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

receptiven Zellen der peripheren Reihen, in welchen die auf einen Druck abgestimmten Plasmahäute nach aussen verschoben sind, so dass daraus Verhältnisse resultiren, welche zunächst mit NOLL's Darstellung der geotropischen Reizfelder eines dorsiventralen Organs übereinstimmen. Als plagiotrop erscheinen die Wurzeln darum, weil ihnen durch eine Reizung sehr leicht eine neue Orientirung der dorsiventralen geotropischen Reizfelder inducirt wird. Ich werde diese Sachen später eingehend behandeln.

Das Plagiotropwerden einer orthotropen Wurzel durch einen bestimmten, lange andauernden geotropischen Reiz ist auch darum wichtig, als hier ein klares Beispiel vorliegt, dass auch bei den Pflanzen die Reaction qualitativ durch vorhergegangene Reize modificirt werden kann. Wird eine orthotrope Wurzel horizontal gelegt, so krümmt sie sich, bis sie wieder die Lothlinie erreicht. Hingegen krümmt sich eine plagiotrop gewordene Wurzel nur so lange, bis sie etwa ihren Grenzwinkel erreicht hat. Dieses abweichende Verhalten einer ursprünglich doch auch orthotropen Wurzel, wurde durch den vorhergegangenen Reiz, der die Wurzel plagiotrop gemacht hat, verursacht. Man könnte da an einen Vergleich mit den in der Zoophysiologie jetzt als Antiklisen oder besser nach H. E. ZIEGLER[1]) als eubiontische Reactionen bezeichneten Vorgängen denken. Doch ist die Aehnlichkeit eine nur äusserliche. Denn bei den Thieren, die ein Nervensystem besitzen, handelt es sich bei eubiontischen Reizerscheinungen um neue, im individuellen Leben ausgebildete oder modificirte nervöse Bahnen, wogegen in unserem Fall die Veränderung lediglich das receptive Organ betrifft.

---

37. A. Ursprung: Beitrag zur Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums.

Mit Tafel XVI.

Eingegangen am 22. Mai 1901.

Das excentrische Dickenwachsthum der Schäfte und Aeste ist eine längst bekannte Erscheinung, deren Erklärung schon auf den verschiedensten Wegen gesucht wurde. Wenn aber trotz der vielen Anstrengungen eine befriedigende Lösung bis jetzt noch nicht ge-

1) H. E. ZIEGLER, Theoretisches zur Thierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie. Biol. Abth. Bd. XX. 1900.

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

lungen ist, so muss jeder weitere Erklärungsversuch völlig gerechtfertigt erscheinen.

Bereits früher[1]) habe ich ein paar Andeutungen über einen neuen Erklärungsversuch gemacht, und ich betrachte es als den Zweck dieser Abhandlung, den damals ausgesprochenen Gedanken weiter auszubauen.

Während bis jetzt die verschiedenen Arten des excentrischen Dickenwachsthums meist auf verschiedene Weise erklärt wurden, möchte ich, indem ich alle Arten des excentrischen Dickenwachsthums von einem Gesichtspunkte aus betrachte, auch den Versuch einer einheitlchen Erklärung machen. Diesen Gesichtspunkt gewinnen wir dadurch, dass wir uns auf den Standpunkt des Ingenieurs stellen, indem wir unser Interesse vor allem den kühnen mechanischen Constructionen zuwenden, die uns die Natur beinahe in jeder Pflanze vorführt. In Uebereinstimmung mit dem allgemeinen Satze von der Zweckmässigkeit in der Natur, wurde nun, in den untersuchten Fällen, auch die mechanische Festigung als äusserst zweckmässig erkannt. So hat unter anderem SCHWENDENER in seinem „Mechanischen Princip" diesen Satz bei den Monocotylen auf's Trefflichste bestätigt gefunden, und METZGER hat neuerdings in verschiedenen Abhandlungen gezeigt, dass der Bau der Schäfte und Aeste gerader, symmetrisch gewachsener Coniferen diesem Satze mit mathematischer Genauigkeit Genüge leistet, indem Schäfte und Aeste die Form der Träger von gleichem Widerstand besitzen. Das Neue in meinem Erklärungsversuch besteht nun einfach darin, dass ich dieses alte, schon längst erkannte Princip der möglichst zweckmässigen mechanischen Festigung auf das excentrische Dickenwachsthum auszudehnen suche.

Bekanntlich unterscheidet man nach C. SCHIMPER[2]) drei Arten von excentrischem Dickenwachsthum. Man spricht von Hyponastie, Epinastie und Diplonastie, je nachdem ein nicht verticaler Ast auf der Unterseite, der Oberseite oder zugleich auf Unter- und Oberseite stärker entwickelt ist. Die gleichen Bezeichnungen werden auch auf excentrische, nicht vertical stehende Stämme und Wurzeln angewendet. Der Querschnitt der excentrischen Organe zeigt in der Regel elliptische Gestalt.

Nach diesen orientirenden Bemerkungen soll nun an erster Stelle das excentrische Dickenwachsthum nicht verticaler Aeste zur Sprache gelangen. Der Querschnitt solcher Aeste ist in der Regel elliptisch

---

1) Ursprung, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. Inaug.-Diss., Basel 1900.

2) Amtlicher Bericht über die 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Göttingen im September 1854.

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

mit vertical gerichteter grosser Achse[1]), gleichgültig ob Hypo-, Epi- oder Diplonastie vorhanden ist. Der elliptische Querschnitt ist also das Gemeinsame, verschieden ist nur die Art und Weise seiner Entstehung. Daneben giebt es allerdings auch nichtverticale Aeste mit rundem Querschnitt und solche mit elliptischem Querschnitt, bei dem die grosse Achse nicht vertical[2]) liegt.

Ich beginne mit dem Fall eines elliptischen Querschnittes mit vertical gerichteter grosser Achse, als dem am häufigsten vorkommenden und, vom Standpunkte unserer Theorie aus, am einfachsten zu erklärenden. Es liegt auf der Hand, dass bei gleicher Querschnittsfläche, also gleichem Materialaufwand, der Ast mit elliptischem Querschnitt und verticaler grosser Achse eine grössere Biegungsfestigkeit besitzt als der mit rundem Querschnitt, denn die zur Hervorbringung einer bestimmten Deformation nothwendige Kraft ist proportional der dritten Potenz der Höhe, aber nur der ersten Potenz der Breite des Querschnittes. Wird ein an dem einen Ende eingemauerter, prismatischer Balken (Taf. XVI, Fig. 1) von der Länge l und dem Elasticitätsmodul E von einer am freien Ende angreifenden Kraft P nach unten gezogen, so ist die Senkung des freien Endes der sogenannte Biegungspfeil λ:

$$\lambda = \frac{Pl^3}{3ET}$$

wo T das Trägheitsmoment des Querschnittes zur neutralen oder Schwerpunktsachse bedeutet. Je nach der Querschnittsform hat nun T und somit auch λ einen andern Werth. Für einen kreisförmigen Querschnitt vom Durchmesser d ist

$$T = \frac{\pi}{64} \cdot d^4$$

Für einen elliptischen Querschnitt mit verticaler grosser Halbachse $\frac{h}{2}$ und horizontaler kleiner Halbachse $\frac{b}{2}$ ist

$$T = \frac{\pi}{64}\, b.h^3$$

Die zur Hervorbringung desselben λ nothwendige Kraft ist somit bei kreisförmigem Querschnitt

$$P_k = \frac{3}{64} \cdot \frac{\pi E \lambda}{h^3} \cdot d^4$$

bei elliptischem Querschnitt

$$P_e = \frac{3}{64} \cdot \frac{\pi E \lambda}{l^3}\, b.h^3.$$

1) Bei nicht horizontalen Aesten steht die grosse Achse allerdings nicht vertical, sondern nur senkrecht auf einer in der Querschnittsfläche liegenden Horizontalen. Der Einfachheit wegen nenne ich aber auch eine solche Achse vertical.

2) Vertical wieder in dem allgemeineren Sinne verstanden.

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

Setzen wir den constanten Factor $\frac{3}{64} \cdot \frac{\pi E \lambda}{l^3} = 1$, so wird

$$P_k = d^4$$
$$P_e = bh^3.$$

In der folgenden Tabelle sind nun für constantes λ die entsprechenden Werthe von P berechnet für Balken von kreisförmigem und elliptischem Querschnitt, welche gleiche Länge, gleichen Elasticitätsmodul und gleichen Querschnittsinhalt besitzen. Sämmtliche Ellipsen haben eine verticale grosse Achse und gleichen Inhalt mit einem Kreis von 20 *cm* Radius. Die auf einen bestimmten Querschnitt sich beziehende Kraft ist jeweils hinter den Angaben der Achsenlänge angeführt. P_k wurde hierbei willkürlich = 1000 gesetzt.

Halbe grosse Achse	Halbe kleine Achse	P
20,0	20,0	1000
21,1	19,0	1116
22,2	18,0	1231
23,5	17,0	1379
25,0	16,0	1563
26,7	15,0	1784
28,6	14,0	2047
30,8	13,0	2374
33,3	12,0	2770
36,4	11,0	3316
40,0	10,0	4000

Hieraus ist ersichtlich, dass durch elliptische Ausbildung des Querschnitts, d. h. durch excentrisches Dickenwachsthum bei gleichem Materialaufwand die Festigkeit ganz enorm gesteigert wird. So ist die zu einer bestimmten Deformation nothwendige Kraft bei einem Achsenverhältniss von 1,5 : 1 anderthalbmal so gross, von 2 : 1 zweimal so gross, von 3 : 1 dreimal so gross als bei rundem Querschnitt.

Elliptischer Querschnitt wird also vor allem da von Vortheil sein, wo es sich darum handelt, möglichst grosse Festigkeit zu erlangen oder aber die nothwendige Festigkeit mit möglichst wenig Material zu erzielen. Die wenigen bisher angestellten Messungen zeigen, dass der Baum auch bestrebt ist, diese Vortheile auszunützen. So finden wir die stärkste elliptische Ausbildung des Querschnitts an der Astbasis, also an der Stelle, an welcher auch das Moment der biegenden Kraft am grössten ist. Für einen nach oben geneigten Ast von *Pinus silvestris*, der mit der Verticalen einen spitzen Winkel von ca. 60° bildete und auf eine Entfernung von 2 *m* vom Ansatz weg gerade war, be-

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

rechnet sich nach Angaben von SCHWARZ[1]) das Verhältniss der Achsen des elliptischen Querschnitts an der Ansatzstelle und 2 *m* davon entfernt zu 1,4 : 1 und 1,1 : 1. Die Stelle der stärksten mechanischen Beanspruchung zeigt also die grösste Abweichung des Querschnitts von der ursprünglichen Kreisform. Wie nun ferner auch für ein und denselben Querschnitt die biegende Kraft nicht constant ist, sondern mit dem Alter des Baumes, d. h. mit Länge und Gewicht des Astes wächst, so nimmt auch, wie nachstehende Tabelle zeigt, mit den Jahren die Excentricität zu[2]).

Alter in Jahren	Verhältniss des verticalen zum horizontalen Durchmesser
4	1 : 1
14	1,05 : 1
24	1,04 : 1
34	1,11 : 1
44	1,26 : 1
54	1,31 : 1
64	1,37 : 1
82	1,40 : 1

Die Ausbildung des elliptischen Querschnittes kann nun auf drei verschiedene Arten vor sich gehen, durch Hyponastie, Epinastie oder Diplonastie. Wie wir durch Anwendung des Satzes an von möglichst zweckmässigen mechanischen Festigung zur Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums im Allgemeinen gelangt sind, so wollen wir auch mit Hilfe desselben Satzes versuchen das excentrische Dickenwachsthum im Einzelnen dem Verständniss näher zu bringen. Es leuchtet ein, dass bei einer Construction, wie wir sie in Fig. 2 vor uns sehen, die Verstärkungen (punktirt) auf der Oberseite angebracht werden, bei Fig. 3 dagegen auf der Unterseite. Lassen wir nun die Strecken ab *b c* etc. sowohl in Fig. 2 als in Fig. 3 immer kürzer werden, an Zahl aber entsprechend zunehmen, so erhalten wir in 2 das Schema der Epinastie, in 3 dasjenige der Hyponastie. In beiden Fällen ist der Materialaufwand ein minimalster, da die Verstärkungen auf der kürzeren concaven Seite angebracht wurden. Unter den bis jetzt auf ihr Dickenwachsthum geprüften Bäumen haben die Aeste der Laubhölzer gewöhnlich eine schief nach oben

1) SCHWARZ, Dickenwachsthum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin 1899, S. 162, Taf. I, Fig. 4 und 5.

2) SCHWARZ, l. c. Taf. I, Fig. 4.

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

gerichtete Lage, während die Coniferenäste in der Regel horizontal stehen oder nach unten geneigt sind. Dies ist wohl verständlich, wenn man bedenkt, dass jeder Baum bestrebt sein muss, seine Blätter so viel als möglich dem Lichte zuzuführen. Während nun dieses Emporheben der assimilirenden Organe bei den Coniferen gewöhnlich durch den Stamm besorgt wird, der meist als Monopodium ausgebildet bis in die äusserste Baumspitze reicht, ist dies bei der Mehrzahl der Laubhölzer nicht der Fall. Hier haben die Aeste auch die Aufgabe die Blätter zum Licht emporzuführen. In Folge dessen nehmen die dominirenden Laubholzäste in der Regel eine verticale oder schief nach oben geneigte Stellung ein, während bei den Coniferen eine horizontale oder selbst abwärts geneigte Lage meist völlig genügt. Der Laubholzast wird daher mehr oder weniger die in Fig. 2, der Coniferenast die in Fig. 3 dargestellte Form annehmen. Werden ferner auch die Verstärkungen in der angedeuteten Weise angebracht, so müssen die Laubholzäste epinastisch, die Coniferenäste hyponastisch sein. Der Satz von der möglichst zweckmässigen mechanischen Festigung verlangt also gerade die Art des excentrischen Dickenwachsthums, welche sich in der Natur findet. Wenn nun auch im Grossen und Ganzen die Coniferen als hyponastisch, die Laubhölzer als epinastisch bezeichnet werden können, so erleidet diese Regel doch zahlreiche Ausnahmen. Bei den Coniferen wurde allerdings bisher nur Hyponastie constatirt, dagegen zeigen die Laubhölzer mannigfache Abweichungen und Unregelmässigkeiten, die es nothwendig machen, die Sache etwas eingehender zu verfolgen. Da die Unregelmässigkeiten bei den regelmässig gebauten Coniferen am geringsten, bei den unregelmässig gebauten Laubhölzern am grössten sind, so liegt die Vermuthung nahe, dass eine Beziehung bestehe zwischen der Richtung und äusseren Form einerseits und dem excentrischen Dickenwachsthum andererseits. Es dürfte daher interessant sein zu untersuchen, in welcher Art das Dickenwachsthum, bei verschiedener Lage und Form eines Astes zu modificiren ist, wenn die mechanische Festigung auf möglichst zweckmässige Weise erreicht werden soll.

Als erstes Beispiel diene ein gerader, schief nach oben gerichteter Ast. Es ist diejenige Art excentrischen Dickenwachsthums anzugeben, welche in diesem Fall von unserem Standpunkt aus den grössten Vortheil bietet. Soll die Construction mit möglichst wenig Materialaufwand ausgeführt werden, so ist entschieden Epinastie am Platze. Es leuchtet aber auch ohne Weiteres ein, dass das Plus an plastischem Material, das bei Hyponastie verwendet werden müsste, nicht gross ist, der Vortheil somit nur ein geringer sein kann. Liegt der Ast gar horizontal, so muss die Wahrscheinlichkeit für Epinastie, Hyponastie und Diplonastie als gleich bezeichnet werden.

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

Ein in Hinsicht auf die erreichte Wirkung vielleicht geringfügiger Factor dürfte hier den Ausschlag geben. Wenn eine Kugel auf der Spitze eines Kegels sich in labilem Gleichgewicht befindet, so genügt schon eine minimale Kraft sie zum Herunterrollen zu bringen. Wie hier der geringfügige Anstoss nicht für die Grösse der erlangten lebendigen Kraft massgebend ist, wohl aber die Bahn bestimmt, welche von der Kugel eingeschlagen wird, so dürfte auch beim excentrischen Dickenwachsthum in den in Rede stehenden Fällen irgend ein nebensächlicher Factor massgebend sein nicht für die Grösse und Richtung, wohl aber für den Sinn der Excentricität.

Es ist nun weiter zu bedenken, dass die bisherigen Betrachtungen für Aeste entweder mit homogenem oder zum horizontalen Durchmesser symmetrisch gebautem Querschnitt — Diplonastie — gelten. Sobald aber, wie bei Epi- und Hyponastie, Ober- und Unterseite verschieden ausgebildet sind, so wird auch die Zugfestigkeit auf der Oberseite eine andere sein als auf der Unterseite und ebenso die Druckfestigkeit der Unterseite verschieden sein von der der Oberseite. Während bei einem homogenen, radiären oder diplonastischen Ast an der Biegungsfestigkeit nichts geändert wird, wenn man den Ast um seine Längsachse um 180° dreht, so ist es für einen epi- oder hyponastischen Ast nicht undenkbar, dass eine solche Drehung um 180° auch eine Aenderung der Biegungsfestigkeit nach sich ziehen könnte. Denn ein und dasselbe Gewebe kann dem Zuge einen sehr grossen, dem Druck aber nur geringen Widerstand entgegensetzen. Sicheren Aufschluss hierüber können nur experimentelle Bestimmungen geben. Ich stellte diesbezügliche Versuche an mit einem 108 *cm* langen, excentrisch gewachsenen Sprossstück von *Fraxinus excelsior*. Leider ist mir nicht bekannt, ob dasselbe epi- oder hyponastisch, einem Ast oder Stamm entnommen war. Der Querschnitt ist ein Kreis mit einem Durchmesser von 111 *mm;* die übrigen Dimensionen sind in Fig. 4 angegeben. Der Balken wurde nun an dem einen Ende senkrecht zur Richtung der grössten Excentricität mit zwei parallelen Flächen versehen und in horizontaler Richtung mittelst des rechtwinklig zugeschnittenen Holzstückes *e* und der Keile K_1 und K_2 zwischen zwei feste Lager eingekeilt. Das untere Lager bestand aus einer starken hölzernen Unterlage *u*, die auf dem auscementirten Kellerboden ruhte, das obere wurde von einem Bogen des Kellergewölbes gebildet. In der Nähe des vorderen Balkenendes wurde ein Gewicht *P* von 20,6 *kg* angehängt. Die Belastung dauerte je 5 Minuten. In H_1, H_2 und H_3 waren Horizontalmikroskope mit Ocularmikrometer angebracht; H_2 und H_3 dienten zur Messung eines durch Nachgiebigkeit der Widerlager eventuell entstehenden Fehlers; mit H_1 wurde die Senkungsgrösse λ bestimmt. Die mit allen nöthigen Correctionen versehenen Werthe von λ sind

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

in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die Versuche wurden hinter einander in der angegebenen Reihenfolge ausgeführt. Nach jeder Bestimmung wurde der Balken um 180° gedreht, so dass abwechslungsweise die Seiten *c* und *d* nach oben zu liegen kamen. In der letzten Colonne ist die Differenz zwischen je zwei auf einander folgenden Werthen von λ — der jeweilig grössere Werth gleich 100 gesetzt — angegeben.

nach oben gekehrte Seite	λ in Millimetern	Differenz in Procenten
d	2,49	
c	2,17	12,9
d	2,44	11,1
c	2,30	5,7
d	2,40	4,2
c	2,30	4,2
d	2,53	9,1
c	2,30	9,1

Wie sich hieraus ergiebt, ist λ im Mittel um 8 pCt. grösser, wenn die Seite stärksten Dickenwachsthums nach unten, als wenn sie nach oben gekehrt ist; es muss also für den untersuchten Fall — ceteris paribus — Epinastie ganz entschieden von Vortheil sein. Ob nun aber bei einem hypo- und einem epinastischen Ast derselben Species λ in beiden Fällen am kleinsten ist, bei nach oben gekehrter Seite stärksten Wachsthums ist damit nicht gesagt; es ist sehr wohl möglich, dass bei Epi- und Hyponastie die Seiten stärksten und ebenso auch die Seiten schwächsten Zuwachses nicht gleich gebaut sind und dass dann auch für den epinastischen Ast die grösste Biegungsfestigkeit erreicht wird, wenn die Seite stärksten Dickenwachsthums nach oben, bei hyponastischem Ast dagegen, wenn sie nach unten gekehrt ist. Es folgt hieraus, dass die Zahl solcher Untersuchungen noch bedeutend vermehrt werden muss, ehe es möglich ist aus den gefundenen Resultaten allgemeine Schlüsse zu ziehen. Nachgewiesen ist nur, dass die Biegungsfestigkeit in derselben Richtung in verschiedenem Sinn verschieden sein kann, eine Thatsache, die für die Frage des excentrischen Dickenwachsthums nicht ohne Bedeutung sein dürfte.

Von einem besonderen Schutz gegen Biegung haben wir bis jetzt nur in solchen Fällen gesprochen, in welchen die Querschnittsfläche eine Ellipse mit verticaler grosser Achse war. Es finden sich in der Natur aber auch excentrisch gewachsene Aeste mit rundem Querschnitt. Durch Verlegung des stärksten Dickwachsthums auf die concave Seite eines gebogenen Astes kann natürlich auch in diesem

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

Falle an Material bedeutend gespart werden. Dieser Vortheil ist aber nicht der einzige. Wie nämlich HARTIG[1]) für *Pinus* nachgewiesen hat, zeigen bei Hyponastie die Zellen auf der Unter-, in weniger hohem Grade auch auf der Oberseite einen, von der normalen Gestalt abweichenden Bau, indem sie unter anderm bedeutend dickwandiger, für mechanische Beanspruchung also viel zweckmässiger gebaut sind. Mit dieser Verdickung der Zellwände wird dasselbe erreicht, wie mit der Ausbildung eines elliptischen Querschnitts: grössere Festigkeit tn Richtung der biegenden Kraft. Aus den Ausgaben von HARTIG ist ferner zu ersehen, dass das specifische Gewicht des Holzes auf der Astunterseite um so grösser wird, je mehr man sich der Astbasis nähert, je grösser also das Moment der biegenden Kraft ist. Der Schutz ist natürlich um so wirksamer, wenn die Ausbildung elliptischen Querschnitts mit der Verdickung der Membran Hand in Hand geht. Ob Aehnliches auch für die Laubhölzer gilt, ist noch nicht zu sagen, da analoge Untersuchungen, wie sie von HARTIG für *Pinus* angestellt wurden, für Laubhölzer meines Wissens noch gänzlich fehlen. Die Verdickung der Membran dürfte voraussichtlich in allen den Fällen mehr zurücktreten und durch elliptische Querschnittform ersetzt werden, in welchen starke Biegungsfestigkeit gefordert wird, zugleich aber auch grosses Bedürfniss nach guten Leitungsbahnen vorhanden ist.

Den bisherigen Betrachtungen wurden gerade oder einfach gebogene Aeste zu Grunde gelegt. Es soll nun ein etwas complicirterer Fall betrachtet werden, in welchem der Ast eine der Fig. 6 ähnliche Gestalt besitzt. Der Ast als Ganzes betrachtet hat eine schief nach oben geneigte Lage, die durch die punktirte Linie angedeutet sein soll. Wir müssten also, bei möglichster Materialersparniss Epinastie erwarten. Verfolgen wir den Ast hingegen von der Basis bis zur Spitze, immer nur eine kürzere Strecke in's Auge fassend, so würden wir ihm von *a* bis *b* Epinastie, von *b* bis *c* Hyponastie, von *c* bis *d* Epinastie und von *d* bis *e* centrisches Wachsthum zusprechen. Wird nun aber der Ast einer kleinen Biegung wegen das sonst weitaus dominirende epinastische Wachsthum aufgeben, oder aber wird er die mit der consequenten Beibehaltung der Epinastie verbundene Materialvergeudung mit in Kauf nehmen? Aehnlich könnte man sich fragen, ob bei einem nach oben gekrümmten Coniferenast die sonst zur Regel gewordene Hyponastie eine Ausnahme erleidet oder ob der Baum die Hyponastie als inhärente, durch Vererbung erworbene Wachsthumsform überhaupt nicht aufgeben kann; ein Versuch von WIESNER[2]) spricht für das letztere. Hierüber können nur zahl-

1) R. HARTIG, Rothholz der Fichte. Forstl. naturw. Zeitschrift, V. Jahrg., 1896.

2) WIESNER, Ueber Trophieen nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIII, 1895, S. 488.

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

reiche diesbezügliche Untersuchungen Aufschluss geben. Je complicirter die äussere Form ist, um so verwickelter wird sich auch das Dickenwachsthum gestalten. Betrachten wir einen sehr unregelmässig gebauten Ast aus einiger Entfernung, so werden wir nur die Hauptform desselben sehen können; zur Erkennung von Details sind wir noch zu weit entfernt. Je näher und näher wir kommen, um so zahlreichere Krümmungen werden sichtbar, die selbst wieder Unterkrümmungen aufweisen. Construiren wir so, nach unseren Regeln Schritt für Schritt für einen Astquerschnitt seine Form und die Lage des Markes, so werden wir beides bei dem Hinzukommen von Krümmungen erster und höherer Ordnung beständig wieder verändern müssen. Da ferner die stereometrische Gestalt der Krone keine constante ist, sondern von Jahr zu Jahr wechselt, so sind Richtung und Stärke der durch das Kronengewicht erzeugten Biegungskräfte nicht mehr zu bestimmen und somit auch eine allfällige Anpassung des excentrischen Wachsthums nicht mehr zu constatiren, es müsste denn die Gestalt des Baumes von Jugend an aufgezeichnet worden sein.

Wenn bis jetzt von mechanischer Festigung gesprochen wurde, so handelte es sich immer um eine Reaction gegen die allerdings zunächst liegende, durch das Gewicht des Astes bedingte biegende Kraft; von einer Einwirkung des Windes wurde absichtlich abgesehen. Die Schutzwirkung des Astes gegen den parallel der Erdoberfläche einherstreichenden Wind muss offenbar in einer Vergrösserung des horizontalen Durchmessers bestehen. Die Biegungskraft setzt sich in diesem Fall somit aus einer horizontalen und verticalen Componente zusammen. Der grösste Querschnittsdurchmesser muss also, wenn er in die Richtung der resultirenden Kraft fallen soll, schiefe Lage haben. Je stärker, ceteris paribus, der Wind weht, um so mehr wird die Richtung des grössten Durchmessers von der Verticalen abweichen. Je mehr sich ferner die Längsachse des Astes der Verticalen nähert, um so geringer wird die, durch das Gewicht des Astes verursachte Biegungskraft, und um so deutlicher wird sich an der Querschnittsform die Wirkung des Windes erkennen lassen. Weht der Wind beständig nur in einem Sinn, von links oder von rechts, so wird bei einem nicht verticalen Ast der grösste Durchmesser etwas schief nach links oder rechts geneigt sein; weht der Wind dagegen gleich stark abwechselnd von links und rechts, so wird auch nach beiden Seiten hin stärkeres Wachsthum erfolgen. Da die vertical gerichteten Biegungskräfte constant und mit bedeutender Stärke wirken, so muss in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle und vor allem bei Bestandesbäumen der Einfluss des Windes, also der horizontal wirkenden Biegungskräfte, zurücktreten.

Weitere Complicationen kommen hinzu durch die in Folge einseitiger Ausbildung der vom Ast abgehenden Seitenzweige entstehenden Torsionskräfte.

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

Aus dem Gesagten ist zur Genüge ersichtlich, dass von unserem Standpunkt aus eine grosse Regelmässigkeit in der Art der Ausbildung des excentrischen Dickenwachsthums nicht zu erwarten ist. Es kann daher auch nicht auffallen, dass sich in Bezug auf die Art des Dickenwachsthums einer bestimmten Species die widersprechendsten Angaben gegenüber stehen.

Einfacher als beim Ast liegen die Verhältnisse in der Regel beim Stamm. In Uebereinstimmung mit der meist verticalen Stellung ist auch der Querschnitt in der Regel ein Kreis mit centrisch gelegenem Mark. Excentrischer Bau findet statt bei Schiefstellung und ferner bei verticalem Schaft dann, wenn der Wind einseitig auf denselben einwirkt oder die Krone einseitig ausgebildet ist. Aus dem bis jetzt bekannten Thatsachenmaterial folgt, dass bei geraden, schiefstehenden Stämmen entweder die Ober- oder die Unterseite im Wachsthum stärker gefördert ist. Für die Coniferen wurde Hyponastie, für die untersuchten Laubhölzer Epinastie festgestellt. Gerade, verticale Stämme zeigen excentrisches Dickenwachsthum bei einseitiger Einwirkung des Windes oder einseitiger Ausbildung der Krone. Weht der Wind in einer Richtung und einem Sinn, so findet das stärkere Dickenwachsthum in derselben Richtung und zwar, so viel bekannt, auf der vom Wind abgekehrten Seite statt. Weht der Wind in einer Richtung, aber abwechselnd gleich stark in entgegengesetztem Sinn, so wird auch das Dickenwachsthum nach beiden Seiten hin gefördert In all diesen Fällen ist die Ausbildung excentrischen Dickenwachsthums als eines Mittels zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit leicht verständlich. Auch die von HARTIG bei *Pinus* constatirte, mit dem stärkeren Dickenwachsthum verbundene Verdickung der Zellwände ist natürlich eine im gleichen Sinn wirkende Schutzvorrichtung, die schon von HARTIG deutlich erkannt worden ist. Bei einseitiger Ausbildung der Krone ist das Dickenwachsthum auf der geförderten Kronenseite am stärksten. Hier dürfte, ausser den schon bekannten Faktoren auch noch die Ausbildung der Leitungsbahnen von Einfluss sein, welche, wenn sie eben möglichst zweckmässig vor sich gehen soll, nothwendiger Weise auf der stärker beasteten Seite hauptsächlich zu erfolgen hat[1]). Ich glaube, wir können auch in diesem Fall die auf so unsicheren Füssen stehende Ernährungstheorie völlig entbehren. Wirken Wind und einseitige Kronenausbildung, unter Umständen auch noch Schiefstellung, zusammen, so können die Verhältnisse auch bei geraden Stämmen sehr complicirt werden. Hierbei ist ferner zu bedenken, dass die Windrichtung nicht so einfach zu bestimmen ist, kann doch der Wind durch Bäume und Bodenerhebungen gar leicht aus seiner

1) Aehnliches gilt natürlich auch für die Aeste.

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

ursprünglichen Richtung abgelenkt werden; auch die Einwirkung desselben Windes ist auf verschiedene Bäume, je nach der Kronenausbildung verschieden. Besonders starkes Dickenwachsthum des Stammes an der Ansatzstelle kräftiger Aeste dient ebenfalls dem Zweck der mechanischen Festigung, welchen der Baum und der Ingenieur auf ähnliche Weise erreichen, indem sie die Verstärkungen (punctirt) Fig. 7 entweder auf der Ober- oder auf der Unterseite anbringen.

Verwickelter werden die Erscheinungen, wenn der Stamm nicht, wie bis jetzt angenommen, gerade ist, sondern Krümmungen aufweist. Das an den Biegungsstellen auftretende excentrische Dickenwachsthum befolgt aber eine sehr einfache Regel: Wie ich nämlich an in der Hauptsache verticalen Stämmen zu beobachten Gelegenheit hätte, zielt das excentrische Dickenwachsthum einfach darauf hinaus, sämmtliche Krümmungen so schnell als möglich auszugleichen. Als Beispiel sei ein ca. 15 *m* hoher Stamm von *Fraxinus excelsior* angeführt, welcher in einer Höhe von 2 *m* über dem Boden eine schwache Krümmung aufwies, oberhalb und unterhalb derselben aber gerade und vertical gerichtet war. Fig. 8a zeigt einen Längsschnitt durch die Krümmungsstelle, der Verlauf des Markes ist der Deutlichkeit wegen mit Tusche noch besonders markirt worden; der obere (Fig. 8b) und der untere Querschnitt (Fig. 8c) sind daneben abgebildet. Die vom Baum bewirkte Ausgleichung der Krümmungen steht nun aber wieder im Dienste der mechanischen Festigung. Denn das durch das Gewicht des Baumes hervorgerufene Drehungsmoment, welches den Stamm zu biegen sucht, ist Null, so lange der Stamm seiner ganzen Länge nach vertical ist (symmetrische Ausbildung der Krone vorausgesetzt), weil in diesem Fall der Hebelarm die Länge Null hat; sobald aber Biegungen auftreten, erhalten Hebelarm und Drehungsmoment endliche Werthe, werden um so grösser, je stärker die Biegungen sind und sinken, mit der Ausgleichung derselben wieder auf Null zurück.

Es giebt ferner auch einseitige, meist auf kleinere Abschnitte des Querschnitts beschränkte Wachthumsförderungen, die an und für sich mit der mechanischen Beanspruchung nicht im Zusammenhang stehen, sondern als individuelle Eigenthümlichkeiten aufzufassen sind, die aber unter Umständen, oft wohl auch mit Absicht, in den Dienst der machanischen Festigung treten können. Dies gilt vor allem für die sogenannte Spanrückigkeit, welche sich bei *Carpinus* in so ausgesprochenem Masse zeigt. Dass die vorspringenden Leisten des Stammes seine Biegungsfestigkeit erhöhen müssen, liegt auf der Hand, und dass bei den Aesten die Unterseite oft sehr bedeutend gefördert wird, ist entschieden auch keine zufällige Erscheinung.

Abweichungen von dem von uns zu erwartenden Dickenwachs-

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

thum werden sich in der Natur hauptsächlich am Wurzelanlauf bilden, an einer Stelle, welche so wie so die mannigfachsten Unregelmässigkeiten aufweist. Fällt nämlich die Ansatzstelle der obersten Wurzeln nicht in die Richtung der biegenden Kraft, so wird auch der grösste Stammdurchmesser häufig nicht mit derselben übereinstimmen. Die secundär durch das Dickenwachsthum auftretenden Verstärkungen werden sich an die bereits vorhandenen kräftigen Stützen anschliessen, so dass letztere bis zu einem gewissen Grade gleichsam als die Ausgangspunkte des basalen Festigungssystems zu betrachten sind.

Excentrisches Dickenwachsthum kann ferner auch eintreten, ohne dass der Ast oder Stamm besonderen Biegungskräften ausgesetzt ist, nämlich dann, wenn Ast oder Stamm bei ihrem Dickenwachsthum auf Widerstände stossen, welche ein Wachsthum in bestimmten Richtungen ausschliessen. Ein Beispiel soll diesen Fall illustriren. Es handelt sich um vier *Robinia*-Stämme, die in einem Viereck angeordnet waren und unten dicht an einander stiessen. Der Querschnitt der Stücke zeigt das in Fig. 9 schematisch dargestellte Bild. Ein gleichmässiges Dickenwachsthum war hier natürlich unmöglich, nachdem die dicker gewordenen Stämme sich gegenseitig drückten, es erfolgte daher die Ausdehnung des Stammes nach der freien Seite hin.

Aus der Auffassung, welche wir über das excentrische Dickenwachsthum gegeben haben, folgt auch, dass bei gleicher Grösse der biegenden Kraft verschiedene Bäume sich verschieden verhalten werden, indem die mit wenig widerstandsfähigem Holz bessere Schutzeinrichtungen zu treffen haben als die anderen. Wie weit dies zutrifft ist noch zu untersuchen.

Was endlich die Wurzel betrifft, so kann von unserem Standpunkt aus a priori behauptet werden, dass das Dickenwachsthum hier anders beschaffen sein muss als bei Stamm und Ast, spielt hier doch derjenige Factor die Hauptrolle, der bei Stamm und Ast nur in Ausnahmefällen von Einfluss war. Diesen Hauptfactor bilden die mechanischen Widerstände, welchen die Wurzel im Boden auf Schritt und Tritt begegnet und die eben ein Dickenwachsthum nach gewissen Richtungen hin unmöglich machen. Diese vorauszusehenden grossen Unregelmässigkeiten finden sich nun auch in der That; allerdings wird der Zusammenhang zwischen Ursache und Wirkung nicht leicht nachzuweisen sein, da es mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist, die die Wurzel umgebenden mechanischen Widerstände auch nur einigermassen auszuforschen. Etwas durchsichtiger sind die Verhältnisse am Wurzelanlauf, wo die Wurzeln nach oben frei liegen. Das in verticaler Richtung erfolgende, der mechanischen Festigung in hohem Masse dienliche starke Dickenwachsthum wird

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

hier vorzugsweise auf der Oberseite stattfinden. Einmal braucht hierbei kein Bodendruck überwunden zu werden, dann wird aber auch durch die epinastischen, am Stamm emporreichenden Wurzeln eine bedeutend grössere Biegungsfestigkeit erzielt als durch hyponastische Ausbildung derselben Wurzeln. Die Bretterwurzeln, welche das angeführte Dickenwachsthum in so ausgesprochener Weise zeigen, dürften den vorliegenden Fall besonders deutlich illustriren.

Diese wenigen Auseinandersetzungen werden wohl zur Genüge zeigen, welches der Weg ist, auf welchem sich dieser Erklärungsversuch bewegt. Wie weit sich die einzelnen Specialfälle des excentrischen Dickenwachsthums auf diese Weise erklären lassen, hat die Zukunft zu zeigen. Immerhin hoffe ich dargethan zu haben, dass das mechanische Moment für die Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums von hervorragender Bedeutung ist, und es dürfte zweckmässig sein, neben diesem Moment, dessen formbildender Einfluss durch zahlreiche Untersuchungen sicher nachgewiesen ist, erst dann andere Factoren von unbekannter oder zweifelhafter Wirkungsweise zur Erklärung herbeizuziehen, wenn dieselbe auf dem angedeuteten Wege nicht gegeben werden kann.

Basel, Botan. Institut.

38. E. Winterstein: Ueber die stickstoffhaltigen Bestandtheile grüner Blätter.

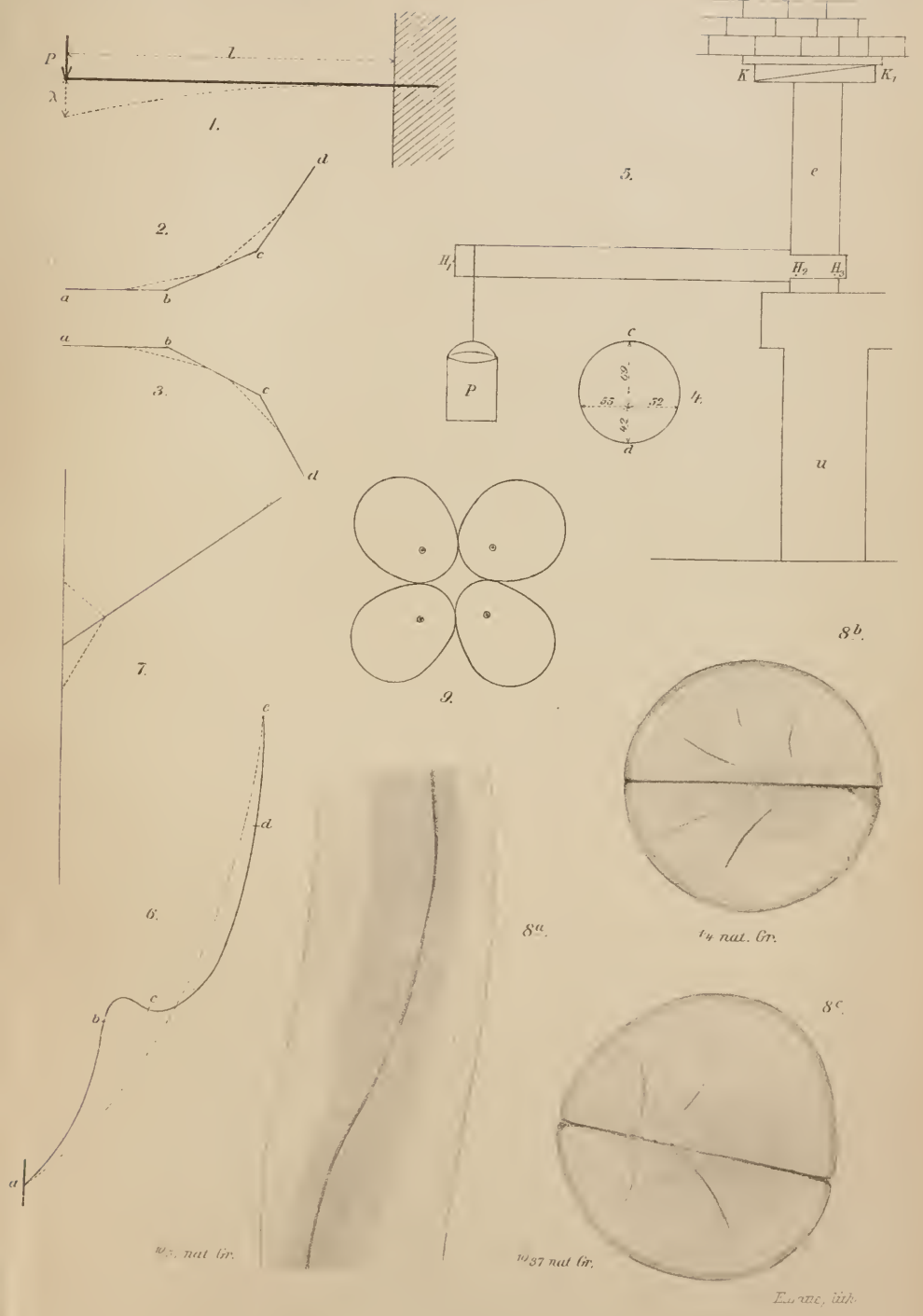
Vorläufige Mittheilung.

Eingegangen am 25. Mai 1901.

Während über die Proteïnstoffe der verschiedenen Organe und Flüssigkeiten des thierischen Organismus umfangreiche Untersuchungen vorliegen, die zu wichtigen Resultaten geführt haben, sind dagegen von den Proteïnsubstanzen der Pflanze fast nur diejenigen genauer untersucht, welche sich in den Samen finden und aus denselben durch Extraction mit verdünnter Lauge oder Kochsalzlösung dargestellt werden können.

Eingehendere chemische Untersuchungen über die Eiweissstoffe der vegetativen Organe, insbesondere der chlorophyllführenden, sind

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



Eckane, lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Ursprung Alfred

Artikel/Article: Beitrag zur Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums. 313-326