

und sind dann wie die Spitze immer eine Nuance heller. — In diesem Jahre traten nun auf einem Felde, wo ich zirka 3000 neue diesjährige Sämlinge hatte, zwei Pflanzen auf, die deutlich hell-schwefelgelbe „Leisten“ an ihren Blumenblättern hatten; diese Färbung ist m. W. noch nirgends beobachtet; hier ist sie bei den über 60 000 Sorten, die hier im Laufe der Jahre entstanden, nie aufgetreten. Vielleicht kann diese Mutation benutzt werden, wenn Abkömmlinge dieser Pflanzen künftig fruchtbar sein sollten, um allmählich eine neue Sorte zu züchten, die ganz gelbe Blüten trägt. Jedenfalls ist auch die jetzt erschienene Kartoffelblüte mit gelben Streifen bereits eine sehr merkwürdige Farbennovität, und zwar deshalb vor allem, weil absolut rätselhaft ist, woher plötzlich die intensiv gelbe von der Farbe der Staubblätter sehr abweichende Farbe herkommt, die kein Teil der Kartoffel und der bekannten Stammeltern an irgendeinem Teile trägt. Alle anderen Farben kommen vor, nur intensiv gelb fehlte bisher bei allen Kartoffelsorten an allen ihren Teilen, insbesondere an den Blüten. Nur an den unterirdischen Knollen tritt eine deutliche gelbe Färbung bei einzelnen Spielarten auf; aber diese ist auch so verschieden von den hier aufgetretenen gelben Streifen der Blüten, daß an eine Identität des Farbstoffs wohl nicht gedacht werden kann.

Nassenheide i. Pomm., November 1909.

## 68. R. Dostál: Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 9. November 1909.)

Aus Versuchen, die ich seit November 1907 verfolge, geht es hervor, daß zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe eine Korrelationsbeziehung besteht, welche sich auf der einen Seite — und bloß diese wurde bis jetzt studiert — darin äußert, daß die Amputation oder Inaktivierung des Blattes ein sehr auffälliges Wachstum seiner Achselknospe herbeiführt. Als Versuchsobjekte wurden bisher Laubblätter verschiedenster Dikotylenfamilien und reservestoffreiche Kotyledonen einiger Papilionaceengruppen verwendet. Die erwähnte Beziehung wurde an

Erbsenkeimlingen gefunden und die an diesem Material ausgeführten Versuche in einer böhmischen Publikation (1908) eingehender beschrieben.

Schneidet man den Keimpflanzen der Erbse das Epikotyl ab, so ist es eine altbekannte Tatsache, daß die in den Achseln der Kotyledonen angelegten Knospen austreiben und den Hauptproß ersetzen. Entweder wachsen sie auf beiden Seiten sehr lange gleich stark oder es eilen die Knospen der einen Seite denen der anderen vielfach aus recht komplizierten Gründen voraus, wodurch diese im Wachstum korrelativ gehemmt werden. Wird aber gleichzeitig mit der Dekapitation auch ein Keimblatt ohne Verwundung der Axillarknospen abgeschnitten, so wächst immer die in der Achsel des amputierten Keimblattes angelegte Knospe stärker als die der entgegengesetzten Seite. Die in der Achsel des an der Pflanze belassenen Kotyledons stehende Knospe wird im Wachstum durch jene bald so stark korrelativ gehemmt, daß sie nach kurzer Zeit ihre Weiterentwicklung einstellt und größtenteils, besonders bei schwacher Beleuchtung, welche den Knospen den selbständigen Nahrungserwerb durch intensivere Assimilation nicht gestattet, eine Länge von 5 mm und die entsprechende Ausgestaltung nicht überschreitet.

Dieselbe Reaktion kann man auch hervorrufen durch bloße Amputation der Hälfte eines Kotyledons, ferner wenn das eine Keimblatt vollständig, das andere nur teilweise abgeschnitten wird usw., immer muß aber die beiderseitige Differenz eine bestimmte Grenze erreichen, um jene Reaktion regelmäßig in Erscheinung treten zu lassen<sup>1)</sup>. Verschiedene Anordnung der Experimente hat gezeigt, daß es sich da nicht um eine Wirkung der Verwundung oder veränderter physikalischer Bedingungen usw. handeln kann. Andere Versuche haben auch verschiedene Seiten der Korrelationen zwischen der Terminalknospe des Epikotyls und dessen Lateralknospen sowie den Kotyledonar-Achselsprossen enthüllt. Aber eine tiefere Einsicht in die Erscheinung konnte an diesem Material nicht gewonnen werden.

Deshalb wurden ferner die Beziehungen zwischen den Laub-

1) Ähnlich kombinierte, jedoch einen anderen Zweck verfolgende Operation fand ich bei LEDOUX (Essais sur la régénération expérimentale des feuilles chez les Légumineuses, Annales sc. nat. Bot. Sér. VIII. T. 18. 1903, p. 377) und MAC CALLUM (Regeneration in plants, I. Bot. Gaz. XL., 1905, p. 104) Ihre Versuchsanordnung ließ aber die Korrelation nicht deutlich erscheinen weshalb sie derselben keine Erwähnung tun

blättern und ihren Axillarknospen bei 15 Dikotylenfamilien untersucht, und es ergab sich aus diesen Experimenten, daß ausnahmslos bei allen eine mit der an Erbsenkeimlingen gefundenen identische Korrelation obwaltet. Zuerst wurden die mit gegenständigen Blättern versehenen Pflanzen in Teile zerschnitten, die ein Blattpaar mit den anliegenden Teilen des oberen und unteren Internodiums enthielten (ich werde diese Partien im Folgenden kurz „isolierte Blattpaare“ nennen) und einzeln mit dem unteren Ende in feuchten Sand oder in die Nährflüssigkeit gesteckt, kultiviert. Wurde solchem isolierten Blattpaare ein Blatt abgeschnitten, so wuchs die in seiner Achsel angelegte Knospe viel stärker aus als die entgegengesetzte, welche nach einiger Zeit durch jene so stark im Wachstum gehemmt wurde, daß sie endlich ihre Weiterentwicklung sistierte. (Dies Verhalten haben alle untersuchten Pflanzen gezeigt: *Urtica dioica*, *Humulus lupulus*, *Bidens tripartita*, *Scabiosa arvensis*, *Calamintha clinopodium*, *Stachys silvatica*, *Scrophularia nodosa*, *Veronica officinalis*, *Lysimachia vulgaris*, *L. nummularia*, *Hypericum perforatum*, *Sedum telephium*, *Epilobium montanum*, *Circaea lutetiana*, *Lythrum salicaria*; auch holzige Gewächse: *Sambucus nigra*, *Cornus sanguinea*, *Acer pseudoplatanus*).

Anders aber gestalten sich die Verhältnisse, wenn man die Blattpaare nicht voneinander trennt, sondern sie in ursprünglicher organischer Verbindung beläßt, die Pflanze dekapitiert und die Amputation eines Blattes, z. B. des obersten Blattpaares, ausführt. Einige von den erwähnten Pflanzen reproduzieren auch da in der Weise, daß die in der Achsel des amputierten Blattes angelegte Knospe den dekapitierten Hauptsproß ersetzt, wogegen die in der Achsel des vorhandenen Blattes stehende früher oder später ihre Entwicklung einstellt (namentlich bei *Calamintha clinopodium*, *Scrophularia nodosa*, *Humulus lupulus*, *Lysimachia vulgaris*). Andere aber lassen die Knospen des betreffenden Blattpaares recht unregelmäßig auswachsen, was seine Erklärung in der störenden Wirkung der übrigen Teile der Pflanze findet (*Lythrum salicaria*, *Stachys silvatica*, *Hypericum perforatum*, *Sedum telephium* u. a.). Beide Extreme sind aber durch interessante Mittelglieder verbunden (z. B. *Circaea lutetiana*). Die erwähnte Störung der regelmäßigen Reproduktion durch andere Teile des Pflanzenkörpers, die sehr wahrscheinlich Folge der übermäßigen Ernährung der Knospen bei den betreffenden Arten ist, läßt sich durch Beseitigen dieser Teile leicht ausschließen, so z. B. durch Abschneiden der Wurzel oder dieser samt der Mehrzahl der unteren Blätter. (Sproßstücke von *Lythrum*, *Sedum*, *Hypericum* u. a., die außer dem operierten noch ein bis zwei

untere Blattpaare tragen, reproduzieren immer im Sinne der Korrelation zwischen dem Blatt und seiner Achselknospe.)

Als besonders günstiges Objekt zum Studium dieser Korrelation an ganzen Pflanzen erwies sich *Calamintha clinopodium*. Keine einzige von mehreren Hundert Pflanzen, die an ihren ursprünglichen Lokalitäten der Terminalknospe und eines der beiden obersten Blätter beraubt wurden, hat verfehlt, die Korrelation klar zu zeigen. Auch wenn die Amputation des Blattes in anderem Stockwerk als im obersten ausgeführt wird, wächst die Axillarknospe des abwesenden Blattes viel stärker aus als die gegenüberstehende und meistens auch intensiver als die in den benachbarten Stockwerken sich entwickelnden Achselknospen. (Das ist sehr auffallend, weil sonst nach alleiniger Dekapitation die Größe der Reprodukte von oben nach unten bei den untersuchten Pflanzen abnimmt.) Dasselbe Resultat erhält man, wenn mehreren Blattpaaren einer Pflanze je ein Blatt weggenommen wird.

Die Experimente an *Calamintha* haben sogar gezeigt, daß man nicht einmal die Terminalknospe zu entfernen braucht, die bloße Amputation jedes beliebigen Blattes führt auch bei normaler Weiterentwicklung der Gipfelknospe ein sehr beträchtliches Wachstum seiner Achselknospe herbei. Es folgt daraus, daß die Blätter in gewissem Maße an der Wachstumshemmung der Achselknospen beteiligt sind, welche Funktion bisher ausschließlich der Terminalknospe zugeschrieben wurde.

Das Entfernen des Blattes kann man durch Sistierung seiner Assimilationsstätigkeit ersetzen. Wurde das eine Blatt des betreffenden Paares mit einem schwarzen, das andere mit einem weißen Seidenpapierbeutel umhüllt, was die Blätter im Verlaufe der Versuchszeit gar nicht geschädigt hat, so wuchs die in der Achsel des mit schwarzem Papier umhüllten Blattes liegende Knospe viel stärker aus als die andere, die wiederum früher oder später ihr Wachstum einstellte. (Experimente an *Scrophularia*, *Calamintha*.) Bequemer als an ganzen Pflanzen lassen sich diese Versuche über die Folgen der Unterbrechung der Assimilation an isolierten Blattpaaren ausführen (z. B. bei *Scrophularia*), da bei diesen die eventuelle Störung der Korrelation durch andere Pflanzenteile ausgeschlossen ist. Daher eignen sich dieselben vorzüglich zum näheren Studium dieser Beziehungen. Die Amputation der Spreitenhälfte eines Blattes ruft, wenn die belassene Blatthälfte sowie das ganze gegenüberstehende Blatt am Lichte bleibt, ein stärkeres Wachstum in der Achsel des halben Blattes hervor. Ebenso wenn an der einen Seite die ganze Blattspreite, an der anderen nur die Hälfte derselben

abgeschnitten wird, wächst die Knospe in der Achsel des vollständig entfernten Blattes viel stärker. Überhaupt vergrößert sich die Sproßanlage viel mehr in der Achsel der hinreichend kleineren Blattfläche (wie bei den Erbsenkeimlingen). Diese Regel bezieht sich aber nur auf die fungierenden Blätter. Denn amputiert man an der einen Seite des isolierten Blattpaares die Hälfte der Spreite, läßt den Rest unbedeckt, und umwickelt man endlich die ganze Blattspreite der anderen Seite mit schwarzem Seidenpapier, um ihre Assimilation unmöglich zu machen, so wächst viel stärker die in der Achsel des ganzen, verdunkelten Blattes angelegte Knospe, wogegen die in der Achsel der Blatthälfte stehende klein bleibt.

Dadurch wird klar bewiesen, daß der Korrelationseinfluß nur an das fungierende Blatt gebunden ist. Nur ein solches kann die Entwicklung seiner Achselknospe hemmen, in der Achsel des inaktiven Blattes kann die Knospe frei auswachsen. Wie mehrere Versuche gezeigt haben (*Scrophularia*), kann sich diese Knospe die zu bedeutenderem Wachstum notwendige Nahrung wegen der geringen Ausbildung ihrer Assimilationsflächen selbständig nicht bereiten.

Übrigens gestaltet sich jene Differenz ebenso regelmäßig, wenn beide Achseln samt den sich entwickelnden Knospen gemeinsam in eine Dunkelkammer gebracht werden, wo sie nicht assimilieren können, wohl aber das Blatt, das sich frei am Licht befindet. Überhaupt ist die winzige Knospe auf fremde Assimilate angewiesen, die beim isolierten Blattpaar größtenteils im gegenüberliegenden fungierenden Blatte gebildet und von da in das Sproßstück abgeleitet werden. Die stete und nicht leicht zu ersetzende Gegenwart dieser Assimilatenquelle und ihrer Achsel verwickelt das sonst einfache Korrelationsverhältnis, was sich nur in beschränktem Maße in einigen Versuchen eliminieren ließ. Die in den Sproßabschnitt gelangte Nahrung kommt den Knospen zugute, je nach ihrer Wachstumsfreiheit. So wächst die durch das funktionslose oder abgeschnittene Blatt nicht mehr gehemmte Knospe kräftig aus und beteiligt sich korrelativ sehr bald mit dem fungierenden Blatte am Hemmen des Wachstums der entgegengesetzten Knospe. Dieses Zusammenwirken beider Korrelationen, nämlich derjenigen zwischen dem Blatt und seiner Achselknospe und jener zwischen den Knospen beider Seiten läßt sich an günstigem Material gut verfolgen (z. B. an Erbsenkeimlingen, an isolierten Blattpaaren von *Scrophularia*, an ganzen *Calamintha*-Pflanzen). Die erste kann zwar an sich eine Hemmung der in der Achsel des fungierenden Blattes stehenden Knospe veranlassen, aber sie kann

ihr, wenigstens langsames Fortwachsen bei der Unterbrechung der Korrelation mit der Terminalknospe und bei hinreichender Ernährung keineswegs ganz verhindern. Dies kommt nur durch die Korrelation zwischen beiden Achseln zustande, welche sich am klarsten darin äußert, daß die durch die erste Korrelation stärker herangewachsene Knospe das Weiterwachsen der entgegengesetzten vollkommen sistiert.

Um zur Frage nach der Herkunft der für die Knospe nötigen Nahrung zurückzukehren, so ist noch zu bemerken, daß diese in anderen Fällen auch von unteren Blättern usw. stammen kann (ganze Pflanzen). Schließlich läßt sich der Versuch nicht schwer so einrichten, daß die Nährstoffe durch die unteren Partien allein geliefert werden. Das betreffende operierte Blattpaar ganzer *Scrophularia*-Pflanzen befand sich im Dunkeln, der Rest der Pflanze im Lichte. Infolgedessen waren beide Achselknospen, aber auch das Blatt, das da photosynthetisch nicht assimilieren konnte, auf die im unteren Teile der Pflanze gebildeten Assimilate angewiesen. Durch den Umstand, daß auch das der hemmungslos auswachsenden Knospe gegenüberliegende Blatt selbst ernährt werden mußte, um seinen Korrelationseinfluß ausüben zu können (weil dieser sonst im Dunkeln unterbleibt), läßt sich eine getreue Analogie zwischen dieser Versuchsanordnung und dem Verhalten der Erbsenkeimlinge leicht wahrnehmen. Die organische Nahrung und die sie begleitenden, die Knospenentwicklung regulierenden Stoffe, die wir aus weiter zu erörternden Gründen anzunehmen gezwungen sind, brauchen nicht erst in den betreffenden Blattgebilden erzeugt werden, sondern es ist zum ausnahmslosen Auftreten der Korrelation hinreichend, wenn sie von außen hingeleitet werden oder als Reservestoffe dort angehäuft sind.

Es ließ sich zwar leicht feststellen, daß ohne fremde Nahrungsstoffe eine beträchtlichere Knospenentwicklung, soweit meine Versuche reichen, auch dann nicht stattfinden kann, wenn alle korrelativen Hemmungen ausgeschlossen sind; doch scheint die Ernährung an sich bloß eine formale Wachstumsbedingung, kein auslösender Faktor zu sein. Mehrere Versuche sprechen dafür, daß ihr keine entscheidende Bedeutung beigemessen werden kann; z. B. in einem Versuche mit isolierten *Scrophularia*-Blattpaaren, die nach hinreichender Reproduktion durch einen medianen Schnitt in zwei gleiche Teile zerlegt wurden, wächst die Knospe in der Achsel des fungierenden Blattes verhältnismäßig weniger, obwohl sie so viel Nahrung erhält, daß ihre Basis knollenförmig anschwillt, wogegen die entsprechende entgegengesetzte Knospe, deren Blatt nicht assi-

miliert, bedeutend stärker in die Länge wächst und eine größere Anzahl von Blättern entfaltet, wobei sie aber ganz schwach bleibt.

Diese Korrelationsbeziehung scheint von den bekannten Korrelationen, z. B. zwischen dem Haupt- und Nebensproß oder zwischen der Haupt- und Nebenwurzel keine wesentlichen Unterschiede aufzuweisen. Auch bei diesen führt die Amputation oder durch ein passendes Mittel eingeleitete Sistierung der Funktion der Terminalknospe eine starke Entwicklung der Lateralknospen herbei usw. Bei dem Blatte wird es sich aber vorwiegend um dessen photosynthetische Assimilationstätigkeit handeln. Hemmungsstoffe, um sich die Korrelation z. B. nach ERRERA anschaulich zu machen, bilden sich im assimilierenden Blatte und verhindern die Achselknospe am Wachstum. Ist das Blatt entfernt oder inaktiviert, so entstehen in ihm keine Hemmungssekretionen mehr, die betreffende Achselknospe wird frei, wächst aber nur dann kräftig, wenn sie Nährmaterial genug erhält.

Was oben von den gegenständigen Blättern gesagt wurde, gilt ohne Ausnahme auch für die wirtelige Blattstellung (dreizählige Wirtel bei *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Sedum telephium*). Entfernt man eines von den drei Blättern eines Wirtels, so wächst die in der Achsel des abgeschnittenen Blattes angelegte Knospe viel mehr aus, als die der übrigen Achseln, die bald zu wachsen aufhören. In ähnlicher Weise wachsen, wenn zwei Blätter amputiert werden, deren Axillarknospen viel mehr aus als die dritte, welche ihre Entwicklung bald einstellt. An ganzen Pflanzen gelingt dieser Versuch nur bei *Lysimachia vulgaris*; bei den übrigen nur an isolierten Wirteln, wie aus dem Vorhergehenden begreiflich ist.

Endlich kann man die Beziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe nicht schwer auch bei spiraliger Blattstellung feststellen. Z. B. bei *Sedum telephium* sind die einzelnen Blätter sehr oft weit (nicht selten 2 cm) voneinander verschoben. Die Pflanze wurde in zweiblättrige Sproßpartien zerlegt, von denen einigen das obere, anderen das untere Blatt amputiert wurde. Immer wuchs die Knospe viel stärker in der Achsel des abgeschnittenen Blattes aus, gleichgültig, ob sie unten oder oben am Sproßstücke lag (dasselbe auch bei *Epilobium angustifolium*). Bei anderen Pflanzen (z. B. bei *Solanum dulcamara*, *Senecio nemorensis*) sind beide Knospen an solchen isolierten Partien gegeneinander nicht so indifferent, sondern es wächst stets beim Belassen beider Blätter die obere Knospe mehr aus als die untere, welche sich oft nicht einmal ändert. Aber auch da läßt sich jene Korrelation

deutlich wahrnehmen, nur ist sie durch den erwähnten Umstand in gewissem Sinne modifiziert. Amputiert man nämlich das obere Blatt an einer solchen zweiblättrigen Partie, so wächst seine Axillarknospe sehr kräftig, während die in der Achsel des vorhandenen unteren Blattes liegende Knospe sich nur sehr wenig oder gar nicht vergrößert. Wird aber das untere Blatt abgeschnitten, so wächst auch die untere Knospe immer recht beträchtlich, jedoch nur selten mehr, als die obere in der Achsel des belassenen Blattes austreibende. Es gelang mir bisher, keine Pflanze mit spiraliger Stellung der Blätter zu finden, die jene Korrelation ohne Teilung in arnblättrige Partien zeigen würde, was allerdings von keiner größeren Bedeutung ist.

Aus dieser kurzen Zusammenstellung meiner bisherigen Hauptresultate folgt, daß die untersuchte Korrelation weit verbreitet ist, denn sie wurde an allen Stellungsmodalitäten der Laubblätter und an vielen reservereichen Keimblättern wahrgenommen, und zwar bei allen untersuchten Objekten.

Eine große Anzahl von Versuchen, die auch andere zur Erklärung analoger Erscheinungen nicht selten herangezogene Faktoren eliminieren, ferner die Zahlenangaben, anatomische Bemerkungen, Abbildungen und Literatur sollen samt ausführlicher Beschreibung der Versuchsmethodik Inhalt einer eingehenderen Publikation ausmachen. Dieselbe mag auch meine künftigen Beobachtungen an einigen Sondertypen, deren mich interessierende morphologische Eigenschaften nicht so einfach wie bei dem bis jetzt gebrauchten Material sind, einschließen, z. B. die Rubiaceen und Caryophyllaceen.

Zum Schluß spreche ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. B. NĚMEC für seine zahlreichen Ratschläge und Belehrungen meinen innigsten Dank aus.

Prag, pflanzenphys. Inst. d. böhm. Universität.

---



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Dostal R.

Artikel/Article: [Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. 547-554](#)