© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

55. A. Weisse: Zur Kenntniss der Anisophyllie von Acer platanoides.

Eingegangen am 21. October 1895.

Bekanntlich lässt sich an den seitlichen Sprossen vieler Pflanzen die Beobachtung machen, dass die nach unten gerichteten Blätter die oberen an Grösse und Gewicht übertreffen, während die seitlich stehenden zwischen diesen ungefähr das Mittel halten. Auf diese Thatsache haben fast gleichzeitig im Jahre 1868 FRANK[1]) und WIESNER[2]) hingewiesen und unabhängig von einander sich die Aufgabe gestellt, ihre Ursachen zu ergründen. Als besonders geeignet zum Studium dieser Erscheinung, für die WIESNER[3]) den Namen „Anisophyllie“ vorgeschlagen hat, erweisen sich Bäume mit grossen, decussirt gestellten Blättern, wie *Acer*, *Aesculus*, *Fraxinus* u. a., einerseits, weil hier der Grad der Ungleichblättrigkeit ein sehr bedeutender ist, andererseits, weil gerade die Glieder eines Blattpaares, da sie in gleicher Höhe des Sprosses stehen, unmittelbar verglichen werden können. Der Unterschied der Ober- und Unterblätter erstreckt sich in vielen Fällen nicht nur auf Grösse und Gewicht, sondern insofern auch auf die Gestalt, als bei den Unterblättern der Blattstiel häufig auch relativ länger ist.

Den Nutzen der Anisophyllie hat man jedenfalls in der Begünstigung der Herstellung der fixen Lichtlage der Blätter zu suchen. Besonders ist die relative Länge der Blattstiele für die Bildung des Blattmosaiks von Bedeutung, wie dies in KERNER's „Pflanzenleben“[4]) z. B. für *Acer platanoides* in überzeugender Weise dargelegt wird.

Die Ursachen der Anisophyllie suchten beide Entdecker zunächst in äusseren Kräften und kamen, da die Erscheinung auch im Finstern eintritt, zu dem Schlusse, dass sie allein oder doch wenigstens vorwiegend eine Wirkung der Schwerkraft sein müsse. Hiergegen machte zuerst GOEBEL[5]) geltend, dass diese Gestaltverhältnisse auch auf inneren Symmetrieverhältnissen beruhen könnten, die durch die Lage

1) B. FRANK, Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. (Bot. Zeitung, XXVI. Jahrg. 1868, S. 873—882).

2) JULIUS WIESNER, Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter. (Sitzgsb. d. math.-naturw. Cl. d. Akademie d. W. in Wien, LVIII. Band, I. Abth. 1868, S 369—389.)

3) a. a. O., S. 377.

4) A. KERNER VON MARILAUN, Pflanzenleben, I. Band, 1888, S. 389.

5) K. GOEBEL, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. (Bot. Zeitung, XXXVIII. Jahrg. 1880, S. 817.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Seitensprosses zum Hauptspross bestimmt würden. WIESNER schloss sich in seinen neueren Untersuchungen dieser Ansicht an und behauptete, „dass die Anisophyllie ein complicirtes Phänomen ist, welches einerseits von der Lage des anisophyllen Sprosses zum Horizont und andererseits von der Lage desselben zu seinem Muttersprosse abhängt“ [1]).

Die Lage des Sprosses zum Horizont bedingt nun aber nach WIESNER nicht nur eine bestimmte Wirkung der Schwerkraft, sondern bringt es auch mit sich, dass die oberen und unteren Blätter in der Regel ganz anderen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind. „Zu den ungleichen Wirkungen des Lichtes gehört als eine der anschaulichsten das schwache Etiolement, welchem die Blattstiele der unteren Blätter unterworfen sind, welches dahin führt, die Lamina der unteren Blätter so weit vorzuschieben, bis sie nicht mehr im Schatten der oberen Blätter gelegen sind“ [2]).

Ferner wirken, wie WIESNER ausführt, „auch die atmosphärischen Niederschläge in verschiedenem Maasse auf die oberen und unteren Blätter ein. An einem und demselben Blattpaare eines geneigten Sprosses wird das Wasser, welches sich in Form von Regen oder Thau angesammelt hat, von dem oberen Blatte rascher ablaufen als von dem unteren. In Folge dessen ist das untere Blatt längere Zeit befeuchtet, als das obere, wodurch das Wachsthum des letzteren eine Begünstigung erfahren wird“ [3]).

Da der letztgenannte Factor somit der thatsächlich zu beobachtenden Anisophyllie gerade entgegen wirken müsste, wird er jedenfalls, wenn überhaupt nachweisbar, von nur untergeordneter Bedeutung sein können. Dagegen schien es mir von einigem Interesse zu sein, den Einfluss, welchen ungleiche Beleuchtungsverhältnisse auf die Entwickelung der Glieder eines Blattpaares ausüben, einer experimentellen Untersuchung zu unterziehen.

Als Versuchsobject diente mir ein älteres Exemplar von *Acer platanoides* im Königlichen Universitätsgarten zu Berlin. An diesem wählte ich bald nach Entfaltung der Blätter an kräftigen, ungefähr horizontal gerichteten Zweigen mehrere laterale Blattpaare aus, deren Glieder von möglichst gleicher Grösse waren. Ausserdem wurde auch ein medianes Blattpaar zum Vergleiche benutzt. Je ein Blatt jedes Paares wurde mittels eines Schirmes beschattet, während das andere Blatt den natürlichen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt blieb. Als

---

1) J. WIESNER, Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Abhandl. Die Anisomorphie der Pflanze. (Sitzgsb. d. math.-naturw. Cl. d Akademie d. W. in Wien, CI. Band, I. Abth. 1892, S. 701—702.)

2) WIESNER, a. a. O., S. 702.

3) WIESNER, a. a. O., S. 702.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schirm benutzte ich eine aus leichten Brettchen hergestellte Vorrichtung von verstellbarer Länge, durch die sowohl die Blattspreite als auch der Blattstiel dauernd beschattet werden konnte. Die Schirme wurden an in die Erde gerammten Pfählen befestigt, an denen auch die Zweige so angebunden wurden, dass sie vom Winde nicht bewegt werden konnten. Die Versuche begannen am 1. Mai 1895 und wurden am 14. Juni beendigt. Das Nähere ergiebt das folgende Protocoll.

Blattpaar I. Die Blätter standen an einem von West nach Ost gerichteten horizontalen Zweige. Das beschattete Blatt war der nördlichen Flanke inserirt. Die Blattstiellänge betrug am 1. Mai für beide Blätter 100 *mm*, am 14. Juni für das beschattete Blatt 130 *mm*, für das Controlblatt 132 *mm*. Auf die Verdunkelung reagirten alle beschatteten Blätter zunächst in der Weise, dass sich die Spreiten ungefähr senkrecht zum Blattstiel stellten, um so das seitlich einfallende Licht zu erhalten. Sie hoben sich dann allmählich wieder mehr und mehr, ohne jedoch in die normale Stellung vollständig zurückzukehren. Ein Vergleich der Spreitengrösse der beiden Blätter des Paares war in diesem Falle unmöglich, da die Spreite des beschatteten Blattes kurze Zeit vor Beendigung des Versuches durch eine Raupe zum grössten Theile abgefressen wurde.

Blattpaar II. Das beschattete Blatt stand an der südlichen Flanke desselben von West nach Ost gerichteten Zweiges. Die Länge des Blattstiels war zu Anfang des Versuchs für beide Blätter 45 *mm*, am 14. Juni für das beschattete Blatt 56,5 *mm*, für das unbeschattete 71 *mm*. Die Länge der Spreite betrug bei Beendigung des Versuchs für das beschattete Blatt 75 *mm*, für das Controlblatt 90 *mm*. Auch zeigte sich die zu dem unbeschattet gebliebenen Blatt gehörige Axillarknospe kräftiger entwickelt.

Blattpaar III. Die Blätter standen an den Flanken eines gleichfalls nach Osten gerichteten fast horizontalen Zweiges. Das nach Süden gekehrte Blatt wurde beschattet. Die Blattstiellänge betrug am 1. Mai für beide Blätter 42 *mm*, am 14. Juni für das Versuchsblatt 49,5 *mm*, für das Controlblatt 50 *mm*. Die Spreitenlänge war jetzt für ersteres Blatt 68 *mm*, für letzteres 80 *mm*. Auch in diesem Falle war die Axillarknospe des unbeschattet gebliebenen Blattes bedeutend kräftiger entwickelt.

Blattpaar IV. Die Blätter gehörten einem nach Nordosten gerichteten horizontalen Zweige an. Das beschattete Blatt stand an der Unterseite, während das zugehörige Oberblatt unbeschattet blieb. Am 1. Mai betrug die Stiellänge für das Unterblatt 155 *mm*, für das Oberblatt 135 *mm*, die Spreiten beider Blätter waren dagegen ungefähr gleich gross. Am 14. Juni war die Länge des Blattstiels für das beschattete Unterblatt 230 *mm*, für das unbeschattete Oberblatt 218 *mm*,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Spreitenlänge für ersteres 121 *mm*, für dieses 148 *mm*. Die Axillarknospen beider Blätter waren ungefähr gleich kräftig.

In der folgenden Tabelle sind die Resultate des Versuchs übersichtlich zusammengestellt.

No. des Blattpaares	Blatt	Länge des Blattstiels am 1. Mai *mm*	Länge des Blattstiels am 14. Juni *mm*	Verlängerung des Blattstiels in Proc. der anfängl. Länge pCt.	Länge der Spreite am 14. Juni *mm*
I	beschattet	100	130,0	30,0	—
	unbeschattet	100	132,0	32,0	—
II	beschattet.....	45	56,5	25,6	75
	unbeschattet	45	71,0	57,8	90
III	beschattet	42	49,5	17,9	68
	unbeschattet	42	50,0	19,0	80
IV	beschattet	155	230,0	48,4	121
	unbeschattet	135	218,0	61,5	148

Es betrug im Durchschnitt die Verlängerung der Blattstiele der beschatteten Blätter 30,5 pCt., die der unbeschatteten 42,6 pCt.

Aus diesen Versuchen geht jedenfalls mit Sicherheit hervor, dass die beschatteten Blätter keineswegs die Neigung haben, relativ lange Blattstiele auszubilden; vielmehr trat in allen Fällen bei den beschatteten Blättern eine Herabsetzung des Wachsthums nicht nur der Spreite, sondern auch des Blattstiels ein.

Diese Resultate sind übrigens in vollständiger Uebereinstimmung mit den von WIESNER in seinen „photometrischen Untersuchungen[1])“ mitgetheilten Thatsachen. Während seine bei verschiedenen Lichtintensitäten angestellten Culturen einerseits die allbekannte Erscheinung des Etiolements bestätigten, dass nämlich bei verminderter Lichtintensität das Wachsthum der Stengel zunimmt, ergaben sie andererseits, dass wenigstens bei den untersuchten Dikotylen, innerhalb bestimmter Grenzen der Lichtintensität, das Wachsthum der Blätter abnahm. Seine an Keimlingen von *Vicia sativa* und *Phaseolus multiflorus* gemachten Beobachtungen zeigten überdies, dass die Wachsthumsabnahme der Blätter sich sowohl auf die Spreite als auch den Blattstiel erstreckte.

Diesen Thatsachen Rechnung tragend, hat denn auch WIESNER in seiner inzwischen erschienenen neuen Abhandlung über Anisophyllie[2])

1) J. WIESNER, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. I. Abhandlung. (Sitzgsb. d. math.-naturw. Cl. d. Akademie d. W. in Wien, CII. Band, I. Abth. 1893, S. 291—350.)

2) J. WIESNER, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. (V.) Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. (Sitzgsb. d. math. naturw. Cl. d. Akademie d. W. in Wien. CIII. Band, I. Abth. 1894. S. 625—664.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seine Ansicht über den Einfluss, den die Intensität des Lichtes auf diese Erscheinung ausübt, wesentlich geändert. Während er früher die Verlängerung der Stiele der unteren Blätter dem schwachen Etiolement zuschrieb, welchem diese durch die Beschattung von Seiten der Oberblätter ausgesetzt seien[1]), macht er jetzt geltend, dass nach Versuchen, die er mit Ahornarten anstellte, die unteren Blätter schiefer Seitensprosse einer durchschnittlich beträchtlich grösseren Lichtintensität als die oberen ausgesetzt seien, und die wahrgenommenen Lichtunterschiede, wie vergleichende Versuche gelehrt haben, so beträchtlich seien, dass sich hieraus allein ein Verhältniss der Flächengrösse der Blätter eines (medianen) anisophyllen Paares von etwa 4 : 3 berechnen lasse[2]).

Da WIESNER diesen Punkt in der angegebenen Abhandlung nur kurz berührt, ohne auf seine Versuche näher einzugehen, kann ich vor der in Aussicht gestellten genaueren Veröffentlichung derselben natürlich nicht beurtheilen, auf welche Entwickelungsstadien sich seine photometrischen Messungen beziehen. Jedenfalls geht aber sowohl aus diesen Angaben wie aus den von mir mitgetheilten Versuchen unzweifelhaft hervor, dass die für die Bildung des Blattmosaiks so wichtige Verlängerung der Stiele der unteren Blätter nicht etwa als eine directe Wirkung der Beschattung aufzufassen ist.

Als wesentliche Factoren für das Zustandekommen der Anisophyllie von *Acer* bleiben mithin nur die Wirkung der Schwerkraft und der Einfluss der Lage des anisophyllen Sprosses zu seinem Mutterspross übrig. Während WIESNER, wie schon erwähnt, in seinen späteren Arbeiten im Allgemeinen das Zusammenwirken beider Factoren annimmt, hält FRANK auch in neuerer Zeit[3]) daran fest, dass die Anisophyllie allein durch die Stellung des Sprosses zum Horizont bedingt wird. Zur Entscheidung dieser Frage machte ich die nachstehend beschriebenen Versuche und Beobachtungen.

Um zunächst festzustellen, wie sich Seitenzweige entwickeln, welche der einseitigen Wirkung der verticalen Kräfte entzogen sind, stellte ich den folgenden Klinostatenversuch an. Zu Anfang April d. J. wurde eine Anzahl zweijähriger Sämlinge von *Acer platanoides* in Töpfe von 15 *cm* Höhe gepflanzt und in's Kalthaus eingestellt. Von diesen wurde am 16. April ein Bäumchen an einem der grossen Klinostaten des Botanischen Institutes[4]) einer langsamen Drehung unterworfen, wobei

---

1) in den a. Sitzgsb. v. 1892, S. 702.

2) in den a. Sitzgsb. v. 1894, S. 655—656.

3) A. B. FRANK, Lehrbuch der Botanik, I. Band. Leipzig 1892, S. 398—399.

4) Ich benutzte einen der grossen von H. HEELE construirten Klinostaten, die in der Zeitschrift für Instrumentenkunde, Jahrg. 1885, Heft 4, beschrieben sind. — Vgl. auch SCHWENDENER und KRABBE, Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. (Abhandl. d. Akademie d. W. zu Berlin, 1892, S. 70—71.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die horizontale Drehungsachse mit der Hauptachse der Pflanze zusammenfiel. Der Apparat war in einem Erdhause des Universitätsgartens so aufgestellt, dass das Uhrwerk durch Fenster vor der Einwirkung des Regens geschützt war, während die Versuchspflanze selbst unbedeckt blieb. Die das Erdhaus beschattenden Bäume gestatteten dem directen Sonnenlicht einen nur beschränkten Zutritt; doch war die Beleuchtung als solche durchaus zureichend. Bei Beginn des Versuchs waren die Knospen des Bäumchens noch völlig geschlossen. In den ersten vierzehn Tagen traten in dem Gang des Apparates noch einige kleinere Störungen ein, die in verschiedenen Umständen ihren Grund hatten. Vom 2. Mai an arbeitete jedoch der Klinostat ohne jede Unterbrechung. Die Rotationsgeschwindigkeit betrug 1 Umdrehung in 30 Minuten. Es hatten zu dieser Zeit die Endknospe sowie die beiden obersten Axillarknospen sich nur wenig entfaltet, während die übrigen Knospen auch jetzt noch völlig unentwickelt waren. Beim weiteren Verlaufe des Versuches zeigte es sich, dass die mediangestellten Blätter der Seitensprosse schon bei ihrer Entfaltung bedeutende Grössenunterschiede aufwiesen und diese auch weiter beibehielten. Nach beendigter Belaubung wurde der Versuch am 9. Juli abgebrochen.

Der Stamm des Bäumchens war jetzt 80 *cm* hoch und hatte unten einen Umfang von 3 *cm*, in der Mitte einen solchen von $1^1/_2$ *cm*. Der auf dem Klinostaten erfolgte Zuwachs der Hauptachse betrug 7 *cm*. Es hatten sich 5 *cm* unter dem Terminalspross zwei gegenständige Axillartriebe (I und II der Tabelle) gut entwickelt. Von den unter diesen, $6^1/_2$ *cm* tiefer stehenden Knospen hatte nur die eine (III) normal ausgetrieben, während die ihr gegenüberstehende Knospe sich zwar auch entfaltet hatte, aber frühzeitig vertrocknet und abgefallen war. Das Aussehen der Blätter war ein durchaus gesundes, nur war ihre Grösse im Allgemeinen etwas geringer als bei den Controlpflanzen. Eine recht auffallende Veränderung hatte der Habitus des Bäumchens erfahren. Die aus VÖCHTING's Studien über die Lichtstellung der Laubblätter[1]) bekannte Erscheinung, dass bei Pflanzen, welche auf dem Klinostaten rotiren, die Blattstiele an ihrer Basis in Folge von Epinastie so gebogen werden, dass der Winkel, den sie mit der Achse bilden, sich öffnet, war bei der verhältnissmässig langen Dauer meines Versuches sehr auffallend geworden: die meisten Blattstiele waren so weit rückwärts gekrümmt, dass sie eine der Achse parallele Richtung angenommen hatten. Die Blattspreiten zeigten im Allgemeinen die Stellung, die auch VÖCHTING bei einem zur Drehungsachse senkrechten Lichteinfall beobachtet hat[2]). Ihre Oberseiten waren sämmtlich nach

---

1) HERMANN VÖCHTING, Ueber die Lichtstellung der Laubblätter. (Bot. Zeitung, XLVI, 1888, S. 534—535 und Taf. VIII, Fig. 6 u. 7).

2) VÖCHTING, a. a. O., Fig. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aussen gekehrt und bildeten so einen um die Hauptachse des Bäumchens beschriebenen Cylindermantel. Ueber die Gewichts- und Grössenverhältnisse der Blätter der Versuchspflanze giebt die folgende Tabelle Auskunft.

	No. des Blattpaares	Stellung des Blattes zur Hauptachse	Länge d. vorangehenden Internodiums *cm*	Gewicht des ganzen Blattes *g*	Gewichtsverhältniss	Länge des Blattstiels *mm*	Verhältniss der Blattstiellängen	Länge der Blattspreite *mm*	Verhältniss der Längen der Spreiten	Flächengrösse der Spreite *qcm*	Verhältniss der Flächengrössen der Spreiten
Hauptachse	I	—	3	0,36 0,45	1 : 1,25	78 92	1 : 1,18	61 72	1 : 1,18	34,1 43,2	1 : 1,27
Hauptachse	II	—	2	0,53 0,55	1 : 1,04	71 77	1 : 1,08	75 77	1 : 1,03	53,4 56,7	1 : 1,06
Hauptachse	III	—	2	0,30 0,31	1 : 1,03	34 37	1 : 1,09	64 61	1 : 0,95	35,2 36,4	1 : 1,03
Axillarspross I	I	Lateral	2	0,31 0,34	1 : 1,10	76 75	1 : 0,99	67 68	1 : 1,02	35,2 35,2	1 : 1,00
Axillarspross I	II	Innen ..... Aussen	1	0,09 0,25	1 : 2,78	32 61	1 : 1,91	37 63	1 : 1,70	11,4 28,4	1 : 2,49
Axillarspross II	I	Lateral	2	0,27 0,30	1 : 1,11	67 76	1 : 1,13	64 66	1 : 1,03	31,8 29,3	1 : 0,95
Axillarspross II	II	Innen ..... Aussen	½	0,04 0,19	1 : 4,75	13 54	1 : 4,15	25 59	1 : 2,36	5,1 22,7	1 : 4,45
Axillarspross III	I	Lateral	1	0,16 0,24	1 : 1,50	65 72	1 : 1,11	50 58	1 : 1,16	19,3 26,6	1 : 1,38
Axillarspross III	II	Innen ..... Aussen	¼	0,09	—	39	—	40	—	?	—
						Spreite frühzeitig abgetrocknet					

Im Durchschnitt ergab sich für die beiden median gestellten Blattpaare an den Seitensprossen I und II der Klinostatenpflanze

das Gewichtsverhältniss . . . . . 1 : 3,77,
„ Verhältniss der Blattstiellängen . . . . . 1 : 3,03,
„ „ „ Längen der Spreiten . . . . 1 : 2,03,
„ „ „ Flächengrössen . . . . . 1 : 3,47.

Zum Vergleich waren in demselben Raume, in dem der Klinostatenversuch ausgeführt wurde, zwei möglichst gleichwerthige Exemplare der in Töpfe gepflanzten Ahornbäumchen eingestellt worden. Messungen, die an diesen zur Zeit der Beendigung des Klinostatenversuchs vor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

genommen wurden, ergaben für die median gestellten Blätter der Seitensprosse im Durchschnitt

das Gewichtsverhältniss . . . . . 1 : 3,03,
„ Verhältniss der Blattstiellängen . . . . . 1 : 2,06,
„ „ „ Längen der Spreiten . . . 1 : 1,56,
„ „ „ Flächengrössen der Spreiten 1 : 2,84.

Die geringsten und höchsten Werthe, die für die angegebenen Verhältnisse bei den Controlpflanzen beobachtet wurden, sind

1 : 2,16 bezw. 1 : 6,20,
1 : 1,55 „ 1 : 2,88,
1 : 1,47 „ 1 : 2,50,
1 : 2,09 „ 1 : 6,25.

Der Vergleich dieser Zahlen lehrt, dass die in Rede stehenden mittleren Verhältnisse für die Klinostatenpflanze sogar grösser sind als die entsprechenden Zahlen für die Controlpflanzen. Doch ist hierbei zu berücksichtigen, dass die ersteren Zahlen nur die Mittel von zwei Beobachtungswerthen sind, während für die Controlpflanzen die Durchschnittswerthe das Mittel von 9 Beobachtungen darstellen. Jedenfalls geht aber aus dem Versuch hervor, dass auch bei aufgehobener Wirkung der Schwerkraft die medianen Blätter der Seitensprosse deutliche Anisophyllie zeigen.

Zu demselben Resultat führte auch eine zweite Versuchsreihe, die an demselben Orte angestellt wurde. Drei der in Töpfe gepflanzten Ahornbäume wurden vor dem Austreiben der Knospen in schräge Lage gebracht, so dass die Hauptachse zu dem Horizont um ca. 45° geneigt war. Es konnte so leicht erreicht werden, dass an jeder der Versuchspflanzen sich wenigstens ein Axillartrieb in verticaler Richtung befand. Für diesen war somit, wie für jeden lothrecht gerichteten Spross, die einseitige Wirkung der Schwerkraft beseitigt. Trotzdem trat auch hier an den zur Hauptachse median gestellten Blättern ein sehr deutlicher Grössenunterschied hervor. Die genaueren Daten, die sich bei der Mitte Juli d. J. vorgenommenen Untersuchung ergaben, sind in der folgenden Tabelle verzeichnet.

(Siehe Tabelle S. 384.)

Im Durchschnitt ergab sich für die median gestellten Blattpaare der vertical gerichteten Sprosse

das Gewichtsverhältniss . . . . . 1 : 2,27,
„ Verhältniss der Blattstiellängen . . . . 1 : 1,57,
„ „ „ Längen der Spreiten . . 1 : 1,54.

Ein Vergleich dieser Zahlen mit den für die Controlpflanzen gefundenen mittleren Werthen zeigt, dass die Grössenunterschiede für die

	No. des Blatt-paares	Stellung des Blattes zur Hauptachse	Gewicht des ganzen Blattes *g*	Gewichtsverhältniss	Länge des Blattstiels *mm*	Verhältniss der Blattstiellängen	Länge der Blattspreite *mm*	Verhältniss der Längen der Spreiten
Exemplar I	I	Innen	0,350	1 : 1,91	59	1 : 1,31	64	1 : 1,47
		Aussen	0,670		77		94	
	II	Lateral	0,590	1 : 1,08	52	1 : 1,02	85	1 : 1,05
			0,640		53		89	
	III	Innen	0,085	1 : 2,18	17	1 : 1,41	37	1 : 1,49
		Aussen	0,185		24		55	
Exemplar II	I	Innen	0,210	1 : 1,86	45	1 : 1,60	44	1 : 1,48
		Aussen	0,390		72		65	
	II	Lateral	0,350	1 : 1,03	46	1 : 1,09	61	1 : 1,07
			0,360		50		65	
Exemplar III	I	Lateral	0,410	1 : 1,56	78	1 : 1,04	75	1 : 1,24
			0,640		81		93	
	II	Innen	0,150	1 : 3,14	32	1 : 1,94	45	1 : 1,73
		Aussen	0,470		62		78	
	III	Lateral	0,180	1 : 1,06	29	1 : 1,00	52	1 : 1,08
			0,190		29		56	

vertical gerichteten Seitenzweige zwar entschieden geringer sind als für die in schiefer Lage erwachsenen, dass aber die Unterschiede auch dann noch recht bedeutend ausfallen.

Geht aus diesen Versuchen nun zwar einwurfsfrei hervor, dass die Anisophyllie bei *Acer* auch an Sprossen eintritt, die der einseitigen Wirkung der Schwerkraft während der Blattentfaltung entzogen sind, so sind sie doch nicht zur sicheren Entscheidung der oben aufgeworfenen Frage ausreichend. Denn die beobachteten Thatsachen liessen sich immerhin sowohl durch „Nachwirkung“ im Sinne von FRANK als auch durch den von WIESNER angenommenen Einfluss der Lage des Sprosses zu seinem Mutterspross erklären.

Ehe ich diese Frage weiter verfolge, möchte ich mit einigen Worten auf die von WIESNER vorgeschlagene Terminologie eingehen. Dieser Forscher hat für die hier in Betracht kommende Art von Beeinflussung eines Sprosses durch die Lage zu seinem Mutterspross den Namen „Exotrophie“ gewählt. Durch denselben soll aber nicht nur die Thatsache bezeichnet werden, dass die äusseren Glieder eines Seitensprosses gegenüber den inneren eine Förderung erhalten haben, sondern es liegt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in dem Namen auch schon die Vorstellung angedeutet, dass diese Erscheinung „durch einseitig begünstigte Ernährung[1])“ zu Stande komme. Da ich jedoch — worauf ich noch zurückkomme — mich dieser Anschauung nicht anzuschliessen vermag, so glaubte ich auch nicht den WIESNER'schen Namen in einem nur die Thatsache bezeichnenden Sinne gebrauchen zu sollen. Ich werde daher im Folgenden für die durch die Lage zum Muttersprоss bedingte Förderung der an der Aussenseite eines Zweiges stehenden Organe die Bezeichnung „Ektauxese“ (von *ἐκτός*, aussen, und *αὔξησις*, Zuwachs, Vergrösserung) anwenden und bemerke ausdrücklich, dass sich dieser Namen nur auf die angegebene Thatsache beziehen soll, dagegen die Natur ihrer Ursachen gänzlich unberührt lässt. Entsprechend würde die Förderung der auf der Innenseite stehenden Organe als „Endauxese“ und der Einfluss der Lage zum Muttersprоss überhaupt als „Heterauxese“ zu bezeichnen sein.

Die von WIESNER vertretene Ansicht, dass die Lage des anisophyllen Sprosses zu seinem Muttersprоss für das Zustandekommen der Anisophyllie wesentlich sei, stützt sich hauptsächlich auf die an Pflanzen mit „habitueller Anisophyllie“ gemachten Beobachtungen. Ist für diese der Einfluss der Orientirung zum Muttersprоss nachgewiesen, so lässt sich zwar durch Analogieschluss wahrscheinlich machen, dass er auch bei denjenigen Pflanzen sich geltend machen wird, bei denen die Anisophyllie, wie bisher angenommen wurde, hauptsächlich durch die Schwerkraft bedingt wird, aber zur Gewissheit für einen concreten Fall gelangt man erst durch directe Beobachtung. Eine solche ist aber an allen horizontalen Zweigen möglich, die aus den Flanken gleichfalls horizontal gerichteter Zweige hervorspriessen. An diesen werden, falls nicht nachträgliche Drehungen des Sprosses die Sache compliciren, die zum Muttersprоss median gestellten Blätter sich in horizontaler Lage befinden, während die lateralen Blätter auf der Ober- und Unterseite ihres Zweiges zu stehen kommen. Jene sind somit schon von ihrer ersten Anlage an einer ungleichen Beeinflussung durch die Schwerkraft entzogen gewesen; und wenn an ihnen Anisophyllie beobachtet wird, so kann diese nur durch die Lage zum Muttersprоss bedingt sein. Andererseits wird an den lateralen Blättern nur durch die Orientirung zum Horizont ein Grössenunterschied entstehen können.

Diesbezügliche Messungen wurden Ende September d. J. an einem alten Ahornbaum vorgenommen. Die Befunde sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

---

1) J. WIESNER, Vorläufige Mittheilung über die Erscheinung der Exotrophie. (Ber. d. D. Bot. Gesellsch. X, 1892, S. 559.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Alter des Zweiges	No. des Blattpaares	Stellung des Blattes zum Muttersprosse	Stellung des Blattes zum Horizont	Länge des Blattstiels *mm*	Verhältniss der Blattstiellängen	Länge der Blattspreite *mm*	Verhältniss der Längen der Spreiten
Einjährig	I	Innen Aussen	horizontal	44 169	1 : 3,84	45 107	1 : 2,38
	II	Lateral	oben unten	85 122	1 : 1,44	84 95	1 : 1,13
desgl.	I	Innen Aussen	horizontal	64 176	1 : 2,75	56 116	1 : 2,07
	II	Lateral	oben unten	87 116	1 : 1,33	93 97	1 : 1,04
	III	Innen Aussen	horizontal	31 72	1 : 2,32	41 85	1 : 2,07
desgl.	I	Innen Aussen	horizontal	52 121	1 : 2,33	54 93	1 : 1,72
	II	Lateral	oben unten	51 62	1 : 1,22	65 75	1 : 1,15
desgl.	I	Innen Aussen	horizontal	55 173	1 : 3,15	53 103	1 : 1,94
	II	Lateral	oben unten	62 119	1 : 1,92	82 98	1 : 1,20
Zweijährig	I	Innen Aussen	horizontal	71 141	1 : 1,99	62 91	1 : 1,47
	II	Lateral	oben unten	67 93	1 : 1,39	76 82	1 : 1,08
	III	Innen Aussen	horizontal	19 42	1 : 2,21	25 51	1 : 2,04
desgl.	I	Innen Aussen	horizontal	88 108	1 : 1,23	71 87	1 : 1,23
	II	Lateral	oben unten	61 92	1 : 1,51	74 84	1 : 1,14
	III	Innen Aussen	horizontal	46 53	1 : 1,15	53 66	1 : 1,25
Dreijährig	I	Lateral	oben unten	79 223	1 : 2,83	80 122	1 : 1,53
	II	Innen Aussen	horizontal	142 148	1 : 1,04	125 125	1 : 1,00
	III	Lateral	oben unten	53 127	1 : 2,40	82 120	1 : 1,46
	IV	Innen Aussen	horizontal	47 46	1 : 0,98	69 77	1 : 1,12

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Für die medianen, innen und aussen stehenden Blätter ergiebt sich hieraus im Durchschnitt

	das Verhältniss der Blattstiellängen	das Verhältniss der Spreitenlängen
an 1jährigen Zweigen . . .	1 : 2,88	1 : 2,04
„ 2 „ „ . . .	1 : 1,65	1 : 1,50
„ 3 „ „ . . .	1 : 1,01	1 : 1,06

Und entsprechend für die lateralen, nach oben und unten gekehrten Blätter

an 1jährigen Zweigen . . .	1 : 1,48	1 : 1,13
„ 2 „ „ . . .	1 : 1,45	1 : 1,11
„ 3 „ „ . . .	1 : 2,62	1 : 1,50

Diese Zahlen lehren, dass in der That an horizontalen Zweigen, die an den Flanken gleichfalls horizontal gerichteter Muttersprosse stehen, alle Blattpaare anisophyll sind. Und zwar geht aus ihnen weiter die interessante Thatsache hervor, dass die an den medianen Blättern hervortretende Ektauxese an einjährigen Zweigen sehr bedeutend ist, im zweiten Jahre schon merklich abnimmt und im dritten Jahre kaum mehr nachweisbar erscheint. Andererseits ist an den zum Mutterspross lateral gestellten Blättern die durch die Schwerkraft, oder allgemeiner durch die Lage zum Horizont bedingte Anisophyllie in den ersten beiden Jahren noch ziemlich gering und kommt erst im dritten Jahre zu einer die Ektauxese übersteigenden Grösse.

In ähnlicher Weise ergaben Messungen, die an Zweigen ausgeführt wurden, welche an der Oberseite horizontaler Muttersprosse ungefähr vertical erwachsen waren, für die medianen, innen und aussen stehenden Blätter im Durchschnitt

	das Verhältniss der Blattstiellängen	das Verhältniss der Spreitenlängen
an 1jährigen Zweigen . . .	1 : 1,54	1 : 1,42
„ 2 „ „ . . .	1 : 1,36	1 : 1,22
„ 3 „ „ . . .	1 : 1,27	1 : 1,15

Für Zweige, die der Unterseite horizontaler Muttersprosse entstammten und gleichfalls mehr oder weniger horizontal, also der Mutteraxe parallel, gerichtet waren, ergab sich entsprechend

an 1jährigen Zweigen . . .	1 : 3,39	1 : 1,94
„ 2 „ „ . . .	1 : 1,87	1 : 1,28
„ 3 „ „ . . .	1 : 1,97	1 : 1,40

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass auch an vertical gerichteten Seitensprossen die Ektauxese mit den Jahren abnimmt. Und auch für die an der Unterseite horizontaler Muttersprosse inserirten Zweige werden die im ersten Jahre verhältnissmässig grossen Werthe auf die dann auch bedeutendere Ektauxese zurückzuführen sein. Auch kommt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in den Zahlen deutlich zum Ausdruck, dass an den horizontalen Zweigen, auf welche die Ektauxese und Schwerkraft in gleichem Sinne wirken, die Anisophyllie grösser ist als an den verticalen, bei denen diese Erscheinung nicht durch die Schwerkraft mitbedingt werden kann.

Wie schon erwähnt, vertritt Wiesner die Ansicht, dass die Förderung der auf der Aussenseite eines Seitensprosses stehenden Organe hauptsächlich durch einseitig begünstigte Ernährung zu Stande komme, und er ist der Meinung, dass diese selbst in den anatomischen Verhältnissen ihre Ursache habe. Er führt aus[1]), dass schon die Axillarknospe in Bezug auf die Ernährung ungleichen Verhältnissen ausgesetzt sei. Der Zufluss der plastischen Stoffe bei Anlage und Ernährung der Knospe geschehe zuerst und bis zu einer bestimmten Grenze von dem Tragblatte her; schon die hierdurch gegebene Orientirung der Leitungsbahnen führe zu einer häufig direct constatirbaren Begünstigung der nach aussen gekehrten Blattanlagen. Aber auch der Einsatz des Seitenin den Mutterspross biete sowohl im Holz- als im Rindenkörper bezüglich der Leitungsbahnen zahlreiche Eigenthümlichkeiten dar, welche durchaus die Ernährung an jener Seite des Seitensprosses fördern, die vom Mutterspross abgewendet ist.

Diesen Ausführungen gegenüber möchte ich zunächst darauf hinweisen, dass aus der Thatsache, dass die Axillarknospe in einem gewissen Entwickelungsstadium ihre plastischen Nährstoffe zum grössten Theil aus ihrem Tragblatte zugeführt erhält, durchaus nicht ohne Weiteres zu folgern ist, dass auch das Wachsthum der Knospe auf dieser Seite intensiver sein müsse. Vielmehr sind wohl die tangentialen Verbindungen in dem leitenden Gewebe an der Basis der Knospe der Art, dass die Nährstoffe zu allen Verbrauchsstellen mit ungefähr gleicher Leichtigkeit gelangen können. Wäre die Wiesner'sche Annahme richtig, so müsste ferner die Anisophyllie von allgemeiner Verbreitung sein; denn in der Anatomie des Anschlusses der Leitungsbahnen ist doch wohl bei isophyllen und anisophyllen Gewächsen kein Unterschied anzunehmen, am allerwenigsten bei Pflanzen derselben Gattung; und doch findet sich z. B. gerade bei der Gattung *Acer*, wie Wiesner gezeigt hat, die Anisophyllie nur bei den Arten mit abfallendem Laub, während die immergrünen Ahornbäume der Tropen isophyll sind[2]). Auch müsste endlich gerade bei der Anlage der Blätter in der Knospe die ungleiche Grösse schon deutlich hervortreten. Meine diesbezüglichen Beobachtungen an *Acer*-Knospen zeigten jedoch, dass weder im Sommer, noch zur Zeit des Laubfalls wesentliche Grössenunterschiede der medianen

---

1) Wiesner, Vorläufige Mittheilung über die Erscheinung der Exotrophie. (Berichte d. D. Bot. Gesellsch. X., 1892, S. 560.)

2) Wiesner, Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. (Sitzgsb. d. Akademie d. W. in Wien, 1894, S. 651—652.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blätter zu constatiren waren. Um einen zahlenmässigen Anhalt für diese Verhältnisse zu erhalten, nahm ich bei geeigneter Vergrösserung Knospenquerschnitte mit der Camera lucida auf, schnitt die Querschnittsbilder der Blätter aus Papier aus und bestimmte mit der chemischen Wage ihr Gewicht. Der Vergleich der so gewonnenen Zahlen zeigte, dass allerdings häufig das vordere Blatt eines medianen Paares das hintere ein Wenig an Querschnittsgrösse übertraf; doch fehlte es auch nicht an Beispielen für das entgegengesetzte Verhalten. Aus einer grösseren Zahl von Wägungen ergab sich für das Querschnittsverhältniss des inneren zum äusseren Blatte im Mittel 1 : 1,05; die grössten beobachteten Extreme dieses Verhältnisses waren 1 : 1,35 und 1 : 0,80. Entsprechende Wägungen der lateralen Blätter führten für das Querschnittsverhältniss des linken und rechten Blattes zu dem Mittelwerth 1 : 1,06; die grösste beobachtetete Abweichung war hier 1 : 1,12. Auch bei directem Vergleich freipräparirter Blätter von Ahornknospen konnte ich keinen irgendwie auffallenden Grössenunterschied der medianen Blattanlagen bemerken. Uebrigens decken sich diese Beobachtungen durchaus mit der Angabe FRANK's[1]), der gleichfalls hervorhebt, dass „die Blätter im Knospenzustand noch einander gleich" seien, stehen jedoch mit der Behauptung WIESNER's[2]) im Widerspruch.

Ich komme so zu dem Schluss, dass für das Zustandekommen der Anisophyllie von *Acer* der Einfluss einseitig begünstigter Ernährung nicht nachweisbar ist, und sehe daher in der Ektauxese eine ererbte morphologische Eigenschaft, die nur teleologisch, nicht aber causal erklärt werden kann.

Die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen über die Anisophyllie von *Acer platanoides* führten zu folgenden Resultaten.

1. Die grössere Länge des Blattstiels der Unterblätter ist nicht die Folge eines schwachen Etiolements; vielmehr tritt durch Beschattung eine Wachsthumshemmung bei Spreite und Blattstiel ein.

2. Die Anisophyllie von *Acer* ist im Allgemeinen sowohl von der Lage des anisophyllen Sprosses zum Horizont als auch von der Lage desselben zu seinem Mutterspross abhängig. In besonderen Fällen kann aber auch durch nur einen der beiden Factoren Anisophyllie bedingt werden.

3. Der Einfluss der Lage zum Mutterspross ist nicht auf einseitig begünstigte Ernährung zurückzuführen, sondern ist eine ererbte Eigenthümlichkeit, die nur teleologisch, nicht aber causal erklärt werden kann.

Berlin, Botanisches Institut der Universität.

---

1) B. FRANK, Ueber die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile (Bot. Zeitung, XXVI., 1868, S. 875). — Lehrbuch der Botanik, I. Band. Leipzig 1892, S. 398.

2) WIESNER, i. d. Sitzgsb. d. Akademie in Wien, 1892, S. 697.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Berichtigungen.

Vergleiche zunächst die Berichtigungen auf S. 399. Ausserdem ist zu setzen:

In dem Aufsatz von **E. Ule** über *Purpurella cleistoflora* auf nachträglichen Wunsch des Herrn Autors an allen entsprechenden Stellen *Purpurella cleistopetala.*

Seite 223, Zeile 7 von oben und an weiteren Stellen setze EILHARD statt EILHART.
„ 223, Zeile 24 und 25 von oben lies Epitheca und Hypotheca statt Epitheka und Hypotheka.
„ 227, Zeile 20 von unten lies isopolen statt sopoen.
„ 228, Zeile 9 von unten lies auf den beiden statt auf die beiden.
„ 230, Zeile 8 von oben lies der Drehungsachse statt die Drehungsachse.
„ 232, Zeile 3 von oben lies Valvarebene statt Valarebene.
„ 232, Zeile 7 von oben lies 2:4 statt 2:3.
„ 232, Zeile 18 von unten lies invertirt statt inventirt.
„ 378, Zeile 6 von oben setze 1894 statt 1895.
„ 417, Zeile 3 von unten lies Blüthentheilen statt Blüthenstielen.

ZOBODAT - 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): Weisse (auch Weiße) Arthur

Artikel/Article: Zur Kenntniss der Anisophyllie Acer platanoides. 376-389