

XXVII.

**Versuch einer mechanischen Erklärung des
excentrischen Dickenwachsthums verholzter Achsen
und Wurzeln.**

Von

Dr. E. Detlefsen.

(Aus dem Michaelis-Programm der Gr. Stadtschule zu Wismar 1881.)

Mit *Tafel XIII.*

Alle Pflanzentheile, deren Protoplasma eingeschlossen ist von festen Membranen, wachsen bekanntlich nur dann, wenn diese Membranen mehr oder weniger gespannt sind. Ist doch das die Vergrößerung einer Zelle bedingende Flächenwachsthum ihrer Haut, gleich allem Wachsthum durch Intussuseption, aufzufassen als eine durch die bestehenden Spannungen hervorgerufene stetige Überschreitung der Elasticitätsgrenze der wachsenden Haut, die eine Einlagerung neuer Zellstoffmassen in die erweiterten Zwischenräume zwischen den schon vorhandenen ermöglicht.¹⁾ Wenn auch die Haut jeder lebenden, sich unter normalen Bedingungen befindenden Zelle gespannt ist, so ist doch offenbar sowohl in jeder Zelle zu verschiedenen Zeiten als auch gleichzeitig in verschiedenen Zellen desselben Pflanzentheiles die Intensität dieser Spannung ungleich. Der das Turgeseiren der Zelle bedingende hydrostatische Druck des Zellsaftes gegen Protoplasma und Zellhaut ist nur dadurch möglich, dass der Zellsaft eine verdünnte wässerige Lösung ist und dass die innere, an den Zellsaft angrenzende Schicht des Protoplasmas als Niederschlagsmembran²⁾ zwar dem Wasser ungehinderten Eintritt in den Innenraum der Zelle gestattet, andererseits aber dem Austritt des Zellsaftes aus der Zelle einen bedeutenden Filtrationswiderstand entgegensetzt. Wächst der Druck in der Zelle, so nimmt auch die Menge des hinausgepressten Wassers zu. Daher kann denn auch in einer

1) SACHS, Lehrb. d. Bot. 4. Aufl., pag. 762 ff.

2) NÄGELI und SCHWENDENER, Das Mikroskop. 4. Aufl., pag. 552 u. 553; vgl. ferner PFEFFER, Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877.

lebenden Pflanzenzelle der Turgor nicht unbegrenzt sich steigern, sondern es wird sehr bald ein Maximum der Spannung eintreten, wo dann in der Zeiteinheit eben so viel Wasser hineindiffundirt in die Zelle, als durch den in derselben herrschenden Druck wieder herausgepresst wird. Dies ist immer festzuhalten, wenn es sich darum handelt, die durch Druck oder Zerrung hervorgebrachten Änderungen im Wachsthum eines Pflanzentheiles zu verstehen. Eine Steigerung des Turgors einer Pflanzenzelle kann durch äußeren Druck nur dann bewirkt werden, wenn der Turgor das durch die wasseranziehende Kraft des Zellsaftes und den Filtrationswiderstand des Protoplasmas bedingte Maximum noch nicht erreicht hat. Durch Dehnung eines Gewebes wird das Volumen der einzelnen Zellen etwas vergrößert, dennoch ist eine Abnahme des Turgors noch nicht ohne Weiteres hieraus abzuleiten, denn wenn die gedehnten Zellen nur genügend Wasser zugeführt erhalten, wird der Druck des Inhaltes auf die Haut sich doch wieder bis zu dem unter den gegebenen Umständen erreichbaren Maximum steigern. Wir können daher bei einer Untersuchung des Einflusses von Druck und Dehnung auf das Wachsthum den Turgor der diesen Einflüssen unterliegenden Zellen als durch dieselben nicht verändert ansehen.

Es ist also klar, dass die Haut einer Zelle, die durch mit ihr verbundene stärker wachsende Zellen in bestimmter Richtung einem Zuge unterworfen ist, in dieser Richtung ein stärkeres Wachsthum zeigen muss als in andern, da sie ja in dieser Richtung durch zwei in gleichem Sinne wirkende Kräfte gedehnt wird. Es kommt sogar vor, dass Zellen, deren Turgor nicht bedeutend genug ist, um ein Wachsthum ihrer Häute zu veranlassen, dennoch unter dem Einflusse eines auf sie ausgeübten Zuges ein beträchtliches Wachsthum zeigen, z. B. die Rindenzellen beim secundären Dickenwachsthum von Stämmen und Wurzeln.¹⁾ Ist eine turgescirende Zelle dagegen einem von außen auf sie einwirkenden Drucke ausgesetzt, so hält ein mehr oder minder großer Theil der durch den Turgor entwickelten Energie diesem Drucke das Gleichgewicht, und nur der Rest bewirkt eine Dehnung der Zellhaut, die um so geringer ausfallen muss, je größer der auf die Zelle einwirkende äußere Druck ist. Es wird also eine bedeutendem Drucke ausgesetzte Zelle in der Richtung dieses Druckes auch nur ein geringes Wachsthum zeigen können, was bei dem causalen Zusammenhange zwischen Dehnung der Zellhaut und Wachsthum derselben ohne Weiteres einleuchtend ist. Bei sich steigendem Drucke muss offenbar ein Zustand eintreten, wo die Differenz des von außen auf die Zelle einwirkenden Druckes und der dehnenden Kraft des Turgors so gering ist, dass die Dehnung der Zellhaut ihre Elasticitätsgrenze nicht mehr erreicht.

1) Andere Beispiele für dieses Verhalten findet man in einer früheren Arbeit von mir: »Über Dickenwachsthum cylindrischer Organe. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. II, pag. 18 ff.

des
Achsen

84.)

von festen
ranen mehr
er Zelle be-
hum durch
pannungen
r wachsen-
erweiterten
Wenn auch
befindenden
verschiede-
n Pflanzen-
esciren der
protoplasma
verdünnte
nde Schicht
r ungehin-
s aber dem
ionswider-
t auch die
h in einer

vgl. ferner

Unter diesen Umständen wird das Wachstum der Zelle sistirt und es kann nur wieder beginnen, wenn entweder durch Änderung in der Zusammensetzung des Zellsaftes oder im Filtrationswiderstand des Protoplasmas das Maximum des Turgors der betreffenden Zelle sich erhöht, oder wenn der Druck nachlässt. Übersteigt endlich der Druck auf eine Zelle das Maximum des Turgors derselben, so wird sie zusammengedrückt, ein Fall, der durchaus nicht selten ist. Im Umkreise großer Gefäße liegen fast immer Zellen, die bis zum Verschwinden ihres Lumens durch dieselben zusammengedrückt sind (vergl. Fig. 10 und 44), ein Beweis dafür, dass das Maximum des Turgors in verschiedenen demselben Gewebe angehörenden Zellen so verschieden ist, dass eine Zelle im Stande ist, ihr Lumen auf mehr als das Hundertfache zu vergrößern unter einem Drucke, der die andere collabiren lässt. Oft unterliegen sogar ganze Gewebeschichten diesem Schicksal, z. B. findet man eine solche Schicht zerdrückter Zellen in der primären Rinde sehr vieler Gewächse mit cambialem Dickenwachstum. Die Zellen collabiren hier meistens dann, wenn der Cambiumring sich ausbildet.

Am deutlichsten lässt sich der Einfluss des Druckes auf das Wachstum der Zellen erkennen an den Pflanzentheilen mit secundärem Dickenwachstum, hervorgerufen durch das aktive ¹⁾ Wachstum einer im Innern desselben gelegenen Zellschicht, die von DE BARY als Jungzuwachszone bezeichnet wird. ²⁾ Die durch ihr Wachstum hervorgerufene Dehnung der Rinde bedingt einen Druck derselben auf die inneren Gewebeschichten, der, am geringsten im Frühling, sich während der Vegetationsperiode stetig steigert und sein Maximum im Herbste erreicht. Die Wirkung dieses Druckes auf das Wachstum des Cambiums, sowie auf das Wachstum und die Differenzirung des Jungholzes wurde von DE VRIES ³⁾ auf experimentellem Wege dargethan, indem er den Druck auf die wachsenden Gewebe dünner holziger Zweige entweder durch Unwickeln derselben mit Bindfaden steigerte oder durch Längsschnitte verminderte. Wenn man den Bindfaden gleich anfangs sehr fest anzieht, kann man dadurch den Druck auf das Cambium so steigern, dass ein ferneres Wachstum desselben unmöglich wird. Auch wenn der Bindfaden weniger fest angelegt wird, zeigt sich die Wirkung des sich stetig steigenden Druckes in einer Verminderung der Holzbildung, in geringerer Weite der Elemente des Holzkörpers und in einer veränderten Zusammensetzung desselben. Unter dem künstlich vergrößerten Drucke auf die Zellen der Zuwachszone vermindert sich

1) Über den Unterschied von aktivem und passivem Wachstum siehe: Dickenwachstum cylindr. Organe, pag. 44.

2) Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, pag. 479.

3) Flora 1872, pag. 244 ff. — Archives Néerlandaises, T. XI (1876), pag. 4—50. — Eine vorläufige Mittheilung der Resultate der letzteren Untersuchung findet man Flora 1875, pag. 97—102.

die Dehnung ihrer Häute durch den Turgor, und die Folge davon ist eine Verminderung ihres Wachstums, die für das Cambium eine geringere Zahl von Theilungen in derselben Zeit, für das Jungholz eine geringere definitive Größe der sich ausbildenden Elemente bedingt. Auch auf die Differenzirung der einzelnen Elemente des Holzkörpers ist die Vermehrung des Druckes von Einfluss. Besonders hervortretend ist, dass sich bei vermehrtem Druck viel weniger Gefäße bilden, als unter normalen Verhältnissen. Oft unterbleibt deren Bildung unter diesen Umständen vollständig.

Umgekehrt bedingt eine Verminderung des Rindendruckes, hervorgerufen durch Längssehnitte, welche die Rinde auseinander klaffen lassen, durch vermehrte Dehnung der Zellhäute ein kräftigeres Wachsthum derselben, dessen Folgen man erkennt in reichlicherer Holzbildung, beträchtlicherer Größe der Holzelemente und größerer Zahl der Gefäße.

Da also jede Steigerung des Rindendruckes eine Verminderung des cambialen Dickenwachstums zur Folge hat, so ist es klar, dass für jede mechanische Erklärung des ungleichen Dickenwachstums verschiedener Seiten von Ästen, Stämmen und Wurzeln eine Untersuchung der Rindenspannung an den verschiedenen ungleich ausgebildeten Seiten der betreffenden Organe unerlässlich ist.

Man nennt oft das Cambium eine auf dem Querschnitte kreisförmige Zellschicht und bezeichnet dem entsprechend die bei allseitig gleichem Wachsthum daraus entstandenen Holz- und Rindenschichten als concentrisch. Es finden sich auch in der That Querschnitte, auf die diese Bezeichnung sich leidlich gut anwenden lässt. In den meisten Fällen sind aber nicht bloß die einzelnen, aus dem Cambium hervorgehenden Schichten weit entfernt von kreisförmiger Gestalt, sondern es ist auch die Intensität des Dickenwachstums auf verschiedenen Seiten desselben Organs eine sehr verschiedene, so dass oft der auf der einen Seite desselben während eines Jahres gebildete Zuwachs den der anderen Seite um das Fünfbis Zehnfache an Dicke übertrifft. Besonders auffallend sind diese Verhältnisse an Baumästen. SCHIMPER¹⁾ machte zuerst auf dieselben aufmerksam, und zwar bezeichnete er Pflanzen, bei denen er Äste mit stärker entwickelter Oberseite gefunden hatte, als epinastisch, solche, deren Unterseite dicker war, als hyponastisch, endlich solche, bei denen zwei Flanken stärker entwickelt gefunden wurden, als diplomastisch. HOFMEISTER erwähnt diese Beobachtungen in seinem Handbuch²⁾ und steht nicht an, das, was SCHIMPER Hyponastie und Epinastie nennt, als Wirkungen der Schwere zu

1) Kurzes Referat von A. BRAUN darüber in den Berichten der 34. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen, 1854.

2) pag. 604 und 605.

bezeichnen. Gründe hierfür werden von ihm nicht angeführt. Jede auch nur oberflächliche Betrachtung der Querschnitte einer größeren Zahl von Zweigen desselben Baumes musste zeigen, dass neben den, an der Oberseite besonders stark entwickelten Zweigen auch solche sich finden, die auf der Unterseite stärker verdickt sind, die man also mit SCHUMPER hyponastisch nennen müsste, also jedenfalls kann es sich hier nicht um eine direkte Wirkung der Schwere handeln, denn dann müsste die Ungleichheit doch an allen Ästen dieselben Seiten betreffen, es müssten dann also doch alle Äste oben oder alle unten stärker verdickt sein. KNY¹⁾ fand, dass sogar nicht selten auf demselben Querschnitte zwischen viele, auf der Unterseite stärker verdickte Jahrringe des Holzkörpers auch einmal einer eingeschaltet ist, der auf der entgegengesetzten Seite stärker verdickt ist, oder dass die ersten Jahrringe auf der Unterseite stärker entwickelt sind und dann solche folgen, bei denen das entgegengesetzte Verhalten sich findet. Hierdurch findet er mit Recht die Ansicht, dass die direkte Einwirkung der Schwerkraft die alleinige Ursache dieser Ungleichheiten sei, genügend widerlegt. Die weitere Auseinandersetzung KNY's, die Einflüsse betreffend, von denen er vermuthet (theilweise gestützt auf Analogien mit den Wachstumsverhältnissen anderer Pflanzentheile, deren Abhängigkeit von äußeren Einflüssen constatirt worden ist), dass sie modificirend auf das Dickenwachsthum der Äste, Stämme und Wurzeln einwirken könnten, glaube ich übergehen zu dürfen, da es nur Vermuthungen sind.

Es ist überhaupt die Bezeichnung »Hyponastie« und »Epinastie« durchaus nicht ausreichend, der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen Rechnung zu tragen, denn wie oft findet man nicht Jahrringe, deren rechte oder linke Seite vorwiegend in die Dicke gewachsen ist! Auch die völlig analogen Verhältnisse des Dickenwachsthums von lothrechten Ästen, so wie von Stämmen und Hauptwurzeln, lassen sich nicht mit diesen Ausdrücken bezeichnen. Dazu kommt, dass in neuerer Zeit die beiden genannten Ausdrücke ebenfalls zur Bezeichnung von ganz anderen Verhältnissen²⁾ benutzt werden. Es scheint daher passend, den Ausdruck »Hyponastie« und »Epinastie« im Sinne SCHUMPER's nicht mehr anzuwenden und die ungleichmäßige Vertheilung des Dickenwachsthums, durch die das wachsende Organ eine excentrische Ausbildung erleidet, schlechthin als excentrisches Dickenwachsthum zu bezeichnen, ohne die oben genannten speciellen Fälle mit besonderen Namen zu belegen.

Zur vorläufigen Orientirung über die ungeheure Mannigfaltigkeit, die

1) Über das Dickenwachsthum des Holzkörpers an beblätterten Sprossen und Wurzeln und seine Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, insbesondere von Schwerkraft und Druck. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin, 20. März 1877.

2) DE VRIES, Über einige Ursachen der Richtung bilateral symmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, pag. 252.

sich selbst an demselben Astquerschnitte beobachten lässt, sei auf die in Fig. 1—2 und 4—7 unserer Tafel wiedergegebenen Astquerschnitte verwiesen. Diese Zeichnungen wurden nach den Hölzern mit Hilfe durchsichtigen Papiers abgepaust. Wo die Grenzen der Jahrringe undeutlich waren oder die Markstrahlen nicht scharf genug hervortraten, wurde der Verlauf dieser Linien unter Anwendung einer starken Lupe mit einem harten, fein zugespitzten Bleistift markirt. Anfänglich habe ich die zu zeichnenden Querschnitte mit feinem Glaspapier glatt geschliffen. Doch füllt der beim Abschleifen sich bildende feine Staub die Lumina der großen Gefäße an und erschwert so das Erkennen derselben, wodurch bei manchen Hölzern, deren Herbsth Holz sich nur wenig in der Farbe vom Frühlingsholze unterscheidet, das Auffinden der Jahresgrenze erschwert und oft ganz unmöglich gemacht wird. Auch ist diese Methode, wenn man viele Querschnitte zu untersuchen hat, viel zu zeitraubend. Zur Herstellung von Demonstrationsobjekten für den Unterricht ist sie, wenn man passende Objekte auswählt, gut zu verwenden. Für die vorliegende Arbeit aber habe ich die Querschnittsflächen immer mit Hilfe eines sehr scharfen Messers geebnet.

Das erste Ziel der Untersuchung musste nach dem in der Einleitung Mitgetheilten sein, zu constatiren, ob in der Rindenspannung auf den verschiedenen Seiten desselben excentrisch wachsenden Organs sich Differenzen finden. Es scheint am einfachsten, hierzu die von G. Kraus¹⁾ angewandte Methode zu benutzen, d. h. aus der Verkürzung abgelöster Rinderringe auf die Kraft, mit der sie gespannt waren, einen Rückschluss zu machen, und diese Kraft einfach als der stattfindenden Verkürzung proportional zu betrachten. Das wäre jedoch nur dann möglich, wenn die Rinde desselben Organs ringsum nicht bloß dieselbe Dicke, sondern auch sonst genau dieselbe Beschaffenheit hätte. Dies ist nun keineswegs der Fall. In allen Fällen von etwas stärker ausgebildeter Excentricität des Holzkörpers findet man ebenfalls die secundäre Rinde auf der geförderten Seite stärker entwickelt, als auf der Seite des geringeren Holzwachsthums. Man vergleiche in dieser Beziehung die ersten Figuren unserer Tafel. Die Rinde ist hier durch Schraffirung vom Holz unterschieden, besonders deutlich tritt die Ungleichheit in der Dicke der Rinde hervor an dem in Fig. 2 dargestellten Querschnitt eines Astes von *Salix viminalis*. Da hier die Rinde auf der stärker entwickelten Oberseite des Astes mehr als doppelt so dick ist, als diejenige der Unterseite, so ist es klar, dass für beide die Kraft, die nothwendig wäre, um sie um dasselbe Stück auszudehnen, nicht dieselbe sein kann. Wegen der ungleichen Struktur der Rinde von verschiedenen Seiten desselben Organs ist es aber auch selbst bei bekannter Dicke derselben unmöglich, aus den bei der Ablösung eines Rinderringes

1) Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Bot. Ztg. 1867, p. 105 ff.

stattfindenden Verkürzungen die Größe der dehnenden Kraft zu messen. Ein besonders frappantes Beispiel der ungleichen Struktur der Rinde von verschiedenen Seiten desselben Astes zeigen die in Fig. 7a und 7b dargestellten Stücke von dem Querschnitt eines im Mittel 24 cm dicken Astes von *Juglans regia*. Die Borke ist in dieser Figur von der noch lebenden saftigen Rinde durch dunklere Schattirung unterschieden; dieselbe ist auf der geförderten Oberseite (7a) viel weniger stark entwickelt, als auf der zurückgebliebenen Unterseite (7b). Eine experimentelle Untersuchung der Rindenspannung nach der Methode von KRAUS kann also für unsere Zwecke keine brauchbaren Resultate liefern, und wir müssen zusehen, ob sich nicht anderweitige Verhältnisse auffinden lassen, die einen Schluss über die Spannungen zwischen Jungzuwachszone und Rinde erlauben.

Nicht selten findet man an älteren Ästen und Wurzeln, besonders wenn dieselben krumm gewachsen sind, ein ungleiches Verhalten der äußeren, nicht mehr wachstumfähigen Schichten (Periderm, Borke). Je glatter die Rinde ist, desto deutlicher tritt dasselbe hervor. Auf einer Seite des Astes ist die Rinde ganz glatt und blank, auf der anderen ist sie durch feine, quer verlaufende Runzeln uneben; ein Verhalten, das nur eine einzige Deutung zulässt: die äußere Rindenschicht der glatten Seite ist stark gespannt, auf der anderen Seite dagegen ist diese nicht mehr wachsende Schicht zu groß für das innere Gewebe, sie muss also, da sie sich von demselben nicht trennen kann, Falten erhalten. Durchschneidet man Äste, Stämme der Wurzeln, die eine derartige Ungleichheit ihrer Rindenoberfläche auf verschiedenen Seiten zeigen, so findet man dieselben stets excentrisch gewachsen, Holz und Rinde sind auf der Seite, wo die Rindenoberfläche faltig ist, viel stärker entwickelt, als auf der entgegengesetzten. An einem Aste von *Pinus silvestris*, demselben, dessen Querschnitt in Fig. 4 dargestellt ist, fiel mir dies Verhalten zuerst auf. Nachher habe ich die eben aufgestellte Regel an hunderten von Beispielen bestätigt gefunden, von fußdicken Buchenstämmen bis herab zu Zweigen, deren Durchmesser den eines Gänsefederkieses wenig übertraf, an oberirdischen Organen und an Wurzeln. Wenn sich überhaupt äußerlich eine Ungleichheit in der Spannung der oberflächlichen Rindenschichten in der eben angegebenen Weise erkennen ließ: stets war es die im Wachstum geförderte Seite, deren Rinde weniger gespannt war, als die der anderen, im Wachstum zurückgebliebenen Seite. Hier war es also nicht die Ungleichheit des Dickenwachstums, durch die eine ungleiche Rindenspannung hervorgerufen wurde, denn dann hätte das Maximum der Spannung doch auf der Seite maximalen Dickenwachstums liegen müssen und nicht, wie es sich ausnahmslos ergab, auf der schwächer wachsenden Seite. Vielmehr ist die Ungleichheit des Druckes, dem die wachsenden Gewebe ausgesetzt waren, die Ursache des ungleichen Dickenwachstums.

Wenn nun auch wohl der Analogieschluss gerechtfertigt ist, dass auch

in den Fällen, wo wir excentrisches Dickenwachsthum beobachten, aber doch in der angegebenen Weise nicht eine Ungleichheit des Rindendruckes nachweisen können, die Verhältnisse den oben beschriebenen vollkommen entsprechen, so war es doch nöthig, auch hier den Nachweis dafür zu liefern.

Es wurde von SACS zuerst darauf hingewiesen¹⁾, dass im Falle ungleicher Dicke der Jahrringe des Holzkörpers, auf verschiedenen Seiten desselben, die ihn durchsetzenden Markstrahlen einen sehr eigenthümlichen Verlauf nehmen. Ihre Richtung ist dann nicht mehr senkrecht zur Begrenzungsfläche des Jahrringes, sondern sie bilden mit derselben spitze Winkel, die nach der Seite des stärkeren Dickenwachsthums hin geöffnet sind, während ihr Verlauf an den Stellen maximalen und minimalen Dickenwachsthums senkrecht zur Oberfläche der Jahrringe ist. Man kann das Gesetz auch so ausdrücken: Sind die Begrenzungsflächen der, während einer Vegetationsperiode gebildeten Holzschicht an einer Stelle parallel, so stehen die Markstrahlen hier senkrecht auf denselben. Divergiren diese Begrenzungsflächen aber nach irgend einer Seite, so neigen sich die Markstrahlen nach dieser Seite hinüber. Das entgegengesetzte Verhalten, also ein Hinüberneigen der Markstrahlen nach der Seite geringeren Wachsthums, kommt niemals vor. Man kann diesen Verlauf der Markstrahlen an den meisten Querschnitten excentrisch gewachsener Äste oder Wurzeln sehen, nur muss der Schnitt auch wirklich ein Querschnitt sein, d. h. genau senkrecht zur Längsrichtung der Holzelemente geführt sein, was keineswegs immer ganz leicht zu erreichen ist. Zahlreiche Beispiele bieten in dieser Beziehung unsere Figuren 2, 4, 6 und 7 dar, besonders Fig. 7b zeigt dies Verhalten in sehr auffallender Weise. In den Figuren sind natürlich von den überaus zahlreichen Markstrahlen nur wenige dargestellt, während die Begrenzungslinien der Jahrringe sämmtlich gezeichnet wurden. Die durch den Verlauf der Markstrahlen kenntlich gemachte allmähliche Verschiebung der wachsenden Elemente des sich verdickenden Organs nach der Seite des stärkeren Dickenwachsthums beweist, dass die Zellen hier für ihre Vergrößerung einen geringeren Widerstand zu überwinden haben. Indem jede Zelle des Cambiums nach derjenigen Seite hin sich stärker vergrößert, von der aus der geringere Druck auf sie wirkt, verändert sie allmählich ihren Platz, und die aus dem Cambium hervorgehenden Reihen der Holzelemente nehmen daher einen nach der Seite des geringeren Rindendruckes hin verschobenen Verlauf an.

Nicht bloß die Beschaffenheit der äußersten Rindenschichten und der Verlauf der in Reihen angeordneten Elemente des Holzkörpers beweisen, dass an den Stellen vermehrten Dickenwachsthums der Rindendruck stets vermindert ist, auch an der Struktur des Holzes lässt sich dies oft er-

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg, Bd. II, pag. 493.

kennen. Man darf natürlich nicht erwarten, schon bei geringer Differenz in der Dicke der Holzschicht auf verschiedenen Seiten desselben Jahrringes gleich deutlich in die Augen springende Unterschiede im Bau der verschieden dicken Holzlagen erkennen zu können. In wenigen Fällen sind dieselben überhaupt so beträchtlich, dass sie, wenn man Querschnitte von verschiedenen Seiten desselben excentrisch gewachsenen Holzkörpers nach einander untersucht, gleich deutlich hervortreten, was sofort der Fall ist, wenn die Schnitte entweder neben einander im Gesichtsfelde des Mikroskops liegen, oder wenn man mit Hilfe der Camera lucida genaue Zeichnungen derselben bei der gleichen Vergrößerung herstellt. Von den so erhaltenen Figuren sind einige auf beigegebener Tafel reproducirt. Fig. 8, 9, 10 und 11 sind vergrößerte Querschnitte von dem Holze eines 24 cm dicken Astes von *Juglans regia*, von dessen Querschnitt Theile in Fig. 7a und b dargestellt sind, und zwar sind Fig. 8 und 10 der Seite geförderten Wachstums (7a) entnommen, während 9 und 11 von der Seite mit schmalen Holzringen herkommen (7b). Die quer verlaufenden, unregelmäßig gebogenen Linien in Fig. 8 und 9 sind die Grenzen der Jahrringe, die Markstrahlen wurden hier nicht angegeben. Der obere Rand beider Figuren entspricht dem Umfange des Holzkörpers. In dem Holz der breiteren Seite des Jahrringes (Fig. 8) sind die Gefäße nicht bloß zahlreicher, sondern auch viel weiter, als in demjenigen der schmalen Seite. Auch die anderen Elemente des Holzes sind hier beträchtlich größer, wie eine Vergleichung von Fig. 10 und 11 zeigt. Sowohl die Elemente des im Frühling 1880 gebildeten Holzes, als auch diejenigen des Herbstholzes vom vorhergehenden Jahre sind in den breiten Theilen des Jahrringes weiter, als in den schmalen. Wenn daher an der schmalen Seite eines Jahrringes die Gefäße dichter zusammenliegen, als an der breiten Seite desselben, was man nicht selten findet, so beweist dies noch durchaus nicht, dass, wo die Gefäße weiter von einander entfernt sind, weniger Gefäße im Verhältnis zu den gleichzeitig entstandenen zelligen und faserigen Elementen sich gebildet haben, da hier die Zahl der zwischen den Gefäßen liegenden Holzelemente wegen deren größerer Weite ja auf derselben Fläche ebenfalls viel geringer ist. Die von H. v. MOHL beschriebenen ¹⁾ Unterschiede in der Struktur von verschieden dicken Jahrringen desselben Stammes sind nicht gleich den eben für verschieden dicke Partien desselben Jahrringes beschrieben.

Während aus Fig. 8 und 9 deutlich hervorgeht, dass die Gefäße in der breiteren Seite des Jahrringes viel weiter sind, als in der schmalen Seite desselben, lassen Messungen des mittleren Durchmessers der Gefäße dies Verhalten nicht hervortreten, sie führen sogar zu einem scheinbar

¹⁾ H. v. MOHL, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Zeitung 1862.

widersprechenden Resultate. 100 Messungen¹⁾ der Weite der Gefäße auf der im Mittel 0,60 mm breiten, geförderten Seite des äußersten Jahrringes von dem genannten Aste, ausgeführt mit Hilfe eines Okularmikrometers, ergaben die mittlere Weite der Gefäße zu 29,9 Theilstriehen (1 Theilstrich = 0,00327 mm), also zu 0,0978 mm. An der im Mittel 0,22 mm breiten dünnsten Stelle desselben Jahrringes ergaben 50 Messungen den mittleren Durchmesser der Gefäße zu 30,4 Theilstriehen = 0,0984 mm. Eine größere Zahl von Messungen war auf dieser Seite des Jahrringes unnöthig, weil die Gefäße hier viel weniger in ihrer Größe differiren, als auf der Seite des ausgiebigsten Wachsthum. Hierin liegt auch der Grund, dass unsere Messungen ein Resultat ergeben haben, das in direktem Widerspruch mit dem so leicht zu beobachtenden thatsächlichen Verhalten steht. Es ist dies sehr leicht zu erklären: der Durchmesser der Gefäße zeigt in der dicksten Partie des Jahrringes viel beträchtlichere Schwankungen als an den dünnen Stellen desselben; neben sehr weiten Gefäßen findet man hier auch viele sehr enge, besonders solche, die bei Anordnung in radialen Reihen durch gegenseitigen Druck in dieser Richtung stark abgeplattet sind, wodurch natürlich der mittlere Durchmesser der Gefäße des Holzes dieser Seite bedeutend herabgedrückt wird. Dies wird sofort klar durch die Betrachtung der folgenden kleinen Tabelle, in der angegeben ist, wie viele Gefäße bestimmten Durchmessers sich unter 50 auf der im Wachsthum geförderten Seite und auf der Seite geringsten Wachsthum befinden.

Theilstrieche à 0,00327 mm	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60
Seite maximalen Wachsthum:	3	11	10	12	9	5
Seite minimalen Wachsthum:	1	5	12	25	7	0

Es ist aus dieser Tabelle und Fig. 8 und 9 ersichtlich, dass einestheils auf der Seite maximalen Dickenwachsthum mehr enge Gefäße gebildet werden, als auf der anderen Seite, dass andererseits aber auch die weiten Gefäße, die hier öfter in Gruppen zusammen liegen, durch gegenseitigen Druck sich stark abplatteten, während die Dimensionen, die von den Gefäßen in den breiten Partien eines excentrischen Jahrringes erreicht werden, diejenigen der größten Gefäße in den schmalen Partien desselben Ringes weit übertreffen. Will man also Messungen benutzen, um die betreffenden Verhältnisse klar zu legen, so müssen die Resultate derselben in ähnlicher Weise, wie dies oben gesehehen ist, tabellarisch geordnet

1) Von jedem Gefäß wurde stets sowohl der größte als auch der kleinste Durchmesser des Lumens bestimmt. Die 100 Messungen beziehen sich also auf 50 verschiedene Gefäße.

sein, während die Bestimmung des Mittels aus zahlreichen Messungen für den vorliegenden Zweck unbrauchbare Resultate liefert.

Auch Fig. 12 und 13, den Querschnitt verschiedener Seiten desselben Jahrringes von *Vitis vinifera* darstellend, bestätigen das Gesagte. Von der Seite des stärksten Wachstums konnte freilich wegen des Raumes nur ein Theil gezeichnet werden, das Frühlingsholz mit den viel weiteren Zellen und den zahlreichen großen Gefäßen und ein Theil der mittleren Holzschicht sind weggelassen. Von einem der großen Gefäße dieses Holzes sieht man noch den äußeren Rand. Dasselbe war von elliptischem Querschnitt und würde sich, wenn vollständig ausgezeichnet, noch etwas über den unteren Rand der Fig. 13 erstreckt haben. Auf der Seite stärkeren Wachstums (Fig. 12) sind die Gefäße zahlreicher und sämtliche Elemente des Holzkörpers weiter als auf der andern Seite (Fig. 13); ein sicherer Beweis dafür, dass hier trotz der dickeren Rinde doch der Rindendruck viel geringer war als auf der Seite des geringsten Wachstums.

Dasselbe wird bewiesen durch den in Fig. 14 und 15 vorliegenden Querschnitt eines ungleich dicken Jahrringes von *Pinus silvestris*. Während uns die Mitte von Fig. 15 den ganzen Jahrring an seiner dünnsten Stelle zeigt, konnte von der dicksten Stelle, da die Holzschicht hier einen Durchmesser von 0,67 mm hatte, nur das Frühlingsholz gezeichnet werden. Die Tüpfel habe ich als unwesentlich für unseren Zweck fortgelassen. Das aus diesen beiden Figuren erhellende Verhalten des Fichtenholzes von excentrischen Ästen — hier liegen im Frühlingsholz der dickeren Seite auf derselben Fläche sechs Querschnitte von Tracheiden, die im Frühlingsholz der dünneren Seite zehn solcher Querschnitte enthält — findet man aber durchaus nicht an allen untersuchten Exemplaren. Es tritt nur dann auf, wenn die Zellhäute an den Stellen maximalen und minimalen Wachstums des Astes auch nahezu denselben Durchmesser haben. Bekanntlich zeichnet sich an den Ästen von *Pinus silvestris* die Unterseite dadurch aus, dass ein Theil derselben von dunklerer Farbe ist, und hier sind immer die Zellhäute viel stärker verdickt, als in den übrigen Partien des gleichzeitig gebildeten Holzes. Offenbar stehen Verdickung der Zellwand und Flächenwachstum derselben in einem gewissen Antagonismus zu einander, denn die stark verdickten Zellen haben immer viel geringere Dimensionen ihres Querschnittes als die daneben liegenden, weniger dickwandigen desselben Jahrringes, was ja auch ganz verständlich ist, wenn man bedenkt, dass bei gleicher dehnender Kraft die Dehnung einer Zelloberfläche um so geringer ist, je dicker dieselbe wird. Trifft es sich nun, dass die Stelle maximalen Dickenwachstums des Astes gerade an der Unterseite desselben liegt, so zeigen die Zellquerschnitte hier oft geringere Dimensionen als selbst an der Stelle minimalen Dickenwachstums. Untersucht man dann aber den ganzen Umkreis des Jahrringes, so findet man die Größe der Zellen von der dünnsten Stelle des Holzes aus nach der dickeren hin allmählich zu-

nehmend, dann aber bei vermehrter Dicke der Wandung wird der Querschnitt der Zellen wieder kleiner. Also auch hier, und dafür sprechen ebenfalls die übrigen Verhältnisse, besonders die Beschaffenheit der Rindenoberfläche, auch hier an der Seite der bedeutendsten Entwicklung von Holz und Rinde die geringste Rindenspannung. Ähnliche Ausnahmen findet man auch in den Hölzern von Dicotyledonen. Auch hier beobachtet man nicht selten, trotz bedeutender Ungleichheit in der Dicke verschiedener Seiten der Jahrringe, doch keinen Unterschied in der Größe der Holzelemente, während sich im Verlauf der Markstrahlen und oft auch in der Beschaffenheit der Rindenoberfläche eine namhafte Differenz der Rindenspannung ausspricht. Es beweist dies eben nur, dass die Größe der Holzelemente nicht bloß von der Größe des Rindendruckes abhängig ist, sondern dass auch früher oder später eintretende Veränderungen der physikalischen Beschaffenheit der Zellhaut von Einfluss hierauf sind.

Da also stets auf der Seite reichlicherer Bildung von Holz und Rinde der Druck der umgebenden Gewebe auf die Zuwachszone vermindert ist, so folgt daraus, dass die Vermehrung des Zuwachses stets eine Folge der Verminderung des Druckes auf die wachsenden Gewebe ist, und es ist nun im Folgenden unsere Aufgabe, zu untersuchen, wie diese Verminderung des Rindendruckes zu Stande kommt.

Überall, wo an einem Stamme ein Ast entspringt, an den Ansatzstellen der Zweige und an denen der Nebenwurzeln findet man immer ein vermehrtes Dickenwachsthum. Von den Ursprungsstellen der diekeren Äste aus laufen meterlange Wülste den Stamm hinab¹⁾, ebenso findet man am unteren Ende des Stammes durch die, an demselben hinauf laufende Wülste die Ursprungsstellen der großen seitlich abgehenden Wurzeln kenntlich gemacht. Es ist ja bekannt, dass die Wülste sich überall auch an der Ursprungsstelle sehr dünner Zweige und Wurzeln finden, und dass sie immer nur gegen die Basis des betreffenden Organes hin eine größere Ausdehnung haben. Man findet also an den Ästen immer nur in der Richtung gegen die Wurzeln, an den Wurzeln umgekehrt in der Richtung gegen den Stamm verlaufende längere, stärker verdickte Stellen. Man findet auch über der Ursprungsstelle der Äste und seitlich von denselben, wie auch an den analogen Stellen der Wurzeln, durch vermehrtes Dickenwachsthum gebildete Wülste. Hier treten sogar die Wülste nicht selten zuerst auf, und auch später erreichen sie hier die bedeutendsten Dimensionen, die Ausbreitung derselben geschieht aber immer nur in der angegebenen Richtung, die zugleich die Längsrichtung der langgestreckten Elemente der Rinde ist,

¹⁾ Wenn KRAUS l. e. pag. 447 findet, dass die Rindenspannung im Stamme unterhalb der Ursprungsstelle der Äste am größten ist und von dort nach unten continuirlich abnimmt, beweist dies eben nur, dass seine Methode, die Rindenspannung zu messen, fehlerhaft ist. Vgl. SACHS, Lehrb. IV. Aufl., pag. 763 u. 764.

denn oberhalb der Insertionsstelle eines Zweiges, und ebenso an der entsprechenden Stelle am Ursprunge der Nebenwurzel, verlaufen die Bastfasern u. s. w. der Rinde, eben so wie die faserigen Elemente des Holzes, quer zur Insertionsebene dieser Organe. Da dies Verhalten an allen Stämmen, Ästen und Wurzeln sich findet, deren Stellung gegen den Horizont sein möge, welche sie wolle, kann man zur Erklärung desselben nicht an Wirkungen der Schwerkraft oder des Lichtes denken. Auch die Annahmen, dass die zum Wachstum nothwendigen Stoffe durch Diffusion sich leichter in der Längsrichtung der Rindenelemente als in deren Querrichtung fortbewegen, und dass ferner durch reichlichere Ernährung die Dehnbarkeit der Rinde erhöht werde, was dann ja die bestehende Verminderung des Rindendruckes und somit die Vermehrung des Dickenwachsthums verständlich machte, auch diese Annahmen genügen nicht zur Erklärung sämtlicher Erscheinungen. Das Verhalten der Äste an den Ursprungsstellen der Zweige würde zwar mit diesen Hypothesen vereinbar sein, aber da eine wachsende Wurzel nur assimilierte Stoffe consumirt, also dem Stamme oder der Wurzel, an der sie entspringt, beständig solche Stoffe entzieht, so müsste, sollten die obigen Annahmen richtig sein, oberhalb der Ursprungsstelle einer Nebenwurzel nicht ein vermehrtes, sondern im Gegentheil ein vermindertes Dickenwachstum statthaben.

Auch das Verhalten von solchen holzbildenden Internodien, deren Blätter gegenständig sind, spricht gegen diese Annahmen. Denn es müsste dann ja, so lange die Blätter assimiliren, die Jungzuwachszone an den beiden Seiten des Internodiums, wo oben die Blätter stehen, energischer wachsen als an den dazwischen liegenden Flanken desselben. Die jungen aus der Knospe heraustretenden Internodien von *Aesculus hippocastanum*, *Acer platanoides* und *pseudo-platanus*, *Epilobium hirsutum* und *Syringa vulgaris*, die ich in dieser Beziehung untersucht habe, sind durch den Druck der beiden in der Knospenlage ihnen anliegenden nächstälteren Blätter abgeplattet, so dass der größte Durchmesser jedes Internodiums in der Insertionsebene des am oberen Ende desselben stehenden Blattpaares liegt. Je älter das Internodium wird, desto mehr verschwindet aber diese Ungleichheit, während sie doch, wenn die obigen Annahmen richtig wären, immer mehr zunehmen müsste. Während der Ausbildung der ersten Schicht des secundären Holzes ist das Internodium meist noch etwas elliptisch, und diese Form behält das Mark nun auch für immer. Der Umfang des Internodiums nähert sich aber bei aufrechten geraden Zweigen immer mehr der kreisförmigen Gestalt, oder nimmt die durch die äußeren Verhältnisse bedingte excentrische Form an.

Die Erklärung des vermehrten Dickenwachsthums an den Ursprungsstellen seitlicher Organe ist vielmehr eine überaus einfache. Durch den in die Dicke wachsenden Zweig und durch eine sich ebenso verhaltende Nebenwurzel wird die Rinde des Organs, an dem dieselben entspringen,

auseinander gedrängt, also die Rindenspannung vermindert, was natürlich ein vermehrtes Dickenwachsthum hervorruft. Auch die Ausbreitung der Verdickungswülste ist sehr leicht zu begreifen, wenn man die anatomische Beschaffenheit der Rinde bedenkt. Es ist klar, dass ein auf die Rinde einwirkender Zug in der Richtung des Verlaufes der Bastfasern auf viel größere Strecken sich bemerklich machen muss, als in der zum Bastfaserverlauf senkrechten Richtung. Dasselbe gilt natürlich auch von der Verminderung der Rindenspannung, und damit ist die Ausbreitung der an den Ursprungsstellen seitlicher Organe auftretenden Verdickungswülste erklärt.

Aus den Dimensionsänderungen der Rinde beim Dickenwachsthum ergeben sich folgende Sätze:

1) Die Spannung eines convexen Rindenstückes wird durch das Dickenwachsthum vermehrt, diejenige eines concaven Rindenstückes wird dagegen durch dasselbe vermindert.

2) Die durch das Dickenwachsthum hervorgerufene Änderung der Rindenspannung ist ceteris paribus um so beträchtlicher, je stärker gekrümmt die Rinde ist.

Denn eine convexe Rindenoberfläche muss sich ja beim Dickenwachsthum vergrößern, eine concave dagegen verkleinern, und die durch gleichen Zuwachs hervorgerufenen Größenänderungen der Oberfläche sind um so beträchtlicher, je beträchtlicher die Krümmung der Oberfläche ist.

Nach allen Dimensionen concave Rindenstücke sind nun freilich nicht häufig, sehr oft aber findet man solche sattelförmiger Gestalt, in einer Richtung sind dieselben convex, in der darauf senkrechten aber concav. Dies ist ja auch die Gestalt der Rinde, wo dieselbe übergeht vom Stamm auf den Ast, oder von der Hauptwurzel auf die Nebenwurzel. Denken wir uns z. B. an der Ursprungsstelle eines schräg aufsteigenden Astes die Rinde in rechteckige Streifen zerschnitten, so ist es klar, dass die Gestalt derselben sehr verschieden ist. Während die Convexität aller nahezu gleich ist, finden wir die Stücke an der Unterseite des Astes am wenigsten concav, die im Winkel zwischen Ast und Stamm befindlichen sind es dagegen am meisten. Alle werden wegen ihrer Convexität durch das Dickenwachsthum gespannt, doch ist es klar, dass die Spannung derselben nicht gleich sein kann. Das Minimum der Rindenspannung muss im Astwinkel liegen, das Maximum derselben dagegen dort, wo die Rindenstücke am wenigsten concav sind, also unter der Ursprungsstelle des Astes. Bei den meisten Baumästen und ebenso bei den Wurzeln kommen hierzu freilich meist noch andere, durch die Belastung hervorgerufene Spannungen, wir müssen uns daher nach Objekten umsehen, wo diese Wirkung der Belastung minimal ist. Dies ist in völlig genügender Weise der Fall an verzweigten Ästen von am Spalier gezogenen Weinstöcken. Das Dickenwachsthum ist hier an den Insertionsstellen der Zweige sehr gesteigert. Am geringsten ist es

unterhalb des Zweiges. Im Winkel des Zweiges bilden sich dagegen dicke Holzwülste. Dem Verlauf der Bastfasern folgend, ziehen dieselben sich an den Seiten des Zweiges vorbei am Aste hinunter, und da wegen der zweizeiligen Stellung der Zweige die an den Ästen hinabwachsenden Wülste zusammentreffen, ist dadurch die eigenthümlich abgeplattete Form des Querschnittes älterer Äste vom Weinstock genügend erklärt. Entsprechend dem Verlaufe der Bastfasern dehnen sich diese Wülste weder nach der Spitze des Astes hin, noch auf den Zweig selbst über namhafte Strecken aus.

Viel stärker hervortretend ist in den meisten Fällen die Wirkung der Belastung. Indem das Gewicht des Astes ihn hinunterzieht, wird er, wie jeder gebogene Stab, auf seiner Oberseite ausgedehnt, unten dagegen zusammengedrückt, es wird also, und zwar am bedeutendsten an der Basis des Astes, die Rindenspannung der Oberseite vermehrt, diejenige der Unterseite vermindert. Oft ist die durch die Belastung hervorgerufene Ungleichheit der Rindenspannung an der Insertion der Äste viel beträchtlicher, als die durch die Form der Rindenoberfläche an dieser Stelle bedingte. In ersten Falle entspringen die von den Ursprungsstellen der Äste herablaufenden Wülste an deren Unterseite, während sie sonst von oben über die beiden Seiten der Insertionsstelle hinablaufen (»Diplonastie«, SCHUMPER). Seitwärts ausgreifende Wurzeln verhalten sich völlig analog. Nur sind ihre Spitzen in der Erde befestigt, während der Druck auf ihre Basis wirkt. Je nach ihrer Stellung hat eine Wurzel einen mehr oder minder großen Theil vom Gewichte des ganzen Baumes zu tragen. An dem vermehrten Dickenwachsthum der Oberseite zeigt sich die Verminderung der Rindenspannung.

Man wende mir nicht ein: die Rindenspannung sei doch Querspannung und die hier in Action tretenden Kräfte wirkten in der Längsrichtung. Indem die ringsum geschlossene Rinde durch die Vergrößerung des innen liegenden Gewebes gedehnt wird, treten in derselben nach allen Richtungen des Raumes wirkende Spannkkräfte auf. In der Vorstellung vereinigt man dieselben zu Resultirenden in der Längs- und Querrichtung der Rinde, und so kann man von Längs- und Querspannung sprechen. Jeder in beliebiger Richtung auf die Rinde wirkende Zug muss deren Gesamtspannung erhöhen, jedes Zusammendrücken derselben vermindert die Rindenspannung. Übrigens kann die Ansicht, dass nur Querspannung in der Rinde existirt, sich nur darauf stützen, dass abgelöste Rindenstücke bei beträchtlicher Verkürzung in der Querrichtung in der Längsrichtung keine merkliche Dimensionsänderung zeigen, was ja durchaus kein Beweis hierfür ist.

Annähernd horizontal gerichtete gerade Äste zeigen stets eine Förderung des Dickenwachsthums ihrer Unterseite, und zwar ist dieselbe meist an der Basis des Astes am bedeutendsten und nimmt von dort nach der Spitze hin allmählich ab. Natürlich darf man nur solche Äste zur Untersuchung wählen, aus denen erst in größerer Entfernung von der unter-

suchten Stelle Zweige entspringen. Die hier das ungleiche Dickenwachsthum bedingenden Änderungen der Rindenspannung sind dieselben, wie die oben für die Insertionsstellen der Äste angegebenen Wirkungen der Belastung. Die durch die Last hervorgerufene Anspannung der Oberseite und Zusammendrückung der Unterseite ist, wie leicht einzusehen, um so bedeutender, je mehr sich die Richtung des Astes der horizontalen nähert, bei nahezu vertikaler Richtung desselben ist sie am geringsten.

Einseitig belaubte, nahezu senkrecht aufsteigende Äste, oder Stämme, die am Rande eines Waldes stehen, oder die durch vorherrschende Winde bestimmter Richtung einseitig in der Entwicklung ihrer Krone gehemmt wurden, zeigen stets auf der Seite der vermehrten Belaubung ein überwiegendes Dickenwachsthum. Schon äußerlich sieht man es oft an den Runzeln der Rinde, dass sie an der Seite, nach der die einseitige Last der Krone den Stamm hinunterzieht, zusammengedrückt wird, wie man auch die vermehrte Spannung der convexen Seite dort an der glatten Oberfläche der Rinde erkennt. Hier, wo die Ungleichheit der Rindenspannung auf der Hand liegt, ist die gewöhnliche Erklärung, dass das excentrische Dickenwachsthum eine Folge der einseitigen Ernährung sei, ganz unhaltbar, und auch nur durch eine Anzahl von Hypothesen zu stützen, deren Unrichtigkeit oben dargethan wurde.

Ist die Belastung bedeutend, so wird dadurch eine merkliche Formänderung des gebogenen Astes hervorgerufen. So sieht man die älteren Äste unserer Obstbäume, durch das Gewicht des Laubes und der Früchte gebogen, immer mehr sich senken, je älter sie werden. Während die jungen Äste der Linde aufstreben, senken die älteren Äste desselben Baumes sich im Bogen zur Erde hinab. Dasselbe sieht man an den älteren Ästen von *Pinus silvestris*. Die jüngsten verholzten Zweige des Gipfels von *Picea exeelsa* steigen schräg in die Höhe, weiter unten werden die Zweige horizontal und dann senken sie sich abwärts. Doeh genug der Beispiele; es ist ja bekannt genug, dass jeder ältere Baum diese schöne Gestaltung seiner älteren Äste zeigt. Diese Formänderungen der Äste sind immer von doppeltem Einfluss auf das Dickenwachsthum derselben, denn erstens wird dadurch direkt die Rinde der Oberseite angespannt, die der Unterseite dagegen in der Längsrichtung zusammengedrückt, also ihre Gesamtspannung vermindert, dann aber ist an einem nach unten gebogenen krummen Aste die Rinde der Oberseite sowohl in der Längsrichtung, als auch in der Querrichtung convex, die der Unterseite dagegen in der Längsrichtung concav. Hierdurch würde schon allein, auch wenn die Wirkung der Belastung aufhörte, doch die Rindenspannung der Oberseite am größten, diejenige der Unterseite dagegen am kleinsten sein. Es ist somit selbstverständlich, warum nach unten gebogene Äste immer excentrisch gewachsen sind, und zwar ist die Förderung des Dickenwachsthums der Unterseite am beträchtlichsten an der Stelle der stärksten Krümmung.

Nicht immer findet die Krümmung bloß in einer Ebene nach unten statt, sondern sehr oft ist der krumme Ast auch nach seitwärts gebogen. So war der Kiefernast, dessen Querschnitt in Fig. 1 gezeichnet ist, auch noch ein wenig nach links gebogen. Dem entsprechend sind die Jahrringe auf der linken Seite etwas dicker, als auf der rechten.

Ist ein krummer Ast, und fast alle Baumäste sind ja krumm, nicht nach unten, sondern nach irgend einer anderen Richtung gebogen, so wirken Belastung und Form des Astes nun nicht mehr fördernd auf das Wachstum derselben Seite. Ein sehr instruktives Beispiel dieser Art fand ich an einem Zweige von *Crataegus oxyacantha*. Derselbe war horizontal und machte in horizontaler Ebene eine sehr starke Krümmung seitwärts (Krümmungsradius innen 2 cm, außen 4,5 cm¹); Länge der gekrümmten Stelle 3—4 cm). Sämmtliche Jahrringe dieses Zweiges sind excentrisch, und zwar ist der Abstand der Rindenoberfläche vom Mark auf der concaven Seite doppelt so groß als auf der convexen. Doch auch die Wirkung der Belastung ist zu erkennen. Das Mark liegt nämlich nicht genau zwischen Oberseite und Unterseite, sondern dasselbe ist etwas nach oben gerückt. Auch in diesem Falle ist die Wirkung der durch die Krümmung bedingten Ungleichheit der Rindenspannung noch in einiger Entfernung von der gekrümmten Stelle zu erkennen, an Stellen, wo der Zweig völlig gerade ist.

Ist ein Ast nach oben gebogen, ein bei unseren Laubbölzern überaus häufiger Fall, so findet man in den meisten Fällen Holz und Rinde auf der Oberseite stärker entwickelt, als auf der Unterseite. Unsere Fig. 2 giebt hiervon ein Bild. Es ist der Querschnitt eines nach oben gekrümmten Astes von *Salix viminalis*. Der Krümmungsradius desselben war auf der Oberseite 24 cm, auf der Unterseite 28 cm. Da der Ast beinahe senkrecht nach oben wuchs, war die Wirkung der Belastung hier sehr gering, und somit war die gezeichnete Form des Querschnittes bedingt durch die Form des Astes. Hat dagegen ein nach oben gebogener Ast bei beträchtlicher Belastung nur eine sehr geringe Krümmung, während seine Stellung nahezu horizontal ist, so zeigt sich ein vermindertes Wachstum der Oberseite, bei stärkerer Entwicklung der Unterseite.

Das excentrische Dickenwachstum verholzter Achsen und Wurzeln wird also immer durch folgende Einflüsse hervorgerufen:

1) Äste und Nebenwurzeln bedingen an ihrer Ursprungsstelle eine Verminderung der Rindenspannung und somit eine Vermehrung des Dickenwachstums, die dort am beträchtlichsten ist, wo die Oberfläche des seitlich abgehenden Organs mit der des Organs, an dem es entspringt, den kleinsten Winkel bildet.

1) Es ist eine Folge der eigenthümlichen Wachstumsverhältnisse gekrümmter Organe, dass die Krümmung an der Innenseite sich abflacht.

2) Jede Verminderung oder Vergrößerung der Rindenspannung macht sich in der Längsrichtung der Bastfasern auf größere Strecken hin bemerkbar.

3) Jeder eine Krümmung des Organs bedingende seitliche Druck bewirkt auf der convex werdenden Seite eine Steigerung, auf der concaven Seite eine Verminderung der Rindenspannung.

4) Convexe Oberflächen bedingen eine Vermehrung, concave Oberflächen eine Verminderung der Rindenspannung, was sich besonders auf den verschiedenen Seiten krummer Achsen und Wurzeln geltend macht.

Diese Einflüsse wirken immer zu mehreren zusammen, selten in demselben Sinne, also sich gegenseitig verstärkend, gewöhnlich das Wachstum verschiedener Seiten fördernd, resp. hemmend, so dass es dann von den Umständen abhängt, wie der Querschnitt des betreffenden Organs sich gestaltet. Dass dies oft bei Zweigstücken, die sehr nahe bei einander liegen, sehr verschieden sein kann, zeigen unsere Figuren 3—6. Fig. 3 ist die perspektivische, verkleinerte Zeichnung der Oberseite eines unter einem Winkel von ungefähr 45° schräg nach oben aufsteigenden Astes von *Acer pseudoplatanus*. Die römischen Ziffern bezeichnen die Stellen, wo Querschnitte gemacht wurden, I entspricht Fig. 4, II Fig. 6 und III Fig. 5.

Andere Einflüsse, als die eben genannten, durch welche die Rindenspannung verändert und somit das Dickenwachsthum vermehrt oder vermindert würde, habe ich bei den hier in der Umgegend wildwachsenden und angepflanzten Holzgewächsen nicht auffinden können. Ich vermute aber, dass bei auf der Erde hinwachsenden Wurzeln und kriechenden Stämmen, z. B. bei den von Kny l. c. angeführten Stämmen von *Juniperus prostrata*, eine Hemmung des Dickenwachsthums der Oberseite durch die stärkere Austrocknung der äußeren Rindenschichten dieser Seite hervorgerufen wird, was aber noch genauer zu untersuchen ist. In allen anderen Fällen sind es Belastung und Form der wachsenden Organe, die das excentrische Dickenwachsthum derselben hervorrufen. Ein direkter Einfluss von Licht und Gravitation auf das cambiale Dickenwachsthum ist darnach überhaupt nicht vorhanden.

Figuren-Erklärung.

Taf. XIII.

Die in Klammern gestellten Ziffern geben den Maßstab an.

Fig. 1. Querschnitt eines stark nach unten gebogenen Astes aus der Krone eines alten Baumes von *Pinus silvestris* ($\frac{2}{3}$).

Die Querschnitte Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 7 sind sämtlich die unteren Enden der abgesägten Aststücke, und sie sind mit Ausnahme von Fig. 7, die etwas seitwärts von der Mediane gelegene Stücke darstellt, in ihrer natürlichen Lage, d. h. die Oberseite nach oben, gezeichnet. Die Rinde ist durch Schraffirung vom Holz unterschieden.

- » 2. Querschnitt eines nach oben gebogenen Astes von *Salix viminalis*. Krümmungsradius 24—28 cm ($\frac{2}{3}$).
- » 3—6. Ast von *Acer pseudoplatanus* ($\frac{1}{7}$), derselbe war unter einem Winkel von ungefähr 45° schräg nach oben gewachsen. An den durch römische Ziffern bezeichneten Stellen desselben wurden Querschnitte gemacht: I Fig. 4 ($\frac{2}{3}$); III Fig. 5 ($\frac{2}{3}$); II Fig. 6 ($\frac{2}{3}$).
- » 7. Partien aus dem Querschnitt eines 24 cm dicken Astes von *Juglans regia* ($\frac{2}{3}$), *a* von der Seite maximalen, *b* von der Seite minimalen Dickenwachstums.
- » 8 u. 9. Stücke von *a* und *b* stärker vergrößert, um die relative Größe und Vertheilung der Gefäße zu zeigen ($\frac{18}{1}$).
- » 10 u. 11. Die äußerste Schicht des vorletzten und das Frühlingsholz des äußersten Jahrringes der vorigen Fig. ($\frac{180}{1}$).
- » 12 u. 13. Theile eines sehr ungleich gewachsenen Jahrringes von *Vitis vinifera*, Querschnitt ($\frac{140}{1}$). Fig. 12 äußerstes Drittel des Jahrringes an der Seite des bedeutendsten Wachstums. Fig. 13 der ganze Jahrring an der dünnsten Stelle.
- » 14 u. 15. Aus dem Querschnitt eines excentrischen Astes von *Pinus silvestris* ($\frac{270}{1}$). Der gezeichnete Jahrring war an der dicksten Stelle, deren Frühlingsholzschiebt in Fig. 14 gezeichnet ist, 0,67 mm, an der dünnsten Stelle, die in Fig. 15 durch die Klammer bezeichnet ist, 0,12 mm dick.

Die Figuren 8—15 wurden mit Hilfe eines Zeichenprismas hergestellt. Die Tüpfel, Poren u. s. w. sind als für unseren Zweck unwesentlich nicht mit angegeben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Detlefsen Emil

Artikel/Article: [Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums verholzter Achsen und Wurzeln 670-688](#)