BOTANISCHES ARCHIV
ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK.
HERAUSGEBER DR. CARL MEZ,
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT
KOENIGSBERG.
BAND IV HEFT 3 AUSGEGEBEN AM 1. SEPT. 1923.

Herausgeber: Prof. Dr. Carl Mez, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt d. Zeitschrift betreffenden Zusendungen). - Verlag des Repertoriums, Prof. Dr. Fedde, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der Zeitschrift). - Alle Rechte vorbehalten. Copyright 1923 by Carl Mez in Königsberg.

Zur Kenntnis der experimentellen Beeinflussung der Wachstumsfaktoren in der Pflanze.

Von P. BRANSCHEIDT (Goettingen).

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen stellen nicht das Ergebnis abgeschlossener systematischer Untersuchungen dar; es schien mir aber von Interesse, hier einige Tatsachen mitzuteilen, die in Verfolgung entwickelungs-physiologischer Fragen nicht ohne Bedeutung sein dürften.

Helianthus annuus-Pflanzen wurden geköpft, wie das bereits KRAUS (1881), WOLLNY (1885), VÖCHTING (1902 u. 1908) und BERTHOLD (1904) getan hatten und zwar unmittelbar unter dem Köpfchen. Die austreibenden Achselknospen wurden bei schwachen Exemplaren vollständig, bei kräftigeren zum grössten Teil entfernt. Die Morphologie der sich nach dieser Operation ergebenden Entwickelungs-Anomalien ist nach den angeführten Autoren zur Genüge bekannt, sodass Einzelheiten hier nicht besonders betont zu werden brauchen. Hervorzuheben ist aber, dass die F o r m dieser Anomalien des Stammes - auf diesen wurde nur geachtet - eine Funktion der Zeit ist, d.h. sie ist abhängig von dem Zeitpunkt, bei dem die Operation vorgenommen wird, genauer gesagt von dem entwickelungsphysiologischen Zustand zur Zeit der Operation. WOLLNY (1885, p. 108) hat diesem Gedanken bei seinen Versuchen wohl Rechung getragen, ohne ihn jedoch weiter zu betonen. Er teilte die am 26. IV. 83 gesäten Sonnenblumen in vier Gruppen; die Pflanzen der ersten Gruppe köpfte er am 11. VI. 83, die der zweiten am 11. VII. 83, die der dritten am 3. VIII. 83, während die vierte Gruppe zur Kontrolle unversehrt blieb. Gruppe III. lieferte Pflanzen mit knolliger Anschwellung und "an dieser Stelle von weicher Konsis-

tenz, sodass sie sich hier wie Rübengewebe schneiden liessen" (1885, p. 111, T. II, Fig. 2). Bei den Pflanzen der I. und II. Gruppe dehnte sich die Anschwellung mehr über den ganzen oberen Teil des Stengels aus, die Blattgelenke und Blattspuren traten stark hervor (Taf. I, Fig. 3). Diesen zweiten Typus hat auch VÖCHTING eingehend beschrieben (1908, Taf, XVIII, Fig. 4).

EXPERIMENTELLES.

Die Angabe eines bestimmten Zeitpunktes nach der Aussaat hat nun natürlich in der pflanzlichen Entwickelung nur relative Bedeutung. So besagen auch WOLLNYs Zeitangaben an sich nicht viel. Es kommt vielmehr darauf an, in welchem entwickelungsphysiologischen Zustand sich die Pflanzen zur Zeit der Operation befinden. Von diesem Gedanken ausgehend, dass die Form der Anomalie eine Funktion der Zeit, besser gesagt des Entwicklungszustandes der Pflanze sei, operierte ich in oben angeführter Weise Sonnenblumen, die Mitte April 1921 ausgesät worden waren. Die Pflanzen standen in Töpfen z.T. im Glashaus auf dem Institut, z.T. vor demselben an der Südostseite. Im Gewächshaus geht bei der meist recht hohen Temperatur die Entwickelung schneller vorwärts; der Stamm wird unten stark daumendick und normalerweise etwa 1,5 - 1,8 m hoch; im übrigen ist die Entwickelung durchaus normal. An geköpften Pflanzen treten Riesenblätter auf, die die Grösse der Blätter normaler Freilandpflanzen erreichen. Die geringe Stammhöhe und -Dicke ist natürlich auch dadurch mitbedingt, dass die Pflanzen in etwa 5 L fassenden Töpfen wachsen, während das Wurzelsystem der Sonnenblume im Freien etwa 1 cbm Bodenraum beansprucht. Die Pflanzen vor dem Gewächshaus entwickeln sich in der kühleren Umgebung langsamer, der Stamm wird kräftiger und auch etwas höher.

Am 15. VI. 21 wurden bis auf einige Kontrollexemplare alle Pflanzen unmittelbar unter dem Köpfchen gekappt. Im Gewächshaus waren die unteren und mittleren Internodien bereits versteift, etwa 20 - 30 cm von oben waren sie noch nicht ganz ausgewachsen und noch ± biegsam (Zuckerregion, vergl. BERTHOLD, BRANSCHEIDT). Bei den vor dem Gewächshaus stehenden Pflanzen war diese Region noch vollständig weich und biegsam, die Versteifung reichte etwa bis zur Mitte der Stammhöhe.

Typus I im Gewächshaus (mittleres Exemplar): Länge bei der Operation 70 cm, Köpfchen ca 5 cm.

Typus II vor dem Gewächshaus (mittleres Exemplar): Länge bei der Operation 58 cm, Köpfchen 2,5 - 3 cm.

Wie erwartet wurde, ergaben die Pflanzen der I. Gruppe Stengel mit rübenartig angeschwolener Spitze, die Blattspuren traten am ganzen Stamm n i c h t hervor, die Blattkissen waren nicht übermässig verdickt; im wesentlichen dasselbe Bild wie bei WOLLNY Gruppe III, Taf. II, Fig. 2. Die Pflanzen der II. Gruppe verdickten sich im ganzen oberen Stammteil; die Blattspurstränge traten stark hervor, die Blattkissen waren sehr stark angeschwollen; im wesentlichen also das Bild bei KRAUS, WOLLNY (Tafel I, Fig. 3; Tafel II, Fig. 2 u. 4) und VÖCHTING (1908, p. 237, T. XVIII, Fig. 4). Der im folgenden aus dieser Gruppe als Typus II beschriebene Stamm war oben allgemein nicht erheblich angeschwollen, sehr stark aber traten die Blattspurstränge und die Blattkissen hervor. Wie der anatomische Befund ergibt, ist hier offenbar die normale Weiterentwickelung durch irgendwelche Umstände der anomalen gegenüber gefördert worden, sodass sich die Versteifung ± schnell über den ganzen Stamm ausdehnte (s. weiter unten)

Die Pflanzen der Gruppe I. wurden am 26. VII. 2., die der Gruppe II. am 6. VIII. 21 konserviert, alle Pflanzen waren gesund und grün. Typus I: ganze Länge am Ende des Versuchs 97 cm, Typus II: 84 cm.

Die von VÖCHTING als Typus II (1908, p. 217, T. XX, Fig. 5) bezeichnete Form der Anomalie ist nicht als gesonderter Typus zu betrachten. Die Verdickung unmittelbar über dem Boden stellt sich bei allen operierten Pflanzen ein, aber in verschiedenem Masse und scheinbar umso stärker, je kürzer die Zone der Verdickung oben ist, bei unsern Formen also bei Typus I. Zu beachten ist dabei, dass sich diese Hypertrophie unten erst einstellt, wenn das anomale Wachstum oben allmählig zum Stillstand kommt. - Zwischen den von uns als Typus I und Typus II be-

zeichneten Formen gibt es natürlich alle Übergänge, sodass diese Bezeichnungen keineswegs prizipiell verschiedene Anomalien bedeuten.

In diesem Sommer (1922) wurden diese Versuche sowohl im Glashaus als auch an den erheblich kräftigeren Freilandpflanzen der Versuchsparzelle des pflanzenphysiologischen Instituts wiederholt. Das Ergebnis war dasselbe wie im Vorjahre. Die diesjährigen anomalen Pflanzen wurden in erster Linie auf Inhaltsstoffe untersucht, z.T. in frischem Zustand, z.T. nach mehrmonatlicher Konservierung in Alkohol.

Zu erwähnen bleibt noch, dass das untersuchte Exemplar vom Typus I. oben aufgeplatzt ist (vergl. VÖCHTING 1900; 1908, 54; FRANK 1895. 1, 113). Zwei mm von oben ist der Spalt ca 7 mm breit und 7 mm tief; bei 6,5 cm ist er 12 mm breit und 2 mm tief; tiefer hinab nähern sich die Ränder allmählig, sodass bei 18 cm von oben der Stammumfang wieder völlig intakt ist.

Blätter, Blattstiele und Wurzeln sind im folgenden nicht weiter berücksichtigt.

ANATOMIE.

Die Anatomie der anomalen Pflanzen ist durch KRAUS und VÖCHTING im wesentlichen bekannt. Zum besseren Verständnis der hier besonders betonten Veränderungen, die bisher in der Literatur nicht erwähnt sind, halte ich es für geboten, ohne auf bekannte Einzelheiten einzugehen, die Anatomie von Typus I und Typus II noch einmal kurz darzulegen.

Typus I. - Die angegebenen Abstände der Querschnitte gelten von der Spitze gegen die Basis hin gemessen.

2 cm von oben, grösste Dicke der Anschwellung. Rinde 2,5 mm, Bündelzone 2 mm, Markdurchmesser 20 x 15 mm, Zahl der Bündel ca 60, 20 cm tiefer ca 44.

Der Bau der Rinde, der Bündelzone und des Marks mit ihren anomalen Zellformen ist von KRAUS (381), VÖCHTING (1908, 213, 223, 232, Taf. XIV, Fig. 26), SCHROEDER (9, Fig. 7) und KÜSTER (365, 366) eingehend beschrieben worden. Die Zellen der Stärkescheide nehmen an diesen Deformationen nicht teil. Hervorzuheben ist, dass die Ölgänge in der Rinde stark erweitert sind und z.T. ziemlich dicht unter der Epidermis liegen, und zwar liegen hier die weitesten - bis 1 mm Durchmesser -, weiter innen die engeren. Im Mark liegen die engsten Ölgänge gleichfalls nahe der Bündelzone vor dem Holzteil der Bündel; grössere -0,3 - 0,5 mm - liegen unregelmässig verteilt durch das ganze Mark. Verholzung (KRAUS 380) zeigt der ganze Querschnitt nur in den älteren Gefässen und in den Längsmembranen einiger Siebröhren (vergl. BOODLE 180, 181). Die Siebteile sind in radialer Richtung 8 - 10, in tangentialer etwa 20mal so gross wie die Holzteile. Besonders zu betonen sind die sehr grossen Chlorophyllnester (verg. PETERS, 19) unter den Spaltöffnungen, und zwar e n t h a l t e n d i e s e C h l o r o p h y l l z e l l e n z.T. b i s z u r m i t t l e r e n R i n d e r e i c h e n d , s e h r v i e l ± g r o b k ö r n i g e S t ä r k e. In der Stärkescheide weniger Stärke und in kleineren Körnern. Als weitere Besonderheit ist zu erwähnen, dass die Spaltöffnungen stellenweise stark über die Epidermis emporgehoben sind. Das Auftreten und die Verteilung von Stärke und das Hervortreten der Spaltöffnungen ist noch prägnanter bei Typus II und soll darum auch erst weiter unten eingehender behandelt werden. Die Epidermis ist in dem angeschwollenen Stengelteil ausserordentlich stark behaart. Auf Längsschnitten macht diese Partie einen gestauchten Eindruck.

6,5 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 1 mm, Markdurchmesser 16 x 12 mm. Parenchym weniger locker. In den Bündeln bereits mässig starke Verholzung, ebenso sind die Fasern auf dem Sieb- und Holzteil schon verholzt. In den Siebröhren nur noch geringe Verholzung, Siebteile ± normal. Kollenchym peripher erheblich stärker; Ölgänge erheblich enger und näher an der Bündelzone. Stärke: Peripher deutlich weniger, in der Stärkescheide aber mässige Zunahme. Abnahme der emporgehobenen Spaltöffnungen.

16 mm. Rinde 1,5 mm, Bündelzone 1 mm, Markdurchmesser 12 x 10 mm. A u f f ä l l i g e r a d i a l e S t r e c k u n g d e r i n n e r n u n d m i t t l e-

r e n R i n d e n s c h i c h t e n. Kollenchym aussen stärker. Mark normal, peripher im Anschluss an die verdickten Markstrahlen und an das meist verdickte Primärholz gleichfalls verdickt und verholzt. Das innere, dauernd zarte Mark lässt sich in drei Schichten gliedern, eine periphere stark geteilte, eine zentrale noch stärker geteilte Zone und dazwischen eine mittlere Regionmit nur wenigen oder keinen sekundären Querwänden, aber e i n z e l n e n v r h o l z t e n Z e l l e n (Einzelheiten siehe weiter unten). Stärke: aussen langsame Abnahme; in der Stärkescheide nur noch Spuren. Nur noch wenige schwach emporgehobene Spaltöffnungen zu erkennen.

26 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 1,1 mm, Markdurchmesser 16 x 13 mm. Querschnittsbild im wesentlichen ganz normal. Zunahme der Verholzung im äusseren und in der mittleren Region des inneren Marks. Stärke: aussen geringe Abnahme, Stärkescheide frei.

Weiter nach unten nimmt peripher die Stärke zunächst weiter ab bis etwa 46 cm von oben, dann erfährt sie schnell wieder eine geringe Anreicherung bis 56 cm; bei 68 cm von oben sind peripher und in der Stärkescheide dagegen nur noch Spuren zu erkennen. Dafür ist Stärke aber auch spurenweise hier und da in der mittleren Rinde aufgetreten.

80,5 cm, ca. 16 cm über dem Boden. Rinde 1 - 1,3 mm, Bündelzone 4 mm, Markdurchmesser 15 x 14 mm. Starke Zunahme der Stärke in der Stärkescheide und peripher in den Chlorophyllnestern. I n d e r M i t t e l r i n d e b i s z u r S t ä r k e s c h e i d e u n d i m p e r i p h e r e n K o l l e n c h y m i n f e i n s t e r V e r t e i l u n g g e r i n g e S t ä r k e m e n g e n.

Am Boden bietet die primäre Rinde anatomisch im wesentlichen dasselbe Bild wie oben an der Spitze, 2,5 mm, Bündelzone 7 - 7,5 mm, Markdurchmesser 8 x 6 mm. Die lockeren Zellen der Rinde sind aber nicht zart wie oben, sondern mässig stark kollenchymatisch verdickt. Die Ölgänge - sehr eng - liegen nicht mehr in der primären Rinde, sondern in Gruppen zu mehreren (verg. SCHROEDER 13, 21, 28) in 3 - 4 konzentrischen Ringen innerhalb der Stärkescheide. In dieser selbst liegen sie etwa 80 cm von oben. Wenig Stärke in der Stärkescheide, geringe Mengen in feinster Verteilung in einigen peripheren Rindenschichten. Die Chlorophyllnester fehlen hier unten, ebenso die Spaltöffnungen. Das Mark ist an der ganzen Pflanze stärkefrei, an der Anschwellung über dem Boden hat es nicht teilgenommen. Die peripheren Schichten des zarten innern Marks sind stark geteilt, eine mittlere Schicht ist ohne Teilungen, die zentrale Region ist hohl.

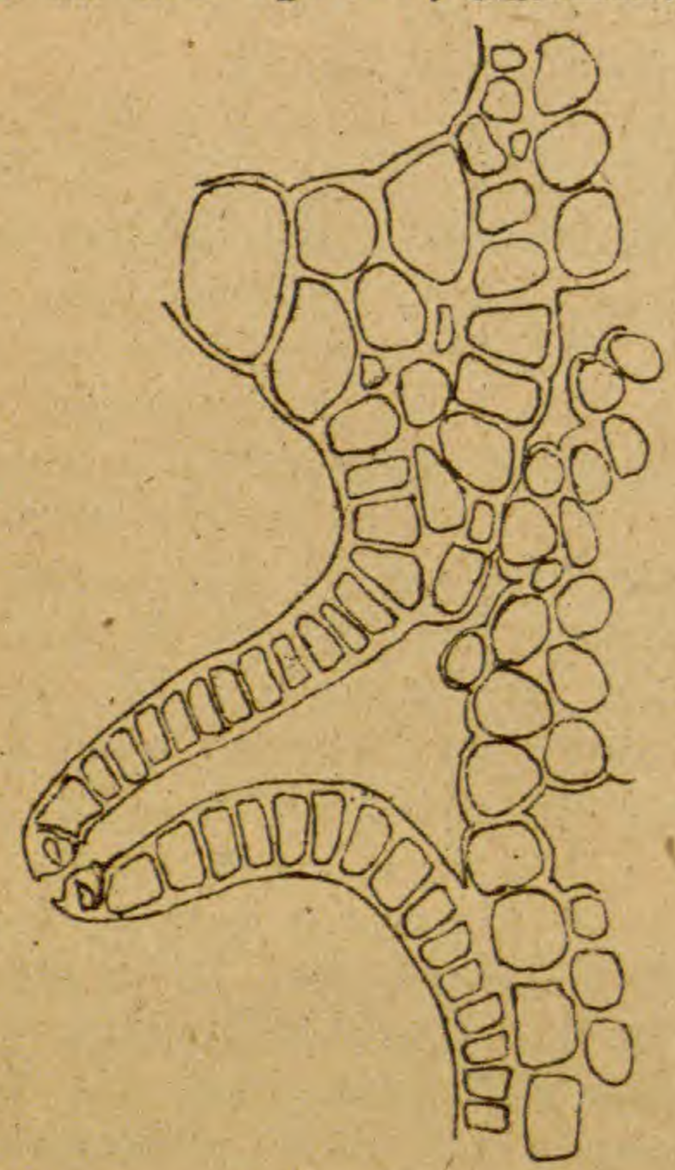

Fig. 1. Typus II, 1 cm von oben quer. 194:1.

Typus II.- 1 cm von oben. Rinde 1 mm, Bündelzone 1 mm, Markdurchmesser 9 mm. Rinde gedehnt, im übrigen aber doch ± normal, in den Rippen am breitesten. Grosse Ölgänge (bis 0,25 mm) in der Mittelrinde. Mark ± normal, zwischen den Rippen, vor den Bündeln stark radial gedehnt (vergl. dazu GRABBERT, 47, fig. 21). In den stärksten Bündeln beginnt hier und da die Verholzung des Parenchyms zwischen den Gefässen. Fasern auf dem Siebteil zum grössten Teil stark verholzt. Im Siebteil selbst keine Verholzung erkennbar. Die übergrosse Mehrzahl der Spaltöffnungen ist stark über die Epidermis hervorgehoben (vergl. Fig. 1). Stärke: C h l o r o p h y l l n e s t e r sehr zahlreich und v o l l g e p f r o p f t mit ziemlich kleinen Körnern; in d. Stärkescheide viel, grobkörnig. Sehr fein verteilte Stärke in den Bündeln, besonders in den grössten, maximal gegen die Cambiumzone zu, innen am meisten um die Gefässe. Etwa dieselbe Stärkemenge in denselben feinen Körnern enthalten auch die primären und sekundären Markstrahlen. Gegen das Mark hin verliert sie sich, geht

aber in feinster Verteilung in 1 - 2 Schichten um die grossen Bündel herum. Um die Ölgänge keine Stärke. Feinste Stärkekörnchen in mässiger Menge auch im Cambium selbst. Mässig viel rotviolet gefärbte Stärke in den Siebröhren.

5 cm. Rinde 1 - 1,5 mm, Bündelzone 1 - 1,25 mm, Markdurchmesser 12 mm. Rinde stärker gedehnt als bei 1 cm von oben. Ölgänge weiter und mehr nach aussen gelagert bis vor's Kollenchym. In der Bündelzone überall die Verholzung des Primärholzes ± stark; vor dem Cambium bleiben im ganzen Stamm einige Schichten dauernd zart. Fasern innen und aussen auf den Bündeln stark verholzt. Mark ± normal. Spaltöffnungen stark emporgehoben, aber in etwas geringerer Zahl. Starke Zunahme der Stärke, die Chlorophyllnester sind davon überschwemmt, auch die angrenzenden Kollenchymzellen sind noch ganz damit erfüllt. Wo die Spaltöffnungen ziemlich dicht zusammenliegen, enthält das ganze Kollenchym zwischen ihnen Stärke in grosser Menge, bis zur Mittelrinde dehnt sie sich aus, hier besonders um einige Ölgänge. Die Körner sind ziemlich klein, aber doch erheblich grösser als die in der Bündelzone, dagegen nur etwa 1/20 der Körner in der Stärkescheide. In dieser auch sehr starke Zunahme, ebenso in der Bündelzone, besonders gegen das Cambium hin. In den breiten, noch vollständig zarten primären Markstrahlen mässig viel, erheblich weniger aber als im Rindenkollenchym. Gegen das Mark zu nimmt die Stärke deutlich ab, reicht aber in breiterer Zone als oben bis vor die Bündel. Wie in den primären Markstrahlen auch mässig viel im zarten peripheren Holzparenchym, im Cambium und in den zarten Parenchymstreifen zwischen den primären Gefässen, besonders um diese herum, maximal in den grössten Bündeln. Im Siebteil keine Stärke.

11 cm. Rinde 1,25 - 1,5 mm, Markdurchmesser 11,5 - 12 mm. - Sehr starke radiale Dehnung der mittleren und inneren Rinde. Die Stärkescheide nimmt nie an der Deformation der Rinde teil (siehe auch Typus I). Stärkere Verholzung in der Bündelzone. Das Parenchym zwischen den primären Gefässen stark kollenchymatisch verdickt aber noch unverholzt. Abnahme d. Spaltöffnungen, diese sind auch nicht mehr ebenso stark emporgehoben, aber doch noch stark anomal. Erhebliche Abnahme der Stärke in allen Regionen. In und neben den kleinen Bündeln keine Stärke mehr, ebenso wenig im peripheren Mark. In den breiten Markstrahlen peripher noch deutlich geringe Mengen, ebenso im peripheren zarten Parenchym des Holzteils und im Cambium. In einzelnen Siebröhren wenig rotviolet gefärbte Stärke.

17 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 1,3 - 1,5 mm, Markdurchmesser 13 mm. Rinde erheblich verschmälert, keine radiale Dehnung mehr. Verholzung in der Bündelzone nimmt nach unten stetig zu. Stärke: wohl etwas weniger als bei 11 cm, Siebteil frei davon. Abnahme der Spaltöffnungen.

30 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 1,75 - 2 mm, Markdurchmesser 13 - 14 mm. Rinde wie bei 16 cm normal. In der Bündelzone sehr starke Verholzung. Zwischen den primären Gefässen nur noch wenig zartes Parenchym. Auch die primären Markstrahlen sind bis zum peripheren Mark hin verholzt, z.T. bis zur Mitte der grössten Bündel. Das periphere Mark selbst ist noch zart. Vor dem Cambium in Bündeln und Markstrahlen keine Verholzung. Deutliche Zunahme der Stärke peripher in der Rinde und in der Stärkescheide; z.T. geht die Stärke feinkörnig durch die ganze Rinde hindurch, ohne besondere Orientierung zu bestimmten Bündeln. In der Bündelzone hat infolge der weiteren Verholzung die Stärke an Ausdehnung abgenommen. (Einzelheiten über das gesetzmässige Verhalten der Stärke bei der Verholzung, bes. in der Bündelzone, finden sich in meiner Arbeit: "Zur Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von *Chaerophyllum aureum*, insbesonere seiner Achsengelenke", Beih. Bot. Zentralbl. 1923, 40.). In den peripheren zarten Partien vor dem Cambium und in diesem selbst ist die Stärkemenge aber scheinbar grösser, wenigstens hat die Grösse der Körner zugenommen, dasselbe gilt für die zarten peripheren Partien der Markstrahlen. In den Siebröhren viel rotviolet gefärbte Stärke, im Siebparenchym weniger. Im zarten Mark peripher ist jetzt deutlich feinverteilte Stärke zu erkennen in mehreren Schichten bis vor die Bündel, besonders da, wo in der ganzen Rinde die Stärke verteilt ist.

44,5 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 2 mm, Markdurchmesser 15 mm. Rinde wie vorher. Die Verholzung schiebt sich ins Mark hinein vor, sodass hier eine äussere Zone verholzt ist, während das innere Mark dauernd zart bleibt (siehe weiter unten). Abnahme der Spaltöffnungen, keine emporgehobenen mehr zu erkennen. Stärke peripher wohl weniger konzentriert aber weiter ausgedehnt als bei 30 cm. In der Stärkescheide Zunahme. Starke Zunahme im Siebteil, besonders in den Siebröhren. Vor dem Cambium und in diesem wohl wie vorher. Im zarten, peripheren, inneren Mark stellenweise deutlicher Zunahme, auch weitere Ausdehnung bis i. mittlere innere Mark, aber keine Konzentrierung um die Ölgänge. Das verholzte äussere Mark ist noch stärkefrei, ebenso sind die verholzten Markstrahlen ohne Stärke.

59 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 2 - 2,2 mm, Markdurchmesser 15 mm. Nur noch selten Spaltöffnungen zu finden; die Chlorophyllnester fehlen. Die Verholzung in den Markstrahlen und im äusseren, schmalen Mark ist fertig. Deutliche Zunahme der Stärke. Die Rinde enthält wenig bis mässig viel ± feinkörnige Stärke in ihrer ganzen Ausdehnung. In der Stärkescheide wohl etwas Abnahme. In der Cambiumregion schwache Zunahme, im peripheren innern Mark wesentlich wie vorher.

73,5 cm. Rinde 0,5 - 1 mm, Bündelzone 3,5 - 4 mm, Markdurchmesser 13 mm. Die Ölgänge sind erheblich enger als höher hinauf und soweit nach innen gerückt, dass sie in der Stärkescheide liegen. Starke Zunahme der Stärke. In der ganzen Rinde viel feinkörnige Stärke, maximal peripher im Kollenchym, das jetzt nach unten im Stamm an Verdickung abnimmt. In der Cambiumzone, in den peripheren zarten Partien der Bündel und Markstrahlen viel. Viel Stärke auch im peripheren inneren Mark bis stellenweise ins mittlere innere Mark hinein; zentrales inneres Mark zum grössten Teil schon zerfallen. Im Anschluss an das innere Mark jetzt auch im äusseren verholzten Mark und in den Markstrahlen hier und da wenig Stärke in gröberen Körnern.

86 cm, am Boden. Rinde 1 - 1,5 mm, Bündelzone 6,5 mm, Markdurchmesser 7 mm. Rinde erheblich breiter, radial gestreckt, nicht soviel gelockert wie bei Typus I. Die Ölgänge liegen innerhalb der Stärkescheide. Stellenweise zwei durch mehrere Schichten voneinander getrennte Stärkescheiden. Nur vereinzelte, mässig verdickte Bastfasern. Erhebliche Abnahme der Stärke. Noch wenig, feinverteilt durch die ganze Rinde. Stärkescheide mässig viel, ebenso in den Siebröhren. Cambiumzone und anschliessende zarte Partien frei oder doch vielleicht noch feinste Spuren in den primären Markstrahlen. Mark vollständig frei von Stärke.

Über die Zellteilungen bei beiden Typen ist zusammenfassend zu sagen, dass diese Veränderungen - besonders bei I. oben - im Mark stets zentral ihren Anfang nehmen (vergl. auch VÖCHTING 1900, 34, 45). Hier sind die Teilungen auch stets am zahlreichsten. Peripher ebenfalls zahlreiche sekundäre Teilungen, während diese in einer mittleren Region oben in der Anschwellung fast, darunter ganz fehlen. In der Rinde liegen die Dinge ähnlich, nur hören hier die Teilungen mitten eher auf als innen. Ganz unten sind sie wie im Mark wieder zahlreicher durch die ganze Rinde hindurch, auch in der Epidermis.

Zu betonen ist auch noch die Verholzung im Mark. Es hatte zuerst den Anschein, als ob diese Verholzung bei I in näherem Zusammenhang mit dem Längsspalt stehen könnte. Doch zeigte sich, dass alle daraufhin untersuchten Exemplare von I und II dieselbe Art der Verholzung im Mark aufweisen. In der mittleren Region des Marks, die ± frei ist von sekundären Zellteilungen, treten einzelne verholzte Zellen auf, nachdem bereis das periphere Mark (bei I, 16 cm v. oben) oder die Markstrahlen (bei II, 22 cm v. o.) verholzt sind. Die Verholzung erreicht ein Maximum in I bei 26 cm, in II bei 38 cm von oben. Die Zahl der verholzten Zellen ist recht beträchtlich, ebenso ihre Wanddicke; diese Zellen haben z.T. recht starke Auswüchse. Das zentrale Mark und eine periphere Zone des inneren Marks bleiben stets frei von Verholzung. Die zentrale Partie stirbt unten bald

ab. Unterhalb des Maximums ist die Verholzung zunächst schwächer, wird aber in I bei 56 cm wieder stärker, nimmt bis 68 cm wieder ab - hier hören die zentralen sekundären Teilungen auf - und ist bei 80,5 cm wieder viel stärker; hier beginnt das zentrale Mark mit dem Zerfall. Am Boden nur geringe Verholzung. Bei II nimmt unterhalb des Maximums die Verdickung langsam ab und erreicht dann 15 cm über dem Boden ein zweites aber schwächeres Maximum. Am Boden sind nur wenige Zellen verholzt, die Verdickung ist aber stärker als höher hinauf. Stärke wurde in den verholzten Zellen nie gefunden.

Von anatomischen Besonderheiten erwähne ich noch das auffallend deutliche Hervortreten des CASPARY-schen Streifens in der Stärkescheide in der untern Stammhälfte.

INHALTSSTOFFE.

Über die Verteilung der Aschenbestandteile in anomalen Sonneblumen liegen Daten vor von HOLTHUSEN. Es ist unten darauf einzugehen.

Was zunächst die Assimilate angeht, so ist das anomale Auftreten der Stärke in Rinde, Bündelzone und Mark (Typus II) oben eingehend analysiert; später ist noch darauf zurückzukommen.

Inulin fand SCHROEDER (62) im Hypokotyl sehr wenig, nach oben zunehmend. Ich fand kein Inulin, was die Angaben - für die normale Pflanze - von VÖCHTING (1894, 707), PRANTL (1870, 42, 46), HUSEMANN (1882 I, 138) und FISCHER (1898, 85, 89, 103) bestätigt. Die in grosser Menge im Alkoholmaterial vorhandenen Sphaerokristalle erweisen sich bei eingehender Analyse als Calciumphosphat (siehe unten).

Die mikrochemische Zuckeranalyse (Sommer 1922) ergab kurz folgendes:

T y p u s I. - Ganze Länge 113 cm, oben stark angeschwollen, unten erst wenig. 2 cm von oben 20 mm Durchmesser in der Aufschwellung viel Zucker in der Rinde und im peripheren Mark.

3,5 cm.	18 mm Durchm.	viel mehr Zucker, besonders im zentralen u. mittl. Mark.
10 "	12 " "	starke Zunahme.
16 "	12 " "	alles mit Zucker überschwemmt.
26 "	12 " "	weitere, enorme Zunahme, hier Maximum.

Nach unten starke Abnahme; am Boden im peripheren Mark noch viel, weniger im mittleren Mark und in der Rinde.

T y p u s II. Ganze Länge 89 cm, oben weniger, unten stark verdickt. Enorm viel Zucker, maximal oben bei etwa 17 cm; unten etwa 10 cm über dem Boden ein zweites Maximum. Zwischen beiden Maxima aber auch viel Zucker.

An anorganischen Salzen fand ich Nitrat z.T. recht viel, maximal etwa 16 cm (Typ I) von oben, also etwa 10 cm über dem Zuckermaximum. In der Anschwellung oben recht wenig, nach unten, unterhalb des Maximums, ist die Abnahme auch ± stark; am Boden kein Nitrat.

Calciumphosphat. - Typus I am 15. VIII. 22 in Alkohol gesetzt, untersucht am 18. IX, 22. - 3 cm von oben stärkste Breite. Wenig gelbliche bis bräunliche Sphaerokristalle (SCHNEIDER 1922, 178) von Calciumphosphat im peripheren und mittleren Mark, nur selten in der mittleren Rinde. Nach unten (8 cm v. o.) ist zunächst die Zunahme schwach im mittleren Mark und in der mittleren Rinde. Im zentralen und peripheren Mark ist hier nichts. Tiefer hinab ist dann die Zunahme stärker, besonders im mittleren Mark und in der mittleren Rinde, etwas Calciumphosphat aber auch im peripheren Mark und in den Markstrahlen. Das Maximum wird erreicht bei etwa 26 - 30 cm von oben. Die Kristalle sind sehr gross und zusammengeschlossen. Weiter nach unten erfolgt ± langsame Abnahme im Mark sowohl als in der Rinde, hier aber viel stärker als im Mark, sodass bei 47 cm von oben kein Calciumposphat in der Rinde mehr vorhanden ist, während hier im mittleren, besonders aber im peripheren innern Mark eine sehr starke Zunahme wieder stattgefunden hat. Bei 62 cm v. o. ist die ganze Menge im Mark wesentlich dieselbe wie bei 47 cm, im mittleren Mark vielleicht etwas geringer. Dann erfolgt weitere Zunahme, sodass bei 78 cm, ca 30 cm über dem Boden, ein zweites Maximum zu verzeichnen ist. Das periphere äussere, stark verdickte und das periphere innere, zarte

Mark sowie die stark verdickten Markstrahlen sind mit Sphaerokristallen vollgepfropft. Die Rinde ist vollständig frei. Bei 15 cm über dem Boden hat diese Menge erheblich nachgelassen, bleibt aber dann bis zum Boden wesentlich dieselbe, vor allem in den Markstrahlen. Wir haben also im Mark zwei Maxima, und zwar fällt das obere im wesentlichen zusammen mit dem Zuckermaximum (vergl. BERTHOLD II, 163). Hier liegt auch das Rindenmaximum. Das absolute Maximum im Mark liegt tiefer in den fertigen Internodien, aber nicht im Hypo- und Epikotyl.

Über das Calciumoxalat ist zu sagen, dass es ganz oben fehlt, ebenso in der gesamten Rinde. Im Mark reichert es sich zunächst im ganzen Querschnitt, dann aber mehr peripher an. Das Maximum fällt auch im wesentlichen mit dem Zucker-Maximum zusammen, nach oben reicht es bis ins Nitratmaximum (16 cm v. o.), nach unten auch ziemlich weit (36 cm v. o.), um bis zum Boden dann langsam abzunehmen.

Weitere eigene Untersuchungen liegen hier nicht vor.

HOLTHUSEN hat bei seinen Analysen den Typus II (1906, 6) vorgehabt, wo der ganze obere Stengelabschnitt an der Hypertrophie teilgenommen hat. Er untersucht neben Blatt, Blattstiel und Blattkissen den Stamm "oben und unten". Nach den Untersuchungen über die chemisch-physiologischen Gleichgewichtsverhältnisse in der Pflanze, speziell bei *Helianthus annuus* (BERTHOLD, BRANSCHEIDT) sind diese Bezeichnungen "oben" und "unten" nicht ausreichend, um die Verteilung der Salze in der Längsaxe der Pflanze zu präzisieren. Das gilt im vorliegenden Fall besonders und noch mehr für Typus I, bei dem die starke Hypertrophie nur eine kurze Spitzenpartie einnimmt. In dieser Hypertrophie liegt aber weder das Maximum der Assimilate (vergl. auch VÖCHTING 1900, 65) noch das Phosphat- und Nitratmaximum; diese liegen alle tiefer, etwa in derselben Region wie in der normalen Pflanze.

HOLTHUSENs Analysen ergeben, dass im anomalen Stamm mehr Salze vorhanden sind als im normalen, ausser K und Na. Besondere Anreicherung haben Ca und Mg erfahren, und zwar nimmt ihre Menge nach "oben" stark zu. Schwefel ist ± gleichmässig verteilt, doch ist "oben" immer etwas mehr vorhanden. Kieselsäure nimmt "oben" stark ab, desgl. Eisen, Kalium und Natrium.

IWANOFF fand die Phosphate in jungen, noch nicht entwickelten Teilen konzentriert (371). SCHIMPER gibt für die Phosphate eine mehr gleichmässige Verteilung in den chlorophyllfreien Schichten der Rinde und des Marks an (1890, 22). PETERS fand ein Verhalten, das sich mehr an das des Zuckers anschliesst (BERTHOLD II, 163). Ähnliches zeigten die oben beschriebenen anomalen Pflanzen, das absolute Maximum liegt aber hier in den fertigen Internodien. HOLTHUSEN fand im anomalen Stamm viel mehr als im normalen, "oben" mehr als "unten" (39/41).

Im Hinblick auf die Frage nach den Ursachen des anomalen Wachstums wäre es natürlich erwünscht, die absolute und relative Lage der Maxima im normalen und anomalen Stamm zu kennen.

Nachzutragen sind hier noch einige Bemerkungen über den bei Typus I aufgetretenen Spalt. Das Platzen der Rinde, überhaupt fleischiger Pflanzenteile, ist, wie VÖCHTINGs Versuche dartun, bedingt durch zu starken Turgordruck bei starkem, radialem Wachstum (VÖCHTING 1900, 64; 1908, 54; FRANK 1895, 1, 113; SORAUER 1909, 1, 321). Der Spalt verliert sich, wie oben angegeben, bei etwa 18 cm von der Spitze. Zunächst reicht er durch die Bündelzone hindurch bis in die mittlere Markregion hinein. Bei der Regeneration der Bündelzone unter den Rissflächen ist das am tiefsten im Mark gelegene das stärkste. Wenn sich nun nach unten der Riss abflacht, behält dieses Bündel seine Lage im Mark bei; es wird zusammen mit einigen angrenzenden Bündeln lansam isoliert, während sich weiter aussen die Bündelzone allmählig wieder schliesst. Zunächst bleibt also im Mark eine V-förmige Bündelgruppe liegen, die sich tiefer hinab langsam zusammenschliesst. Bei 26 cm von oben ist sie ∪-förmig und bald kreisförmig geschlossen, nicht im Zentrum des Marks, sondern in einer mittleren Region. Wir haben demnach einen aus mehreren einzelnen Bündeln gebildeten Bündelring vor uns, der seiner Entstehung nach innen die Siebteile, aussen die Holzteile trägt. Dieser konzentrische Bündelring zählt bei 6 - 16 cm von oben etwa 8, bei 26 cm v. o., vor der Ring sich zu

schliessen beginnt, ca 22 Bündel; bei 37 cm v. o. entspricht die Zahl der Einzelbündel genau der der normalen Bündelzone, 35 - 36. Innerhalb dieser pathologischen Bündelzone liegt, durch die Art der Entwicklung dieses Bündelringes bedingt, Rindengewebe vor dem Siebteil. In mehreren Schichten ist dieses Gewebe denn auch mässig kollenchymatisch verdickt. Der zentrale Teil aber, der offenbar oben noch nicht in Rindengewebe umdifferenziert war, ist auch tiefer hinab zartes Markgewebe geblieben. Bei 30 - 37 cm v. o. ist diese Region mässig verholzt mit zahlreichen Tracheiden. Weiter nach unten bildet sich diese zentrale Partie zu einem konzentrischen Bündel um, in der Mitte die Gefässe in der kollenchymatischen Zone die engen Siebteile. Ausserhalb des anomalen Bündelringes liegen mehrere kleine konzentrische Bündel mit innerem Phloem. Von innen nach aussen ergibt sich also folgende Reihenfolge der Gewebe: Gefässteil, Siebteil, kollenchymatische Rindenzone, Siebteil-Ring, Holzteil-Ring(35 - 36 Einzelbündel), normales Mark mit mehreren kleinen, konzentrischen Bündeln.

Beachtenswert ist, dass sich diese anomale Bündelregion so weit nach unten fortsetzt. Bei 40 cm v. o. ist die Ausbildung noch dieselbe wie oben erläutert, dann verliert sich zunächst das zentrale konzentrische Bündel, dann der konzentrische Bündelring und die äusseren im Mark zerstreuten Bündel, bis zuletzt bei 47 cm v. o. nur noch die kollenchymatische schwach verdickte Rindenpartie als kleiner Komplex im normalen Mark zu erkennen ist. Diese Region verschwindet dann auch schnell.

ZUSAMMENFASSUNG DER HAUPTSÄCHLICHSTEN ERGEBNISSE.

Fassen wir die nach dem Köpfen der Sonnenblume aufgetretenen Anomalien kurz zusammen, so ergibt sich als augenfälligste Veränderung am Stamm die s t a r k e A n s c h w e l l u n g oben und unten, unten immer später einsetzend als oben. Das M a r k ist nur in seinem oberen Teil, in der hypertrophischen Zone gedehnt, z. T. wenig (Typus II), z. T. stark (Typus I). Sehr starke Verbreiterung zeigt auch bei I oben die B ü n d e l z o n e, besonders die Siebteile. Bemerkenswert ist das Verhalten der R i n d e, besonders bei Typus I. Hier ist sie oben und unten in der Hypertrophie stark gedehnt und ± gelockert. Oben nimmt sie mit der Hypertrophie schnell ab, um dann in Höhe des Nitratmaximums wieder eine erhebliche radiale Dehnung aufzuweisen. Bei II liegen diese Verhältnisse nicht ebenso prägnant, die starke radiale Dehnung 11 cm von oben ist aber doch recht deutlich. Unterhalb dieser radialen Dehnung ist die Abnahme der Rindenbreite dann sehr plötzlich, so ist sie in beiden Fällen 6 - 10 cm tiefer - in Höhe des Zuckermaximums - nur noch 1/3 so stark. Weiter nach unten bleibt diese Breite zunächst erhalten, um dann über dem Boden allmählig stärker zu werden.

Die V e r h o l z u n g i m M a r k erstreckt sich nur auf eine mittlere Markregion, während die zentrale Partie und die periphere Zone des innern Marks solche verholzten Zellen nicht aufweisen. In dieser mittleren Markregion fehlen auch s e k u n d ä r e Z e l l t e i l u n g e n. Das Maximum der Verholzung liegt in beiden Typen ± weit unterhalb des Zuckermaximums; die verholzten Zellen sind hier ± stark verdickt und mit Fortsätzen versehen. Dann ist die Abnahme ziemlich schnell und tiefer hinab die Zunahme ± allmählig bis zu einem zweiten Maximum 15 - 20 cm über dem Boden. Am Boden nur einzelne, aber stark verholzte Zellen.

Eine weitere Anomalie ist das H e r v o r t r e t e n d e r S p a l t ö f f n u n g e n über die Epidermis. Auch an normalen Sonnenblumen-Pflanzen kann man am Stamm etwas über die Epidermis hervorragende Spaltöffnungen finden. Die Schliesszellen sind in diesem Fall sehr stark radial gestreckt, ein Emporheben derselben findet aber nicht statt, während im vorliegenden Fall die anomalen Formen z. T. 8 - 10 Zellen hohe "Schornsteine" die Schliesszellen tragen. Ähnliche Spaltöffnungen kommen normalerweise auf dem Mittelnerv, unterseits seitlich bei *Helianthus tuberosus* vor (JAEGER 12, vergl. auch HABERLANDT 1904, 417). Das starke Emporheben der Spaltöffnungen erklärt sich aus dem neu einsetzenden Wachstum der Rinde und der Epidermis. Da in der Epidermis die Umgebung der Spaltöffnungen am längsten zart bleibt, d.h. am jüngsten ist, so sind hier die Zellteilungen am

zahlreichsten, das Wachstum ist hier am stärksten. Dass bei Typus II die Spaltöffnungen höher sind als bei I ist wohl daraus zu verstehen, dass bei I die Rinde mehr Platz zur Dehnung hatte infolge des aufgetretenen Längsspaltes. Ob bei der normalen Behaarung das Emporheben der Spaltöffnungen einen biologischen Wert bietet, scheint fraglich (vergl. HABERLANDT 1904, 417). Nach unten nimmt die Zahl der erhöhten Spaltöffnungen und ihre Höhe selbst ab mit der geringeren Intensität des anomalen Wachstums.

Von besonderem Interesse ist die B i l d u n g u n d V e r t e i l u n g d e r S t ä r k e, die bei *Helianthus annuus* wie bei den Compositen allgemein, ausser in der Stärkescheide normalerweise fehlt. Die gesamte Stärkemenge ist bei II erheblich grösser als bei I. Die Art der Verteilung ist aber im wesentlichen die gleiche. Wir unterscheiden leicht zwei Stärkemaxima, das eine oben in der Anschwellung, das andere in einiger Entfernug über dem Boden. Das Minimum dazwischen liegt tiefer als das Zuckerminimum, etwa in der Zone der stärksten Verholzung im inneren Mark. Bei Typus I ist in der Minimumregion das periphere Mark schon verholzt, bei II noch nicht.

Im oberen 1. Maximum liegt die Hauptmenge der Stärke in den Chlorophyllnestern. In solcher Konzentration wie hier ist sie in keiner andern Region vorhanden. In der Stärkescheide auch viel; bei II wenig in den Markstrahlen und dem peripheren Mark, bei I hier nichts. Mit der Abnahme der Spaltöffnungen nimmt in den Chlorophyllnestern die Stärke ab, verbreitet sich aber allmählig durch das Kollenchym und schliesslich im untern zweiten Maximum durch die ganze Rinde, die Bündelzone und bei II bis tief ins mittlere Mark hinein. Typus I hat im Mark nie Stärke, bei Typus II enthält im zweiten Maximum selbst das verholzte äussere Mark geringe Stärkemengen. Am Boden bei II in der Rinde nur noch Spuren, in der Stärkescheide mehr, Mark frei. Bei I in Rinde und Stärkescheide weniger.

THEORETISCHES.

Was nun die Frage nach den Ursachen des anomalen Wachstums angeht, (vergl. KRAUS und WOLLNY; WOLLNY, Forsch. 1878, 1; 1879, 2; 1880, 3; 1881, 4, 1883, 6), so kommt VÖCHTING zu dem Schluss, "dass anomale Ernährung eine wichtige, vielleicht sogar die einzige Ursache der eigentümlichen Wachstumsvorgänge sei" (1908, 239), und zwar handelt es sich dabei um eine Stauung der Nährstoffe infolge Hemmung der Abwanderung. Es sind dabei zwei Möglichkeiten gegeben. Man kann sich erstens vorstellen, dass die gesteigerte Zuleitung der Nährstoffe, der Kohlenhydrate, Eiweissstoffe u.s.w. in ihrer Gesamtheit den Anstoss zu dem ungewöhnlichen Wachstum gebe und es dauernd im Gang erhalte. - Oder es lässt sich annehmen, dass ein einzelner Stoff oder eine Gruppe besonderer Verbindungen die auslösende Ursache sei, vielleicht in der Art, dass ihr Einfluss das anomale Wachstum einleitete und die übrigen Nährstoffe von diesen Stätten angezogen würden, auch wenn sie hier nicht schon vorhanden waren" (1908, 239). Der Ansicht, dass es sich um die Wirkung einzelner Elemente handeln könnte, schliesst sich auch KÜSTER an (1916, 391). Begründet wird diese Annahme durch HOLTHUSENs Analysen.

Die oben mitgeteilten Daten ergeben nun aber, dass das Maximum an Kohlenhydraten und anorganischen Salzen n i c h t in der hypertrophischen Endregion liegt, eine Tatsache, die VÖCHTING bereits selbst erwähnt hat (1900, 65).

Zur Beantwortung der kausalen Frage ist es natürlich erforderlich, den ganzen Kreis der hier auftretenden pathologischen Erscheinungen in die Betrachtungen hineinzuziehen, nicht den Stamm allein, sondern auch die Blätter und Wurzeln. Da im vorstehenden nur Beobachtungen am Stamm mitgeteilt sind, die ergänzenden Untersuchungen an Blatt, Blattstiel, Blattkissen und Wurzel aber fehlen, so kann auch eine Beantwortung der Frage nach den Ursachen der Wachstumsanomalien hier nicht versucht werden. Einige diesbezügliche Angaben mögen aber an dieser Stelle Platz finden in Beantwortung folgender Fragen:

1. Welches ist der a u s l ö s e n e d F a k t o r ?
2. Welche Faktoren bedingen den V e r l a u f, die M e c h a n i k der Anomalien?

3. Wodurch wird das Endergebnis, die F o r m der Anomalie bedingt?

Der a u s l ö s e n d e F a k t o r all' dieser Wachstumsanomalien ist zu suchen in der durch die Entfernung des Vegetationspunktes bedingten t i e f - g r e i f e n d e n Ä n d e r u n g d e r p h y s i k a l i s c h e n (morphologischen) u n d p h y s i k a l i s c h - c h e m i s c h e n (physiologischen) K o r r e l a t i o n e n, nicht nur in der Axe, sondern zwischen allen Organen, die "unter sich in ungleicher Weise den verschiedenen gegenseitigen Beeinflussungen unterworfen und dem Ganzen in verschiedener Weise subordiniert sind" (BERTHOLD II, 2). Der Wundreiz tritt hier offenbar mehr zurück, seine Wirkung ist nur örtlicher Natur. Es sind aber nicht nur die Korrelationen zwischen den Organsystemen und Organen untereinander gestört, sondern auch zwischen den einzelnen Geweben und Gewebesystemen in den einzelnen Organen. Über die Natur dieser korrelativen Wechselwirkungen im einzelnen sind wir noch vollkommen im Unklaren. Das Experiment hat aber gelehrt, dass jegliche Störung des korrelativen Gleichgewichts irgendwelche grössere oder geringere Anomalien im Organismus der Pflanze bedingt. Die Ausmasse dieser Anomalien sind nicht oder nicht wesentlich abhängig von der Masse des z.B. wegoperierten oder verletzten Organs oder Gewebes, sondern von dem Grad der Subordination und Arbeitsleistung des entfernten Teiles im gesamten Organismus. Vollständige Entfernung des Marks bis zu den Markinitialen bei der Sonnenblume ergibt keine andere morphologische Veränderung der Pflanze als solanges Verharren auf demselben Entwickelungszustand, bis das Mark vollständig regeneriert ist. Irgenwelche morphologische Anomalien sind nicht zu erkennen. Die Operation vollzieht sich bei einiger Vorsicht ohne erkennbare Schädigung der Pflanze. Die Blätter bleiben frisch und prall und nach beendeter Mark-Regeneration geht das Wachstum normal weiter.

Die grössten Erschütterungen im Gleichgewicht des pflanzlichen Organismus scheint nun nach allen bisherigen diesbezüglichen Versuchen die Entfernung des Vegetationspunktes am noch wachsenden Stengel hervorzurufen.

VÖCHTING hat die Frage aufgeworfen, ob die Minderbelastung nach Fortnahme des Köpfchens die Ursache der Anomalien bedeute. Seine Versuche führen ihn aber zu dem Ergebnis, dass "nicht die Last als solche die Bildung der mechanischen Elemente - die mechanischen Elemente sind in den hypertrophierten Stengel stark reduziert - bewirkt, sondern es sindinnere Wechselbeziehungen, sogenannte Korrelationen, die hier ursächlich eingreifen" (1902, 283; 1908, 283, 285 ... 294). Dass nicht die Last des Köpfchens entscheidend sein kann, ergibt sich - für die Sonnenblume wenigstens - schon daraus, dass diese Anomalien auch dann entstehen, wenn das Köpfchen als solches noch nicht ausgebildet ist bei der Operation, und zwar sind die Ausmasse der Hypertrophieen am grössten, je früher die Operation vorgenommen wird. Bei Gruppe II verdickt sich der ganze obere Stammteil, die Längsrippen u. Blattkissen treten stark hervor, bei I ist die Anschwellung zwar erheblich stärker, aber auch erheblich kürzer; bei II ist die Stärkebildung bedeutend grösser als bei I. Die Anomalien sind am grössten, wenn nicht nur die End-, sondern auch die Seitenknospen entfernt werden, deren Gewicht doch sicherlich ausserordentlich gering ist.

An die Wirkung hypothetischer blütenbildender Stoffe oder dergleichen zu denken (VÖCHTING 1908, 237 ff) scheint mir nicht erforderlich, da ja entgegen VÖCHTINGs Angaben über den Kohlrabi (1908, 240) bei der Sonnenblume die Bildung der Hypertrophien auch dann eintritt, wenn die Operation vorgenommen wird nachdem "die Blüten schon den Knospenzustand erreicht, also ihre Geschlechtszellen erzeugt haben".

Dem Vegetationspunkt kommt vielmehr in der ganzen pflanzlichen Organisation eine solch' überrag-ende Stellung zu, dass seine Entfernung eine grundsätzliche Neuorientierung des morphologischen und physiologischen Gleichgewichts bedingt. "Die Scheitelregion ist die Region, in der die morphologische Gliederung statthat" (BERTHOLD II, 183). Der Vegetationspunkt ist als ein Gebild zu betrachten, "mit einer besonderen Regulationsvorrichtung" (VÖCHTING 1908, 296).

Es frägt sich nun, welches d i e F a k t o r e n sind, d i e d e n V e r l a u f , d i e M e c h a n i k d e r A n o m a l i e n b e d i n g -

e n. Diese Frage ist aber nichts anderes als die Frage nach den Bedingungen der Herstellung des neuen physikalischen und physikalisch-chemischen Gleichgewichts. In diese Vorgänge fehlt uns einstweilen noch jeder tiefere Einblick. Es liegt nahe, wie VÖCHTING u. a. es tun, die Stauung der Assimilate für die Deformation verantwortlich zu machen. Von einer solchen Stauung in der Hypertrophie selbst kann aber nach den vorliegenden Untersuchungen, wie bereits oben betont, keine Rede sein. Immerhin könnte man nutritive Reizung der in andern Regionen gestauten Nährstoffe annehmen (vergl. HOLTHUSEN, VÖCHTING). Nach unsern Untersuchungen kann gesagt werden, dass die Lage der einzelnen Maxima der organischen und anorganischen Stoffe nach der Operation im wesentlichen unverändert bleibt. Wie für alle infrage kommenden Inhaltsstoffe die Dinge liegen, ist uns indessen nicht bekannt, eine genaue Kenntnis dieser Verhältnisse wäre natürlich erwünscht. Wenn nun weitere Untersuchungen tatsächlich eine ziemliche Übereinstimmung dieser Gleichgewichtsverhältnisse - was die Lage der einzelnen Maxima angeht - in der anomalen und gleich entwickelten normalen Pflanze ergeben, dann müssen die Störungen in feineren Physiologischen Besonderheiten zu suchen sein.

In dieser Beziehung scheinen mir zwei Faktorengruppen von besonderer Wichtigkeit: 1. Die s p e z i f i s c h e E r n ä h r u n g s w e i s e der betreffenden Pflanze in Verbindung mit der Zusammensetzung der anorganischen Nahrung; 2. die s p e c i f i s c h e W i r k u n g s w e i s e der einzelnen Nährsalze.

Was die spezifische Ernährungsweise angeht, so wissen wir, dass die maximale Aufnahme der einzelnen Nährsalze nicht zu gleicher Zeit erfolgt. "So nehmen Lärche und Kiefer die Hauptmenge ihres Kaliums im Nachsommer auf, während die Fichte hauptsächlich im Vorsommer und die Tanne in der Hauptsache schon im Frühling sich mit diesem Element versorgt. Die Calcium-Aufnahme geschieht bei Lärche und Fichte am intensivsten im Nachsommer, bei der Tanne gleichmässig vom Frühling bis zum Spätherbst, bei der Kiefer ausschliesslich im Nachsommer und Herbst" (BÜSGEN 267, hier auch weitere Angaben über Phosphorsäure, Magnesium, Stickstoff, auch für andere Pflanzen und die diesbezügliche Literatur). "Den relativ geringsten Wasserverbrauch zeigen die Pflanzen (Hafer) in der Zeit der stärksten Zunahme" - der Assimilation - "während der relativ stärkste Wasserverbrauch zeitig mit der geringsten Trockenzunahme zusammenfällt, also am Anfang und am Schluss der Vegetation liegt" (v. SEELHORST-BÜNGER 1907, 239). Dass andererseits die Nährlösung nicht für alle Pflanzen gleichmässig zusammengesetzt sein darf, ist hinlänglich bekannt.

Wie im einzelnen diese Verhältnisse bei der Sonnenblume liegen, ist bisher nicht eingehend untersucht. Jedenfalls kommt sie in 2 pro mille Nährlösung nach SCHIMPER und TOLLENS nicht über die Entfaltung des zweiten Blattpaars hinaus, dann stirbt der Vegetationspunkt ab, die jüngsten Blätter vergilben. Eigene Versuche mit Wasserkulturen haben ergeben, dass die Nährlösung einen reichlichen Überschuss an Calcium enthalten muss, um eine normale Entwickelung zu ermöglichen. Doch eignen sich nicht alle Calciumsalze in gleicher Weise dazu. Dabei zeigt sich, dass die Sonnenblume ihren grössten Calciumbedarf v o r der Blütezeit und zwar schon recht bald gedeckt hat, als Calciumsalz dient in dieser Zeit am besten Gips in reichlichem Überschuss; während des Blühens ist der Calciumbedarf geringer, Calciumchlorid ist dann geeigneter als Gips. Ähnlich verhält sich die Phosphorsäure. Während das Kalium bald nach der Keimung und während der Blüte sehr stark aufgenommen wird, liegt das Magnesium-Maximum zwischen diesen Zeitpunkten. Systematische Untersuchungen wurden in dieser Richtung nicht weiter angestellt. Wie unter diesen Gesichtspunkten die Angaben HOLTHUSENs zu bewerten sind, bleibt eingehenderen Untersuchungen vorbehalten.

Im engsten Zusammenhang mit der spezifischen Nahrungsaufnahme der Pflanzen steht die spezifische Wirkung der einzelnen Nährsalze. Kurz zusammenfassend berichtet BERTHOLD (II, 194 ff) darüber und ausführliche Literaturverzeichnisse finden sich bei GERNECK und PETHYBRIDGE. VAGELER (1907) fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen an der Kartoffel wie folgt zusammen: "Obwohl natürlich Phosphorsäure, Stickstoff und Kali als unentbehrliche Nährstoffe unbedingt vorhanden sein müssen wenn die Pflanze gedeihen soll und insofern als gleichwertig zu betrachten sind, übt ein jeder Stoff doch eine ganz bestimmte strukturgebende Wirkung im

Pflanzenorganismus aus". "Phosphorsäure wirkt besonders auf die Ausbildung von Stützgeweben, also gewebeverdichtend und unter Umständen die produktiven Gewebe beeinträchtigend. Dem Stickstoff fällt gerade die umgekehrte Rolle zu, indem er auf Kosten der Festigkeit die produktiven Gewebe vermehrt, während Kali speziell die Schutzgewebe des Organismus stärkt, gleichzeitig aber sowohl auf Stütz- wie auf Produktionsgewebe günstig, mindestens aber nicht nachteilig wirkt" (214). Natriumchlorid scheint ähnlich zu wirken wie die Phosphorsäure (Gerneck); NaCl wirkt nach PETHYBRIDGE auch membranverdickend.

Eine stark stimulierende Wirkung auf die lebende Substanz allgemein schreibt POPOFF den Magnesium- und Mangansalzen zu, nicht allein die vegetativen Organe betreffend, sondern auch die Fruchtausbildung.

In diesem Sommer kultivierte ich u. a. Sonnenblumen in TOLLENS' Lösung, der 1 promille $CaCl_2$ zugegeben war. Nach 4 Wochen, am 17. VII. 22, wurden weitere 2 promille $CaCl_2$ zugegeben und am 20. VII. 22 etwa 50 ccm gesättigte Gipslösung + 1 promille KCl. Am 11. VIII. 22 war die Pflanze 73 cm hoch mit einem etwa 2 cm breiten Köpfchen. Die Versteifung reichte bis etwa 50 - 55 cm über dem Wurzelansatz. Die Pflanze war normal gewachsen. Das Merkwürdige war nun, dass sie in dieser Region von ca 10 - 12 cm, und etwa 53 - 65 cm Höhe w e d e r H a a r e n o c h S p a l t ö f f n u n g e n gebildet hatte, während darüber und darunter die Behaarung sehr stark war, ausser am Hypokotyl; auch Spaltöffnungen waren ober- und unterhalb dieser Zone normal ausgebildet. Diese Haar- uns Spaltöffnungsfreie Region fällt zusammen mit der Zuckerregion, z.T. bis in die Nitratregion hinaufreichend.

Nun kommt den verschiedenen Salzen nicht nur eine spezifische strukturgebende Bedeutung zu, sondern auch eine chemisch-physiologische. "Die Menge der als Reservestoffe niedergelegten Kohlenhydrate (Stärke, Zucker) bei Kartoffeln, Getreide und Zuckerrüben ist direkt abhängig von der gegebenen Kalimenge" (SORAUER 1909, I, 298). "Nach den Studien von NOBBE rief ein Zusatz von Chlorkalium, einer sehr günstigen Verbindung, bei der seit Monaten ruhenden Kali-hungrigen Pflanze nach 2 - 3 Tagen schon eine Zuwachssteigerung hervor; darauf begann die S t ä r k e b i l d u n g" (SORAUER 1909, I, 299). "Zur Bildung der Stärke selbst ist kein Kalk nötig" (SORAUER 1909, I. 299). Mit dem Einfluss der Phosphate auf die Stärkelösung und -Bildung beschäftigt sich FOUARD (1907)."Je nach ihrer sauren, neutralen oder alkalischen Beschaffenheit wirken Phosphate auf Lösung und Bildung der Stärke" (BÜSGEN 279 nach FOUARD).

Die Wirkungsweise der einzelnen Salze und in Verbindung untereinander bei gegenseitiger Beeinflussung ist in der normalen Pflanze zusammen mit noch vielen innern und äusseren Faktoren eine für eine bestimmte Pflanze ganz gesetzmässige. Es fragt sich nun, ob diese Gesetzmässigkeit der zeitlichen Aufnahme und spezifischen Wirkungsweise der einzelnen Salze nach Entfernung des Vegetationspunktes, der "Regulations-Vorrichtung" (VÖCHTING) nicht durchbrochen wird. Wenn das der Fall ist, wenn für die dem Normalen entsprechende Gesetzmässigkeit ein anderes Gleichgewicht der Entwicklungsfaktoren eintritt, dann kann nicht mehr Normales gebildet werden. "Je nach der augenblicklichen Kombination der Vegetationsfaktoren ändert sich der Produktionsmodus und das Produkt, nämlich der Pflanzenleib"(SORAUER 1909, I. 361). Die relative Lage der einzelnen Inhaltsstoff-Maxima in der Pflanze ist im Verlauf der Entwickelung eine organisationsphysiologische Gesetzmässigkeit von allgemeiner Bedeutung (BERTHOLD II, 147, 218). Unsere Untersuchungen haben ergeben, dass diese Gesetzmässigkeit in der anomalen Pflanze dieselbe geblieben ist. Da nun aber nach Entfernung des Vegetationspunktes tiefgreifende Gleichgewichts-Störungen stattgefunden haben, so müssen die oben skizzierten Faktoren dabei eine bedeutende, wenn nicht die bedeutendste Rolle spielen. Dass tatsächlich inbezug auf die einzelnen Salze nach der Operation eine Veränderung eingetreten ist, ergeben HOLTHUSENs Untersuchungen recht deutlich. Die einen Elemente werden in grösserer, die andern in geringerer Menge aufgenommen und gespeichert, die Zu- oder Abnahme ist auch verschieden in Axe, Blättern und Wurzeln. Welche Verschiebung in der zeitlichen Aufnahme stattgefunden hat geht aus HOLTHUSENs Untersuchungen nicht hervor; dass aber eine solche statthat, ist nach seinen Analysen

wahrscheinlich. Hier hat das Experiment erneut einzusetzen und nur eingehende systematisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen können hier Klarheit schaffen. Es ist dabei aber nicht nur auf die verschiedenen Organe und Organteile, sondern auch auf die einzelnen topographischen Gewebe zu achten, ganz besonders, wenn wie die mit Änderung der Salzaufnahme verbundene Änderung der zeitlichen Wirkung der einzelnen Salze ins Auge fassen. Es fragt sich aber auch, ob die spezifische Wirkung in allen Einzelheiten noch dieselbe geblieben ist. An und für sich ist daran nicht zu zweifeln. Da es sich aber im komplizierten Organismus nie um die isolierte Wirkung eines einzelnen Salzes handelt, sondern um einen Komplex miteinander und gegen einander wirkender Komponenten, so ergibt sich, dass die strukturbildende Wirkung der unter andern Kombinationen stehenden Komponenten eine andere sein muss als bei dem Normalen.

Wenn wir nun neben den morphologischen Anomalien die auffällige Stärkebildung ins Auge fassen, so ist klar, dass wir es in diesen Zellen und Geweben mit einem vollständig geänderten physiologischen Zustand zutun haben, der eben die Stärkebildung ermöglicht oder bedingt. Dass hier die Stärkebildung nicht infolge höherer Zuckekonzentration zustande kommt, ist nach der Verteilung beider Stoffe wohl nicht zweifelhaft. Stärke und Zucker weichen sich aus; in der Zone des Zuckermaximums liegt das Stärkeminimum. In welcher Weise die Stärkebildung andererseits mit dem aufgenommenen Kali in Beziehung steht, wurde experimentell nicht weiter verfolgt; nach HOLTHUSEN ist gerade das Kalium in der anomalen Pflanze in geringerer Menge vorhanden als in der normalen und nimmt zudem nach oben ab. Eher lässt sich vermuten, dass die Phosphorsäure, das Calcium und Magnesium hier einen bedeutenden Einfluss ausüben. Saure Tri-Phosphate wirken auf die Stärke löslich (FOUARD). Ob mit dieser Tatsache zu rechnen ist, wenn man die Lage der Maxima und Minima von Stärke und Phosphorsäure vergleicht, bleibt weiteren Untersuchungen zu entscheiden vorbehalten; jedenfalls nimmt mit steigendem Phosphorsäuregehalt die Stärkemenge ab. Calcium und Magnesium erfahren in der anomalen Pflanze eine starke Steigerung (HOLTHUSEN).

Weiter auf all' diese noch vollständig offenen Fragen einzugehen hat einstweilen keinen Wert. Exakte Versuche haben hier voraufzugehen. Es würde auch an die Frage heranzutreten sein, ob all' diese morphologischen und physiologischen Anomalien, besonders auch das eigentümliche Verhalten der Rinde und vor allem die Stärkebildung, im Experiment nicht auch an der gesunden, normalen Pflanze durch zeitlich verschiedene Zusammensetzung der Nährlösung und Änderung der Nährsalz-Konzentrationen erreicht werden könnten, oder ob sich diese Erscheinungen nicht durch andere Eingriffe als das Köpfen ebenfalls erzielen liessen.

Es ergibt sich aus vorstehenden Betrachtungen, dass die den Verlauf der anomalen Bildungen bedingenden Faktoren einen ungeheuer komplizierten Komplex von Einzelwirkungen darstellen. Es handel sich um eine ganze Reihe ergänzender und widerstrebender Komponenten, unter denen die mineralischen Salze, vor allem Calcium, Magnesium und Phosphorsäure sicherlich eine hervorragende Rolle spielen.

Wie eingangs betont hängt das Resultat dieser anomalen Wachstumsvorgänge, die Form der Anomalie, ab von dem entwickelungsphysiologischen Alter der Pflanzen zur Zeit der Operation. Das entscheidende ist der organisationsphysiologische Zustand, die Kombination aller Wachstumsfaktoren, die physiologische Stimmung im Augenblick der Operation, also der Auslösung. In erster Linie wohl massgebend ist der Grad der Verholzung in der Bündelzone, denn wenn diese bereits bis zur Spitze verholzt ist, kann das Mark an der Verdickung nicht mehr teilnehmen. Für die Rinde liegen die Dinge naturgemäss anders und wir sehen darum auch, dass die Rinde in beiden beschriebenen Typen wesentlich gleiche, charakteristische Besonderheiten zeigt. Die basale Verdickung folgt der Verdickung in den jüngeren Sprossteilen, kann aber mächtiger werden als diese. Auch die Stärkebildung und Stärkemenge hängt vom Zeitpunkt der Operation ab. In den physiologisch früher operierten Pflanzen wird am meisten Stärke gebildet und ihre Ausdehnung ist hier auch am grössten.

LITERATURVERZEICHNIS.

BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Leipzig 1898, I; 1904, II.1. - BOODLE, On lignification in the ploem of *Helianthus annuus*. Ann. of Bot. 1902, 16. - BRANSCHEIDT, Zur Kenntnis der Stoffverteilung im Keimling der Sonnenblume. Landw. Jahrb. 1920, 54. - BRANSCHEIDT, Zur Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von *Chaerophyllum aureum*, insbesondere seiner Achsengelenke. Beih. Bot. Zentralbl. 1923, Heft 1, 40. - BÜSGEN, Bau und Leben unserer Waldbäume. 2. ed., Jena 1917. - FISCHER, H., Über Inulin, sein Verhalten ausserhalb und innerhalb der Pflanzen. Cohn's Beitr. 1898, 8. - PETHYBRIDGE, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwickelung und den Bau der Pflanzen. Diss. Göttingen 1899. - POPOFF, Die Stimulierung (Hebung) der Zellfunktionen und ihre theoretsche und landwirstchaftliche Bedeutung. Naturw. Wochenschr. 1922, N. F. 21. - PRANTL, Das Inulin, München 1870. - SCHNEIDER, Die botanische Mikrotechnik. 2. ed. Jena 1922. - SCHIMPER, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890, 73. - SCHROEDER, W., Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus*. Dissertation Göttingen 1912. - v. SEELHORST u. BINGER, Untersuchungen über den Einfluss von Wärme und Sonnenschein auf die Entwickelung des Hafers bei verschiedener Bodenfeuchtigkeit. Journ. f. Landw. 1907, 55. - SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankheiten, 3. ed. Berlin 1901, 1. - VAGELER, Untersuchungen über den morphologischen Einfluss der Düngung auf d. Kartoffel, Journ. f. Landw. 1907, 55. - VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse. Pringsh. Jahrb. 1900, 34. - VÖCHTING, Zur experimentellen Anatomie. Nachr. Ges. d. Wissensch. Göttingen 1902. - VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908, I. - WOLLNY, Untersuchungen über die künstliche Beeinflussung der innern Wachstumsursachen, Wollny, Forschungen 1885, 8.

Zur Anatomie der Harzgänge von Pinus silvestris.

Von ERNST MUENCH (Tharandt).

Bei meinen Arbeiten zur Einführung und wissenschaftlichen Begründung der Kiefernharznutzung im Krieg war ich veranlasst, auch die Anatomie der Kiefern-Harzgänge zu überprüfen (1). Ich achtete dabei besonders auf das An- und Abschwellen der Auskleidungszellen (Sekretions- oder Epithelzellen). Auf dem Querschnitt erscheinen diese bald in Form eines dünnen Wandbelags (Fig. 1), bald als mehr oder weniger weit vorgewölbte Blasen (Fig. 2), die oft das Lumen des Harzganges vollständig ausfüllen

Die älteren Autoren scheinen auf diese Gestaltsänderung nicht geachtet zu haben, doch sind sie sicher vielen Botanikern bekannt, weil das Kiefernholz als beliebtes Untersuchungsobjekt für mikroskopische Übungen oft zu Gesicht kommt. v. TUBEUF (2) schreibt, wie ich in meiner Arbeit anführte (p. 41), das Auspressen des Balsams erfolge bei der Kiefer durch den Turgordruck der Auskleidungszellen, die wie aufgeblasene Gummiballons sich in die Harzgänge hinein ausdehnten.

Um diese Gestaltsänderungen genauer zu untersuchen führte ich eingehende osmotische Untersuchungen aus, indem ich durch Zusatz von Wasser oder Zuckerlösung verschiedener Konzentration (p. 46) das An- und Abschwellen unter dem Mikroskop vor Augen führte. Die aufgetretenen Gestaltsänderungen gab ich in zahlreichen Zeichnungen wieder. Die Auskleidungszellen zeigten ungemein hohe osmotische Werte, da sie noch einer etwa 100-prozentigen Rohrzuckerlösung Wasser entzogen und dabei etwas anschwollen. Ich schloss daraus, dass sie beim Anschwellen einen Druck von über 100 Atmosphaeren entwickeln und mit dieser Kraft den Balsam aus dem Harzgang pressen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Branscheidt P.

Artikel/Article: Zur Kenntnis der experimentelien Beeinflussung der Wachstumsfaktoren in der Pflanze, 181-195