion . . . . .  |         | 274   |
| b) Die Viskositätsänderung . . . . .  |         | 277   |
| c) Oberflächenspannung . . . . .  |         | 279   |
| 4. Ergebnisse des experimentellen Teiles . . . . .  |         | 281   |
| C. Diskussion des Siebröhrensaft-Ergusses . . . . .   |         | 281   |
| Zusammenfassung . . . . .   |         | 282   |

## Einleitung.

Das Gesetz von Poiseuille ist in der Pflanzenphysiologie bisher stets in dem Sinne angewendet worden, dass ausser dem Druckgefälle alle für die Kapillarströmung massgebenden Grössen konstant seien. Mag dies bis zu einem gewissen Grade für den Transpirationsstrom gelten, so ergeben sich bereits Unstimmigkeiten, wenn man den Blutungsstrom eines angeschnittenen Triebes betrachtet. Die Konzentration des Blutungssafes ist veränderlich, so dass die für die Blutung massgebende Viskosität als Variable auftritt. Noch komplizierter werden die Verhältnisse, wenn man elastische Kapillaren anschneidet, da dann auch der in der Formel von Poiseuille in der 4. Macht erscheinende Röhren-Radius ver-

änderlich wird. Solche turgeszente Kapillaren mit variablem Querschnitt sind die Milch- und die Siebröhren; ferner gehören die Schleim-, Harz- und andere Gänge, die unter Turgordruck der umliegenden Gewebe stehen, hierher.

Die Theorie der Strömung in elastischen Kapillaren ist somit von praktischer Bedeutung für die Harz- und Kautschukgewinnung; aber ebenso wichtig ist die theoretische Seite des Problemes, da es die strittige Frage der Saftbewegung in den Siebröhren berührt.

Es wurde daher getrachtet, die Dynamik des Saftergusses aus turgeszenten Kapillaren so allgemein wie möglich zu behandeln. Als Versuchspflanze und Prüfstein der gewonnenen Anschauungen soll der Kautschukbaum *Hevea brasiliensis* dienen.

### A. Theoretischer Teil.

#### 1. Die Stromlinien der Saftströmung in flächenhaften Kapillarsystemen.

Wenn man eine gewöhnliche Zelle anschneidet, wird der Turgor für den ganzen Bereich der Zelle aufgehoben. Anders liegen die Verhältnisse, wenn turgeszente Kapillaren geöffnet werden. In Röhren von genügender Längsentwicklung braucht die Turgorsenkung Zeit, um sich in der gesamten Längserstreckung der Kapillare geltend zu machen. Es entsteht ein *Turgorgefälle*. Wird dieses Gefälle unterhalten, indem man z. B. den Turgor an einer bestimmten Stelle ständig auf Null hält (Schnittwunde), entsteht eine *Strömung*.

Die in den Pflanzen vorkommenden turgeszenten Kapillaren sind oft durch seitliche Verschmelzungen zu ausgedehnten *Röhrensystemen* verbunden (Harzgänge, Milchröhren, Siebröhren von *Cucurbita*). Anastomosieren nur die Kapillaren bestimmter Flächen miteinander, entstehen *flächenhafte Kapillarsysteme*, wie z. B. im Phloem von *Hevea*, wo aus dem Kambium periodisch gegliederte Milchröhren entstehen, die sich dann in der jeweiligen Bildungsfläche (Zylindermantel) zu einem Maschwerk verketten. In der Regel entwickeln sich aber *räumliche Kapillarsysteme*, indem die Verschmelzungen nach allen Richtungen des Raumes erfolgen. Treten solche räumliche Systeme, wie dies für das Milchröhrensystem vieler tropischer Bäume zutrifft, nur in der Rinde auf, kann man sie in erster Annäherung auch als flächenhaft betrachten.

Es soll im folgenden untersucht werden, welchen Weg die Milchschaftteilchen einschlagen, wenn man die Rinde solcher Bäume anschneidet und auf diese Weise eine Saftströmung im turgeszenten Kapillarsystem erzeugt. Die Bahnen, welchen die einzelnen Teilchen während der Saftbewegung folgen, heissen *Bahnlinien*; die Kurven der Geschwindigkeitsvektoren *Stromlinien*. Für stationäre Strömungen sind Bahn- und Stromlinien identisch (Prantl-Tietjens).

Man könnte geneigt sein, anzunehmen, dass die Milchsaftteilchen auf dem nächsten Wege, d. h. längs einer Geraden der Zapfstelle zustreben. Dies gilt aber nur für den Fall, dass mit einem Rindenbohrer ein kreisrundes Loch aus der Rinde gestanzt wird. Von der kreisförmigen Wunde entwickelt sich dann das Turgorgefälle radial nach allen Richtungen. Punkte gleichen Druckes liegen somit auf konzentrischen Kreisen. Die Bahn der strömenden Teilchen steht senkrecht auf dieser Kreisschar. Die Stromlinien sind daher Kreisradien, d. h. Gerade (Fig. 1 a). Die Stromlinienschar zusammen mit den Linien gleichen Druckes nennt man das *Stromlinienbild*.

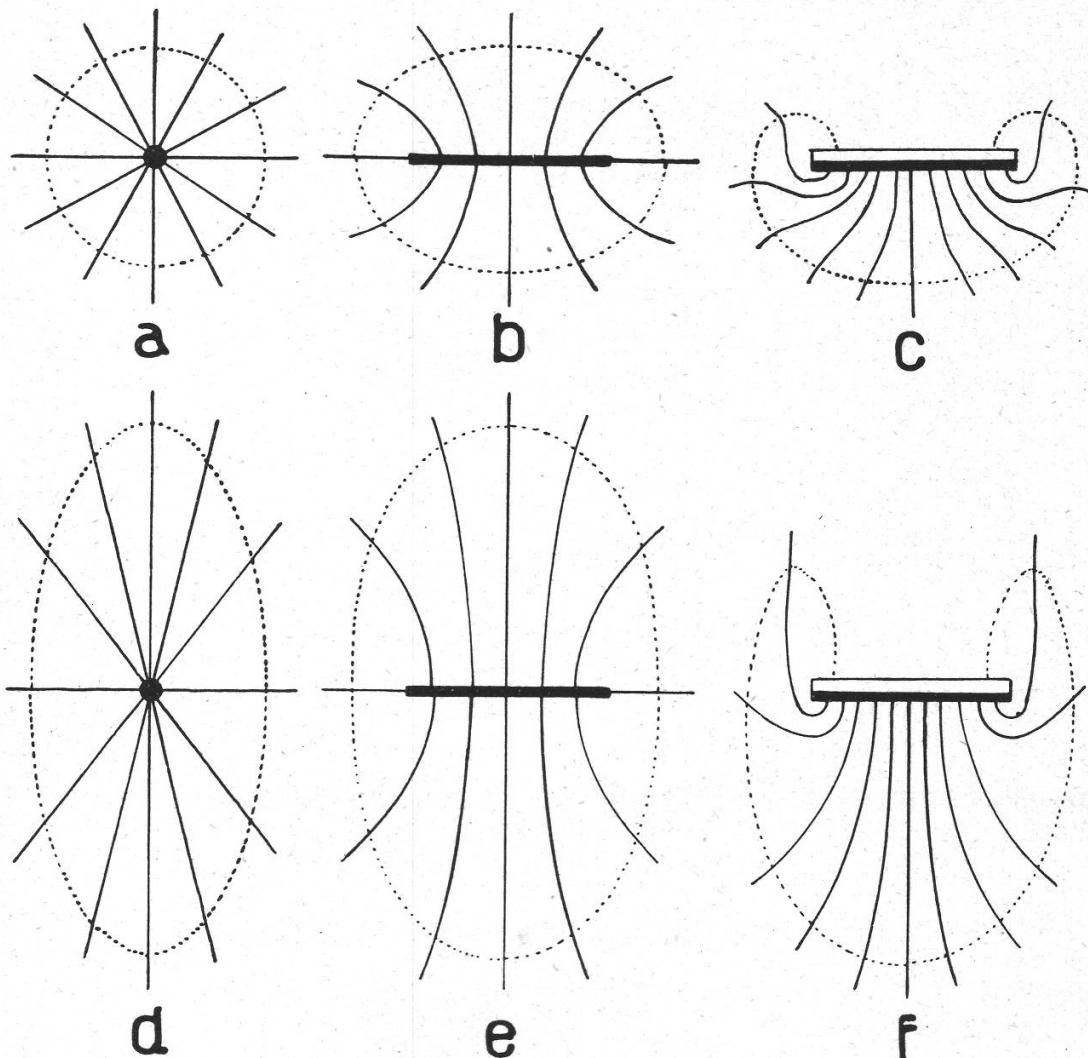


Fig. 1.

*Stromlinienbilder* beim Anzapfen flächenhafter Kapillarsysteme  
(Zapfwunde schwarz angedeutet).

- Stromlinien. ..... Linien gleichen Druckes.
- a—c) Der Strömungswiderstand ist nach allen Richtungen gleich.  
d—f) " " " " in horizontaler Richtung 2.5 mal grösser als in vertikaler Richtung.  
a und d) Die Zapfwunde ist ein kreisrundes Loch mit allseitigem Zufluss.  
b " e) " " " " Schnitt mit beidseitigem Zufluss.  
c " f) " " " " " " einseitigem Zufluss.

Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn man das Kapillarsystem nicht durch eine Bohrung, sondern durch einen Schnitt öffnet (Fig. 1 b). Die Linien gleichen Druckes sind dann oval und die orthogonalen Stromlinien gekrümmmt. Der Milchsaft, der zwischen zwei der in Fig. 1 b gezeichneten Stromlinien in die Strömungsfigur eintritt, muss zwischen den gleichen Linien aus dem Zapfschnitte austreten, so dass die Milchsaftteilchen mit beschleunigter Geschwindigkeit strömen müssen.

Noch komplizierter wird das Strömungsbild, wenn der Zapfschnitt so angelegt wird, dass der Milchsaft nur von einer Seite her ausfliessen kann, wie dies bei der modernen Kautschukgewinnung der Fall ist. Die Kerbe der ursprünglichen Schnittwunde wird bei wiederholtem Anzapfen nur einseitig erweitert, so dass der Milchsaft in der Hauptsache nur von unten zuströmen kann. Wie Fig. 1 c zeigt, greift das Strömungsbild um die Enden der Kerbe herum, und die Stromlinien werden an diesen Stellen zu stark gekrümmten Kurven. Dieses Stromlinienbild zeigt deutlich, dass der Milchsaft keineswegs geradlinig zur Austrittsstelle strömen kann; unter Umständen wird die Zapfstelle selbst auf einem weiten Umwege erreicht!

Die Strömungsbilder *a—c* (Fig. 1) sind unter der Voraussetzung konstruiert, dass der Strömungswiderstand im kapillaren Systeme nach allen Richtungen derselbe sei. Dies trifft aber nur in den seltensten Fällen zu, indem stets die Längsentwicklung des Systemes stark bevorzugt ist, und überdies die Seitenverbindungen der Kapillaren überall, wo Markstrahlen durch das System hindurchstechen, unterbrochen sind. Der Milchsaft fliesst daher leichter in vertikaler als in horizontaler Richtung. Bei *Hevea* wurde für das Verhältnis des Strömungswiderstandes in diesen beiden Richtungen ungefähr  $1/9$  gefunden (Frey-Wyssling 1932 a). In Fig. 1 *d—f* sind die Stromlinienbilder gezeichnet für den Fall, dass der Strömungswiderstand in horizontaler Richtung  $2\frac{1}{2}$  mal so gross sei wie in vertikaler Richtung. Die Strömungsfigur für eine runde Zapfstelle verwandelt sich dann in eine Ellipse mit geraden Strahlen, während sich bei Zapfschnitten mit beid- oder einseitigem Zufluss Stromlinienbilder wie in Fig. 1 *e* und *f* entwickeln.

Fig. 1 *e* gibt die Verhältnisse wieder, die sich bei der jetzt verschwundenen Zapfmethode bei *Ficus elastica* abspielten. Die Kautschukgewinnung geschah bei diesem Baume durch einmaliges Anbringen von Messerhieben, so dass die Strömung zum Schnitte stets beidseitig erfolgte.

Fig. 1 *f* entspricht etwa dem Stromlinienbilde, das sich in der Rinde von *Hevea brasiliensis* entwickelt, nur werden die Verhältnisse dadurch noch kompliziert, dass der Kerbschnitt nicht senkrecht, sondern unter  $30^\circ$  zur Längsachse des Kapillarsystems angebracht wird, um Abfliessen und Auffangen des Milchsaftes zu erleichtern (s. Fig. 5). Es ist von Bobilioff durch Anzapfen von Bäumen mit gelbem Milchsaft experimen-

tell nachgewiesen worden; der regenerierte Milchsaft ist rein weiss und sein Areal gerade so umgrenzt wie das Strömungsbild von Fig. 1 f.

Die mathematische Analyse von Strömungen mit divergierenden Stromlinien, wo die Flüssigkeit von allen Seiten zu einer Quelle fliesst, ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Die Problemstellung wäre wesentlich einfacher, wenn alle Stromlinien parallel verlaufen würden. Einen solchen einfacheren Strömungsmodus kann man beim Kautschukbaum künstlich erzeugen, indem man parallel begrenzte Rindenpartien durch Isolationskerben, die bis ins Holz hinein geführt werden, vom übrigen Kapillarsystem des Baumes abtrennt, und dann diese isolierten Rindenstreifen in ihrer ganzen Breite anzapft. Man erhält so ein System von lauter parallelen Strom- und Drucklinien, wie sie in Fig. 5 b dargestellt sind. Bei einem solchen Strömungsvorgange kann man die horizontalen Anastomosen der Milchröhren vernachlässigen und das Problem behandeln, wie wenn jede Kapillare für sich Saft auspressen würde. D. h. man stösst auf dasselbe Problem wie beim Saftaustritt aus ange schnittenen Siebröhren, die untereinander nicht kommunizieren.

## 2. Das Problem der Saftströmung in elastischen Kapillaren.

Die Strömung in Kapillaren wird durch das Gesetz von Poiseuille beherrscht:

$$\frac{dQ}{dt} = \frac{\pi \cdot p \cdot R^4}{8 \cdot L \cdot \eta} \quad (1)$$

d. h. die Stromstärke  $dQ/dt$  ist stets dem in der Kapillare herrschenden Druckgefälle  $p/L$  und der 4. Potenz des Kapillarenradius  $R$  direkt, der Viskosität  $\eta$  der Flüssigkeit dagegen umgekehrt proportional.

Beim Saftaustritt aus elastischen Kapillaren dienen diese aber nicht nur als Durchflussröhren, sondern zugleich auch als Reservoir der Flüssigkeit. Der Saftverlust äussert sich daher in einer Abnahme der Grössen  $p$  und  $R$ . Die Veränderlichkeit von  $R$  bringt eine Profiländerung der Röhre mit sich, wie dies in Fig. 2 A angedeutet ist. Im Gegensatz zu Formel (1) ist also nicht nur  $Q$  eine Funktion von  $t$ , sondern auch  $p$  und  $R$ . Gleichzeitig sind diese drei Grössen aber auch vom Orte abhängig. Untersucht man die Grössen  $p$  und  $R$  in einem bestimmten Zeitpunkte, so werden sie in der Röhre von Stelle zu Stelle verschieden sein; der variable Abstand der entsprechenden Punkte von der Röhrenmündung soll mit  $x$  bezeichnet werden.

Wir erhalten somit drei Veränderliche  $Q$ ,  $p$  und  $R$ , die von den beiden Parametern  $t$  und  $x$  abhängig sind. Wir benötigen daher zur Lösung des Problemes drei Gleichungen. An Hand von Fig. 2 A können folgende Beziehungen aufgestellt werden:

$$1. \text{ nach Poiseuille . . . } \frac{dQ}{dt} = c \cdot \pi \cdot R^4 \frac{\delta p}{\delta x} \quad (2)$$

$$2. dQ = -dV \quad \dots \quad \frac{dQ}{dt} = - \int_{x_1}^{x_2} 2\pi R \frac{\delta R}{\delta t} \cdot dx \quad (3)$$

$$3. \text{ nach Hooke} \quad \dots \quad R = a + bp \quad (4)$$

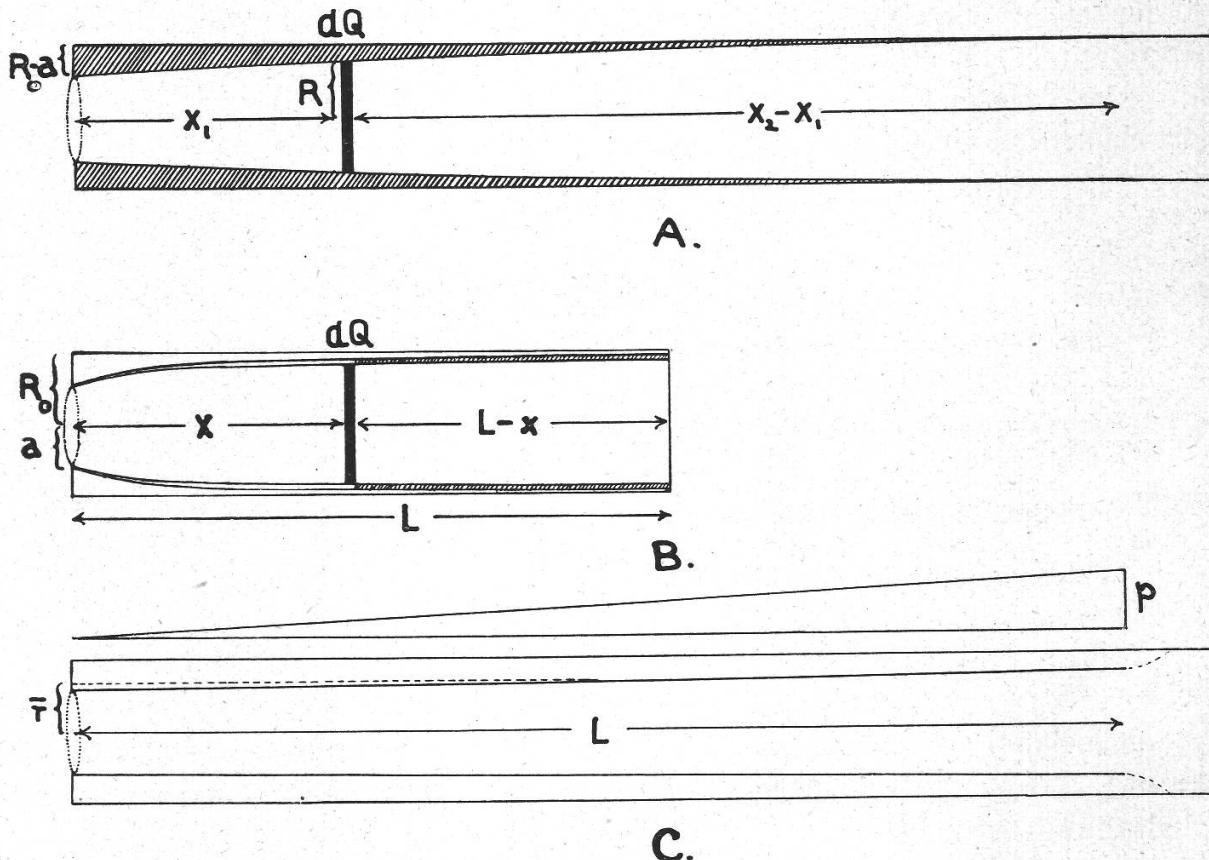


Fig. 2.

Turgeszente Kapillare während des Saftergusses.

- A. Allgemeines Strömungsproblem (Volumabnahme  $-V$  der Kapillare schraffiert).
  - B. Elastische Entleerung (Volumabnahme  $-dV$  der Kapillare schraffiert).
  - C. Poiseuille Strömung mit wachsender Kapillarenlänge  $L$ . (über der Röhre ist das lineare Druckgefälle  $p/L$  gezeichnet).
- $L$  = Kapillarenlänge       $R_o$  = Radius der turgeszenten Kapillaren.  
 $x$  = variable Teillänge       $a$  = " entspannten "  
 $R$  = Kapillarenradius       $r$  = mittlerer Radius der Durchfluss-Kapillare.  
 Die Mündungsstelle ist durch den punktierten Abschluss der Röhre angedeutet.

Die 1. Gleichung sagt aus, dass die Flüssigkeitsmenge  $dQ$ , die zur Zeit  $t$  an der Stelle  $x$  durch die Röhre fliesst, der 4. Potenz des dort herrschenden Radius  $R$  und dem in diesem Zeitmomente waltenden Druckgefälle  $\delta p/\delta x$  proportional ist ( $c$  = Proportionalitätsfaktor); vorausgesetzt, dass das Gesetz von Poiseuille für unsere sich schwach verjüngende Kapillare noch Gültigkeit habe. Die 2. Gleichung beruht auf der Gleichheit des ausgeflossenen Volumens  $Q$  und der Volumenabnahme  $-V$  der

Kapillare. Das Integral, welches  $Q$  vorstellt, ist in Fig. 2 A schraffiert eingezeichnet.

Während sich die Beziehungen (1) und (2) ohne weiteres ergeben, ist für die 3. Gleichung eine Annahme gemacht. Es ist nämlich vorausgesetzt, dass für die Turgordehnung der Zellwand das Hookesche Gesetz gelte, d. h. dass sich der Radius  $R$  proportional dem Turgordrucke  $p$  ändere ( $b = \text{Proportionalitätsfaktor}$ ,  $a = \text{Radius bei fehlendem Turgordruck } p$ ).

Aus diesen drei Beziehungen sollte sich die Strömungsgleichung ergeben, die über folgende Größen Auskunft geben würde:

- $\frac{\delta R}{\delta x}$  die Profiländerung zu gegebener Zeit  $t$ ;
- $\frac{\delta p}{\delta x}$  das Turgorgefälle an beliebiger Stelle der Röhre zu gegebener Zeit  $t$ ;
- $-\frac{\delta R}{\delta t}$  die Röhrenkontraktion an einem bestimmten Punkte  $x$  der Röhre während der Strömung;
- $-\frac{\delta p}{\delta t}$  die Turgorabnahme an einem bestimmten Punkte  $x$  der Röhre während der Strömung;
- $\frac{dQ}{dt}$  die Strömungsgleichung.

Die Auswertung der drei aufgestellten Gleichungen führt zu einer unlösbaren Differentialgleichung von der Form:

$$-\frac{\delta R}{\delta t} = \frac{c}{2b} \left[ R^2 \left( \frac{\delta R}{\delta x} \right)^2 + R^3 \frac{\delta^2 R}{\delta x^2} \right] \quad (5)$$

so dass das Problem in seiner allgemeinsten Form nicht gelöst werden kann.<sup>1</sup> Man muss daher eine annähernde Lösung unter vereinfachten Bedingungen anstreben.

### 3. Das Längsprofil der durchströmten Kapillaren.

Es soll die Form der durchflossenen Röhre in einem bestimmten Zeitpunkt untersucht werden. Von den beiden Parametern  $x$  und  $t$  ist dann die Zeit  $t$  als Konstante zu behandeln.

Unter der Annahme, dass zu einem gegebenen Zeitmomente  $t$  durch alle Querschnitte der Röhre die gleiche Menge  $(dQ/dt)_t = M$  fließe, lässt sich das Längsprofil der angeschnittenen Röhren berechnen. Die gemachte Annahme ist für das mündungsnahe Gebiet zulässig. Es gilt dann nach (2) und (4):

$$\begin{aligned} M &= \frac{c \cdot \pi}{b} \cdot R^4 \cdot \frac{dR}{dx} \\ x &= \frac{c \cdot \pi}{b \cdot M} \int_0^x R^4 \cdot dR = \frac{c \cdot \pi}{5 \cdot b \cdot M} \cdot R^5 + C \end{aligned}$$

<sup>1</sup> Für mathematische Beratung bin ich Herrn R. Mercier, Assistent am physikalischen Institut der E. T. H., zu Dank verpflichtet.

Für die Integrationskonstante findet man

$$C = -\frac{c}{5 \cdot b \cdot M} a^5$$

daraus ergibt sich:

$$R = \sqrt[5]{\frac{5 \cdot b \cdot M}{c} x + a^5} = \sqrt[5]{Ax + B} \quad (6)$$

Dies ist eine Parabel 5. Ordnung. Die angeschnittene Röhre besitzt daher die Form eines seiner Spitze beraubten *Paraboloids* (Fig. 2 B). Von den Grössen A und B der Formel (6) ist nur B eine Konstante. A ist dagegen von der Zeit abhängig, da M in A enthalten ist. Das Längsprofil der Kapillaren ist daher eine Parabel mit wanderndem Scheitel, dessen Lage auf der x-Achse durch den Zeitparameter A bestimmt ist. Die gesamte, durch den Parameter A gegebene Parabelschar muss durch den Punkt O (Fig. 3) verlaufen; da bei der Mündung der Druck  $p = 0$  herrscht, stellt sich dort für die Zeitdauer der Entleerung der Radius a der entspannten Röhre ein. Der Krümmungsradius der Parabeln wird im Punkte O stets grösser und strebt dem Unendlichen zu. Dies ist erreicht, wenn der Querschnitt über die ganze Länge der Kapillare auf a geschwunden ist.

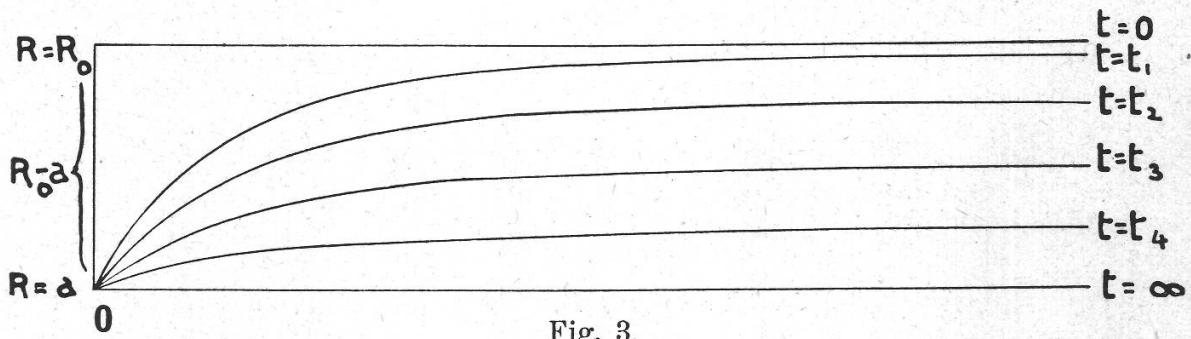


Fig. 3.

Veränderung des Kapillarenlängsprofiles während des Saftergusses.

$R$  = Radius der Kapillare.  $t$  = Zeit.

$R_0$  = " turgeszenten Kapillare.

$a$  = " entspannten "

Wir haben so gefunden, dass das Röhrenlängsprofil während der Strömung in erster Annäherung parabelförmig ist.<sup>1</sup> Ungelöst bleibt jedoch die Frage, wie das Röhrenprofil an der Stelle, wo das Druckgleichgewicht in der Kapillare noch nicht gestört ist, in die ursprüngliche Zylinderfläche ( $R = R_0$ ) übergeht, da für jenes mündungsferne Gebiet die Annahme, dass  $(dQ/dt)_t$  für jeden Querschnitt der Röhre konstant sei, nicht mehr gilt. Dieser Schwierigkeit kann man entgehen, wenn man das Aus-

<sup>1</sup> Ein ähnliches Resultat ergibt sich, wenn man in Formel (5) die linke Seite in erster Annäherung gleich Null setzt; man erhält dann ebenfalls eine Parabel für das Längsprofil der durchströmten Kapillaren, die allerdings nicht 5., sondern 2. Grades ist.

flussproblem beschränkt auf die Lösung der Ausflussgleichung für eine Kapillare von konstanter Länge  $L$ , in der sich die Kontraktion auf der gesamten Röhrenlänge geltend macht. Der Safterguss aus einer solchen Röhre soll als *elastische Entleerung* bezeichnet werden.

#### 4. Zerlegung des Strömungsvorganges in zwei Teilprobleme.

Wie erwähnt, figurieren die elastischen Kapillaren beim Saftergusse zugleich als Reservoir und Durchflussröhren. Wenn man sie in erster Linie als Saftbehälter betrachtet, spielt die Querschnittskontraktion der Röhren die Hauptrolle, während für ihre Eigenschaft als Durchflusskapillaren vor allem das Anwachsen der durchströmten Röhrenlänge massgebend ist. Es sollen daher die beiden folgenden Teilprobleme untersucht werden:

- a) Der Safterguss aus einer Kapillare mit variablem (schwindendem) Radius und konstanter Länge (= *elastische Entleerung*).
- b) Der Safterguss aus einer Kapillare von konstantem Radius und variabler Durchflusslänge (= *Poiseuille-Strömung bei wachsender Kapillarenlänge*).

##### a) Ausflussfunktion für die elastische Entleerung einer Röhre von konstanter Länge $L$ .

Zur Lösung dieses Problemes dienen folgende Ansätze (s. Fig. 2 B):

$$1. \text{ n. Poiseuille} \quad \frac{dQ}{dt} = c \cdot \pi \cdot R^4 \cdot \frac{\delta p}{\delta x} \quad (2)$$

$$2. dQ = -dV \quad \frac{dQ}{dt} = 2 \cdot \pi \cdot R \cdot \frac{dR}{dt} (L - x) \quad (7)$$

$$\begin{aligned} 3. \text{ n. Hooke} \quad R &= a + bp \\ 4. \text{ Längsprofil der Röhre} \quad R &= a + \varepsilon(t) \cdot f(x) \end{aligned} \quad \left. \frac{\delta p}{\delta x} = \left( \frac{R - a}{b} \right) \frac{f'(x)}{f(x)} \right\} \quad (8)$$

Der erste Ansatz ist gegenüber der allgemeinen Problemstellung im vorletzten Abschnitt unverändert, der zweite dagegen dadurch vereinfacht, dass die Volumkontraktion der Röhre nicht mehr als Integral erscheint. Die 3. Gleichung ist wiederum unverändert; dazu machen wir uns noch als 4. Ansatz die Erfahrung des letzten Abschnittes zunutze, nach welcher das Röhrenlängsprofil  $R = f(x)$  durch einen Parameter in Funktion der Zeit ausgedrückt werden kann. Es wurde dazu absichtlich nicht die Formel (6) gewählt, da jene Gleichung schliesslich nur eine Näherungslösung vorstellt, sondern eine allgemeine Form, wobei  $\varepsilon$  den Parameter der Zeit vorstellt.

Ersetzt man  $\delta p / \delta x$  in (2) durch (8) und setzt (2) gleich (7), erhält man

$$\left( \frac{c}{2b(L-x)} \right) \frac{f'(x)}{f(x)} dt = \frac{dR}{(R-a) R^3}$$

Integriert man diese Gleichung, ergibt sich

$$-kt = \lg \left( 1 - \frac{a}{R} \right) + \frac{a}{R} + \frac{1}{2} \left( \frac{a}{R} \right)^2 - \lg C$$

wobei

$$k = \frac{c \cdot a^3}{2b(L-x)} \frac{f'(x)}{f(x)} \quad (9)$$

und die Integrationskonstante

$$\lg C = \lg \left( 1 - \frac{a}{R_0} \right) + \frac{a}{R_0} + \frac{1}{2} \left( \frac{a}{R_0} \right)^2$$

Die Beziehung zwischen  $R$  und  $t$  lässt sich nicht explizit ausdrücken; auf die einfachste Form gebracht, lautet sie:

$$e^{-kt} = \frac{1}{C} \left( 1 - \frac{a}{R} \right) \cdot e^{\frac{a}{R}} + \frac{1}{2} \left( \frac{a}{R} \right)^2 \quad (10)$$

Es folgt daraus, dass der Röhrenradius  $R$  an einer bestimmten Stelle  $x$  der Röhre mit der Zeit exponential abnimmt und sich asymptotisch dem Radius  $a$  der entspannten Kapillaren nähert, wie dies in Fig. 4 A dargestellt ist.

Wenn  $R$  in Funktion von  $t$  bekannt ist, lässt sich auf Grund der Ausgangsgleichungen ohne weiteres angeben, wie die übrigen Größen  $p$ ,  $dQ/dt$  und  $Q$  von der Zeit abhängen. In Fig. 4 A sind diese Funktionen graphisch wiedergegeben. Die  $p$ -Kurve stellt die Druckabnahme in der Kapillare am selben Punkte  $x$  dar, für den der Schwund des Röhrenradius  $R$  konstruiert worden ist; der Druck  $p$  nimmt in gleicher Weise ab wie  $R$ , strebt aber nicht einem endlichen Werte, sondern Null zu. Die Kurven der Stromstärke  $dQ/dt$  und des ausgeflossenen Volumens  $Q$  gelten für die Mündungsstelle ( $x = 0$ ). Die Stromstärkekurve  $dQ/dt$  ist stärker gekrümmt als die Exponentialkurven von  $R$  und  $p$ . D. h. zu Beginn des Ergusses fliesst relativ sehr viel Saft aus; die Stromstärke nimmt dann aber sehr rasch ab und nähert sich schnell Null. Der Stromstärke entsprechend wächst das ausgeflossene Volumen  $Q$  erst rasch, dann langsam und strebt einem maximalen Grenzwert zu, der erreicht wird, wenn die Röhre völlig erschlafft ist. Die Kurven von  $dQ/dt$  und  $Q$  sind die graphische Darstellung der gesuchten Ausflussfunktion.

Als Ergebnis dieser mathematischen Ableitung ist festzuhalten, dass die elastische Entleerung nach exponentiellen Gesetzen verläuft.

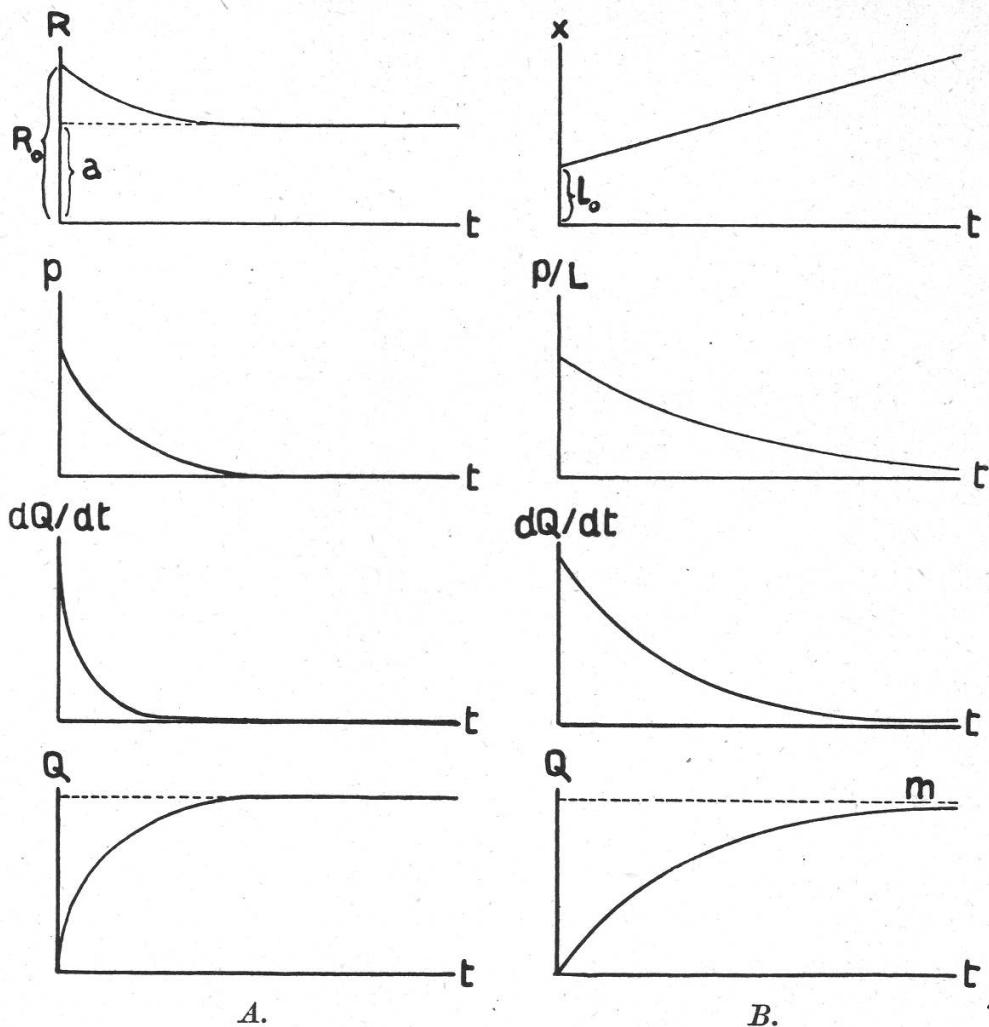


Fig 4 A. Graphische Darstellung der veränderlichen Größen bei *elastischer Entleerung*.

Abszisse: Zeit  $t$ .

Ordinaten: Kapillarenradius  $R$ .

Turgordruck  $p$ .

Stromstärke  $dQ/dt$ .

Ausgeflossenes Volumen  $Q$ .

Fig. 4 B. Graphische Darstellung der veränderlichen Größen bei *Poiseuille Strömung mit linear wachsender Kapillarenlänge L*.

Abszisse: Zeit  $t$ .

Ordinaten: Kapillarenlänge  $L^1$  ( $L_0 = \text{Kapillarenlänge zur Zeit } t = 0$ ).

Druckgefälle  $p/L$ .

Stromstärke  $dQ/dt$ .

Ausgeflossenes Volumen  $Q$  ( $m = \text{ausgeflossenes Volumen zur Zeit } t = \infty$ ).

<sup>1</sup> Im Diagramme steht versehentlich  $x$  statt  $L$ .

b) Ausflussfunktion für eine Poiseuille-Strömung bei wachsender Kapillarenlänge L.

In einer früheren Arbeit (Frey-Wyssling 1932 b)<sup>1</sup> wurde die Neigung des Längsprofiles der durchflossenen Röhre vernachlässigt [das Verhältnis von Kontraktion zu Durchflusslänge beträgt für die Milchsaftröhren von *Hevea* einige  $\mu$  zu einigen  $dm = 1 : 10^5$ ]. Es gilt dann für die Strömung im wesentlichen ein mittlerer Radius  $\bar{r}$ . Ferner wurde vorausgesetzt, dass die Länge L der durchflossenen Kapillaren proportional mit der Zeit wachse, dass also  $dL/dt$  konstant sei. In einer solchen Röhre herrscht stets ein lineares Druckgefälle  $p/L$ , das mit wachsendem L flacher und flacher wird (s. Fig. 2 C). Unter diesen vereinfachenden Annahmen wurde aus der Formel von Poiseuille folgende Strömungsgleichung abgeleitet:

$$\frac{dQ}{dt} = \frac{k \cdot m}{(1 + kt)^2}, \quad (11)$$

wobei  $m$  die maximale Flüssigkeitsmenge vorstellt, die aus der Kapillare ausfliesst, während  $k \cdot m$  die Stromstärke zur Zeit  $t = 0$ , also direkt nach dem Anzapfen der Röhre, bedeutet. L besitzt zur Zeit Null entsprechend der anfänglichen Stromstärke  $(dQ/dt)_{t=0} = k \cdot m$  einen endlichen Wert  $L_0$  und wächst dann nach unserer Voraussetzung linear mit  $t$  ( $\varkappa$  = Proportionalitätsfaktor):

$$L = L_0 + \varkappa t = L_0 (1 + kt) \quad k = \frac{\varkappa}{L_0}$$

In Fig. 4 B sind diese Beziehungen in Funktion der Zeit graphisch dargestellt: L wächst nach unserer Voraussetzung von seinem Anfangswerte  $L_0$  ausgehend linear; p nimmt an einer bestimmten Stelle x der Kapillare hyperbolisch ab. Auch die Stromstärke  $dQ/dt$  schwindet hyperbolisch, während das ausgeflossene Volumen Q nach einer ähnlichen Kurve wie in Fig. 4 A ansteigt.

Der Safterguss folgt somit bei Poiseuille-Strömung mit wachsender Kapillarenlänge hyperbolischen Gesetzen.

c) Bedeutung der beiden aufgestellten Ausflusstypen.

Die theoretische Untersuchung führt zum Ergebnis, dass der Safterguss je nach den speziellen Verhältnissen verschiedenen Gesetzen folgen kann. Funktionierte die Röhre hauptsächlich als Reservoir, erfolgt der Erguss in Funktion der Zeit exponential, d. h. die Stromstärke  $dQ/dt$  strebt rasch Null zu. Dient die Röhre dagegen in erster Linie

<sup>1</sup> In jener Arbeit sind einige Größen mit Buchstaben bezeichnet worden, die nicht genau den Konventionellen entsprechen; so ist dort das ausgeflossene Volumen Q mit V, die Stromstärke  $dQ/dt$  mit Q und der Radius a der erschlafften Kapillaren mit r bezeichnet.

als Durchflusskapillare, geschieht die Abnahme der Stromstärke  $dQ/dt$  nach einer hyperbolischen Funktion und es entsteht ein zeitlich anhaltender Erguss.

## B. Experimenteller Teil.

### 1. Anwendung der abgeleiteten Ausflussgleichungen.

Die theoretischen Ergebnisse über den Saftausfluss aus elastischen Kapillaren sollen am Milchsaftergusse von *Hevea brasiliensis* auf ihre Anwendbarkeit hin geprüft werden.

Beim Anzapfen der *Hevea*-Rinde entstehen komplizierte Stromlinienbilder (Fig. 1 f), die, wie bereits erwähnt, vereinfacht werden können, wenn man Rindenpartien durch tiefe, bis aufs Holz geführte Kerben isoliert. Die Anordnung dieser Isolationskerben wurde so gewählt, dass die Bedingungen, welche den Ableitungen der Gleichungen (10) und (11) zugrunde gelegt sind, so gut wie möglich erfüllt waren.

In einer ersten Versuchsreihe wurde getrachtet, die Voraussetzungen für eine reine elastische Entleerung (Aus- schaltung der Eigenschaft als Durchflussröhren, Turgorsenkung längs der ganzen Kapillarenlänge) zu verwirklichen. Zu diesem Zwecke wurde eine kleine Rindeninsel vom übrigen Kapillarendersystem völlig getrennt (Fig. 5 a), wobei allerdings die isolierte Partie nicht zu klein gewählt werden durfte, da sonst nicht genug Milchsaft ausgeflossen wäre, um den Strömungsvorgang zu analysieren. Eine zweite Versuchsreihe wurde so angelegt, dass eine Poiseuille-Strömung mit wachsender Kapillarenlänge L entstehen konnte.

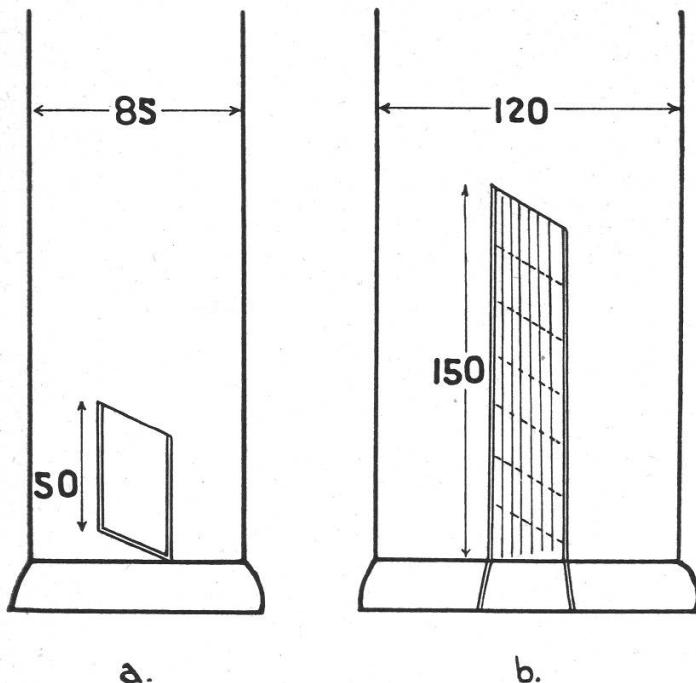


Fig. 5.

Netz der Stamtoberfläche von zwei Versuchsbäumen mit *isolierten Rindenpartien*: Okulationen mit zylindrischem Stamm und schematisch angedeuteter Verwachsungsstelle von Edelreis und Unterlage an der Stammbasis. Isolationskerben durch Doppellinien angedeutet. Angegebene Dimensionen in cm.

- a) Okulation von Klon Av 16 mit isolierter Rindeninsel ( $\frac{1}{3}$  des Stammumfangs).
- b) Okulation von Klon Av 25 mit isoliertem Rindenstreifen, der basal mit dem Milchröhrensystem der Wurzeln in Verbindung ist ( $\frac{1}{4}$  des Stammumfangs). Das Stromlinienbild besteht aus einem System paralleler Stromlinien (—). Linien gleichen Druckes (----).

Um dies zu erreichen, wurde ein langer schmaler Rindenstreifen einseitig mit der übrigen Baumrinde in Verbindung gelassen (Fig. 5 b). Die Kontraktion des Kapillarendurchmessers konnte natürlich nicht verhindert werden, so dass auch diese Versuchsreihe nur angenähert den an sie gestellten Anforderungen entspricht.

Als Versuchsbäume wurden Okulationen gewählt, da diese im Gegensatz zu Sämlingen schön zylindrische Stämme besitzen. Die Zapfversuche wurden in der Baumschule der Versuchsstation *Avros* in Medan (Sumatra) ausgeführt. Die Versuchsstoffe waren Bäume der Klone Av 16 und Av 25. Die Untersuchungsmethode ist früher ausführlich beschrieben worden (1932 a, b). Sie besteht darin, den austretenden Milchsaft in kleinen Portionen  $\Delta Q$  fraktionierte während kurzer Zeitintervalle  $\Delta t$  aufzufangen und für jede Fraktion den Differenzenquotienten  $\Delta Q/\Delta t$  zu bilden.

### a) Der Milchsafterguss einer Rindeninsel.

Die in Fig. 5 a abgebildete Rindeninsel wurde während eines Monates (Juli 1930) täglich angezapft (s. Tabelle 3). Jede Tagesernte wurde fraktionierte aufgefangen, wie dies für einen Versuchstag in Tabelle 1 dargestellt ist. Ausser R und k sind alle Größen dieser Tabelle experimentell bestimmt worden.

Tabelle 1.

*Anzapfen der Rindeninsel* (Fig. 5 a) einer Okulation Av 16 am 8. Juli 1930  
(vgl. Tabelle 3).

| Zeit<br>t | Frak-<br>tionen<br>$\Delta Q$ | Ausgeflossenes Volumen |  | Stromstärke<br>$\frac{\Delta Q}{\Delta t}$ | Konzentration<br>c | Konzentrations-<br>änderung<br>$\frac{\Delta c}{\Delta t}$ | Röhren-<br>radius<br>R | $k_{10}^2$ |
|-----------|-------------------------------|------------------------|--|--|--------------------|--|------------------------|------------|
|           |                               | gemessen<br>Q          | abzüglich<br>Ver-<br>dünnungs-<br>wasser<br>Q* |  |                    |  |                        |            |
| min.      | g.                            | cm <sup>3</sup>        | cm <sup>3</sup>                                | cm <sup>3</sup> /min.                      | %                  | %/min.   | $\mu$                  |            |
| 0         | 0.000                         | 0.00                   | 0.00   | (3.00)                                     | —                  | —  | 17.5=R <sub>0</sub>    | —          |
| 3         | 5.113                         | 5.11                   | 5.11   | 1.71                                       | 40.9               | 1.23   | 16.9                   | 2.67       |
| 10        | 6.809                         | 11.92                  | 11.46  | 0.98                                       | 37.2               | 0.56   | 16.2                   | 1.67       |
| 21        | 6.455                         | 12.38                  | 17.04  | 0.59                                       | 33.3               | 0.44   | 15.5                   | 1.15       |
| 38        | 7.193                         | 25.57                  | 22.47  | 0.42                                       | 28.4               | 0.25   | 14.8                   | 1.05       |
| 61        | 7.708                         | 34.28                  | 27.42  | 0.34                                       | 24.1               | 0.05   | 14.1                   | 1.06       |
| 102       | 7.095                         | 40.37                  | 31.51  | 0.17                                       | 23.0               | —  | 13.6                   | 1.11       |
| $\infty$  | 12.000                        | 52.37                  | 38.26=Q $\infty$                               | 0.00                                       | —                  | —  | 12.6=a                 | —          |

An Hand solcher Daten kann entschieden werden, ob der Milchsafterguss der Gleichung für elastische Entleerung (10) genügt. Wie Fig. 6 für den 8. Juli zeigt, entsprechen die erhaltenen Ausfluss- und Stromstärkekurven qualitativ den Kurven von Fig. 4 A. Um zu entscheiden, ob auch eine quantitative Übereinstimmung vorliege, muss man die Größen a und R<sub>0</sub> kennen.

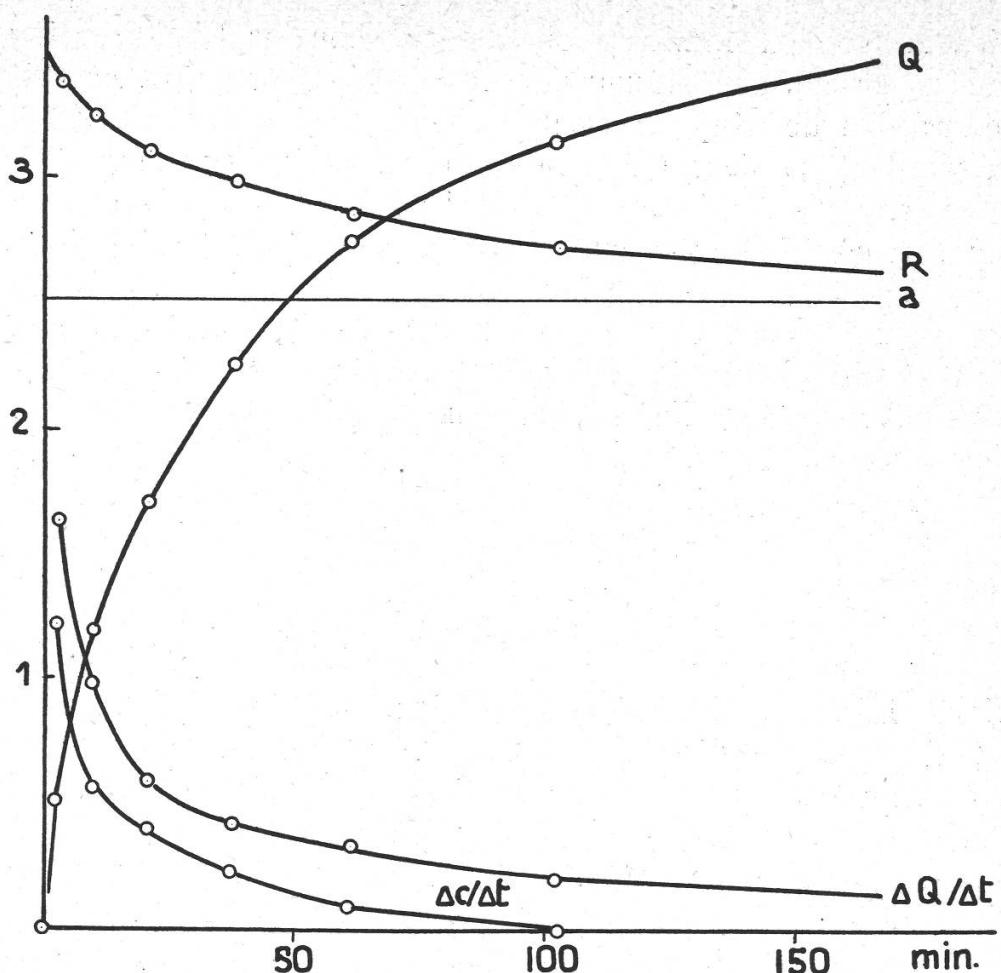


Fig. 6.

Empirische Kurven des Milchsaftergusses einer isolierten Rindeninsel vom 8. Juli 1930 (s. Tabelle 1).

Abszisse: Zeit  $t$  in Minuten.

Ordinaten: Kapillarenradius  $R$  in  $\mu$ : 5.

Ausgeflossenes Volumen ursprünglicher Milchsaft  $Q^*$  in  $\text{cm}^3$ : 10.

Stromstärke  $\Delta Q/\Delta t$  in  $\text{cm}^3/\text{min}$ .

Konzentrationsänderung  $\Delta c/\Delta t$  in  $\%/\text{min}$ .

Den Radius  $a$  der entspannten Milchröhren kann man auf tangentialen Rindenschnitten messen (Frey-Wyssling 1930). Er beträgt beim untersuchten Baume (Okulation von Klon Av 16)  $12,6 \mu$ . Ferner wies die anatomische Untersuchung aus, dass bei der Anzapfung der Rindeninsel  $n = 1,65 \cdot 10^5$  Milchröhren angeschnitten werden. Die Länge  $L$  der rautenförmigen Rindenpartie beträgt 50 cm (Fig. 5 a). Aus diesen Daten und der Gesamternte  $Q_\infty$  kann der Radius  $R_o$  der turgeszenten Milchröhren zu Beginn des Milchsaftergusses berechnet werden.

$$R_o = \sqrt{\frac{Q_\infty}{\pi n L}} + a^2 = 1,75 \mu$$

In gleicher Weise kann der mittlere Wert des schwindenden Radius  $R$  zu den verschiedenen Zeiten  $t$  des Vorganges errechnet werden, wenn man die entsprechenden Werte von  $Q_\infty - Q_t$  einsetzt. In Tabelle 1 und Fig. 6 sind diese  $R$ -Werte eingetragen. Man ersieht daraus, wie der Milchröhrenradius  $R$  entsprechend der Zunahme des ausgeflossenen Volumens  $Q$  exponential abnimmt und rasch dem Endwerte  $a$  der erschlafften Röhren zustrebt.

Wenn die  $R$ -Kurve nach dem Gesetze der Formel (10) verläuft, muss  $k$  eine Konstante sein. Berechnet man diese Grösse aus den  $t$ - und  $Q$ -Werten der Tabelle 1, findet man aber, dass  $k$  einen starken Gang besitzt. Zu Beginn des Milchsaftergusses nimmt  $k$  rasch ab und erreicht erst nach etwa 20 Minuten einen annähernd konstanten Wert. Dies besagt, dass die Voraussetzungen, die der Strömungsgleichung von Tabelle 1 zugrunde liegen, erst nach einer gewissen Ausflusszeit erfüllt sind. Offenbar macht sich die Druckabnahme nach dem Anschneiden der Milchröhren nicht direkt über die ganze Länge der Kapillaren bemerkbar. Nachdem sich aber die Druckverminderung auf die ganze Rindeninsel ausgedehnt hat, ist die Übereinstimmung von Theorie und Versuchsdaten recht befriedigend.

### b) Der Milchsafterguss eines nicht völlig isolierten Rindenstreifens.

Die Anwendbarkeit der aus dem Gesetze von Poiseuille abgeleiteten Ausflussgleichung (11) ist früher schon geprüft worden (Frey-Wyssling 1932 b). Dabei waren Bäume verwendet worden, die normal angezapft waren, wobei, wie eingangs erwähnt, die Stromlinien unterhalb des Zapfschnittes divergieren. Jene Zapfversuche wurden daher an parallel begrenzten Rindenstreifen wiederholt, wodurch eine bessere Annäherung an eine richtige Poiseuille-Strömung erzielt wurde. Der in Fig. 5 b abgebildete Rindenstreifen wurde während dreier Monaten (September—Dezember 1931) mit einigen Unterbrechungen täglich gezapft (s. Tabelle 4), und der Milchsafterguss durch fraktioniertes Auffangen untersucht. Als Beispiel mögen die Daten der Ernte vom 25. September dienen.

Zuerst musste die Frage entschieden werden, ob die Kapillarenlänge  $L$  wirklich proportional der Zeit wächst, wie dies bei der Ableitung der Gleichung (11) vorausgesetzt worden ist. Nach Poiseuille ist  $L$  umgekehrt proportional der Stromstärke  $dQ/dt$  und der Viskosität  $\eta$ , die sich, wie wir sehen werden, während des Ergusses ebenfalls ändert. Dividiert man die reziproken Werte der gefundenen Stromstärken  $\Delta Q/\Delta t$  durch die den gefundenen Konzentrationen  $c$  entsprechenden Viskositäten  $\eta$ , die aus Fig. 9 abgelesen werden können, erhält man  $L$  in willkürlichen Einheiten. Diese  $L$ -Werte sind in Fig. 7 eingetragen; sie

Tabelle 2.

Anzapfung des Rindenstreifens (Fig. 5 b) einer Okulation Av 25 am 25. September 1931  
(vgl. Tabelle 4).

| Zeit<br>t | Faktionen<br>$\Delta Q$ | Aus-<br>geflossenes<br>Volumen<br>Q | Stromstärke<br>$\frac{\Delta Q}{\Delta t}$ | Kon-<br>zentration<br>c | Kon-<br>zentrations-<br>änderung<br>$\frac{\Delta c}{\Delta t}$ | Kapillaren-<br>länge<br>L |
|-----------|-------------------------|-------------------------------------|--|-------------------------|---|---------------------------|
| min. sec. | g                       | cm³                                 | cm³/min.                                   | %                       | %/min.  | willk. Einh.              |
| 1 18      | 2.584                   | 2.58                                | 1.99                                       | 49.7                    | 1.96  | (2.70)                    |
| 3 04      | 2.692                   | 5.28                                | 1.71                                       | 46.7                    | 1.20  | (3.70)                    |
| 5 38      | 3.240                   | 8.52                                | 1.26                                       | 44.5                    | 0.69  | (6.35)                    |
| 8 21      | 2.923                   | 11.44                               | 1.08                                       | 42.7                    | 0.39  | 8 58                      |
| 11 16     | 2.871                   | 14.31                               | 0.98                                       | 41.6                    | 0.30  | 10.42                     |
| 14 17     | 2.786                   | 17.10                               | 0.92                                       | 40.7                    | 0.48  | 11.97                     |
| 17 05     | 2.494                   | 19.59                               | 0.89                                       | 39.3                    | 0.19  | 13.71                     |
| 20 42     | 2.999                   | 22.59                               | 0.83                                       | 39.0                    | 0.08  | 15.05                     |
| 24 18     | 2.791                   | 25.38                               | 0.77                                       | 38.7                    | 0.08  | 16.65                     |
| 27 55     | 2.731                   | 28.11                               | 0.75                                       | 38.4                    | 0.13  | 17.55                     |
| 31 56     | 2.826                   | 30.94                               | 0.70                                       | 37.9                    | 0.07  | 19.30                     |
| 36 51     | 3.298                   | 34.23                               | 0.66                                       | 37.6                    | 0.08  | 21.05                     |
| 41 29     | 2.893                   | 37.13                               | 0.62                                       | 37.2                    | 0.00  | 23.05                     |
| 45 58     | 2.581                   | 39.71                               | 0.60                                       | 37.2                    | 0.04  | 23.85                     |
| 51 40     | 3.119                   | 42.83                               | 0.55                                       | 37.0                    | 0.03  | 26.35                     |
| 58 16     | 3.502                   | 46.33                               | 0.53                                       | 36.8                    | 0.02 <sup>b</sup>   | 27.75                     |
| 67 01     | 3.569                   | 49.90                               | 0.41                                       | 36.6                    | 0.00  | (36.40)                   |
| 75 29     | 3.005                   | 52.90                               | 0.35                                       | 36.6                    | —   | (42.65)                   |

bilden eine gebrochene Kurve, deren langer Mittelschenkel indessen völlig gerade ist. Für den Bereich dieser Geraden sind somit die Bedingungen für eine Poiseuille-Strömung mit zeitlich linear wachsender Kapillarenlänge L gegeben.

Ein entsprechendes Verhalten zeigt die Stromstärkekurve  $\Delta Q/\Delta t$  (Fig. 7). Ihr Mittelschenkel sinkt hyperbolisch ab, wie es die theoretische  $dQ/dt$ -Kurve (Fig. 4 B) verlangt. Ihr Anfang und Ende entsprechen aber der Theorie nicht, und zwar erfolgen die Abweichungen von der theoretischen Kurve zur gleichen Zeit t, zu der die L-Kurve ihre zwei Knicke aufweist. Die Unstimmigkeiten am Ende des Strömungsvorganges sind, wie bereits früher gefunden worden ist, durch die einsetzende Koagulation des Milchsaftes auf dem Zapfschnitte bedingt. Die grosse Abweichung der empirischen Stromstärkekurve von der theoretischen zu Beginn des Ergusses kommt hingegen dadurch zustande, dass für die ersten drei Minuten die theoretischen Voraussetzungen nicht erfüllt sind. Direkt nach dem Anschneiden der Kapillaren kommt diesen noch nicht ein annähernd gleichbleibender mittlerer Radius  $\bar{r}$  zu, so dass mehr Milchsaft ausfliesst, als die Gleichung (11) verlangt. Aus Fig. 7 ergibt sich daher, dass der Milchsafterguss eines parallel begrenzten Rindenstreifens

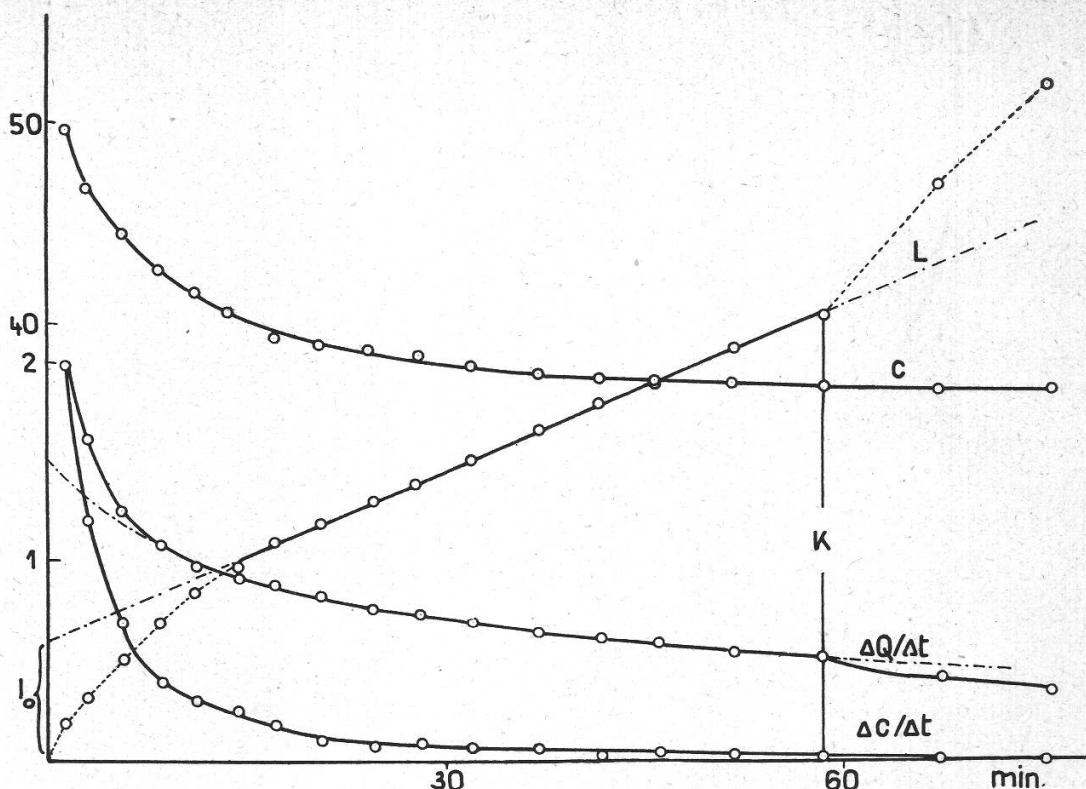


Fig. 7.

Empirische Kurven des Milchsaftergusses eines *Rindenstreifens* vom 25. September 1931 (s. Tabelle 2).

Abszisse: Zeit  $t$  in Minuten.

Ordinaten: Konzentration  $c$  in Gewichtsprozent Trockenrückstand.  
Kapillarenlänge  $L$  in willkürlichen Einheiten.

$l_0$  = theoretische Kapillarenlänge zur Zeit  
 $t = 0$ .

Stromstärke  $\Delta Q/\Delta t$  in  $\text{cm}^3/\text{min}$ .

Konzentrationsänderung  $\Delta c/\Delta t$  in  $\text{‰}/\text{min}$ .

$K$  = Zeitpunkt der beginnenden Koagulation des Milchsaftes auf dem Zapfschnitte.

----- theoretischer Verlauf der  $L$ - und  $\Delta Q/\Delta t$ -Kurve für reine Poiseuilleströmung mit wachsender Kapillarenlänge  $L$ .

anfänglich nicht, nach einigen Minuten dagegen sehr schön durch die Gesetzmässigkeiten einer Poiseuille-Strömung mit wachsender Kapillarenlänge  $L$  dargestellt wird.

c) Kombination der beiden aufgestellten Strömungsweisen.

Die empirischen Stromstärkekurven des Milchsaftergusses von *Hevea brasiliensis* werden somit weder durch die Gleichung der elastischen Entleerung (10), noch durch die Poiseuille-Formel bei variabler Kapillarenlänge  $L$  (11) restlos erfasst. Wie Fig. 8 zeigt, erhält man indessen die empirische Kurve, wenn man die  $dQ/dt$ -Kurven der beiden abgeleiteten Spezialfälle miteinander interferieren lässt:

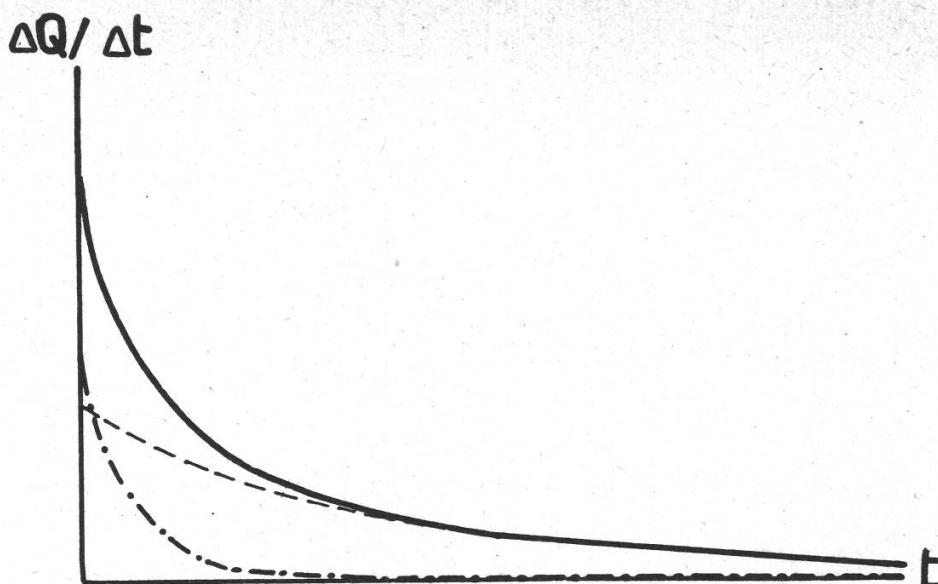


Fig. 8.

Interferenz der theoretischen Stromstärke-Kurven bei elastischer Entleerung (----) und bei Poiseuilleströmung mit wachsender Kapillarenlänge  $L$  (-----) ergibt die empirische Stromstärke-Kurve (——) des Milchsaftergusses von *Hevea brasiliensis*.

Es muss daraus geschlossen werden, dass sowohl die elastische Entleerung als auch das Anwachsen der Kapillarenlänge  $L$  den Milchsafterguss von *Hevea brasiliensis* gemeinsam beherrschen. Ihr Einfluss ist aber zeitlich verschieden. Zu Beginn der Strömung spielt die Kontraktion der Kapillaren die Hauptrolle, während nach einiger Zeit das Anwachsen der Röhrendurchflusslänge den weiteren Saftfluss reguliert.

## 2. Die Turgordehnung der Milchröhren von *Hevea*.

Die Zapfversuche an isolierten Rindeninseln können dazu benutzt werden, die Turgordehnung der Milchröhren zu berechnen. Das entspannte Kapillarendersystem der in Fig. 5 a abgebildeten Insel enthält  $n \cdot \pi \cdot a^2 \cdot L = 41.2 \text{ cm}^3$  Milchsaft. Dieses System vermochte an gewissen Tagen bis  $38.3 \text{ cm}^3$  Milchsaft auszupressen (s. Tabelle 3), also nahezu ebensoviel wie in den Röhren zurückblieb; und zwar können sich dergleichen Saftverluste an aufeinanderfolgenden Tagen wiederholen! Auf diese Weise hat Bobilioff bewiesen, dass der Kautschuk der *Hevea*-Milchröhren in der Nähe der Zapfstelle regeneriert werden muss.

Aus den täglichen Milchsafternten lassen sich die Turgordehnungen der Röhren für die betreffenden Anzapfungen leicht ermitteln. Die Dehnungen sind in Tabelle 3 als Quotienten  $R_o/a$  für alle Zapftage eingetragen. Diese errechneten Turgordehnungen sind über Erwarten hoch, denn sie erreichen an gewissen Tagen bis  $40\%$ <sup>1</sup>. Dass so weitgehende

<sup>1</sup> In der erwähnten Arbeit (1932 b) wurde auf anderem Wege für einen normal angezapften Baum eine mittlere Turgordehnung von  $25\%$  gefunden.

reversible Dehnungen möglich sind, ist recht überraschend. Es darf daraus geschlossen werden, dass das Hookesche Gesetz, das eingangs den theoretischen Erörterungen zugrunde gelegt worden ist, für die Zellhäute der *Hevea*-Milchröhren wahrscheinlich weitgehende Gültigkeit besitzt. Ob es strenge gilt, kann freilich nicht entschieden werden.

Oppenheimer (1930) hat Turgordehnungen des Zellumfanges bis 20 % und Heyn (1931) künstliche Wanddehnungen bis 36 % gemessen. In beiden Fällen folgte die Dehnung nicht mehr dem Hookeschen Gesetz. Die von Heyn beobachteten Wanddehnungen sind überdies z. T. bleibende plastische Deformationen, während die Umfangänderungen der *Hevea*-Milchröhren völlig reversibel sein müssen. Die Wände dieser Milchröhren müssen sich daher in ihrem inneren Bau von meristematischen Zellhäuten unterscheiden. Es mag noch erwähnt werden, dass die *Hevea*-Milchröhren im Gegensatz zu denen von *Euphorbia* äusserst dünnwandig sind.

Ueber die Grösse der Turgordrucke, die solche Wanddehnungen erzeugen, sind wir noch mangelhaft unterrichtet. Nach den kryoskopischen Messungen von Arisz (1918) an *Hevea*-Milchsäften (—0.673 bis —0.880°) könnte der Turgordruck bei Wassersättigung der Röhren maximal 10 Atm. erreichen.

Tabelle 3.

*Milchsafterguss der Rindeninsel einer Okulation Av 16 während einer Zapfperiode von einem Monat.*

| Datum<br>1930 | Aus-<br>geflossenes<br>Volumen<br>Q | Volumen<br>abzüglich<br>Ver-<br>dünnungs-<br>wasser<br>Q* | Anfangs-<br>kon-<br>zentration<br>C max. | Kon-<br>zentration<br>bei<br>maximaler<br>Ver-<br>dünnung<br>C min. | Ver-<br>dünnungs-<br>wasser | Ver-<br>dünnung<br>des<br>Milchsafes | Turgor-<br>dehnung<br>Ro<br>a |
|---------------|-------------------------------------|---|--|---|-----------------------------|--------------------------------------|-------------------------------|
| Juli          | cm <sup>3</sup>                     | cm <sup>3</sup>   | %  | %   | cm <sup>3</sup>             | %                                    |                               |
| 3.            | 37.8                                | 34.2  | 28.4                                     | 23.2  | 3.64                        | 10.7                                 | 1.35                          |
| 4.            | 40.3                                | 33.9  | 34.9                                     | 24.0  | 6.37                        | 18.8                                 | 1.35                          |
| 7.            | 44.9                                | 38.2  | 37.8                                     | 27.6  | 6.74                        | 17.7                                 | 1.39                          |
| 8.            | 52.4                                | 38.3  | 40.9                                     | 23.0  | 14.11                       | 36.9                                 | 1.39                          |
| 9.            | 49.8                                | 35.6  | 42.5                                     | 22.2  | 14.22                       | 40.0                                 | 1.38                          |
| 11.           | 43.4                                | 33.8  | 41.2                                     | 26.0  | 9.63                        | 28.5                                 | 1.35                          |
| 14.           | 43.8                                | 34.4  | 41.5                                     | 26.5  | 9.35                        | 27.2                                 | 1.36                          |
| 17.           | 36.4                                | 29.1  | 41.8                                     | 24.0  | 7.31                        | 25.1                                 | 1.29                          |
| 18.           | 31.0                                | 25.8  | 42.7                                     | 28.3  | 5.15                        | 19.9                                 | 1.28                          |
| 19.           | 23.2                                | 19.8  | 44.2                                     | 32.3  | 3.36                        | 16.9                                 | 1.22                          |
| 23.           | 32.6                                | 25.8  | 44.5                                     | 26.3  | 6.79                        | 26.3                                 | 1.28                          |
| 25.           | 22.2                                | 19.8  | 42.3                                     | 33.2  | 2.30                        | 12.0                                 | 1.22                          |
| 26.           | 20.1                                | 17.6  | 43.8                                     | 32.3  | 2.54                        | 14.5                                 | 1.20                          |
| 28.           | 24.0                                | 21.1  | 46.5                                     | 35.2  | 2.92                        | 13.8                                 | 1.23                          |
| 29.           | 24.4                                | 19.9  | 44.5                                     | 30.5  | 4.48                        | 22.4                                 | 1.22                          |
| 30.           | 18.5                                | 16.2  | 46.2                                     | 35.3  | 2.27                        | 14.0                                 | 1.18                          |
| 31.           | 19.7                                | 17.8  | 44.5                                     | 36.5  | 2.12                        | 12.0                                 | 1.20                          |

### 3. Begleiterscheinungen der Milchsaftströmung.

#### a) Die Verdünnungsreaktion.

Die Milchröhrenwände sind nicht nur dehnbar, sondern auch permeabel. Auf die durch das Anzapfen verursachte Turgorsenkung folgt daher eine Infiltration von Wasser. Dieser *Verdünnungsreaktion* des strömenden Milchsafes wurde eine eingehende Studie gewidmet (Frey-Wyssling 1932 a), da sie für den Milchsafterguss und somit für die Kautschukgewinnung von praktischer Bedeutung ist. Es ergab sich dabei, dass die Verdünnung vom Milchsaft, der aus isolierten Rindenpartien gezapft wird, besonders gross ist. Dieser Befund wird hier bestätigt, denn nicht nur die Anzapfung der Rindeninsel (Tabelle 3), sondern auch diejenige des Rindenstreifens liefern auffallend hohe Verdünnungsprozente.<sup>1</sup> Der aufgefangene Milchsaft stammt daher nur zum Teil aus den Milchröhren; ein ansehnlicher Teil des Serumwassers ist aus dem umliegenden Gewebe in die Röhren filtriert und mit dem ursprünglichen Milchsaft ausgeflossen. Für die Berechnung von  $R_o$  und der Turgordehnung musste daher von den aufgefangenen Milchsaftvolumina  $Q$  das dazu gekommene Verdünnungswasser abgezogen werden, da sich der Röhrenquerschnitt nur um soviel verengert, als ursprünglicher Milchsaft ausgeflossen ist. In Tabelle 1 sind die Milchsaftmengen abzüglich des Verdünnungswassers als  $Q^*$  eingetragen. Die Art und Weise, wie die Menge Verdünnungswasser, die sich während der Strömung zum ursprünglichen Milchsaft gefügt hat, berechnet wird, ist früher ausführlich beschrieben worden (1932 a und b). Gleichzeitig wurde auch gezeigt, wie man die Erscheinung der Verdünnungsreaktion sehr einfach an Hand der osmotischen Zustandsgleichung erklären kann.

Tabelle 4.<sup>2</sup>

*Milchsafterguss des Rindenstreifens einer Okulation Av 25 während einer Zapfperiode von 3 Monaten.*

| Datum<br>1931 | Aus-<br>geflossenes<br>Volumen<br>$Q$ | Anfangs-<br>konzentration<br>$C_{max.}$ | Konzentration<br>bei<br>maximaler<br>Verdünnung<br>$C_{min.}$ | Verdünnung<br>des<br>Milchsafes |
|---------------|---------------------------------------|---|---|---------------------------------|
|               | cm <sup>3</sup>                       | %                                       | %   | %                               |
| 16. IX.       | 9.5                                   | 50.3                                    | 46.5  | 4.0                             |
| 17.           | 16.7                                  | 51.8                                    | 48.6  | 3.7                             |
| 18.           | 31.9                                  | 49.2                                    | 41.6  | 11.1                            |
| 19.           | 49.6                                  | 50.1                                    | 38.6  | 21.3                            |

<sup>1</sup> Die Isolationskerben wurden erst nach dem 2. Zapftage angebracht, was sich sofort durch eine intensivere Verdünnungsreaktion am 3. Zapftage äussert (18. IX., s. Tabelle 4).

<sup>2</sup> An den Tagen, die in Tabelle 4 fehlen, konnte die Verdünnungsreaktion durch dienstliche Verhinderung nicht verfolgt werden; trotzdem wurde der Baum mit Ausnahme vom 1.—7. und 10.—18. November täglich angezapft.

| Datum<br>1931 | Aus-<br>geflossenes<br>Volumen<br>Q | Anfangs-<br>konzentration<br>C max. | Konzentration<br>bei<br>maximaler<br>Verdünnung<br>C min | Verdünnung<br>des<br>Milchsaftes |
|---------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--|----------------------------------|
|               | cm³                                 | %                                   | %  | %                                |
| 23. IX.       | 45.8                                | 49.3                                | 37.2   | 20.1                             |
| 25.           | 52.9                                | 49.7                                | 36.6   | 24.8                             |
| 28.           | 58.7                                | 48.1                                | 37.7   | 21.5                             |
| 30.           | 46.9                                | 45.9                                | 38.9   | 13.8                             |
| 2. X.         | 47.1                                | 48.6                                | 39.5   | 18.7                             |
| 5.            | 31.4                                | 47.3                                | 33.3   | 20.0                             |
| 7.            | 34.7                                | 46.5                                | 35.7   | 20.2                             |
| 9.            | 43.6                                | 46.1                                | 37.7   | 15.4                             |
| 14.           | 26.1                                | 47.7                                | 38.5   | 14.1                             |
| 16.           | 24.4                                | 45.8                                | 36.4   | 13.0                             |
| 17.           | 35.6                                | 42.1                                | 36.3   | 11.6                             |
| 19.           | 40.4                                | 46.4                                | 36.6   | 15.6                             |
| 20.           | 54.0                                | 45.5                                | 35.3   | 18.0                             |
| 21.           | 49.7                                | 47.4                                | 36.2   | 22.0                             |
| 22.           | 71.6                                | 46.4                                | 34.9   | 22.3                             |
| 23.           | 104.8                               | 45.6                                | 35.6   | 22.0                             |
| 24.           | 99.2                                | 48.6                                | 37.4   | 23.0                             |
| 25.           | 43.9                                | 48.0                                | 35.8   | 21.2                             |
| 31.           | 58.0                                | 45.2                                | 34.3   | 20.9                             |
| 9. XI.        | 29.2                                | 46.3                                | 36.0   | 18.8                             |
| 21.           | 56.6                                | 48.7                                | 33.3   | 20.3                             |
| 23.           | 86.8                                | 51.3                                | 35.6   | 23.2                             |
| 26.           | 90.7                                | 51.5                                | 39.8   | 20.1                             |
| 28.           | 103.7                               | 51.9                                | 41.0   | 16.2                             |
| 1. XII.       | 79.4                                | 51.1                                | 40.7   | 15.8                             |
| 7.            | 76.4                                | 53.4                                | 39.0   | 23.5                             |
| 8.            | 94.3                                | 46.3                                | 35.7   | 16.2                             |
| 10.           | 75.0                                | 50.7                                | 35.2   | 22.6                             |

Hier soll als Ergänzung dazu auf eine graphische Methode hingewiesen werden, die den Zusammenhang zwischen Turgorsenkung und Verdünnungsreaktion besonders deutlich erkennen lässt. Wie aus Fig. 4 A und B hervorgeht, verlaufen die Kurven des Stromstärke- und Turgordruckabfalles in den Röhren gleichsinnig. Aus den empirischen Stromstärkekuren kann man daher Rückschlüsse auf die in den Milchröhren stattgefundenen Turgorsenkungen ziehen. Der Einfluss des Turgorschwundes auf die Verdünnungsreaktion kann somit indirekt durch Vergleich der Konzentrationsänderung des Milchsaftes während der Strömung mit dem Gang der Stromstärke  $\Delta Q / \Delta t$  erschlossen werden. Zu diesem Zwecke bildet man aus den Konzentrationen  $c$  aufeinanderfolgender Milchsaftfraktionen die Differenzenquotienten  $\Delta c / \Delta t$ ; diese geben ein Mass für die stattgefundenen Konzentrationsänderungen. In den Tabellen 1 und 2 sind diese Quotienten ausgerechnet und in Fig. 6 und 7 graphisch auf-

getragen. Die erhaltenen Linienzüge  $\Delta c / \Delta t$  weisen denselben Verlauf auf wie die Stromstärkekurven  $\Delta Q / \Delta t$ , nur ist ihr exponentialer Charakter noch stärker ausgeprägt. Der gleichsinnige Abfall von Stromstärke und Konzentrationsänderung wurde bei allen analysierten Milchsaftergüssen gefunden. Es kann daraus mit Sicherheit geschlossen werden, dass die Verdünnungsreaktion eine Folge der Turgorsenkung ist.

Es erhebt sich nun noch die Frage, ob die Infiltrationsflüssigkeit reines Wasser oder eine verdünnte Lösung ist; d. h., ob die zu Beginn des Milchsaftergusses stürmisch verlaufende Infiltration durch semipermeable H äute reguliert werde oder nicht.

Der *Hevea*-Milchsaft enthält neben 30 bis 50 % unlöslichen Bestandteilen (Kautschuk und „Harze“ = Phytosterol [Frey-Wyssling 1929] etwa 3 % lösliche Serumbestandteile (Salze, Quebrachit [Inositol] und Eiweiß). Wenn bei der Verdünnungsreaktion reines Wasser in die Milchröhren filtriert, darf sich das Verhältnis von Kautschuk- und Nichtkautschukbestandteilen im Milchsaft während des Ergusses nicht verändern, indem beide gleichermaßen verdünnt werden. Die Verdünnung der ionisierten Bestandteile im Serum könnte durch Leitfähigkeitsmessungen verfolgt werden. Es wurde aber vorgezogen, die löslichen Nebenbestandteile in ihrer Gesamtheit gewichtsanalytisch zu erfassen. Ihre Menge wird erhalten, indem man von derselben Milchsaftprobe einerseits den Gesamt-trockenrückstand bestimmt und anderseits den Kautschukgehalt durch Koagulation ermittelt; die Differenz ergibt dann den Anteil löslicher Serum-bestandteile des Trockenrückstandes. Die in den Tabellen 1 und 2 angegebenen Konzentrationen  $c$  beziehen sich alle auf den Gesamt-trockenrückstand.

Von den ausgeführten Analysen zur Bestimmung des Verhältnisses Kautschukgehalt : Serumbestandteile während des Milchsaftergusses seien folgende zwei Beispiele mitgeteilt:

Tabelle 5.

*Einfluss der Verdünnungsreaktion auf lösliche und unlösliche Milchsaftbestandteile.*

|                  |                       |       |
|------------------|-----------------------|-------|
| Trockenrückstand | = Gesamtkonzentration | $c$   |
| unlöslich        | = Kautschukgehalt     | $c_k$ |
| löslich          | = Serumbestandteile   | $c_l$ |

| Datum<br>1931 | Fraktionen<br>von<br>15.19 cm <sup>3</sup> | $c$<br>% | $c_k$<br>% | $c_l$<br>% | Verhältnis<br>$c_k : c_l$ |
|---------------|--|----------|------------|------------|---------------------------|
| 16. XII.      | 1.   | 42.1     | 39.4       | 2.7        | 14.6                      |
|               | 2.   | 39.4     | 36.9       | 2.5        | 14.8                      |
|               | 3.   | 37.4     | 35.0       | 2.4        | 14.6                      |
|               | 4.   | 35.8     | 33.2       | 2.3        | 14.4                      |
| 17. XII.      | 1.   | 44.2     | 41.4       | 2.8        | 14.8                      |
|               | 2.   | 39.6     | 37.4       | 2.2        | 17.5                      |
|               | 3.   | 37.9     | 35.8       | 2.1        | 17.1                      |
|               | 4.   | 36.1     | 34.1       | 2.0        | 17.1                      |
|               | 5.   | 34.7     | 32.8       | 1.9        | 17.3                      |

Wenn wesentliche Mengen gelöste Substanzen im Verdünnungswasser enthalten wären, müsste sich das in der letzten Spalte von Tabelle 5 eingetragene Verhältnis der unlöslichen zu den löslichen Milchsaftbestandteilen während der Milchsaftströmung verengern. Es bleibt aber im wesentlichen konstant oder erweitert sich sogar (am 17. Dezember). D. h. die löslichen Serumbestandteile werden während des Milchsaftergusses in gleicher Weise wie die koagulierbaren Kautschukbestandteile verdünnt. Man muss daraus den Schluss ziehen, dass, soweit dies durch die gewichtsanalytische Methode erfasst werden kann, die Flüssigkeit, welche die Verdünnungsreaktion verursacht, *reines Wasser* ist.

### b) Die Viskositätsänderung.

Der Milchsaft von *Hevea brasiliensis* ist eine sehr zähe Flüssigkeit, deren Viskosität mit zunehmender Konzentration überexponential zunimmt (O. de Vries 1923). Ich habe daher vermutet, dass seine Viskosität während der Milchsaftströmung der Verdünnungsreaktion entsprechend abnehme (1932 a und b). Diese Annahme ist nun einer experimentellen Prüfung unterzogen worden. Die Messungen wurden mit einem einfachen Viskosimeter nach der Durchflussmethode ausgeführt. Die verschiedenen aufgefangenen Milchsaftfraktionen wurden, um beginnende Koagulation zu vermeiden, in geschlossenen Wägegläschen unverzüglich ins Laboratorium gebracht und ihre relative Viskosität  $\eta_{rel}$  gemessen. Als Resultat ergab sich, dass die  $\eta_{rel}$ -Werte aufeinanderfolgender Fraktionen stets auffallend abnehmen. In Fig. 9 sind die Versuchsergebnisse zusammengestellt. Die zusammengehörigen Punkte jedes einzelnen Milchsaftergusses sind durch besondere Zeichen kenntlich gemacht und zum Teil miteinander verbunden. Man erkennt, wie die Verbindungslien, welche die Viskositätsabnahme während eines Milchsaftergusses vorstellen, steil abfallen.

Milchsaft von gleichem Trockenrückstand ergab an verschiedenen Tagen nicht identische Viskositätswerte. Dies mag zum Teil auf das während der Zapfperiode schwankende Verhältnis von Kautschuk- und Serumbestandteilen zurückzuführen sein. Da alle Messungen am Milchsaft desselben Baumes (Okulation von Klon Av 25) ausgeführt worden sind, können für die Schwankungen keine individuellen Unterschiede verschiedener Kautschukbäume verantwortlich gemacht werden. Die Streuung ist indessen nicht sehr gross, so dass durch Ausgleich eine Kurve konstruiert werden kann, welche die Viskosität des untersuchten Milchsaftes in Funktion des Trockenrückstandes in Gewichtsprozenten darstellt. Diese zeigt für:

|    |                  |                  |                      |      |
|----|------------------|------------------|----------------------|------|
| 35 | Gewichtsprozente | Trockenrückstand | $\eta_{rel} =$ zirka | 6.0  |
| 40 | "                | "                |                      | 8.7  |
| 45 | "                | "                |                      | 13.0 |
| 50 | "                | "                |                      | 19.0 |

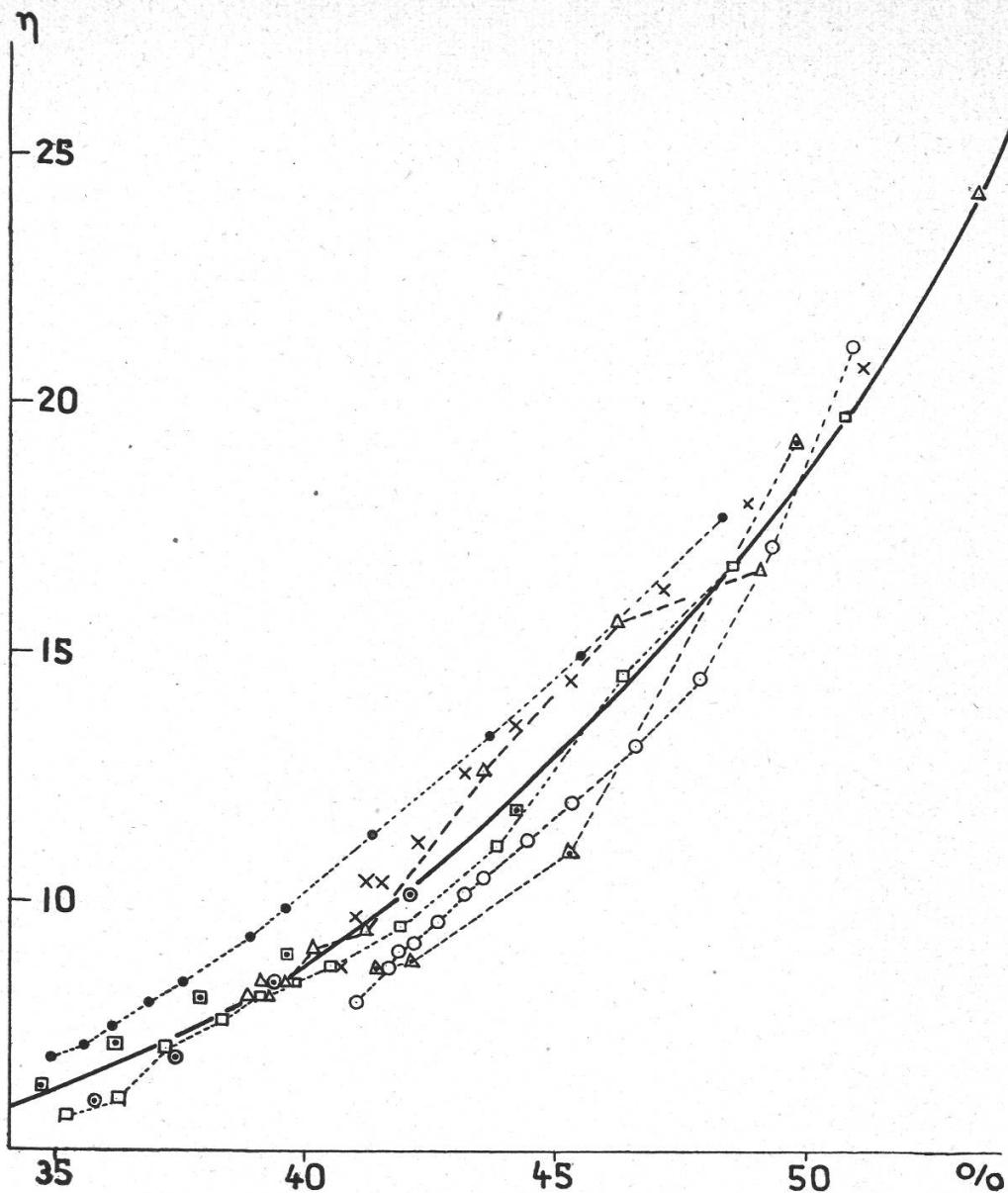


Fig. 9.  
*Relative Viskosität des Hevea-Milchsaftes.*

Abszisse: Konzentration (Trockenrückstand) des Milchsaftes in Gewichtsprozenten.

Ordinate: Relative Viskosität  $\eta$ .

Zusammengehörige Messpunkte verschiedener Milchsaftergüsse (s.Tabelle 4) sind mit gleichen Zeichen angedeutet:

○ 28. XI.; x 1. XII.; △ 7. XII.; □ 10. XII.; ▲ 15. XII.; ● 16. XII.;  
■ 17. XII.;

Diese Werte schliessen sich schön an die von Blow (1929) veröffentlichten Viskositätsmessungen für Konzentrationen unter 35 % Trockenrückstand an, obschon die von Blow untersuchten Latices keine natürlichen, sondern mit Ammoniak konservierte Milchsäfte waren. Dagegen sind unsere Werte auffallend kleiner als die von De Vries für natürlichen *Hevea-Milchsaft* angegebenen, auch wenn man berücksichtigt,

dass er die Viskosität nicht auf Gewichtsprozente Trockenrückstand, sondern auf Gramm Kautschuk pro 100 cm<sup>3</sup> Milchsaft bezogen hat. Dies mag seinen Grund darin haben, dass das verwendete Viskosimeter anders beschaffen war als das Pipetviskosimeter von De Vries. Ein weiterer Unterschied besteht in der Vorbehandlung des Milchsaftes, der von De Vries gesiebt und zum Teil von mehreren Bäumen miteinander gemengt worden war. Den Ursachen dieser abweichenden Messergebnisse wurde nicht näher nachgegangen, da es sich bei der vorliegenden Untersuchung nicht so sehr um das Beibringen von Werten handelt, die die Viskosität des *Hevea*-Milchsaftes absolut richtig wiedergeben, als um den experimentellen Beweis, dass sich die Zähigkeit während des Milchsaftergusses ändert. Bei der angestellten Versuchsanordnung (Anzapfen eines isolierten Rindenstreifens) beträgt der Viskositätsabfall während der Strömung in vielen Fällen 50 %. Da die Poiseuille-Strömung der Viskosität  $\eta$  umgekehrt proportional ist, fliesst somit der Milchsaft, gleiches Druckgefälle vorausgesetzt, gegen das Ende des Ergusses doppelt so leicht aus wie am Anfang!

### c) Oberflächenspannung.

Es ist wiederholt versucht worden, die Produktionskraft der Kautschukbäume nach der Anzahl Milchsafttropfen, die nach dem Anschneiden der Zapfstelle während einer bestimmten Zeitspanne von der Sammelrinne in das Auffanggefäß abtropfen, zu beurteilen. Dieses Verfahren setzt die Volumengleichheit der aufgefangenen Milchsafttropfen voraus. Schweizer (1928) hat indessen nachgewiesen, dass der Inhalt der ins Sammelgefäß fallenden Tropfen variiert. Es kann leicht gezeigt werden, dass die Tropfengrösse tatsächlich keine Konstante ist, indem man Fraktionen von je 100 Tropfen in Wägegläschen auffängt. Man findet dann namentlich zu Beginn des Strömungsvorganges einen starken Gang des Tropfengewichtes:

Tabelle 6.

Variation der Tropfengrösse beim Auffangen des Milchsaftes (Baum von Klon Av 25).

| Fraktionen<br>von<br>100 Tropfen | g Milchsaft |         |         |
|----------------------------------|-------------|---------|---------|
|                                  | 21. XI.     | 23. XI. | 26. XI. |
| 1.                               | 4.672       | 6.416   | 4.265   |
| 2.                               | 4.552       | 5.702   | 3.760   |
| 3.                               | 4.476       | 5.671   | 3.641   |
| 4.                               | 4.363       | 5.565   | 3.664   |
| usw.                             |             |         |         |

Die Tropfengrösse ist von Tag zu Tag verschieden. Regelmässig nimmt sie am Anfang des Ergusses merklich ab; erst nach der 4. Fraktion erreicht sie in der Regel einen einigermassen gleichbleibenden Wert.

Die Abnahme des Tropfeninhaltes ist durch die Strömungsgeschwindigkeit bedingt, mit der der Milchsaft über die Sammelrinne fliesst. Am Ende dieser Rinne geschieht die Tropfenbildung nicht unter idealen Bedingungen wie an der Scheibe eines Stalagmometers. Die Tropfen wachsen nicht so langsam, dass ihr endgültiger Inhalt ausschliesslich durch die Oberflächenspannung bestimmt würde. Die Volumzunahme erfolgt so rasch, dass ihr Gewicht, namentlich zu Beginn des Ergusses, wesentlich zu gross wird, bevor sie abfallen. — Die Abhängigkeit der Tropfengrösse von der Strömungsgeschwindigkeit konnte auch bei den Viskositätsmessungen beobachtet werden, indem dort, umgekehrt wie bei den Messungen an der Ablaufrinne, die späteren Fraktionen eines Ergusses, die schneller durch die Viskosimeterkapillare fliessen, etwas grössere Tropfen bildeten als die ersten Fraktionen.

Es blieb noch zu untersuchen, ob etwa Veränderungen der Oberflächenspannung während des Ergusses an der schwankenden Tropfengrösse mitbeteiligt seien. Die Oberflächenspannung  $\sigma$  des *Hevea*-Milchsaftes ist von Hauser und Scholz (1927) und von Scholz (1932) gemessen worden. Sie fanden durch Abreissen einer Milchsaftlamelle für  $\sigma$  von 35 % Milchsaft bei 28–30° C 40.5 mg/cm. Durch künstliche Verdünnung dieses Milchsaftes auf  $1/2$  wurde die Oberflächenspannung nicht verändert; erst bei Verdünnung auf  $1/4$  wurde eine kleine Verminderung auf 39 mg/cm bemerkbar. Wird weiter Wasser zugefügt, sinkt  $\sigma$  ständig und durchläuft bei einer Verdünnung von  $1/64$  ein Minimum von 30.5 mg/cm. Bei noch weitergehender Verdünnung steigt die Oberflächenspannung dann wieder an, um bei unendlicher Verdünnung den Endwert reinen Wassers zu erreichen.

Die Erniedrigung  $\sigma$  des *Hevea*-Milchsaftes gegenüber Wasser (72.3 mg/cm bei 30° C) ist sehr gross, ähnlich wie bei Kuhmilch (50 mg/cm) oder Seifen. Es bestätigt sich für *Hevea*-Milchsaft die Regel, dass  $\sigma$  von der Verdünnung des Lösungsmittels weitgehend unabhängig ist (Höber), da sich die oberflächenaktiven Stoffe in den Grenzflächen der Flüssigkeit anhäufen und deshalb innerhalb gewisser Grenzen von Konzentrationsänderungen der Lösung nicht erfasst werden.

Um die Oberflächenspannung während des Milchsaftergusses zu verfolgen, wurde ein Kapillar-Stalagmometer benutzt. Wenn man den Milchsaft sofort nach dem Auffangen jeder einzelnen Fraktion durch die Kapillare fliessen lässt, gelingen solche Messungen relativ leicht; wartet man dagegen, bis alle Fraktionen eingesammelt sind, um in Serie arbeiten zu können, sind Verstopfungen der Kapillare durch einsetzende Koagulation unvermeidlich. In Tabelle 7 ist ein Beispiel einer Meßserie wiedergegeben. Die Oberflächenspannung wird tatsächlich durch die Verdünnung des Milchsaftes von 49.7 auf 41.5 % nicht verändert, während die Viskosität um mehr als die Hälfte absinkt. Die erhaltenen  $\sigma$ -Werte stimmen gut mit der Messung von Scholz (1932) überein. Er fand für

unserem Milchsaft vergleichbaren Latex mit 2.5 % Serumbestandteilen  $\sigma = 41.5 \text{ mg/cm}$ .

Tabelle 7.  
*Oberflächenspannung  $\sigma$  und relative Viskosität  $\eta$  (Baum AV 25).*

| Datum<br>1931 | Fraktionen | Milchsaft<br>g | c<br>% | $\sigma$<br>mg/cm | $\eta$ relativ |
|---------------|------------|----------------|--------|-------------------|----------------|
| 15. XII.      | 1.         | 8.611          | 49.7   | 44                | 19.3           |
|               | 2.         | 9.193          | 45.3   | 43                | 10.6           |
|               | 3.         | 10.222         | 42.1   | 43                | 9.0            |
|               | 4.         | 7.541          | 41.5   | 44                | 8.7            |
|               |            | 35.567         |        |                   |                |

Aus diesem Abschnitte geht hervor, dass die Oberflächenspannung des *Hevea*-Milchsaftes während des Milchsaftergusses konstant bleibt. Trotzdem ist die Grösse der von der Ablaufrinne fallenden Tropfen erheblichen Schwankungen unterworfen, da, wie gezeigt worden ist, die Bedingungen für ideale Tropfenbildung nicht erfüllt sind.

#### 4. Ergebnisse des experimentellen Teiles.

Der Milchsafterguss von *Hevea brasiliensis* wird anfänglich vornehmlich durch die elastische Kontraktion der Milchröhren (elastische Entleerung) und nachher durch das Anwachsen der Kapillarenlänge beherrscht.

Während des Ergusses ändern sich alle für eine kapillare Strömung massgebenden Grössen in weiten Grenzen: Es findet eine Kontraktion des für die Strömung massgebenden Radius R um zirka  $1/4$  statt. Das Druckgefälle p/L sinkt mit wachsender Kapillarenlänge L. Die Zusammensetzung des Milchsaftes verändert sich durch eindringendes Verdünnungswasser. Die Verdünnungen können bis 40 % erreichen. Die Verdünnungsreaktion senkt die Viskosität  $\eta$  des Milchsaftes bis auf die Hälfte des ursprünglichen Wertes.

Während die Veränderungen von R und p/L die Strömung erschweren, übt die Viskositätsniedrigung eine antagonistische Wirkung aus, indem sie das Fliessen des Milchsaftes erleichtert. Die Oberflächenspannung des *Hevea*-Milchsaftes wird durch die Verdünnungsreaktion nicht beeinflusst.

#### C. Diskussion des Siebröhrenergusses.

Die Erörterungen über den Safterguss aus elastischen Kapillaren haben zum Schlusse geführt, dass der Saftaustritt auf zwei verschiedene Weisen erfolgen kann. Entweder spielt die Röhre als Durchflusskapillare eine untergeordnete Rolle, sei es, dass die Saftbehälter relativ kurz sind

oder dass die Viskosität des Röhreninhaltes klein ist; dann erfolgt der Safterguss als elastische Entleerung mit grosser anfänglicher Stromstärke, die rasch exponential Null zustrebt. Oder aber die Kapillaren fungieren vornehmlich als Durchflusströhren, dadurch, dass die Saftkapillaren lang sind oder dass die Röhrenflüssigkeit hochviskos ist; dann erfolgt ein zeitlich andauernder Erguss, dessen Stromstärke allmählich hyperbolisch abflaut.

Es soll nun untersucht werden, welchem von diesen zwei Typen die in jüngerer Zeit beschriebenen Saftergüsse aus angeschnittenen Siebröhren angehören. Die von Münch (1930) untersuchten Saftaustritte aus angezapftem Phloem von Laubbäumen sind typische *elastische Entleerungen*. Die Flüssigkeit stürzt heraus und der Vorgang ist beendet. Man muss daraus schliessen, dass keine Poiseuille-Strömungen durch lange Kapillaren an diesem Safterguss beteiligt sind. Der Saftverlust ist lokaler Natur, und es lassen sich keine Rückschlüsse auf Saftströmungen über grössere Abstände in diesen Siebröhren ziehen! (Vgl. Schumacher 1933.)

Anders verhält es sich mit den von Crafts (1932) bei *Cucurbita* gemachten Beobachtungen. Da fliesst der Saft aus den angeschnittenen Siebröhren während mehrerer Minuten nach. Es sind somit Reibungskräfte längerer Kapillaren am Werke, die eine plötzliche Entleerung verhindern und die Entstehung einer Strömung veranlassen. Die gewöhnlichen Saftmengen sind so gross, dass sie unmöglich aus einzelnen Siebröhrengliedern stammen können, sondern es muss Saft über grössere Abstände durch das Phloem und somit durch die Siebplatten strömen. Es ist daher in der Arbeit von Crafts der physiologische Beweis für die Wegsamkeit der Siebporen von *Cucurbita* für Flüssigkeitsströmungen enthalten, während er sich bemüht, auf anatomischem Wege das Gegen teil zu beweisen.

Die beiden erwähnten Beispiele zeigen deutlich, wie die Analyse des Saftergusses aus elastischen Kapillaren ein neues Mittel an die Hand gibt, um die Wegsamkeit des Siebröhrensystems für Saftströmungen zu beurteilen.

### Zusammenfassung.

Die allgemeine Behandlung des Problemes des Saftergusses aus turgeszenten Kapillaren führt zu einer unlösbar Differentialgleichung.

Das Problem wird daher für zwei Spezialfälle gelöst, nämlich *a)* für eine Röhre von bestimmter Länge und variablem Querschnitt (*elastische Entleerung*), und *b)* für eine Röhre von bestimmtem Querschnitt und variabler Länge (*Poiseuille-Strömung bei wachsender Kapillarenlänge*). Im ersten Falle erfolgt der Safterguss nach einem exponentiellen, im zweiten dagegen nach einem hyperbolischen Gesetze.

Die vereinfachten Bedingungen dieser beiden Spezialfälle werden so gut wie möglich beim Anzapfen des Milchkapillarensystems von *Hevea brasiliensis* verwirklicht. Durch Anschneiden einer kleinen Rindeninsel kann die elastische Entleerung untersucht werden, während lange Rindenstreifen annähernde Bedingungen für eine kapillare Strömung bei wachsender Durchflusslänge liefern.

Der Milchsafterguss von *Hevea brasiliensis* stellt eine Übereinanderlagerung der beiden abgeleiteten theoretischen Fälle vor. Der Vorgang wird anfänglich durch das Gesetz einer elastischen Entleerung beherrscht, geht dann aber bald in eine Strömung mit wachsender Kapillarenlänge über.

Der von Münch beschriebene Saftaustritt aus verletzten Siebröhren von Laubbäumen ist eine reine elastische Entleerung, während dem durch Crafts untersuchten Siebröhrensafterguss von *Cucurbita* eine kapillare Strömung im Siebröhrensystem vorausgeht.

---

#### Literurnachweis.

- Arisz, W. H. (1918): Over de factoren, die het uitzloeien van de latex bepalen bij *Hevea brasiliensis*. Arch. v. d. Rubbervultuur **2**, 34.
- Blow, C. M. A. (1929): Study of the viscosity of Rubber Latex. Transactions of the Faraday Society **25**, 458.
- Bobilioff, W. (1930): Anatomie en Physiologie van *Hevea brasiliensis* (Batavia).
- Crafts, Alden S. (1932): Phloem anatomy, exudation and transport of organic nutrients in Cucurbits. Plant Physiology **7**, 183.
- Frey-Wyssling, A. (1929): Microscopisch onderzoek naar het voorkomen van harsen in de latex van *Hevea*. Arch. v. d. Rubbervultuur **13**, 1.
- (1930): Onderzoek naar het verband tusschen den diameter der Latexvaten en de rubberproductie bij *Hevea brasiliensis*. Arch. v. d. Rubbervultuur **14**, 102.
- (1932 a): Onderzoeken over de verdunningsreactie en de beweging der latex tijdens het tappen van *Hevea brasiliensis*. Arch. v. d. Rubbervultuur **16**, 241.
- (1932 b): Der Milchsafterguss von *Hevea brasiliensis* als Blutungserscheinung. Jahrb. f. wiss. Bot. **77**, 560.
- Hauser, E. A. und Scholz, P. (1927): Beiträge zur Kolloidchemie der Kautschuk-milchsäfte II. Kautschuk **3**, 332.
- Heyn, A. N. J. (1931): Der Mechanismus der Zellstreckung. Diss. Utrecht.
- Höber, R. (1922): Physikalische Chemie der Zelle (Leipzig). S. 155 ff.
- Münch, E. (1930): Stoffbewegungen in der Pflanze (Jena).
- Oppenheimer, H. R. (1930): Dehnbarkeit und Turgordehnung der Zellmembranen. Ber. deut. bot. Ges. **48**, 192.
- Prantl-Tietjens (1929/31): Hydro- und Aerodynamik (Berlin).
- Scholz, P. (1932): Beiträge zur Latexchemie I. Kautschuk **7**, 42.
- Schumacher, W. (1933): Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Jahrb. f. wiss. Bot. **77**, 685.
- Schweizer, J. (1928): Over het verband tusschen navloei en tapsysteem. De Bergcultures **2**, 1591.
- De Vries, O. (1923): Eenige gegevens over de viscositeit van latex. Arch. v. d. Rubbervultuur **7**, 409.
-