

- Fig. 2. Antheridiumzweig abgetrennt. Oogonium nach dem Antheridium umgebogen.  
„ 3. Kern des Antheridiumzweiges in zwei getheilt.  
„ 4. Antheridiumzelle von der Stielzelle abgetrennt.  
„ 5–6. Etwas ältere Stadien desselben.  
„ 7. Zellwand zwischen Antheridium und Oogonium aufgelöst. Eikern und Antheridiumkern neben einander im Oogonium.  
„ 8. Wand zwischen Antheridium und Oogonium wieder geschlossen.  
„ 9. Oogonium mit einem einzelnen Kern, das befruchtete Ei.  
„ 10. Oogonium mit der ersten Schicht Hüllfäden, welche aus der Stielzelle entstanden sind.  
„ 11. Oogonium mit zwei Schichten Hüllfäden.  
„ 12. Ascogon mit zwei Zellen und zwei Kernen.  
„ 13. Ascogon mit drei Kernen. Erste Scheidewand noch nicht gebildet.  
„ 14. Ascogon mit zwei Zellen, obere mit zwei Kernen.  
„ 15. Vollkommen ausgebildetes Ascogon mit umliegenden Zellen der inneren Schicht des Peritheciums. Die vorletzte Zelle ist der Ascus mit zwei Kernen.  
„ 16. Junger Ascus mit einem Kern und zwei Ascogonzellen.  
„ 17. Schnitt durch einen fast reifen Ascus, vier einkernige Sporen aufweisend. Umliegende Zellen fast vollständig verdrängt, ihre Kerne im Auflösen begriffen.

---

## 69. J. Wiesner: Ueber Trophieen nebst Bemerkungen über Anisophyllie.

Eingegangen am 20. December 1895.

Meine langjährig betriebenen Studien über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane haben zur Kenntniss zahlreicher Erscheinungen ungleichseitiger, aber gesetzmässiger Wachstumsförderung von Organen und Geweben geführt.

Die Menge der beobachteten Einzelfälle ist so gross geworden, dass eine kurze systematische Zusammenfassung zweckmässig erscheinen dürfte.

### 1.

Die erste Beobachtung einer hierher gehörigen Erscheinung rührt bekanntlich von K. F. SCHIMPER (1854) her. Es war dies die Feststellung der Thatsache, dass an Seitensprossen bestimmter Holzgewächse der Holzkörper sich entweder oberseits oder unterseits stärker entwickelt. SCHIMPER bezeichnete diese Erscheinungen mit den Namen

Epi- und Hyponastie. Später (1868) habe ich<sup>1)</sup> gleichzeitig mit HOFMEISTER<sup>2)</sup>, und neun Jahre [hierauf hat KNY<sup>3)</sup>] auf eine Reihe anderer Fälle einseitig verstärkten Dickenwachstums des Holzkörpers von Seitensprossen dicotyler und gymnospermer Gewächse hingewiesen.

Da die Ausdrücke Epinastie und Hyponastie in ganz anderem Sinne heute allgemein im Gebrauche sind, so habe ich für die in Rede stehenden Erscheinungen die Namen Epitrophie und Hypotrophie in Vorschlag gebracht<sup>4)</sup>. Ich wählte diese Ausdrücke, weil im Grunde genommen die einseitige Wachstumsförderung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruhen muss. Doch verkenne ich nicht, dass die alten SCHIMPER'schen Namen besser gewählt waren, und sprachlich auf jene Erscheinungen, für welche sie jetzt allgemein gebraucht werden, eigentlich gar nicht passen<sup>5)</sup>. Immerhin scheinen die von mir vorgeschlagenen Ausdrücke Epitrophie und Hypotrophie gut gewählt und werden ja auch in dem angegebenen Sinne gebraucht.

Ich habe später eine grosse Zahl von Fällen der Hypotrophie und Epitrophie des Holzes mitgeteilt<sup>6)</sup> und konnte einige Gesetzmässigkeiten in dem Auftreten dieser Erscheinungen bei Dicotylen und Gymnospermen nachweisen<sup>7)</sup>. Die ungleichseitige Wachstumsförderung des Holzes, welche an Seitensprossen der Coniferen als Hypotrophie auftritt, bei Seitensprossen der Dicotylen in der Regel mit Epitrophie anhebt und mit Hypotrophie endet, habe ich mit dem allgemeinen Ausdruck Heterotrophie des Holzes bezeichnet.

Die Heterotrophie des Holzes scheint in der Regel von einer

1) Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere etc. Sitzgsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 58 (1868).

2) Allgemeine Morphologie, Leipzig 1868.

3) Ueber das Dickenwachstum des Holzkörpers etc. Sitzber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 1877.

4) Biologie. Wien 1889, S. 29.

5) Da *βάσσω* füllen, anhäufen bedeutet, so bezeichnet z. B. das Wort Epinastie sehr gut das verstärkte Dickenwachstum an der Oberseite eines Organs; das Wort ist aber schlecht gewählt für das, wofür es jetzt gebraucht wird, also für das vermehrte Längenwachstum, oder noch allgemeiner gesagt, für die stärkere an der Oberseite eines wachsenden Organs statthabende Verlängerung. Die Ausdrücke Epinastie, Hyponastie haben sich aber in der physiologischen Terminologie so eingebürgert, dass es ungerechtfertigt erschiene, aus rein sprachlichen Gründen eine Umwälzung der Ausdrücke vorzunehmen.

6) Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane I. Die Anisomorphie der Pflanze. Sitzgsber. der kais. Akad. d. Wiss. Bd. 101 (1892). Ferner: Diese Berichte, Bd. X (1892) S. 606 ff.

7) Während meines Aufenthaltes in Buitenzorg habe ich viele monocotyle Holzgewächse auf etwaige Ungleichseitigkeit des Dickenwachstums geprüft, jedoch durchaus mit negativem Erfolge. Es scheint demnach, dass nur dann, wenn das Cambium den Charakter des Verdickungsringes der Dicotylen (und Gymnospermen) annimmt, ein ungleichseitiges Dickenwachstum eintreten könne.

deutlich wahrnehmbaren Heterotrophie der Rinde nicht begleitet zu sein. Doch habe ich schon in meiner oben genannten Abhandlung aus dem Jahre 1868 an den Seitenästen der Rosskastanie eine schwache, der Hypotrophie des Holzes parallel gehende Hypotrophie der Rinde nachgewiesen, welche sich aber nur mit Zuhilfenahme des Mikroskopes demonstrieren lässt.

Später fand ich einen scharf ausgeprägten, mit freiem Auge leicht nachweisbaren Fall von Epitrophie der Rinde bei *Tilia*, welchen ich in diesen Berichten beschrieb und abbildete<sup>1)</sup>.

Während meines Aufenthaltes in den Tropen habe ich hierauf die auch für den Systematiker wichtige Auffindung gemacht, dass bei den Tiliaceen und Anonaceen die Epitrophie des Holzes von Epitrophie der Rinde begleitet ist<sup>2)</sup>. —

## 2.

Dass die Erscheinung der Heterotrophie sich nicht bloss in der Ausbildungsweise des Holzes und der Rinde, sondern auch in der von Seitenästen ausgehenden Verzweigung zu erkennen giebt, darüber habe ich in einer oben genannten Abhandlung<sup>3)</sup> zahlreiche Fälle vorgeführt, welche ich hier kurz zusammenzufassen für zweckmässig erachte.

1. Epitrophie der Axillarknospen. An zahlreichen Holzgewächsen. Besonders deutlich an *Lonicera Xylostemum*, *L. tatarica*, *Symphoricarpus racemosa*. Die an den Oberseiten der Sprosse gelegenen Axillarknospen sind im Vergleich zu den unteren gefördert.

2. Hypotrophie der Axillarknospen an Seitenästen mancher Holzgewächse, namentlich deutlich bei stark ausgeprägter Anisophyllie, z. B. bei *Acer Pseudoplatanus*, *A. Negundo*, *Bignonia Catalpa*. Die an den Unterseiten der Sprosse gelegenen Axillarknospen sind stärker als die oberen entwickelt.

3. Epitrophie von Adventivknospen. Zuerst von KNY<sup>4)</sup> nachgewiesen. Ich habe diese Erscheinung an stark geneigten Stämmen und Aesten von *Prunus Mahaleb* und *Pterocarya fraxinellifolia* beobachtet. An derartigen Stämmen und Aesten kamen die Adventivknospen nur an der Oberseite zur Ausbildung. An schwach geneigten Aesten wurden sowohl an der Oberseite als an der Unterseite Adventivknospen gebildet.

4. Epitrophie der Sprosse, zuerst von KNY (l. c.) genauer beschrieben, ist in der Regel an jenen Sprossen zu finden, welche Epitrophie der Axillarknospen zeigen.

1) Bd. X (1892), S. 609—610.

2) Diese Berichte, 1894, Generalversammlungs-Heft, S. 93ff.

3) Anisomorphie, l. c. S. 657—705.

4) l. c. März 1876.

5. Hypotrophie der Sprosse kommt im Gefolge der Hypotrophie der Axillarknospen häufig vor, z. B. bei Ahorn, Rosskastanie etc.

Andere einschlägige Fälle, namentlich der Wechsel von Epi- und Hypotrophie der Sprosse an einem und demselben Holzgewächs lasse ich unbesprochen.

### 3.

Alle bisher vorgeführten Fälle der Heterotrophie beziehen sich auf geneigte Sprosse, an welchen entweder oberseits oder unterseits eine Förderung des Wachstums der Gewebe oder Organe zu beobachten ist.

Eine analoge Förderung des Wachstums der rechts und links an schiefen Sprossen liegenden Organe gegenüber den oberseits und unterseits gelegenen, kommt ebenfalls vor. Die Symmetrie-Ebene, in welcher sich diese Förderung vollzieht, ist nicht mehr eine verticale, sondern eine zum Horizonte geneigte. Aber die Medianebene der schiefen Sprosse, an welcher die genannte Heterotrophie sich vollzieht, ist eine verticale. Ich habe diese Form der Heterotrophie als Amphitrophie genauer beschrieben<sup>1)</sup>.

An *Fagus*, *Carpinus*, *Ulmus* ist die Amphitrophie der Knospen und der daraus hervorgehenden Sprosse schon durch die laterale Anordnung der Blätter gegeben.

Es giebt aber, wie ich l. c. nachgewiesen habe, zahlreiche Fälle der Amphitrophie der Sprosse, welche durch die ursprüngliche Stellung der Blätter nicht gegeben sind, sich vielmehr erst im Laufe der Jahre an schiefen Sprossen entwickeln, deren Blätter nicht zweiseitig lateral, sondern nach  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{3}{8}$  . . . angeordnet sind oder in decussirter Anordnung sich befinden, mithin an solchen Sprossen anfänglich ebenso gut rechts und links als oben und unten und in Zwischenlagen Axillarknospen, ja selbst Axillarsprosse auftreten, von welchen aber in der Regel nur die seitlichen zu dauernder Entwicklung kommen, während die oberen und unteren nach und nach verkümmern, so dass das ganze Sprossystem im Laufe der Jahre amphitroph wird. Durch welche Einflüsse diese Umwandlung erfolgt, bleibt einstweilen unerörtert<sup>2)</sup>.

### 4.

Die Heterotrophie der Gewebe und Organe zeigt aber in vielen Fällen noch eine andere Orientirung, indem nämlich die relative Förderung von an einem Seitenspross vorkommenden Geweben oder von

1) Anisomorphie, l. c. p. 691 ff.

2) Auf welche Weise sonst noch Amphitrophie der Sprosse zu Stande kommt, möge in der Abhandlung „Anisomorphie“ nachgesehen werden.

an dem Sprosse erzeugten Organen an der dem Muttersprosse zugewendeten oder an der vom Muttersprosse abgewendeten Seite erfolgt.

Die Regel ist die Förderung an der vom Mutterspross abgewendeten Seite. Diese Erscheinung habe ich als Exotrophie bezeichnet. Es kommt aber auch, wenn auch viel seltener, der entgegengesetzte Fall vor, welchen ich mit dem Ausdrucke Endotrophie belegte<sup>1)</sup>.

Am deutlichsten tritt uns die Erscheinung der Exotrophie in jenen lange Zeit unberücksichtigt gebliebenen Fällen der Anisophyllie entgegen, wo die geförderten Blätter an der Oberseite der Zweige stehen. Ich habe solche Fälle schon früher beschrieben. Sie lassen sich durch folgendes Schema leicht veranschaulichen. Man denke sich, es gehe von einem verticalen Hauptspross einer mit gegenständigen Blättern versehenen, zur Anisophyllie disponirten Pflanze ein horizontaler Seitenspross ab, welcher sich an irgend einer Stelle median und so verzweigt, dass einer der neu gebildeten Tochttersprosse an der oberen, der andere an der unteren Seite des horizontalen Seitensprosses gelegen ist. An dem nach unten gelegenen Tochtterspross kommt nun die gewöhnliche Anisophyllie zu Stande, d. h. das untere Blatt des anisophyllen Blattpaares ist das geförderte. An dem nach oben gerichteten Tochtterspross ist hingegen das nach oben gekehrte Blatt des anisophyllen Blattpaares das geförderte. Schon diese Beobachtung, welche sich, wie ich bereits früher gezeigt habe<sup>2)</sup>, auch experimentell erhärten lässt, beweist, dass die von FRANK<sup>3)</sup> noch immer aufrecht erhaltene Auffassung, dass die Anisophyllie bloss durch die Lage der betreffenden Sprosse zum Horizont bedingt werde, nicht richtig sein kann. Für unsere Betrachtung geht aber aus dieser Thatsache hervor, dass jene Fälle von Hypotrophie — und diese eben bilden die Regel — in welchen die geförderte Unterseite von der Mutteraxe abgekehrt ist, Fälle von Exotrophie sein können, d. h. dass die Förderung nur deshalb an der unteren Seite des Organs erfolgt, weil dieselbe die äussere, d. i. die von der Mutteraxe abgekehrte ist. Eine analoge Erwägung gilt selbstverständlich auch für alle jene Fälle der Epitrophie, in welchen die geförderte Oberseite der Mutteraxe zugewendet ist.

Die genaue Beobachtung oder das Experiment wird in solchen Fällen zu entscheiden haben, in wie weit die einseitige Förderung des Gewebes oder des Organs auf die Lage zum Horizonte oder zur Abstammungsaxe zurückzuführen sei.

## 5.

In allen bis jetzt erörterten Fällen ist die Symmetrie-Ebene, in welcher die Heterotrophie sich vollzieht, entweder eine verticale

1) Diese Berichte, Bd. X (1892), S. 552ff.

2) Exotrophie, l. c. S. 554.

3) Lehrbuch der Botanik, Bd. I (1892), S. 398.

(z. B. bei Epitrophie und Hypotrophie des Holzes und der Rinde von Seitensprossen erster Ordnung) oder eine schiefe, jedoch bei verticaler Richtung der durch das hypotrophe Organ hindurch gehenden Mediane (Amphitrophie).

Ich habe aber bereits Fälle von Heterotrophie des Holzes und der Rinde beschrieben und abgebildet<sup>1)</sup>, in welchen die den heterotrophen Spross in zwei congruente Hälften theilende Symmetrie-Ebene, absolut genommen, schief ist, indem selbst die Mediane des betreffenden Sprosses gegen den Horizont geneigt ist.

Schiefe Sprosse zweiter Ordnung, welche zu den Sprossen erster Ordnung lateral stehen und heterotroph werden (Tanne, Linde), bieten, wie ich am angezeigten Orte dargelegt habe, diese Erscheinung dar. Ich habe bezüglich solcher Sprosse zweiter Ordnung nachgewiesen, dass die schiefe Lage der Symmetrie-Ebene der Heterotrophie, also jene Ebene, welche das heterotrophe Organ in zwei congruente Hälften theilt, sich darstellt als die resultirende Lage einer durch die Axe der heterotrophen Organe gehenden verticalen und jener schiefen Ebene, in welcher die Axen der Sprosse zweiter Ordnung sich ausbreiten.

## 6.

Alle mitgetheilten Fälle der Heterotrophie haben das Gemeinschaftliche, dass sie auf einseitiger Wachstumsförderung der betreffenden Gewebe und Organe beruhen. Da aber diese einseitige Wachstumsförderung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruht, so erscheinen, wie schon oben erwähnt, die zur Bezeichnung dieser Erscheinungen vorgeschlagenen Ausdrücke gut gewählt.

Der Begriff „Ernährung“ ist hier soweit eingeschränkt, dass dadurch die Zufuhr und Verwerthung der zum Wachsthum direct erforderlichen plastischen Stoffe ausgedrückt ist. Da es sich im Nachfolgenden bloss um den Vergleich von zwei antagonistisch gelegenen, aber sonst gleichen Organen oder Organhälften handelt, mithin vom Verbrauch durch Athmung etc. ebenso wie von der Zufuhr von Stoffen zu bereits ausgewachsenen Theilen abgesehen wird, so dürfte diese Begriffsabgrenzung berechtigt erscheinen.

Wenn ich aber sage, dass die einseitige Wachstumsförderung auf einseitig gesteigerter Ernährung beruht, so sind damit die vorgeführten Fälle einseitiger Wachstumsförderung keineswegs erklärt. Es ist durch den gewählten Ausdruck die Erscheinung kaum mehr als umschrieben. Denn die einseitig gesteigerte Ernährung erfordert selbst erst eine nähere Erklärung. Beruht dieselbe, wie dies bei der Exotrophie der Fall ist, auf erblich festgehaltenen anatomischen Ursachen<sup>2)</sup>, so bleibt

1) Diese Berichte, Bd. X (1892), S. 605ff.

2) Exotrophie, S. 559.

die Erklärung unvollständig, und sie lässt sich nur auf erbliche Verhältnisse zurückführen, die selbst aber noch räthselhaft bleiben. Ob Epitrophie und Hypotrophie nicht auf äusseren Ursachen beruhen, welche das einseitig gesteigerte Wachsthum befördern oder verursachen, wird im nächsten Paragraph erörtert werden.

Jedenfalls hat A. WEISSE<sup>1)</sup> mich nicht richtig aufgefasst, wenn er für die von mir zuerst nachgewiesene Grunderscheinung der Exotrophie den Ausdruck Ektauxese vorzuschlagen für nothwendig findet. Er glaubt nämlich, dass ich die Erscheinung der Exotrophie durch einseitig begünstigte Ernährung causal erklären will<sup>2)</sup>. Das ist aber nicht richtig; ich habe im Gegentheile bezüglich der bei der Exotrophie auftretenden Ernährungssteigerung an der von der Mutteraxe abgewendeten Seite des exotrophen Organs ausdrücklich gesagt, dass dieselbe auf anatomischen, erblich festgehaltenen Ursachen beruhe<sup>3)</sup>.

Hätte WEISSE meine Abhandlung über Exotrophie genau gelesen, so würde er wohl zu der Einsicht gekommen sein, dass er in Betreff dieser Erscheinung nichts Neues gefunden hat und dass namentlich im Zusammenhalt mit meinen anderen Beobachtungen über Heterotrophie und mit Rücksicht auf die von mir consequent durchgeführte Terminologie des genannten Erscheinungscomplexes die Aufstellung der „Ektauxese“ nicht nöthig war.

## 7.

Ich habe bisher nur auf das Aeussere der Heterotrophie in ihren verschiedenen Formen hingewiesen, nämlich auf Richtung der einseitigen Förderung des betreffenden Gewebes oder Organs, ferner auf die Lage der Symmetrie-Ebene, welche das heterotrophe Organ in zwei congruente Hälften theilt. Die Ursachen der Heterotrophie habe ich oben nur gestreift und will erst jetzt hierauf die Aufmerksamkeit lenken.

Eine genaue Zurückführung der einzelnen Formen der Heterotrophie auf die näheren und ferneren Ursachen ist mit nicht geringen Schwierigkeiten verbunden, und es wird eindringlicher und mühevoller Arbeiten bedürfen, bis die oben vorgeführten Formen der Heterotrophie, soweit sie in der ontogenetischen Entwicklung zu Stande kommen, eine befriedigende causale Erklärung gefunden haben werden.

Doch lässt sich jetzt schon mit vollkommener Sicherheit zeigen, dass es Formen der Heterotrophie giebt, welche erblich festgehalten werden. Ich bezeichne dieselben als spontane Heterotrophien, zum Unterschiede von den paratonischen (oder receptiven) Heterotrophien,

1) Diese Berichte, Bd. XIII (1895), S. 385.

2) WEISSE, l. c. S. 389.

3) Exotrophie, l. c. S. 559.

welche, und zwar in der Ontogenese, also in der Entwicklung des Individuums, durch äussere Einflüsse (Licht, Schwerkraft, einseitig vermehrten Wasserzufluss etc.) hervorgerufen werden.

Für spontane Heterotrophie führe ich folgende zwei Beispiele an. Zwingt man einen Seitenspross der Tanne zu verticaler Entwicklung, so findet man, dass das Holz eines solchen Sprosses nach aussen, d. i. an der von der Mutteraxe abgewendeten Seite gefördert erscheint.. Ein Unterschied in der Lage der Seiten des Sprosses zum Horizont ist bei verticaler Stellung des letzteren ausgeschlossen, woraus sich ergibt, dass die Hypotrophie des Holzes der Tanne entweder ausschliesslich oder vorwiegend auf erblich festgehaltener Exotrophie beruht. Ob ein Einfluss der Lage zum Horizont hierbei im Spiel ist, nämlich die angeborene Exotrophie verstärkt oder vermindert, konnte bisher nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Meine diesbezüglichen, mehrere Jahre in Anspruch nehmenden Versuche sind noch nicht abgeschlossen. Jedenfalls bietet uns der Seitenspross der Tanne ein Beispiel spontaner Exotrophie dar.

Nicht minder schlagend beweist der schon oben (S. 485) berührte Fall der Anisophyllie, bei welchem an der nach oben gekehrten Unterseite der Tochttersprosse horizontaler Seitensprosse die grösseren Blätter stehen, die Beeinflussung einer Heterotrophie durch Exotrophie. Experimentell lässt sich dieser Fall sehr schön an *Scrophularia officinalis* demonstrieren. Ein Seitenspross dieser Pflanze wird geköpft und in horizontaler Richtung fixirt. In den Achseln der Blätter erscheinen Laubsprosse in decussirter Anordnung. Die bei der neuen Lage zur Entwicklung gekommenen, nach oben gekehrten Sprosse bilden an ihrer nunmehr factischen Oberseite (hier die morphologische Unterseite) die grossen und an der factischen Unterseite die kleinen Blätter aus. Die nach unten gekehrten Sprosse zeigen das umgekehrte, also das normale Verhalten. Ob man den Versuch im Lichte oder bei Ausschluss des Lichtes durchführt<sup>1)</sup>, ist für das Hauptresultat insofern gleichgültig, als die grossen und kleinen Blätter in beiden Fällen die gleiche Orientirung aufweisen, da alle grossen Blätter von der Mutterachse

1) Entwickeln sich nach der Köpfung der schiefen Seitensprosse deren Axillarknospen sehr kräftig, so kann es sowohl bei der Cultur im Lichte als im Finstern vorkommen, dass die Axillarsprosse sich vertical aufzurichten trachten. Liegt der decapitirte Seitenspross schief von links unten nach rechts oben, so steht dann an dem oberen aufstrebenden Axillarsprosse das grosse Blatt der anisophyllen Paare links, das kleine rechts, hingegen an dem unteren aufstrebenden Axillarsprosse das grosse Blatt rechts, das kleine links. Wie immer aber auch die Orientirung der grossen Blätter der anisophyllen Blattpaare nach der Lage zum Horizont ausfallen mag, immer sind die grossen Blätter nach aussen gerichtet, also von der Mutterachse abgewendet, zum Beweise, dass hier eine erblich festgehaltene Heterotrophie, nämlich Exotrophie, vorliegt.

abgewendet, alle kleinen Blätter der Mutterachse zugekehrt sind. Der vorgeführte Fall der Anisophyllie bietet also ein eclatantes Beispiel spontaner Heterotrophie dar.

Als Beispiel paratonischer Heterotrophie führe ich die Epitrophie der Zweige von *Salix incana* an. Bringt man mit Knospen versehene Stammstücke dieses Strauches in's Dunkle, so treiben sie allseits Zweige aus; stellt man aber im Lichte diese Stammstücke horizontal, so gelangen nur die oberseits befindlichen Sprosse zur Entwicklung, die unteren werden vollständig unterdrückt. Man kann den Versuch in verschiedener Weise abändern; immer aber wird man finden, dass die an der Seite günstigster Beleuchtung gelegenen Knospen sich zu Sprossen entwickeln, die nicht oder ungenügend beleuchteten hingegen mehr oder weniger vollständig unterdrückt werden, wenn sie auch, ausser Concurrrenz mit den beleuchteten, die Fähigkeit haben, selbst im Finstern Sprosse zu entwickeln. Es scheinen sich alle Weiden in gleicher Weise zu verhalten. Wenn es also bei diesen Gewächsen zur Epitrophie kommt, so ist diese in der Ontogenese durch das Licht inducirt worden. Ich habe diese Form der Epitrophie als Phototrophie bezeichnet<sup>1)</sup>. Dass die paratonische Heterotrophie nicht nur durch das Licht, sondern auch durch andere äussere Kräfte und Einflüsse hervorgerufen oder inducirt werden kann, wird weiter unten erörtert werden.

## 8.

Aus den bisherigen Erörterungen ergibt sich, dass zahlreiche Formen einseitiger Wachstumsförderungen von Geweben und Organen existiren, welche entweder erblich festgehalten sind, oder durch äussere Einflüsse hervorgerufen oder inducirt werden. Aus der bisherigen Darstellung dürfte aber auch zu ersehen sein, dass manche Fälle der Heterotrophie ein complicirtes Phänomen darstellen, welches einerseits auf angeborene Eigenschaften der betreffenden Organe oder Gewebe beruht, andererseits durch äussere Einflüsse bedingt wird.

Es scheint mir gerechtfertigt, den ganzen vorgeführten Complex von Erscheinungen zusammenzufassen und bequemer und einfacher Verständigung halber mit einem besonderen Namen zu belegen. Ich schlage hierfür den Ausdruck „Trophieen“ vor.

Ich verstehe unter Trophieen alle an Geweben oder Organen vorkommenden einseitigen Wachstumsförderungen, welche von der Lage des betreffenden Organs abhängen, wobei aber Lage in weiterem Sinne genommen wird, nämlich als die räumliche Beziehung des heterotrophen Organs zum

1) Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen. Sitzgsber. der kais. Akad. d. Wiss. Bd. 104 (1895), S. 687.

Horizont, wodurch eine Reihe von äusseren Einflüssen (einseitige Wirkung des Lichtes, der Schwere etc.) gegeben ist, [und als die räumliche Beziehung des heterotrophen Organs zu seinem Mutterspross.

In welcher Weise die verschiedenen Formen der Trophieen nach dem Aeusseren der Erscheinung auseinanderzuhalten sind, ist schon oben erörtert worden, und ich fasse hier nur kurz zusammen: Nach der Lage zum Horizont unterscheidet man Epitrophie und Hypotrophie, nach der Lage zur Abstammungsachse Exotrophie und Endotrophie. Diese beiden letzteren sind erblich festgehaltene Trophieen. Die Ursachen der Epi- und Hypotrophie kommen später in Frage. Hingegen ist schon oben (S. 484) dargelegt worden, dass es erblich festgehaltene und durch äussere Einflüsse hervorgerufene Formen der Amphitrophie giebt.

Die Einflüsse, welche durch die Lage des Organs zum Horizont gegeben sind, also: Licht, Schwerkraft, ungleiche Befeuchtung durch atmosphärische Niederschläge etc. führen zu paratonischen Trophieen, welche näher als Phototrophie, Geotrophie und Hydrotrophie zu bezeichnen wären.

Nachdem alle hier vorgeführten Typen bis auf Geotrophie und Hydrotrophie bereits durch Beispiele belegt wurden, so erübrigt nur noch, über diese beiden Formen der Trophieen einige erläuternde Bemerkungen hier anzufügen. Nach den bisherigen Versuchen über die Hypotrophie von Seitensprossen zweiter Ordnung (s. oben S. 486) bei den Coniferen ist es nicht unwahrscheinlich, dass die als Componente der Richtung der Hypotrophie auftretende verticale Richtkraft ganz oder zum Theil auf die Schwerkraft zurückzuführen ist. Die betreffenden, von mir angestellten, wegen des langsamen Dickenwachstums des Holzes sehr langwierigen Versuche sind noch nicht zum Abschluss gelangt, so dass ich Genaueres über die factische Existenz einer Geotrophie der Aeste noch nicht anzugeben im Stande bin. Dass bei der Hypotrophie und Epitrophie des Holzes und der Rinde Exotrophie im Spiele ist, geht aus der Thatsache hervor, dass hypotrophe Achsen bei verticaler Zwangslage exotroph (s. oben S. 488) und epitrophe bei verticaler Zwangslage endotroph erscheinen.

Behufs Erläuterung der Hydrotrophie führe ich Folgendes an. Bei gegenständiger Anordnung der Blätter stehen an zum Horizont geneigten Sprossen die Blätter eines anisophyllen Blattpaares in der Regel derart, dass die Spitze des oberen Blattes nach aufwärts, die Spitze des unteren Blattes nach abwärts gerichtet ist. Wenn nun ein solches Blattpaar mit Thau beschlagen oder mit Regenwasser benetzt ist, so wird jedesmal beim Abtrocknen das untere Blatt länger benetzt bleiben müssen, als das obere, da das Wasser in der Richtung von der oberen Spitze nach der unteren sich hinbewegt. Da nun die Blätter in der Regel bei

reichlicher Zufuhr des Wassers von aussen, desgleichen in feuchter Luft ihre Oberfläche mehr vergrössern, als bei geringer Zufuhr von aussen und in trockener Luft, so wird an dem oben genannten anisophyllen Blattpaare das untere Blatt im Wachsthum eine Begünstigung erfahren können. Der Einfluss der hier zur Geltung kommenden Hydrotrophie ist wohl im Allgemeinen nur ein geringer, allein nach Versuchen, welche ich mit *Urtica dioica* anstellte, lässt sich bei Cultur in warmer trockener Luft und bei constanter reichlicher Benässung eines bestimmten Blattes eines isophyllen Blattpaares eine nachweisliche Vergrösserung des benetzten Blattes gegenüber dem unbenetzt gebliebenen constatiren<sup>1)</sup>.

### 9.

Als anschauliches Beispiel eines Falles combinirter Trophieen will ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Anisophyllie hier kurz zusammenfassen.

Die historische Entwicklung der Frage über die Anisophyllie kann ich hier übergehen, da ich dieselbe in meinen Schriften hinfänglich behandelt habe.

Die Sache liegt heute so, dass FRANK seinen ursprünglichen Standpunkt in der Frage aufrecht erhält, indem er die Meinung vertritt, dass die Anisophyllie ausschliesslich durch jene äusseren Einflüsse zu Stande kommt, welche durch die Lage des Sprosses zum Horizont gegeben sind<sup>2)</sup>. Hingegen vertreten GÖBEL<sup>3)</sup> und ich<sup>4)</sup> die Ansicht, dass ausser den Einflüssen, welche durch die Lage der anisophyllen Sprosse zum Horizont bedingt sind, auch noch innere (erblich

1) Vergl. Anisomorphie, S. 702, wo sich ein unliebsamer Druckfehler einstellte, den ich hier berichtigen möchte, obgleich dem aufmerksamen Leser der richtige Sachverhalt nicht entgehen kann. Es heisst dort nämlich: „In Folge dessen ist das untere Blatt (eines anisophyllen Blattpaares) längere Zeit befeuchtet, als das obere, wobei das Wachsthum des letzteren eine Begünstigung erfahren wird.“ Da es sich a. a. O. um die die Anisophyllie befördernden äusseren Einflüsse handelt, so ist wohl ersichtlich, dass es in dem citirten Satze statt „letzteren“ heissen soll „ersteren“. In diesem Sinne ist der betreffende auch von A. WEISSE angezogene Satz (l. c. S. 377) richtig zu stellen. Ueber die Zunahme der Blattgrösse mit steigender Luftfeuchtigkeit s. WIESNER, Photometr. Unters. auf pflanzenphysiol. Gebiete. Erste Abhandlung. Sitzgsber. der kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 102 (1893), S. 339 bis 341.

2) FRANK, Lehrbuch der Botanik, I. Bd., Leipzig 1892, S. 398. Insofern weicht FRANK jetzt von seiner ursprünglichen Ansicht, dass nämlich bloss die Schwerkraft die Anisophyllie bedinge, ab, als er der durch Licht und Schwerkraft bedingten Bilateralität der Zweige auch einen Einfluss auf das Zustandekommen der Anisophyllie einräumt (l. c. p. 399), ohne sich hierüber näher auszusprechen.

3) Botan. Zeitung 1880, S. 817.

4) Anisophyllie tropischer Gewächse. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wiss. Bd. 103 (1894), S. 625 ff.

festgehaltene) Einflüsse bei dem Zustandekommen thätig sein können, welche sich aus der Beziehung des anisophyllen Sprosses zu seinem Mutterspross ergeben.

Durch eine grosse Zahl von Beobachtungen bin ich zu dem Resultat gelangt, dass man bezüglich der Ursachen der Anisophyllie zwei Grenzfälle zu unterscheiden hat. Den ersten Grenzfall bilden die ternifoliaten Gardenien, bei welchem die wahrhaft exorbitante Anisophyllie des Laubes dieser Gewächse ausschliesslich auf Exotrophie beruht, also von äusseren Einflüssen unabhängig ist, mithin ganz und gar auf erblich festgehaltene Eigenthümlichkeiten zurückzuführen ist. Den zweiten Grenzfall bilden jene Anisophyllieen, welche in der Ontogenese entstehen und ganz und gar auf der Wirkung äusserer Einflüsse beruhen. Dieser Fall ist realisirt an den lateralen, zum Horizont gleichgeneigten Blättern anisophyller Sprosse, bei ungleicher Beleuchtung der einzelnen Blätter eines Blattpaares. Dieser Fall lässt sich auch an typisch isophyllen Sprossen künstlich auf mehrfache Weise hervorrufen. Ich führe zur Erläuterung folgende Beobachtung an. Dieselbe wurde von Herrn Dr. W. FIGDOR, welcher seit etwa einem Jahre mit Studien über die Ursache der Anisophyllie in meinem Laboratorium beschäftigt ist, angestellt. Wenn man die noch in Entwicklung begriffenen Blätter eines Blattpaares von *Eupatorium adenophorum* ungleicher Beleuchtung aussetzt, so entwickelt sich bis zu einer bestimmten Beleuchtungsgrenze das stärkerem Licht ausgesetzte Blatt stärker als das weniger beleuchtete. Am besten gelingt der Versuch, wenn das eine Blatt in starkem diffusen Lichte sich befindet, während das andere gänzlich dunkel gehalten wird. Es zeigen sich dann beträchtliche Grössenunterschiede dieser beiden Blätter, so zwar, dass das unter gewöhnlichen Verhältnissen isophylle Blattpaar im Experiment anisophyll wird.

Die Fälle der habituellen Anisophyllie (WIESNER 1868, GÖBEL 1880) nähern sich in der Regel dem ersten oben angegebenen Grenzfall; bei extremster Ausbildung (ternifoliata Gardenien) repräsentiren sie deren Grenzfall, wie schon früher bemerkt.

Die gewöhnliche Art der Anisophyllie, welche so ausserordentlich häufig ausgebildet ist, hält hingegen die Mitte zwischen beiden Grenzfällen, indem dieselbe zum Theil auf angeborenen Eigenschaften (Exotrophie), zum Theil auf äusseren Einflüssen beruht. Zu diesen letzteren gehört, wie ich mit Sicherheit nachgewiesen habe<sup>1)</sup>, das Licht. Der freilich nur geringe Einfluss einseitig stärker wirkender Feuchtigkeit ist von mir gleichfalls constatirt worden. Was hingegen den Einfluss der einseitig wirkenden Schwerkraft (Geotropie) bei dem Zustandekommen der Anisophyllie betrifft, so bin ich bisher noch nicht zu

1) Anisophyllie tropischer Gewächse, S. 655.

einem befriedigenden Resultate gekommen. Meine schon vor etwa 20 Jahren unternommenen und jetzt in meinem Laboratorium von Dr. FIGDOR fortgesetzten Rotationsversuche haben, soweit meine eigenen Versuche in Betracht kommen, den Einfluss der Schwerkraft beim Zustandekommen der Anisophyllie nicht bewiesen, wohl aber wahrscheinlich gemacht.

Wenn ich nunmehr das Resultat aller meiner die Anisophyllie betreffenden Studien zusammenfasse und von allen bloss descriptiv zu behandelnden Fällen absehe, so komme ich zu folgendem Endergebniss:

1. Die Anisophyllie, d. i. die Ungleichblättrigkeit der Sprossen Folge der Lage (im oben genauer präcisirten Sinne), dient der Pflanze in der Regel dazu, um ohne Drehung der Internodien eine passende fixe Lichtlage der Blätter selbst bei starker Belaubung zu ermöglichen.

2. Zur Erreichung dieses Zweckes bedient sich die Pflanze verschiedener Trophieen, entweder spontaner (gewöhnlich der Exotrophie) oder paratonischer (Phototrophie, Hydrotrophie, wahrscheinlich auch Geotrophie) oder (und dies ist der gewöhnliche Fall) beider. —

Aus dem vorgeführten, die Anisophyllie betreffenden Beispiele von Trophieen geht klar hervor, dass die spontanen Trophieen die paratonischen substituieren und sich mit diesen vereinigen können. Da jede dieser beiden Hauptformen der Trophieen, wie das Beispiel der Anisophyllie lehrte, demselben Zwecke dient, so erscheint es auch vom biologischen Standpunkte aus gerechtfertigt, diese beiden Hauptformen der Trophieen unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt zu bringen und durch einen allgemeinen Ausdruck („Trophieen“) zu verbinden.

Im Anschluss an diese kurze Betrachtung der Anisophyllie möchte ich auf eine diesen Gegenstand betreffende Abhandlung hinweisen, welche von A. WEISSE in diesen Berichten kürzlich veröffentlicht wurde<sup>1)</sup>.

Der genannte Autor untersucht nur einen Specialfall der Anisophyllie (*Acer platanoides*) und kommt im Wesentlichen genau zu der von mir begründeten Auffassung. Einzelne Abweichungen des Autors von meinen Resultaten erklären sich theils durch den Umstand, dass er eben nur einen Specialfall betrachtet, während ich das Ganze der Erscheinung im Auge hatte, theils aber auch durch nicht zutreffende Auffassung bzw. nicht richtige Reproduction meiner Angaben. Auf diese Differenzen gehe ich hier nicht näher ein. Ein Zurückgehen auf meine in Frage kommenden Abhandlungen, ganz besonders auf die von WEISSE citirten Stellen aus denselben, wird den Leser leicht in den Stand setzen, zu erfahren, was ich factisch gesagt habe.

1) A. WEISSE, Zur Kenntniss der Anisophyllie von *Acer platanoides*. Diese Berichte Bd. XIII (1895), S. 376 ff.

Nur einen Irrthum WEISSE's möchte ich hier kurz berichtigen, weil ich durch die betreffende Aeusserung in einen Gegensatz zu FRANK gestellt erscheine, der thatsächlich gar nicht besteht. WEISSE misst nämlich die Grösse der später anisophyll werdenden Blattpaare von *Acer platanoides* im Knospenzustande und findet keinen auffallenden Unterschied in der Grösse der äusseren (unteren) und inneren (oberen) Blattanlage. Mit Recht sagt er, dass er sich in diesem Punkte mit FRANK in Uebereinstimmung befinde. Aber mit Unrecht behauptet er, dass seine und somit auch FRANK's Angaben mit meinen im Widerspruch ständen. Er citirt meine Abhandlung aus den Sitzungsberichten der Wiener Akademie 1892, S. 607. Hier wird aber nirgends von der Grösse der jungen im Knospenzustande befindlichen Blätter, sondern nur davon gesprochen, dass schon im Knospenzustande die Anisophyllie als Anlage vorhanden ist. Mit Bezug auf die bekannten Versuche FRANK's über die anisophylle Sprosse bildenden Knospen von *Acer platanoides* und von KNY über die Anlage der Knospen von *Abies pectinata* zur Anisophyllie sage ich l. c. wörtlich: „Aus beiden Versuchen (nämlich den eben genannten von FRANK und KNY) ist zu ersehen, dass die Anisophyllie sehr frühzeitig, nämlich schon im Knospenzustande, als Anlage vorhanden ist. Diese Anlage ist aber in verschiedenem Grade ausgebildet. Denn während dieselbe bei der Tanne so scharf ausgeprägt war, dass der umgekehrte Spross seine Blätter (in der ersten Vegetationsperiode nach der Umkehrung) so entwickelte, als hätte er seine ursprüngliche Lage gar nicht verändert, macht sich in dem von FRANK (mit *Acer platanoides*) angestellten Versuch durch die bei umgekehrter Lage geschwächt hervortretende Anisophyllie nicht nur der Einfluss der ursprünglichen, sondern auch der Einfluss der neuen Lage bemerklich.“

„Ich habe zahlreiche analoge Versuche wie FRANK und KNY im Laufe der Jahre angestellt und kann nicht nur ihre Beobachtungen bestätigen, sondern fand auch, dass die directe Beeinflussung (der Anisophyllie) durch die Lage graduell noch viel verschiedener ist, als aus den bisherigen Beobachtungen unmittelbar angenommen werden kann.“

Von einer Messung der jungen in der Knospe befindlichen Blätter ist aber hier gar nicht die Rede. WEISSE hat mich somit hier, obwohl ich glaube, mich mit genügender Deutlichkeit ausgedrückt zu haben, ebenso missverstanden, wie bei seiner Interpretation des von mir aufgestellten Begriffs der „Exotrophie.“

## 10.

Es ist ganz selbstverständlich, dass spontane Trophieen nur an plagiotropen Organen vorkommen können.

Hingegen können paratonische Trophien auch an orthotropen Organen auftreten, so z. B. die Phototrophie. Denn wenn ein Licht-

unterschied als solcher zu einseitiger Wachstumsförderung führt, so kann dieser auch an einem orthotropen Organ zur Geltung kommen, wenn die Seiten desselben nur in entsprechender Weise beleuchtet sind.

Dass Epi- und Hypotrophie nur an zum Horizont geneigten Sprossen vorkommen können, liegt ja schon in diesen beiden Begriffen. Auch leuchtet ein, dass Geotrophie nur bei geneigter Lage des betreffenden Organs möglich ist. Hingegen schliesst, wie schon oben hervorgehoben wurde, die verticale Stellung eines Organs die exotrophe bzw. endotrophe Ausbildung desselben nicht aus.

Was schliesslich die Ursachen der erblich festgehaltenen Trophieen anlangt, so sind dieselben theils in anatomischen Verhältnissen begründet, welche durch äussere Verhältnisse nicht zu ändern sind (z. B. Einsatz des Seitensprosses in den Hauptspross bei Exotrophie), theils wurden sie durch äussere Einflüsse in der phylogenetischen Entwicklung oder in kürzeren, innerhalb der Individualentwicklung oder über diese hinaus gelegenen Zeiträumen inducirt.

Wien, im December 1895.

---

## 70. R. Kolkwitz: Beiträge zur Mechanik des Windens.

Mit Tafel XL.

Eingegangen am 26. December 1895.

---

### Einleitung.

Diese Arbeit bezweckt vor allem eine Förderung der Frage, wie bleibende Windungen bei Schlingpflanzen entstehen. Hierbei ist die Hervorhebung des Wortes „bleibend“ von Wichtigkeit, weil nicht genug betont werden kann, dass alle Gestaltungen, welche die revolute Nutation hervorbringt, etwas Formveränderliches bedeuten und nicht den Charakter des Fertigen und Beständigen an sich tragen.

Eine zweite Hauptfrage ist die nach den Kräften, welche den wachsenden Sprossgipfel um die Stütze herumführen, also die nach dem Zustandekommen der Windungen überhaupt, auch wenn dieselben noch keine bleibenden sind. Diese Frage schliesst sich eng an diejenige an, warum bei ungestörtem Winden einer Schlingpflanze der nutirende Sprossgipfel seine concave Seite immer der Stütze zukehrt.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: [Ueber Trophieen nebst Bemerkungen über Anisophyllie. 481-495](#)