

34. J. Wiesner: Regulierung der Zweigrichtung durch „variable Epinastie“.

Eingegangen am 18. Juni 1902.

Den Ausgangspunkt meiner Darstellung bildet eine sehr bekannt gewordene Pflanze: *Goldfussia anisophylla*, das älteste Beispiel für habituelle Anisophyllie; ich habe auf dasselbe in meiner ersten Arbeit über Anisophyllie aufmerksam gemacht¹⁾.

Durch Gegenüberstellung zweier anisophyller Typen, nämlich der *Goldfussia isophylla* und der *Goldfussia anisophylla*, versuchte ich damals, wie man sich heute ausdrückt, die ontogenetisch entstehende von der phylogenetisch zu Stande kommenden Anisophyllie zu scheiden.

Schon damals habe ich die total verschiedenen Wuchsverhältnisse dieser beiden Goldfussien hervorgehoben. Die Laubsprosse von *Goldfussia anisophylla* sind epinastisch; an der verstärkt wachsenden Oberseite stehen die kleinen, an der concaven Unterseite die grossen Blätter. Hingegen erscheinen die Laubsprosse von *Goldfussia isophylla* isonastisch.

Werden Sprosse der ersteren Pflanze derart horizontal gelegt, dass die grossen Blätter nach unten zu liegen kommen, also die morphologische Oberseite nach oben gekehrt ist, so erfolgt selbst nach mehreren Tagen nur eine sehr schwache negativ geotropische Aufrichtung: der Spross erhebt sich fast nicht oder höchstens um 30 bis 40°²⁾ über die Horizontale. Wenn nun aber die Sprosse derart horizontal liegen, dass die mit den kleinen Blättern besetzte convexe Oberseite der Sprosse nach unten zu liegen kommt, so richten sich die Sprosse rasch auf, erheben sich vertical und die Sprossenden gehen sogar über die Verticale hinaus, indem der epinastische Charakter dieser Sprosse wieder zum Ausdruck kommt.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier ein Zusammenwirken von negativem Geotropismus und Epinastie stattfindet; es stellt nämlich die natürliche Lage der Sprosse einen Gleichgewichtszustand dar, an dessen Zustandekommen sowohl der negative Geotropismus als auch die Epinastie beteiligt ist. Da unter der Wirkung des negativen Geotropismus die Unterseite eines horizontalen

1) Sitzungs-Ber. der Wiener Akad. der Wissensch., S. 58, 1868.

2) Eine Abbildung der Anisophyllie und der Epinastie der Laubsprosse von *Goldfussia anisophylla* befindet sich in meiner Biologie, 2. Aufl. 1902, S. 47.

Sprosses im Wachstum gefördert ist, so muss durch die Epinastie die geotropische Aufrichtung beeinträchtigt werden. Wird durch Umkehrung der Sprosse die an sich wachstumsfähigere Oberseite zur Unterseite gemacht, so muss die geotropische Aufrichtung eine Förderung erfahren.

Durch eingehende Studien der Wachstumsverhältnisse von *Goldfussia anisophylla* gelangte ich zu dem Resultate, dass bei dieser Pflanze der Grad der Wachstumsfähigkeit mit dem Grade der Epinastie nicht parallel geht. Je schwächer das Wachstum verläuft, desto geringer ist natürlich die Epinastie, aber diese steigert sich doch nur bis zu mittlerer Wachstumsstärke und über diese hinaus nimmt die Epinastie wieder ab. Ich schliesse dies aus der That- sache, dass im Wachstum unterdrückte Sprosse sich vertical aufrichteten, ohne die Enden epinastisch zu krümmen und dass überaus kräftig sich entwickelnde Sprosse sich schwächer epinastisch krümmen als solche, welche ein mittleres Wachstum zeigen.

Diese an *Goldfussia anisophylla* gemachten Wahrnehmungen haben mich veranlasst, das Verhältniss der Epinastie der Sprosse zu deren Wachstumsstärke bei anderen Gewächsen eingehend zu verfolgen und die Rückwirkung dieser „variablen Epinastie“ auf die Zweig- richtung zu studiren.

Das Ergebniss dieser meiner Nachforschungen war ein über- raschendes; denn überaus häufig fand ich an seitlichen Sprossen eine von der Wachstumsstärke abhängige gesetzmässige Variation der Epinastie, durch welche die Richtung dieser seitlichen Sprosse zum Horizonte unter Mitwirkung von negativem Geotropismus geregelt wird.

Der häufigste Fall scheint der zu sein, den wir bereits bei *Goldfussia anisophylla* kennen gelernt haben, welcher, wie wir gesehen haben, dadurch charakterisirt ist, dass die stärkste Epinastie bei mittlerer Wachstumsstärke erreicht wird und von hier aus sowohl mit Abnahme als mit Zunahme der Wachstumsstärke die Epinastie sinkt.

Ein anderer Fall ist durch die Sprosse von *Ampelopsis hederacea* repräsentirt. Hier steigt mit zunehmender Wachstumsintensität die Epinastie. Je kräftiger der Wuchs der Sprosse ist, desto stärker tritt die Epinastie der Sprossenden hervor. Bei schwachem Wachs- thum unterbleibt sie gänzlich, das Sprossende bleibt gerade.

Diese beiden Fälle beziehen sich auf ein durchschnittliches Ge- sammtwachstum. Beachtet man aber die grosse Periode eines Sprosses, so ergeben sich rücksichtlich des Verhaltens von Epinastie und negativem Geotropismus zahlreiche mögliche Fälle, von welchen folgende von mir thatsächlich constatirt wurden.

1. Die anfangs stark ausgesprochene Epinastie hält später dem negativen Geotropismus das Gleichgewicht, so dass die anfangs nach

abwärts gekrümmten Sprosse später horizontal weiter wuchsen. Beispiel: Normal wachsende Seitensprosse der Ulme. Die hierher gehörigen Fälle stellen sich in jene Kategorie, welche von FRANK u. a. als Transversalgeotropismus bezeichnet wurden.

2. Der anfängliche negative Geotropismus geneigter Sprosse, welcher sich in einem concaven Aufwärtskrümmen des Sprossendes zu erkennen giebt, wird durch Epinastie so weit überwogen, dass die concave Krümmung der Sprosse schief, aber geradlinig nach oben gerichtet ist. Beispiel: *Philadelphus coronarius*. Hierher gehört zum mindesten ein Theil jener Fälle, welche von PFEFFER als „Eigenrichtung“, von CZAPEK als „Autotropismus“ bezeichnet wurden.

3. Die bereits im Beginn des Wachstums klar zum Ausdruck gelangende Epinastie bleibt während der ganzen grossen Periode des Wachstums erhalten (*Goldfussia anisophylla*), so dass das Sprossende zu jeder Zeit nach oben convex bleibt, oder es stellt sich am Ende der grossen Periode in Folge Erlöschens der Epinastie eine locale, negativ geotropische Hebung der Sprosse am basalen Ende ein. (*Araucaria excelsa*).

Ich will die hier kurz skizzirten Typen durch einige charakteristische Beispiele erläutern.

Ulmen (*Ulmus campestris*). Mehrere Exemplare wurden in Topfcultur gezogen. An jedem Exemplar zeigten sich Sprosse von verschieden starker Entwicklung. Insbesondere fiel auf, dass in der Nähe des Stammgrundes sich die Knospen sehr schwach entwickelten. Alle normal sich entwickelnden Sprosse wuchsen mehr oder minder horizontal weiter, während alle im Wachsthum zurückgebliebenen Sprosse sich vertical aufrichteten. Wurden die Stöcke umgekehrt, so trat an den gut wachsenden Sprossen eine negativ geotropische Hebung ein, was dadurch zu erklären ist, dass durch die Umkehrung der Sprosse die epinastische Gegenwirkung der negativ geotropisch auftretenden Sprosse aufgehoben wurde. Nach einiger Zeit trat eine Umkehrung der Lage der Sprosse ein und von da an entwickelten sie sich wieder in nahezu horizontaler Lage. An jungen im Beginn der Belaubung befindlichen invers aufgestellten Stöcken erreichten alle im Wachsthum zurückgebliebenen Sprosse vollständig die verticale Lage, während die normal sich entwickelnden geneigt zum Horizont sich stellten.

Man sieht deutlich, dass bei schwachem Wachsthum die Epinastie verlischt und damit die Bedingungen für eine vollständig verticale Entwicklung der betreffenden Sprosse geschaffen sind.

Während also bei mittlerer Wachsthumstärke die Epinastie kräftig zur Geltung kommt und in ihrer Gegenwirkung zum negativen Geotropismus die Sprosse horizontalen Wuchs annehmen, versagt die

epinastische Gegenwirkung bei schwachem Wuchse der Sprosse vollständig und diese erheben sich vertical. Dieselbe Erscheinung zeigt sich bei der Ulme auch, wenn die Sprosse durch überaus günstige Ernährung in kräftigeren Wuchs gerathen, was sich am schönsten bei Fällung des Hauptstammes in der Entwicklung der Lohdentriebe zu erkennen giebt. Die Unmassen von Reservestoffen, welche im Stumpfe des Hauptstammes abgelagert waren, kommen den paar aus ihm sich erhebenden Lohdentrieben zugute. Es ist bekannt, dass diese sich fast vertical erheben. Wie bei den verkümmerten Sprossen fehlt auch bei den übermässig kräftigen Trieben die dem negativen Geotropismus entgegenwirkende Epinastie, und so ist ein solcher Lohdentrieb befähigt, den Hauptstamm zu substituieren.

Araucaria excelsa. Die jungen Enden der primären Seitensprosse dieser Holzgewächse sind bekanntlich nach abwärts gekrümmt. Kehrt man die Pflanze um, so wachsen die Sprossenden empor, überschreiten aber die verticale Lage. Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese Sprossenden stark epinastisch sind. Mit fortschreitendem Wachsthum breitet sich der Spross flach aus, bis in einer bestimmten Entfernung vom vorderen Sprossende (an den von mir untersuchten Exemplaren in der Region, in welcher der zehnte bis fünfzehnte Seitenspross zweiter Ordnung abzweigt) der Spross sich deutlich geotropisch erhebt.

Diese merkwürdige Erscheinung erklärt sich dadurch, dass an der Stelle, wo die geotropische Erhebung stattfindet, die Epinastie der primären Seitensprosse bereits erloschen ist, das Längenwachsthum daselbst aber noch nicht aufgehört hat, mithin der negative Geotropismus in der Form einer (schwachen) Aufwärtskrümmung zur Geltung kommen kann. In der vorderen Region der Zweige, welche uns transversal geotropisch erscheint, hält die Epinastie dem negativen Geotropismus das Gleichgewicht.

Jenseits der Zone, in welcher die genannte negativ geotropische Aufwärtskrümmung sich eingestellt hat, sieht man den ausgewachsenen Theil der primären Seitensprosse zum Hauptstamme aufsteigen, oder richtiger gesagt, man sieht das basale Ende des primären Seitensprosses vom Stamme sich hinab beugen. Man erkennt sofort, dass man es hier mit einer (todten) Lastkrümmung zu thun hat: das Gewicht des vorderen, noch im Wachsthum befindlichen Sprossendes beugt den älteren, schon ausgewachsenen Theil hinab. Der ganze primäre Seitenspross hat eine S-förmige Doppelkrümmung angenommen, deren Zustandekommen nach obigen Auseinandersetzungen wohl vollkommen geklärt sein dürfte.

Abies excelsa. Ich komme hier zu einem allbekannten Fall, welcher, wie ich glaube, unter Anwendung meiner Auffassung über

Entgegenwirken von veränderlicher Epinastie und stationärem Geotropismus sich uns klarer als bisher darstellt.

Wird der Gipfeltrieb einer Fichte entfernt, so erheben sich die obersten Wirteltriebe und gewöhnlich wird einer derselben vertical und substituirt den verloren gegangenen Hauptspross.

Am genauesten ist diese Erscheinung von SACHS¹⁾ beschrieben worden. Diesem scharfsinnigen Beobachter entging nicht die Tatsache, dass es, wie er sich ausdrückt, gewöhnlich der stärkste der Wirteltriebe ist, welcher sich aufrichtet und die Rolle des verloren gegangenen Haupttriebes übernimmt. SACHS erklärt diese Erscheinung als Correlationsphänomen, und in der weiten Fassung, in welcher der Autor diesen Begriff vorträgt, wird man seiner Darstellung nicht entgegentreten, ohne aber in derselben eine befriedigende Erklärung zu erblicken. Versteht man unter Erklärung eine naturgemässe Einordnung eines unbekanntes Phänomens in eine bekannte Erscheinungsreihe, so wird man vielleicht in der Art, wie ich dieses seiner Ursache nach unbekanntes Phänomen mit anderen bekannten vergleiche, eine annehmbare Erklärung finden.

So lange die Sprosse der fichtenartigen Nadelhölzer in schwachem Wachstum sich befinden, ist deren Epinastie so stark, dass die Aeste oberseits deutlich convex sind, so wie bei *Araucaria excelsa*. Kehrt man den Ast um, so tritt die Epinastie noch stärker hervor, indem derselbe sich nicht nur vertical erhebt (unter Mitwirkung des negativen Geotropismus), sondern in Folge der starken Epinastie über die Verticale hinaus geht. Am normal liegenden Seitenspross tritt mit zunehmendem Wachstum die Epinastie so weit zurück, dass der Ast nicht mehr epinastisch gekrümmt, vielmehr durch Zusammenwirkung von negativem Geotropismus und Epinastie ein Gleichgewichtszustand hergestellt wird, welcher die sogenannte transversal-geotropische Lage des Sprosses zur Folge hat. Es sinkt also mit zunehmender Wachstumsenergie die Epinastie, und wenn durch ausserordentlich starke Ernährung das Wachstum noch weiter gesteigert wird, so verlischt die Epinastie vollständig. Es wird nunmehr verständlich, dass die in Folge des Wegschneidens des Gipfeltriebes übermässig ernährten Wirteltriebe an Wachstumsenergie gewinnen, dabei aber ihre epinastische Krümmungsfähigkeit einbüßen. Dass, wie man weiss, gerade der „stärkste“ Wirteltrieb den Hauptspross fortsetzt, wird nach der hier dargelegten Regulation der Zweigrichtung durch die Variation der Epinastie einleuchtend erscheinen.

Wie die Fichte verhalten sich alle fichten- oder tannenartigen Nadelhölzer, nämlich alle diejenigen, welche sich amphitroph verzweigen. Darauf komme ich weiter unten noch zurück. Hier

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. S. 618 (1882).

möchte ich nur erwähnen, dass die *Pinus*-Arten sich total anders verhalten, indem gerade deren jüngste Triebe vollkommen vertical (negativ geotropisch) aufgerichtet sind, in dem Zustande also jeder epinastischen Krümmungsfähigkeit baar sind. Diese verticalen Sprosse wenden sich später schief nach aussen. HOFMEISTER¹⁾ hat dies als eine (todte) Lastkrümmung erklärt. Allein nach den von mir an *Pinus Laricio* angestellten Versuchen kann dies unmöglich richtig sein, denn es ist das fünfzehn- bis dreissigfache Zweiggewicht nöthig, um den aufgerichteten Trieb in seine endlich erreichte Lage zu bringen.

Amphitrophe Sprossbildung. Ich kann in diesem kurzen Aufsatz in weitere Einzelheiten nicht eingehen, sondern möchte nur noch zeigen, dass die weit unter den Holzgewächsen verbreitete amphitrophe Sprossbildung mit der hier beschriebenen Regulation des Geotropismus durch die Epinastie verbunden ist und sich als eine zweckmässige Einrichtung, namentlich mit Rücksicht auf die Beleuchtungsverhältnisse des von diesen Sprossen getragenen Laubes zu erkennen giebt.

In meinen Untersuchungen über die Anisomorphie im Pflanzenreich²⁾ habe ich auf drei typische Verzweigungsformen der Holzgewächse hingewiesen: auf die epitrophe Verzweigung, wo die Sprosse ausschliesslich oder vorwiegend auf der Oberseite der Muttersprosse zur Entwicklung kommen (*Salix, Tamarix*), auf die hypotrophe Verzweigung, wo die Sprossbildung an der Unterseite der Muttersprosse begünstigt ist (*Populus pyramidalis*), und auf die amphitrophe Verzweigung, wo die Sprosse an den Flanken der Muttersprosse zur Ausbildung gelangen.

Die amphitrophe Verzweigung ist ungemein verbreitet, sowohl unter den Laub- (*Ulmus, Corylus, Tilia* etc.), als Nadelbäumen (*Abies, Salisburya* etc.). Sie ist ein ungemein wichtiger Behelf der Pflanze, um selbst bei sehr reicher Belaubung die Blätter in möglichst grösster Zahl dem stärksten diffusen Lichte (Oberlichte) zuzuführen.

Wohl hat das Blatt die selbständige Eignung, sich senkrecht auf das stärkere diffuse Licht seines Lichtareals zu stellen; allein bei amphitropher Verzweigung steht schon das ganze Zweigsystem in der Fläche der stärksten Beleuchtung, breitet nämlich seine Fläche gegen das Oberlicht aus, so dass ganz schwache Wachstumsbewegungen der Blätter ausreichen, um sie in die zweckmässigste fixe Lichtlage zu bringen. Diese horizontale Ausbreitung der amphitrophen Zweigsysteme kommt aber, wie wir gesehen haben, dadurch zu Stande, dass bei mittleren Wachstumszuständen die Epinastie dem negativen Geotropismus das Gleichgewicht hält.

1) Allgemeine Morphologie, S. 606.

2) Sitzungsber. der Wiener Akademie der Wiss. Bd. 101 (1892).

Aber auch, wenn durch starke Herabsetzung oder durch aussergewöhnliche Förderung das Wachsthum die Epinastie erlischt, ist die dadurch erzielte verticale Aufrichtung der Sprosse als eine zweckmässige Ausbildung anzusehen: im ersteren Falle dringt der Spross zum stärksten Lichte vor, und dabei sind doch alle Blätter wieder dem Zenithlichte zugewendet; im letzteren Falle ist die Aufrichtung der Sprosse aber eine Nothwendigkeit, denn solche übermässig ernährten, vertical aufschliessenden Sprosse (Lohdentriebe von Linden, Ulmen etc.; Wirteltriebe der Fichten, nach Entfaltung des Hauptsprosses aufgerichtet) haben ja die Aufgabe den Hauptspross zu substituieren.

In einer ausführlichen Abhandlung komme ich eingehend auf diesen Gegenstand zurück. In dieser vorläufigen Mittheilung wollte ich nur auf eine im Pflanzenreiche weit verbreitete Erscheinung hinweisen: auf die im Dienste einer zweckmässigen Astlage stehende veränderliche Epinastie, welche, wie wir gesehen haben, in Combination mit dem stets die verticale Richtung anstrebenden negativen Geotropismus jene Lage der Seitenzweige bestimmt, welche mit Rücksicht auf die Lebens- und insbesondere auf die Beleuchtungsverhältnisse der betreffenden Gewächse sich als passend erweist.

Wien, Juni 1902.

35. S. Kostytschew: Der Einfluss des Substrates auf die anaërobe Athmung der Schimmelpilze.

Eingegangen am 23. Juni 1902.

Seit der Veröffentlichung der Untersuchungen DIAKONOW's¹⁾ über die intramoleculare Athmung herrscht die Ansicht, dass dieser Process ganz identisch ist mit der alkoholischen Gährung der Hefepilze, und dass folglich die Existenz aërober Pflanzenorganismen in sauerstofffreien Medien bei Abwesenheit gährungsfähiger Kohlenhydrate unmöglich ist. Diese Vorstellung von der intramolecularen Athmung als einem specifischen Process, der untrennbar an ein streng bestimmtes Nährmaterial gebunden ist, nimmt ihr natürlich jede allgemeine Bedeutung im Stoffwechsel der Pflanze und untergräbt in

1) DIAKONOW, Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch. 1886.

Berichtigungen.

- Seite 1, Zeile 2 von oben lies: „Vorsitzender: Herr A. ENGLER“ statt „Herr L. KNY“.
- „ 2, „ 18 und 19 von oben soll lauten: „. . . da die Entwicklung dieser ähnlich der bei den anderen beobachteten Coniferennadeln verläuft.“
- „ 5, „ 6 von oben streiche „auch“.
- „ 5, „ 16 von oben setze „Fig. 11, g“ statt „Fig. 9, g“.
- „ 6, „ 13 von oben setze „dabei“ für „durch dasselbe“.
- „ 7, „ 9 von oben streiche „jedenfalls“.
- „ 7, „ 15 von unten setze „Fig. 7—8. *Abies*“ statt „Fig. 7—9, *Abies*“.
- „ 36, „ 12 von oben lies: „welcher leichter löslich ist“, statt „welche schwer löslich ist“.
- „ 176 wünscht der Verfasser durch die folgende Berichtigung zu ergänzen:
 „In meiner Arbeit über die Luftwurzeln von *Avicennia* (S. 176) ist meine Darstellung des Streites über den Organcharakter dieser Gebilde leicht etwas missverständlich. WESTERMAIER will sie nämlich nicht selbst als Stammorgane aufgefasst wissen, er betont nur im Gegensatz zu den früheren Autoren diejenigen Eigenthümlichkeiten, welche sie mit Stammgebilden gemeinsam haben, bezeichnet sie selbst aber als Organe sui generis“.
- „ 202, Zeile 12 von unten setze „ Fe_2Cl_6 . . . Spur“ statt „ Fe_2Cl_3 “ . . . 3“.
- „ 202, „ 15 von unten setze „0,2 pCt.“ statt „0,3 pCt.“
- „ 204, „ 7 von oben setze „ Fe_2Cl_6 “ statt „ Fe_2Cl_3 “.
- „ 205, „ 18 von oben setze „beschwerlich“ statt „bemerklich“.
- „ 293, „ 20 von unten setze „Wirthszelle“ statt „Wirthspflanze“.
- „ 323, „ 7 bis 9 von oben ist zu setzen: „. . . dass die concave Krümmung der Sprosse aufgehoben wird und der Spross gerade und schief nach oben gerichtet erscheint.“
- „ 328, Anm. 2, setze hinter „Gesellsch.“ die Jahreszahl „1888“, in Anm. 4 hinter „1892“ die Seitenzahl „442“; statt „ZIEGENHEIN“ setze „ZIEGENBEIN“.
- „ 330, Zeile 2 von unten setze „untersuchenden Lösungen“ statt „untersuchenden“.
- „ 331 setze in der ersten Zeile hinter I.: „Die Culturen wurden vor dem Versuch . . .“
- „ 393, Zeile 2 von unten setze „der südasiatischen Zuckerpalme“ statt „der süd-afrikanischen Zuckerpalme“.
- „ 397, „ 3 von oben setze „28“ statt „27“.
- „ 401, „ 2 von oben setze „Wurzeln“ statt „Wurzel“.
- „ 428 setze über die letzte Kolonne der zweiten Tabelle „27—29tägige Keimlinge“ statt „40tägige Keimlinge“.
- „ 430, Zeile 2 von oben setze „Gesamt- und Eiweissphosphorbestimmung“ statt „gesamten Eiweissphosphorbestimmung“.
- „ 430 setze in der vorletzten Kolonne „0,4656“ statt „0,4645“.
- „ 524, Zeile 4 von unten, lies „Saumbreite“ statt „Samenbreite“.

In Band XIX ist auf S. 560 in Anm. 1, Zeile 9 von unten, „20—36 μ “ statt „20—23 μ “ zu setzen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [20](#)

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

Artikel/Article: [Regulierung der Zweigrichtung durch „variable Epinastie“. 321-327](#)