Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums.

Von

A. Ursprung.

Mit 1 Abbildung im Text.

Obschon unsere Kenntnisse über das exzentrische Dickenwachstum durch zahlreiche Untersuchungen eine wesentliche Erweiterung und Vertiefung erfahren haben, sind wir doch von einer zuverlässigen Erklärung noch weit entfernt. Besonders auf die Frage nach den bewirkenden Ursachen läßt sich trotz vielfacher Bemühungen durchaus keine befriedigende Antwort geben. Um in diesem Punkte weiter zu kommen, wird man zwei Wege einschlagen können. Der eine besteht darin, daß man experimentell die Wirkung eines bestimmten Faktors studiert, unter bestmöglichem Ausschluß der übrigen Faktoren. Diese Versuche verlangen, besonders wenn sie mit größeren Holzpflanzen ausgeführt werden sollen, Einrichtungen, die sich nicht jeder verschaffen kann; auch müssen die Experimente oft auf längere Zeit sich ausdehnen, wenn man starke Ausschläge erhalten will. Starke Exzentrizitäten sind aber zweifellos besser geeignet, die bewirkenden Ursachen ausfindig zu machen, als schwache Zuwachsdifferenzen, wie sie beinahe an jedem Querschnitt vorkommen. Ich habe daher den zweiten Weg eingeschlagen und nach deutlichen Zuwachsverschiedenheiten gesucht, welche nach früheren Erfahrungen [1]) an den Krümmungsstellen zu erwarten waren.

Um ferner den schwer zu kontrollierenden Einfluß des Bodendruckes auszuschließen, benutzte ich ausschließlich solche Wurzel-

[1]) Ursprung, A., Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. (Beih. z. Bot. Centralbl. 1905. Bd. XIX. Abt. I. p. 213.)

stücke, die gänzlich freilagen, oder doch nur auf kurze Strecken und ganz lose an den Boden grenzten.

Da an den Krümmungsstellen stets innere Längsspannungen vorkommen, und das Verhalten des Dickenwachstums oft auffallend regelmäßig ist, so schien es angebracht, im Anschluß an die morphologischen Untersuchungen die Bedeutung der Längsspannungen zu diskutieren, wobei natürlich auch die Erfahrungen an geraden Organen, sowie die einschlägigen Studien an Krautpflanzen berücksichtigt werden mußten.

Das Untersuchungsmaterial stammt zum größten Teil von Bäumen, die an steilen Abhängen wuchsen und bei denen ein Teil der Wurzeln streckenweise seit Jahren bloßgelegt war. Die Orientierung der abgesägten Wurzelstücke notierte ich an Ort und Stelle durch Anbringen von Marken und Aufnahme von Skizzen. Zu Hause wurde dann jede Krümmungsstelle quer durchgesägt und ausreichend geglättet.

Eine erschöpfende Darstellung des Zusammenhanges zwischen Krümmung und exzentrischem Dickenwachstum erfordert eine genaue Wiedergabe dieser beiden Größen, was durch Photographien zu geschehen hätte. Da infolge des exzentrischen Dickenwachstums die Krümmung von Jahr zu Jahr sich ändert, so müßte während vieler Jahre die Gestaltsveränderung der Wurzel auf photographischem Wege verfolgt oder doch ein in der Krümmungsebene verlaufender und durch das Mark gehender Längsschnitt reproduziert werden. Die Publikation eines umfangreicheren Materials in dieser Form ist aber mit Schwierigkeiten verbunden. Da ferner, wie wir später noch sehen werden, genauere quantitative Beziehungen zwischen der Krümmung und der Stärke der Exzentrizität nicht zu konstatieren und auch nicht zu erwarten sind, so habe ich von Figuren völlig Abstand genommen. Zur Veranschaulichung des exzentrischen Dickenwachstums begnügte ich mich bei jedem Querschnitt mit der Angabe von vier Radien, und um die Beziehung zwischen Krümmung und exzentrischem Dickenwachstum erkennen zu können, ist jeweils der Zuwachs auf der konkaven Seite fett gedruckt. Zähler und Nenner des Bruches geben den Gesamtzuwachs des Holzkörpers über und unter dem Mark an, die Zahlen vor und hinter dem Bruch bedeuten den Gesamtzuwachs des Holzkörpers links und rechts vom Mark. Wich die Richtung des stärksten Radius nur wenig von der vertikalen oder horizontalen ab, so wurde sie ihr gleichgesetzt. Es durfte dies deshalb geschehen, weil es uns nur auf die Darstellung der Beziehungen zwischen exzentrischem Dickenwachstum und Wurzelkrümmung ankam und weil bei unserem Untersuchungsmaterial der stärkste Radius in die Krümmungsebene fiel. Lag der exzentrische Querschnitt in einer horizontalen Ebene, so wurde jener Zuwachs in den Zähler gesetzt, welcher der Oberseite des vorhergehenden Schnittes entsprach. Wo nichts besonderes bemerkt ist, sind die Zuwachsgrößen in Zentimetern angegeben.

Um unsere Darstellungsweise an einem speziellen Beispiel zu erläutern, sei Wurzel 36 gewählt. Bei Schnitt 1, 3 und 5 ist die

Zahl vor dem Bruch fett gedruckt, was also sagen will, daß die Konkavität der Krümmung auf der linken Flanke liegt; bei Schnitt 4 liegt sie auf der rechten. Bei Schnitt 2 hat die Krümmung eine solche Richtung, daß sowohl die Oberseite wie auch die rechte Flanke mit einer Konkavität zusammenfallen.

Beobachtungen.

a. Wurzeln von Picea excelsa.

Die zunächst folgenden Wurzelstücke liegen horizontal und sind in annähernd horizontaler Ebene gekrümmt.

1. Die Wurzel führt an der untersuchten Stelle eine ziemlich scharfe Kurve aus und bildet einen Winkel von ca. 140°. Das Dickenwachstum erweist sich auf der konkaven Seite bedeutend gefördert. Die Exzentrizität

$$\mathbf{4{,}4}\ \frac{1{,}2}{1{,}2}\ 0{,}6$$

ist aber in einzelnen Ringen noch viel stärker als im Gesamtzuwachs, da in den letzten Jahren wahrscheinlich infolge des zum Teil schon verwirklichten Krümmungsausgleiches das Wachstum gleichmäßiger war. Als Beispiel sei ein Jahresring angeführt, der auf der konvexen Seite 0,3 mm, auf der konkaven dagegen 6 mm breit war.

2. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene mehrfach hin und hergekrümmt. Der stärkere Zuwachs liegt bald auf der linken, bald auf der rechten Flanke, fällt aber stets — ausgenommen Schnitt 2 — mit der konkaven Seite zusammen. Worauf die Aus-

Schnitt 1: $\mathbf{1{,}9}\ \frac{1{,}9}{0{,}4}\ 0{,}5$

Schnitt 2: $1{,}3\ \frac{1{,}9}{0{,}5}\ \mathbf{1{,}0}$

Schnitt 3: $\mathbf{1{,}6}\ \frac{1{,}7}{0{,}7}\ 1{,}1$

Schnitt 4: $0{,}7$ —— $\mathbf{1{,}4}$

Schnitt 5: $\mathbf{1{,}7}$ —— $0{,}6$

Schnitt 6: $1{,}2\ \frac{1{,}7}{0{,}8}\ \mathbf{1{,}6}$

nahmestellung des Schnittes 2 und die starke Epinastie der Wurzel zurückzuführen ist, läßt sich nicht feststellen.

3. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene schwach S-förmig gekrümmt und die konkave Seite im Dickenwachstum gefördert.

Schnitt 1: $\mathbf{1{,}7}\ \frac{1{,}2}{1{,}1}\ 0{,}9$

Schnitt 2: $0{,}9\ \frac{1{,}0}{1{,}1}\ \mathbf{1{,}5}$

4. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene S-förmig gekrümmt. Die erste Krümmung, welcher Schnitt 1 entspricht, ist stark, die zweite Krümmung bedeutend schwächer. Der stärkeren Krümmung entspricht die stärkere Exzentrizität. Wachstumsförderung der konkaven Seite.

Schnitt 1: **5,9** $\frac{1,2}{2,3}$ 0,7

Schnitt 2: 1,5 $\frac{2,0}{2,3}$ **3,7**

5. Die Wurzel ist ziemlich gleichmäßig S-förmig gekrümmt und die konkave Seite jeweils gefördert.

Schnitt 1: **4,5** $\frac{2,4}{3,2}$ 2,1

Schnitt 2: 2,0 $\frac{2,4}{2,8}$ **4,8**

6. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene gekrümmt und die konkave Seite im Dickenwachstum gefördert.

2,5 $\frac{1,7}{2,0}$ 1,7

7. Lage und Verhalten der Wurzel ist gleich wie im vorigen Fall.

1,9 $\frac{0,9}{1,4}$ 0,9

8. Die Wurzel weist in horizontaler Ebene eine ziemlich scharfe Krümmung auf.

2,0 $\frac{1,4}{3,3}$ 4,1

Hier fällt die Förderung der konvexen Seite auf; wodurch dieses abweichende Verhalten bedingt war, vermag ich nicht anzugeben. Die deutliche Hyponastie ist erwähnenswert, da die Wurzel dem Erdboden auflag.

9. Die Wurzel beschreibt einen halbkreisförmigen Bogen. Seine Orientierung im Raume ist unbekannt; es wird willkürlich angenommen, der Halbkreis liege in einer horizontalen Ebene. Die konkave linke Flanke ist dem Zentrum des Krümmungskreises zugekehrt:

Schnitt 1: **2,4** — 1,4
Schnitt 2: **1,9** — 1,5
Schnitt 3: **1,6** — 2,1
Schnitt 4: **2,6** — 1,2
Schnitt 5: **2,3** — 1,3

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite, mit Ausnahme von Schnitt 3. An dieser abweichenden Stelle war jedoch das Dickenwachstum auf der konkaven Seite während einiger Zeit infolge einer Verletzung gehemmt und konnte erst nach dem Wundverschluß und der Neubildung des Kambiums wieder beginnen.

10.

Schnitt 1: **2,9** $\frac{1,3}{1,5}$ 1,1

Schnitt 2: 0,5 —— **4,4**

11. Schnitt 1: 1,1 $\frac{1,2}{1,5}$ **2,0**
Schnitt 2: **1,6** 0,6

12. Schnitt 1: 1,0 $\frac{1,2}{1,3}$ **1,8**
Schnitt 2: **1,9** $\frac{1,0}{1,2}$ 0,8
Schnitt 3: 0,9 $\frac{0,9}{1,3}$ **2,2**

13. **0,7** $\frac{0,5}{0,5}$ 0,3

14. 0,7 $\frac{0,9}{1,6}$ **1,7**

Die stärkere Ausbildung der rechten Flanke läßt sich auf eine entsprechende Krümmung zurückführen; ob dies auch für die Hyponastie zutrifft, wurde leider nicht untersucht.

15. 0,7 $\frac{1,2}{1,2}$ **2,6**

16. 0,3 $\frac{0,6}{0,9}$ **4,9**

17. 0,2 $\frac{0,3}{0,3}$ **0,9**

Die folgenden Wurzelstücke sind in annähernd vertikaler Ebene gekrümmt.

18. Das Wurzelstück weist in vertikaler Ebene drei Krümmungen auf. Schnitt 2 stammt aus der stärksten Krümmung und besitzt auch die stärkste Exzentrizität. Das Dickenwachstum ist stets auf der konkaven Seite gefördert, so daß zwei Schnitte deutlich epinastisch sind.

Schnitt 1: 1,0 $\frac{\mathbf{1,1}}{0,5}$ 1,0
Schnitt 2: 0,7 $\frac{0,4}{\mathbf{2,0}}$ 0,9
Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{1,8}}{0,7}$ 1,0

19. Das Wurzelstück besitzt zwei Krümmungsstellen, welche ihre konkave Seite nach oben kehren; in beiden Fällen ist Epinastie vorhanden.

Schnitt 1: 1,9 $\frac{\mathbf{2,2}}{1,9}$ 1,9
Schnitt 2: 1,7 $\frac{\mathbf{2,3}}{1,1}$ 1,9

20. Das Wurzelstück besitzt drei Krümmungen; bei 1 und 3 liegt die konkave Seite nach unten, bei 2 nach oben. Bei 1 und 3 finden wir daher Hyponastie, bei 2 dagegen sehr deutliche Epinastie. Die große Bedeutung der Krümmungen für das exzentrische Dickenwachstum geht besonders deutlich aus den Schnitten 1 und 2 hervor, welche auf der Oberseite nur um 1 cm voneinander entfernt sind und trotzdem von starker Hyponastie zu noch stärkerer Epinastie

umschlagen. Die verschiedene Ausbildung der Flanken in Schnitt 2 ist auf eine Krümmung zurückzuführen, deren konkave Seite auf der rechten Flanke war, die aber heute beinahe vollständig ausgeglichen ist. Dementsprechend sind auch die letzten Jahresringe auf beiden Flanken gleichdick, während die ersten Ringe vornehmlich nach rechts oder schief nach oben rechts gefördert waren. Rotholz findet sich in schöner Ausbildung auf der Unterseite von Schnitt 3. Schnitt 2 zeigt Rotholz schief nach rechts oben, Schnitt 1 schief nach rechts unten, also jeweils auf der konkaven Seite der früheren Krümmung.

Schnitt 1: 1,7 $\frac{1,1}{\mathbf{3,5}}$ 1,6

Schnitt 2: 0,8 $\frac{\mathbf{6,5}}{0,8}$ 2,0

Schnitt 3: 0,8 $\frac{0,5}{\mathbf{4,6}}$ 1,2

21. Das Wurzelstück besitzt zwei Krümmungen; bei 1 liegt die konkave Seite nach unten, bei 2 nach oben. Dementsprechend ist Stelle 1 hyponastisch, Stelle 2 epinastisch.

Schnitt 1: 1,6 $\frac{1,4}{\mathbf{3,3}}$ 2,3

Schnitt 2: 1,4 $\frac{\mathbf{3,5}}{1,8}$ 2,5

Die ungleiche Ausbildung der Flanken beruht auf einer schwächeren horizontalen Krümmung. Auch hier ist die konkave Seite gefördert. Die geförderten Seiten, also in Schnitt 2 die Oberseite und die rechte Flanke, enthalten Rotholz.

22. Das Wurzelstück besitzt drei Krümmungen; bei 1 liegt die konkave Seite nach oben, bei 2 und 3 nach unten.

Schnitt 1: 0,7 $\frac{\mathbf{1,4}}{0,9}$ 0,7

Schnitt 2: $\frac{1,4}{\mathbf{1,7}}$

Schnitt 3: 1,4 $\frac{0,9}{\mathbf{2,1}}$ 1,0

23. Der starken Exzentrizität entspricht eine starke Krümmung.

1,6 $\frac{1,1}{\mathbf{8,3}}$ 2,0

24. 2,4 $\frac{2,1}{\mathbf{4,1}}$ 2,7

25. Das Wurzelstück besitzt eine Krümmung, welche die konkave Seite nach oben kehrt. Der Zuwachs ist auf der konkaven Seite gefördert und die Wurzel daher an der betreffenden Stelle epinastisch.

2,6 $\frac{\mathbf{5,0}}{1,8}$ 2,5

26. Das Wurzelstück bildet annähernd einen rechten Winkel, dessen einer Schenkel horizontal, der andere vertikal nach oben steht.

$$1{,}3\ \frac{\mathbf{1{,}7}}{2{,}1}\ 1{,}1$$

Der stärkere Zuwachs liegt hier, abweichend von der Regel auf der konvexen Seite, doch ist die Exzentrizität nur schwach.

27. Das Wurzelstück ist bajonettartig gekrümmt.

$$\text{Schnitt 1: } \mathbf{9{,}3}\ \frac{2{,}0}{2{,}3}\ 1{,}5$$

$$\text{Schnitt 2: } 4{,}5\ \frac{3{,}9}{4{,}2}\ \mathbf{7{,}1}$$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite.

28. $0{,}7\ \frac{\mathbf{3{,}1}}{0{,}5}\ 0{,}7$

29.

$$\text{Schnitt 1: } 1{,}4\ \frac{0{,}6}{\mathbf{0{,}7}}\ 1{,}3$$

$$\text{Schnitt 2: } 1{,}6\ \frac{\mathbf{6{,}6}}{1{,}3}\ 2{,}1$$

$$\text{Schnitt 3: } 1{,}1\ \frac{1{,}2}{\mathbf{3{,}5}}\ 1{,}3$$

$$\text{Schnitt 4: } 1{,}7\ \frac{1{,}7}{\mathbf{2{,}4}}\ 1{,}7$$

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite, wodurch die Wurzel an einer Stelle stark epinastisch wird.

30.

$$\text{Schnitt 1: } 0{,}9\ \frac{0{,}6}{\mathbf{1{,}6}}\ 0.8$$

$$\text{Schnitt 2: } 0{,}9\ \frac{\mathbf{0{,}4}}{1{,}0}\ 0{,}9$$

$$\text{Schnitt 3: } 0{,}4\ \frac{0{,}2}{\mathbf{1{,}7}}\ 0{,}5$$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Das abweichende Verhalten von Schnitt 2 ist nur ein scheinbares, da die Wurzeloberseite an der betreffenden Stelle vor einigen Jahren eine Verletzung erlitt.

31. $1{,}4\ \frac{1{,}3}{\mathbf{2{,}9}}\ 1{,}7$

32.

$$\text{Schnitt 1: } 0{,}8\ \frac{0{,}6}{\mathbf{2{,}4}}\ 0{,}9$$

$$\text{Schnitt 2: } \frac{0{,}4}{\mathbf{2{,}7}}$$

33. $0{,}8\ \frac{\mathbf{3{,}7}}{0{,}6}\ 0{,}9$

Die folgenden Wurzeln sind ganz unregelmäßig nach den verschiedensten Seiten gekrümmt. Die konkave Seite ist bei jeder Krümmung durch den fetten Druck der betreffenden Zuwachsgröße kenntlich gemacht. Fehlt bei einem Schnitt eine fettgedruckte Zahl, so war die Wurzel an der betreffenden Stelle gerade. Sind zwei Zahlen fettgedruckt, so liegt die Krümmungsebene nicht annähernd vertikal oder horizontal, sondern deutlich schief.

34.

Schnitt 1: 1,5 $\frac{1,5}{1,5}$ **1,9**

Schnitt 2: **2,4** $\frac{0,9}{1,1}$ 0,8

Schnitt 3: 0,5 $\frac{0,4}{\mathbf{1,9}}$ 0,8

Der stärkere Zuwachs ist stets auf der konkaven Seite der Krümmung.

35.

Schnitt 1: 0,7 $\frac{\mathbf{1,0}}{0,5}$ 0,8

Schnitt 2: **1,0** $\frac{\mathbf{0,9}}{0,6}$ 0,6

Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{1,0}}{0,6}$ 0,8

Schnitt 4: **1,2** $\frac{0,9}{0,8}$ 0,9

Schnitt 5: 0,5 $\frac{0,8}{0,8}$ **1,3**

Schnitt 6: **1,2** $\frac{0,6}{0,5}$ 0,3

Der stärkere Zuwachs liegt somit stets auf der konkaven Seite der Krümmung, auch dann, wenn die Konkavität nach oben gekehrt ist und die Wurzel dadurch epinastisch wird.

36.

Schnitt 1: **2,2** $\frac{1,7}{1,7}$ 1,0

Schnitt 2: 1,2 $\frac{\mathbf{2,1}}{1,4}$ **2,4**

Schnitt 3: **2,4** $\frac{1,2}{1,3}$ 1,0

Schnitt 4: 1,2 $\frac{1,2}{1,5}$ **1,9**

Schnitt 5: **1,7** $\frac{1,2}{1,3}$ 1,2

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite.

37.

Schnitt 1: 1,3 $\frac{1,0}{\mathbf{2,0}}$ 1,2

Schnitt 2: **1,8** $\frac{1,1}{1,2}$ 0,8

Schnitt 3: 0,8 $\frac{1,0}{1,2}$ **1,8**

Schnitt 4: **1,6** $\frac{1,2}{1,3}$ 1,1

Schnitt 5: 1,1 $\frac{1,3}{1,3}$ **1,6**

Schnitt 6: **1,7** $\frac{1,3}{1,3}$ 1,0

Schnitt 7: 1,0 $\frac{1,2}{1,4}$ **1,6**

Schnitt 8: **2,1** —— 0,8

38.

Schnitt 1: **3,4** $\frac{1,1}{1,0}$ 0,9

Schnitt 2: 0,9 $\frac{0,6}{\mathbf{3,7}}$ 1,1

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Typisches Rotholz war, wie die makroskopische und die mikroskopische Untersuchung zeigte, nicht nur auf der Unterseite von Schnitt 2, sondern auch auf der linken Flanke von Schnitt 1 ausgebildet, was wiederum deutlich zeigt, daß es durchaus nicht auf die Unterseite lokalisiert ist.

39.

Schnitt 1: **2,2** $\frac{1,4}{1,7}$ 1,3

Schnitt 2: 1,1 $\frac{0,8}{\mathbf{3,9}}$ **1,5**

Schnitt 3: **2,9** $\frac{1,6}{1,7}$ 0,8

Schnitt 4: 1,2 $\frac{1,6}{2,0}$ **2,2**

40.

Schnitt 1: **1,9** $\frac{1,0}{1,1}$ 0,8

Schnitt 2: 1,0 $\frac{\mathbf{2,0}}{0,6}$ 0,8

Schnitt 3: 1,1 $\frac{0,7}{\mathbf{1,7}}$ 1,1

41.

Schnitt 1: **2,1** $\frac{0,9}{1,0}$ 0,8

Schnitt 2: 0,8 $\frac{1,0}{1,3}$ **2,1**

Schnitt 3: 1,2 $\frac{0,8}{\mathbf{1,5}}$ 1,1

42. Die Wurzel ist S-förmig gebogen. Schnitt 1 liegt am oberen, Schnitt 2 am unteren Ende der ersten Krümmung. Schnitt 3 liegt am obern, Schnitt 5 am unteren Ende der zweiten Krümmung, Schnitt 4 in deren Mitte. Die Schnitte 3 und 5 sind etwa 1 cm voneinander entfernt.

Schnitt 1: 0,7 $\frac{0,5}{\mathbf{0,9}}$ 0,9

Schnitt 2: 0,8 $\frac{\mathbf{1,2}}{0,6}$ 0,9

Schnitt 3: **1,1** $\frac{0,9}{\mathbf{1,3}}$ 0,7

Schnitt 4: **1,3** $\frac{0,6}{\mathbf{1,7}}$ 0,6

Schnitt 5: **1,0** $\frac{\mathbf{1,3}}{0,5}$ 0,6

Der Krümmung entsprechend sind die Schnitte abwechselnd epi- und hyponastisch. An der Stelle stärkster Krümmung (Schnitt 4) findet sich auch die stärkste Exzentrizität.

43. Schnitt 1: 0,9 $\frac{1,1}{\mathbf{1,7}}$ **1,5**

Schnitt 2: 0,6 $\frac{0,6}{\mathbf{2,8}}$ **1,4**

Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{2,4}}{0,6}$ 1,0

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite.

44. Schnitt 1: 1,1 $\frac{1,0}{1,3}$ **1,8**

Schnitt 2: **1,9** $\frac{1,2}{1,4}$ 1,2

Schnitt 3: **1,9** $\frac{1,4}{1,5}$ 1,3

Schnitt 4: 0,5 $\frac{0,5}{\mathbf{2,2}}$ **1,4**

45. Schnitt 1: 1,6 $\frac{1,8}{2,0}$ **2,6**

Schnitt 2: 2,4 $\frac{2,5}{\mathbf{3,2}}$ 2,9

46. Schnitt 1: 2,1 $\frac{2,8}{\mathbf{4,9}}$ 2,1

Schnitt 2: **2,6** $\frac{\mathbf{5,2}}{1,5}$ 1,8

47. Schnitt 1: **2,8** $\frac{1,7}{1,7}$ 1,2

Schnitt 2: **3,0** $\frac{1,3}{\mathbf{2,2}}$ 1,3

Schnitt 3: 1,6 $\frac{1,1}{\mathbf{3,1}}$ 1,7

Schnitt 4: 1,3 —— **1,9**

48. Schnitt 1: **2,5** $\frac{0,8}{0,7}$ 0,5

Schnitt 2: 0,7 $\frac{0,8}{\mathbf{2,8}}$ 0,8

Schnitt 3: 1,5 $\frac{\mathbf{2,0}}{1,3}$ 1,4

49. Schnitt 1: **1,1** $\frac{0,5}{0,6}$ 0,5

Schnitt 2: **1,4** $\frac{0,6}{0,6}$ 0,4

Schnitt 3: 0,5 $\frac{0,3}{\mathbf{1,2}}$ 0,5

Schnitt 4: 0,2 $\frac{0,5}{0,6}$ **1,2**

50. Schnitt 1: 0,7 $\frac{\mathbf{1,9}}{0,7}$ 1,0

Schnitt 2: **1,4** $\frac{0,8}{0,8}$ 0,6

Schnitt 3: 0,6 $\frac{0,6}{0,9}$ **1,4**

51. Schnitt 1: 0,9 $\frac{\mathbf{1,4}}{0,5}$ 1,0

Schnitt 2: 0,8 $\frac{0,9}{1,0}$ **1,6**

52. Schnitt 1: 4,4 $\frac{\mathbf{11,2}}{2,7}$ 3,4

Schnitt 2: 2,7 $\frac{\mathbf{12,4}}{1,5}$ 3,2

Schnitt 3: 4,1 $\frac{4,3}{\mathbf{8,7}}$ **5,3**

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite, wodurch die Fichtenwurzel in Schnitt 1 und besonders in Schnitt 2 ganz bedeutend epinastisch wird.

53. Schnitt 1: 1,1 $\frac{1,1}{1,2}$ **1,5**

Schnitt 2: 1,0 $\frac{0,6}{\mathbf{1,9}}$ 1,1

54. Schnitt 1: 1,0 $\frac{0,7}{1,4}$ 1,0

Schnitt 2: 1,2 $\frac{\mathbf{1,4}}{0,8}$ 1,1

Schnitt 3: 0,8 $\frac{0,9}{1,0}$ **1,9**

Schnitt 4: **1,3** $\frac{0,9}{1,0}$ 0,8

Schnitt 5: **0,8** $\frac{\mathbf{0,9}}{0,5}$ 0,5

b. Wurzeln von Fagus silvatica.

Die folgenden Wurzeln sind in annähernd horizontaler Ebene gekrümmt.

55. **3,9** $\frac{2,8}{2,2}$ 1,4

56. **5,1** $\frac{1,6}{0,7}$ 0,6

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Der scharfen und starken Krümmung (die Wurzel bildet einen Winkel von ca. 110°) entspricht eine starke Exzentrizität.

57. 1,0 $\frac{1,2}{1,2}$ **1,7**

58. Schnitt 1: **2,8** $\frac{0,7}{0,6}$ 0,5

Schnitt 2: 0,5 $\frac{1,0}{0,9}$ **1,7**

Schnitt 3: **1,9** $\frac{0,9}{0,9}$ 0,7

59. **2,4** $\frac{0,9}{0,8}$ 0,5

60. $0{,}7 \;\frac{0{,}7}{0{,}7}\; \mathbf{1{,}1}$

61. Schnitt 1: $\mathbf{3{,}3} \;\frac{2{,}0}{1{,}8}\; 1{,}6$

Schnitt 2: $\mathbf{5{,}4} \;\frac{2{,}5}{1{,}5}\; 1{,}4$

Der stärkste Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Die stärkere Krümmung 2 besitzt die deutlichere Exzentrizität. Worauf die Epinastie von Schnitt 2 zurückzuführen ist, ließ sich nicht ermitteln.

62. $\mathbf{1{,}6} \;\frac{0{,}5}{0{,}5}\; 0{,}3$

63. Schnitt 1: $2{,}8 \;\frac{3{,}0}{3{,}1}\; \mathbf{5{,}8}$

Schnitt 2: $\mathbf{5{,}4} \;\frac{3{,}3}{3{,}3}\; 2{,}3$

Der stärkere Zuwachs liegt jeweils auf der konkaven Seite, das eine Mal links, das andere Mal rechts. Die beiden Krümmungen sind ungefähr gleichstark und ebenso auch die beiden Exzentrizitäten.

64. $0{,}9 \;\frac{2{,}5}{1{,}1}\; \mathbf{6{,}4}$

Der stärkste Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Die Epinastie beruht auf einer lokalen leistenförmigen Verdickung.

65. $1{,}1 \;\frac{\quad}{\quad}\; \mathbf{2{,}3}$

66. $\mathbf{3{,}5} \;\frac{3{,}0}{2{,}6}\; 2{,}0$

67. $1{,}7 \;\frac{1{,}2}{1{,}4}\; \mathbf{3{,}3}$

68. Schnitt 1: $0{,}3 \;\frac{0{,}3}{0{,}5}\; \mathbf{1{,}1}$

Schnitt 2: $\mathbf{1{,}0} \;\frac{0{,}5}{0{,}4}\; 0{,}4$

69. Schnitt 1: $\mathbf{5{,}5} \;\frac{1{,}3}{1{,}5}\; 0{,}8$

Schnitt 2: $1{,}4 \;\frac{1{,}6}{2{,}6}\; \mathbf{4{,}2}$

Schnitt 3: $\mathbf{4{,}2} \;\frac{2{,}3}{2{,}8}\; 1{,}6$

Die folgenden Wurzeln sind in annähernd vertikaler Ebene gekrümmt.

70. $1{,}1 \;\frac{0{,}5}{\mathbf{2{,}7}}\; 0{,}7$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, wodurch die Wurzel typisch hyponastisch wird, was bei der gewöhnlich als epinastisch bezeichneten Buche bemerkenswert ist.

71. Schnitt 1: $3{,}2 \;\frac{\mathbf{8{,}1}}{1{,}5}\; 2{,}6$

Schnitt 2: $3{,}7 \;\frac{3{,}9}{\mathbf{4{,}9}}\; 3{,}9$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Der schwächeren Krümmung 2 entspricht auch eine schwächere Exzentrizität.

72. $1{,}6\ \frac{\mathbf{4{,}5}}{1{,}1}\ 1{,}7$

73. Schnitt 1: $1{,}6\ \frac{1{,}3}{\mathbf{6{,}2}}\ 1{,}6$

Schnitt 2: $1{,}9\ \frac{\mathbf{4{,}0}}{1{,}6}\ 1{,}4$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, wodurch in Schnitt 1 eine deutliche Hyponastie zustande kommt.

74. Schnitt 1: $1{,}7\ \frac{\mathbf{4{,}5}}{1{,}8}\ 3{,}1$

Schnitt 2: $2{,}0\ \frac{2{,}5}{\mathbf{4{,}2}}\ 2{,}8$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, wodurch Schnitt 2 hyponastisch wird. Die Ursache für die ungleiche Ausbildung der Flanken ließ sich nicht mehr ermitteln.

75. Schnitt 1: $1{,}1\ \frac{\mathbf{2{,}3}}{0{,}9}\ 1{,}0$

Schnitt 2: $0{,}7\ \frac{\mathbf{1{,}6}}{0{,}5}\ 0{,}6$

76. $1{,}1\ \frac{1{,}0}{\mathbf{1{,}6}}\ 1{,}0$

77. Schnitt 1: $1{,}6\ \frac{1{,}4}{\mathbf{4{,}6}}\ 1{,}7$

Schnitt 2: $1{,}6\ \frac{\mathbf{5{,}0}}{1{,}3}\ 1{,}7$

Schnitt 3: $2{,}1\ \frac{1{,}8}{\mathbf{3{,}8}}\ 1{,}9$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, und da dieselbe zweimal nach unten und einmal nach oben gekehrt ist, so sind zwei Schnitte hyponastisch und einer epinastisch.

78. Schnitt 1: $2{,}2\ \frac{2{,}1}{\mathbf{2{,}7}}\ 2{,}4$

Schnitt 2: $1{,}8\ \frac{\mathbf{3{,}9}}{2{,}4}\ 2{,}1$

79. Schnitt 1: $1{,}8\ \frac{2{,}5}{\mathbf{4{,}7}}\ 1{,}4$

Schnitt 2: $1{,}8\ \frac{\mathbf{5{,}3}}{1{,}3}\ 1{,}8$

Schnitt 3: $2{,}0\ \frac{2{,}1}{\mathbf{3{,}5}}\ 2{,}1$

80. $1{,}6\ \frac{1{,}3}{\mathbf{2{,}2}}\ 1{,}6$

81. $1{,}6\ \frac{\mathbf{2{,}4}}{1{,}1}\ 1{,}0$

Die Epinastie ist mit einer entsprechenden Krümmung verbunden; ob dies auch für die stärkere Ausbildung der linken Flanke

zutrifft, wurde nicht notiert und konnte später, da die Wurzel verloren ging, nicht mehr nachgeprüft werden.

82. Schnitt 1: $\frac{0{,}7}{\mathbf{1{,}5}}$

Schnitt 2: $\frac{\mathbf{1{,}1}}{0{,}7}$

Schnitt 3: $\frac{0{,}7}{\mathbf{1{,}2}}$

83. 0,9 $\frac{0{,}6}{\mathbf{2{,}1}}$ 0,9

84. Schnitt 1: 0,7 $\frac{\mathbf{2{,}1}}{0{,}6}$ 0,7

Schnitt 2: 0,7 $\frac{0{,}5}{\mathbf{1{,}6}}$ 0,7

85. 1,9 $\frac{\mathbf{4{,}9}}{1{,}4}$ 1,4

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Ob auch die Förderung der linken Flanke auf einer entsprechenden, früher vorhandenen Krümmung beruht, ließ sich nicht mehr feststellen.

86. 1,8 $\frac{\mathbf{4{,}1}}{1{,}8}$ 2,0

87. Schnitt 1: 0,9 $\frac{0{,}8}{\mathbf{1{,}9}}$ 1,0

Schnitt 2: 0,9 $\frac{\mathbf{2{,}4}}{0{,}5}$ 0,8

88. 0,6 $\frac{0{,}5}{\mathbf{2{,}0}}$ 0,5

89. Schnitt 1: 0,6 $\frac{0{,}5}{\mathbf{1{,}0}}$ 0,6

Schnitt 2: 0,8 $\frac{\mathbf{1{,}2}}{0{,}6}$ 0,6

89a. Die Wurzel beschreibt eine scharfe Krümmung um 180° und kehrt die konkave Seite abwärts. Die beiden Schenkel stehen vertikal und der Schnitt ist in vertikaler Ebene geführt.

0,9 $\frac{0{,}6}{\mathbf{9{,}2}}$ 1,0

Die Wurzel ist somit an der Krümmungsstelle äußerst stark hyponastisch. Die folgenden Wurzeln sind in den verschiedensten Ebenen gekrümmt. Die Bezeichnung ist dieselbe wie in den entsprechenden Fällen von *Picea*.

90. Schnitt 1: 0,7 $\frac{0{,}4}{\mathbf{2{,}4}}$ 0,7

Schnitt 2: 1,0 $\frac{\mathbf{1{,}3}}{0{,}6}$ 0,9

Schnitt 3: 1,0 $\frac{1{,}8}{\mathbf{0{,}6}}$ 0,9

Schnitt 4: 0,9 $\frac{0{,}9}{\mathbf{1{,}4}}$ 0,9

Schnitt 5: **1,2** $\frac{\mathbf{1,6}}{0,6}$ 0,7

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite. Dementsprechend ist der Zuwachs auf der Unterseite gefördert, wenn die Konkavität nach unten gerichtet ist.

91.

Schnitt 1: **8.2** $\frac{1,0}{3,3}$ 2,2

Schnitt 2: 3,3 $\frac{3,4}{3,4}$ **5,1**

Schnitt 3: 3,6 $\frac{\mathbf{6,4}}{3,5}$ 2,8

Schnitt 4: 3,8 $\frac{1,8}{\mathbf{6,5}}$ 3,0

Der stärkste Zuwachs erfolgt nach der konkaven Seite hin. Ob die Hyponastie von Schnitt 1 auf eine entsprechende, früher vorhandene Krümmung zurückzuführen ist, ließ sich nicht ermitteln.

92.

Schnitt 1: **1,2** $\frac{0,7}{\mathbf{2,8}}$ 0,9

Schnitt 2: 0,6 $\frac{\mathbf{2,7}}{0,7}$ **1,4**

Schnitt 3: 0,8 $\frac{\mathbf{1,6}}{0,6}$ 0,9

93.

Schnitt 1: 1,2 $\frac{\mathbf{4,7}}{0,7}$ 0,9

Schnitt 2: **2,7** $\frac{\mathbf{2,2}}{0,7}$ 1,4

94.

Schnitt 1: 0,5 $\frac{0,6}{\mathbf{0,8}}$ 0,6

Schnitt 2: **0,9** $\frac{0,4}{0,5}$ 0,3

Schnitt 3: 0,3 $\frac{\mathbf{1,3}}{0,2}$ 0,3

Schnitt 4: **1,0** $\frac{0,6}{0,3}$ 0,3

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Den stärksten Exzentrizitäten (Schnitt 2 und 3) entsprechen auch die stärksten Krümmungen.

95.

Schnitt 1: 0,5 $\frac{0,3}{\mathbf{2,3}}$ 0,4

Schnitt 2: 0,7 $\frac{\mathbf{1,0}}{0,4}$ 0,6

Schnitt 3: 0,4 $\frac{0,4}{\mathbf{1.3}}$ 0,4

Schnitt 4: **0,9** $\frac{0,5}{0,5}$ 0,5

Schnitt 5: 0,4 $\frac{\mathbf{1,1}}{0,3}$ 0,4

96.

Schnitt 1: 0,2 $\frac{0,6}{0,4}$ **2,0**

Schnitt 2: 0,3 $\frac{0,4}{0,7}$ **2,0**

Schnitt 3: 0,6 $\frac{0,5}{\mathbf{1,5}}$ 0,8

97. Schnitt 1: 1,5 $\frac{2,3}{1,3}$ **3,3**

Schnitt 2: 1,6 $\frac{\mathbf{3,4}}{1,3}$ 1,5

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Ob die Epinastie von Schnitt 1 auf einer entsprechenden früheren Krümmung beruht, vermag ich nicht anzugeben.

98. Schnitt 1: 1,8 $\frac{1,7}{\mathbf{4,4}}$ 2,3

Schnitt 2: **4,6** $\frac{1,5}{\mathbf{2,4}}$ 1,9

Schnitt 3: 1,0 $\frac{1,3}{1,3}$ **7,5**

Schnitt 4: 1,5 $\frac{\mathbf{6,0}}{1,6}$ 1,9

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Den stärkeren Exzentrizitäten entsprechen stärkere Krümmungen.

99. Schnitt 1: 3,1 $\frac{3,0}{2,9}$ **4,4**

Schnitt 2: 3,0 $\frac{3,1}{4,5}$ 3,3

100. Schnitt 1: 2,0 $\frac{\mathbf{7,3}}{1,3}$ 2,1

Schnitt 2: 1,4 $\frac{2,2}{1,6}$ **8,6**

Schnitt 3: **5,9** $\frac{3,0}{2,2}$ 2,9

101. Schnitt 1: **2,9** $\frac{\mathbf{1,4}}{1,1}$ 0,9

Schnitt 2: 0,7 $\frac{1,0}{0,8}$ **4,1**

Schnitt 3: **1,4** $\frac{0,7}{\mathbf{2.6}}$ 0,8

Schnitt 4: 1,8 $\frac{\mathbf{2,1}}{0,9}$ **0,9**

Schnitt 5: **2,7** $\frac{0,7}{0,8}$ 0,5

Schnitt 6: 0,5 $\frac{0,8}{1,1}$ **2,8**

Schnitt 7: **3,1** $\frac{\mathbf{1,0}}{0,5}$ 0,5

Schnitt 8: 1,2 $\frac{\mathbf{1,6}}{0,9}$ 1,3

Der stärkere Zuwachs liegt überall auf der konkaven Seite, mit Ausnahme der Flanke von Schnitt 4. Worauf diese Unregelmäßigkeit zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben.

102.

Schnitt 1: 1,5 $\frac{1,1}{\mathbf{2,5}}$ 1,8

Schnitt 2: 1,3 —— **2,0**

Schnitt 3: **2,6** $\frac{1,4}{1,2}$ 1,1

Schnitt 4: 1,6 $\frac{1,6}{1,9}$ **2,6**

103.

Schnitt 1: 2,7 $\frac{\mathbf{3,5}}{2,2}$ 2,6

Schnitt 2: **3,3** $\frac{2,6}{2,7}$ 2,5

Schnitt 3: 2,4 $\frac{\mathbf{3,8}}{2,0}$ 2,3

104.

Schnitt 1: 2,3 $\frac{2,0}{1,9}$ **4,3**

Schnitt 2: 1,3 $\frac{\mathbf{4,0}}{1,6}$ 1,6

Schnitt 3: 1,1 $\frac{\mathbf{5,6}}{0,8}$ 1,1

105.

Schnitt 1: 1,2 $\frac{2,0}{\mathbf{4,2}}$ **2,1**

Schnitt 2: 1,2 $\frac{1,1}{\mathbf{6,2}}$ 1,2

106.

Schnitt 1: 1,2 $\frac{1,5}{\mathbf{2,6}}$ 1,4

Schnitt 2: **2,3** $\frac{1,5}{1,4}$ 1,1

Schnitt 3: 1,5 $\frac{1,5}{1,4}$ **2,0**

107.

Schnitt 1: 1,6 $\frac{0,7}{\mathbf{2,5}}$ 1,5

Schnitt 2: **2,5** $\frac{\mathbf{1,7}}{1,2}$ 1,2

Schnitt 3: 1,3 $\frac{1,1}{\mathbf{2,2}}$ 1,3

Schnitt 4: 1,1 $\frac{\mathbf{1,3}}{0,6}$ 1,4

Schnitt 5: 0,7 $\frac{0,5}{\mathbf{2,5}}$ 0,6

Schnitt 6: 1,0 $\frac{\mathbf{1,1}}{0,7}$ **1,7**

Schnitt 7: **1,6** $\frac{0,5}{0,8}$ 0,6

108.

2.2 $\frac{1,8}{\mathbf{3,9}}$ 1,6

109.

Schnitt 1: 1,1 $\frac{0,9}{\mathbf{1,5}}$ **2,6**

Schnitt 2: **2,9** $\frac{1,0}{0,7}$ 0,3

Schnitt 3: 0,8 $\frac{1,0}{1,0}$ **3,0**

Schnitt 4: **3,3** $\frac{0,7}{1,0}$ 0,5

110.

Schnitt 1: 1,1 $\frac{\mathbf{1,5}}{0,6}$ 1,0

Schnitt 2: **1,7** $\frac{0,8}{0,8}$ 0,6

111.

Schnitt 1: **2,1** $\frac{0,9}{1,0}$ 1,0

Schnitt 2: 0,8 $\frac{\mathbf{2,2}}{0,6}$ 1,1

Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{2,3}}{0,8}$ **1,5**

Schnitt 4: 1,5 $\frac{1,2}{\mathbf{2,3}}$ 1,4

Schnitt 5: 1,2 $\frac{\mathbf{2,9}}{1,1}$ 1,1

112. Diese Wurzel wurde deshalb aufgenommen, um zu zeigen, daß es zur Erzeugung starker Exzentrizitäten durchaus nicht dicker Organe bedarf. Die Wurzel beschreibt mehrere scharfe Krümmungen und es sind für jeden Schnitt die Zuwachsgrößen auf der konkaven und konvexen Seite einander gegenübergestellt. Als Einheit wurde hier, im Gegensatz zu den übrigen Messungen, nicht der Zentimeter, sondern der Millimeter zugrunde gelegt.

Schnitt 1: 0,3 — **3,8** mm
Schnitt 2: **4,0** — 1,4 mm
Schnitt 3: 0,8 — **3,0** mm
Schnitt 4: **3,8** — 0,7 mm
Schnitt 5: 0,6 — **3,5** mm

Der stärkere Zuwachs findet sich auch hier regelmäßig auf der konkaven Seite.

c. Wurzeln anderer Herkunft.

Die überwiegende Mehrzahl der untersuchten Wurzeln stammt von *Fagus* und *Picea*. Die wenigen Wurzeln anderer Herkunft sind in Folgendem zusammengestellt.

Prunus avium.

113.

1,8 $\frac{\mathbf{3,1}}{1,8}$ 2,0

114.

Schnitt 1: 0,8 $\frac{0,6}{\mathbf{2,1}}$ 1,0

Schnitt 2: 0,8 $\frac{1,3}{1,3}$ **1,9**

Schnitt 3: **2,1** $\frac{1,3}{1,3}$ 0,9

Salix spec.

115. Schnitt 1: **2,0** $\frac{1,1}{\mathbf{1,5}}$ 1,0
Schnitt 2: **3,9** — 1,0
Schnitt 3: 0,9 $\frac{0,5}{\mathbf{3,9}}$ 1,1
Schnitt 4: 1,1 $\frac{1,1}{\mathbf{1,8}}$ 1,3
Schnitt 5: 1,4 $\frac{\mathbf{2,0}}{1,2}$ 1,4

Tilia spec.

116. 0,3 $\frac{0,6}{0,8}$ **1,3**

Pinus silvestris.

117. Schnitt 1: 1,5 $\frac{1,7}{\mathbf{4,4}}$ 1,8
Schnitt 2: **2,8** $\frac{\mathbf{4,1}}{1,8}$ 1,6

118. Schnitt 1: 1,3 $\frac{0,7}{\mathbf{2,9}}$ 1,3
Schnitt 2: 1,5 $\frac{\mathbf{2,8}}{0,8}$ 1,4

119. Schnitt 1: 2,5 $\frac{\mathbf{2,4}}{1,4}$ 2,5
Schnitt 2: 2,4 $\frac{0,8}{\mathbf{3,2}}$ 2,0
Schnitt 3: 1,5 — **2,3**

Auch hier liegt der stärkere Zuwachs stets auf der konkaven Seite, wodurch an mehreren Stellen deutliche Epinastie zustande kommt.

Resultate der Beobachtungen.

An 54 Wurzeln von *Picea excelsa* wurden 153 Krümmungen untersucht. Es ergab sich, daß in 148 Fällen das Dickenwachstum des Holzkörpers auf der konkaven, in 5 Fällen auf der konvexen Seite gefördert war. Hieraus können wir die Regel ableiten, daß an Krümmungsstellen der Wurzeln von *Picea excelsa* das Dickenwachstum ein exzentrisches ist und daß der stärkere Zuwachs auf der konkaven Seite liegt. Ein abweichendes Verhalten zeigen Schnitt 2 von Wurzel 2, Wurzel 8, Schnitt 3 von Wurzel 9, Wurzel 26 und Schnitt 2 von Wurzel 30. Bei Wurzel 9 und 30 hatte jedoch auf der gehemmten Seite eine Verletzung stattgefunden, so daß wir diese Fälle ausschließen müssen. Bei den Wurzeln 2 und 26 sind die Exzentrizitäten nur schwach 1,3 : 1 und 2,1 : 1,7; auf derartige geringe Differenzen lege ich aber, wie schon einleitend bemerkt wurde, überhaupt kein großes Gewicht, da wir, von besonders günstigen Fällen abgesehen, zurzeit wohl kaum ihre

Erklärung versuchen können. Es bleibt jetzt noch Wurzel 8 übrig, bei der zwar die Exzentrizität nicht sehr stark ist, 2,0 : 4,1, die aber trotzdem ein besonderes Interesse besitzt, weil sie eine starke und scharfe Krümmung aufweist und dabei ein Verhalten zeigt, das ich bei keiner andern Wurzel von annähernd gleichem Durchmesser und gleicher Krümmung wieder gefunden habe. Auf welche spezielle Verhältnisse diese Ausnahmestellung zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben.

An 59 Wurzeln von *Fagus silvatica* wurden 156 Krümmungen untersucht. In 155 Fällen war das Dickenwachstum auf der konkaven, in 1 Fall (Wurzel 101, Schnitt 4) auf der konvexen Seite gefördert. Die Ursache dieses abnormalen Verhaltens ist mir nicht bekannt.

Die wenigen Wurzeln, die von andren Bäumen stammten, zeigten stets den stärkeren Zuwachs auf der konkaven Seite.

Die Stärke der Exzentrizität läßt sich einfach in der Weise ausdrücken, daß man angibt, wieviel mal — bei dem in der Krümmungsebene liegenden Durchmesser — der eine Radius größer ist als der andere. In dieser Weise gemessen erhält die Exzentrizität Werte, die bei *Picea* ansteigen von 1 bis zu 16, bei *Fagus* von 1 bis zu 15. Am häufigsten finden sich Exzentrizitäten von der Stärke 2, geringere Werte sind weniger häufig und größere werden im Allgemeinen um so seltener, je mehr der Zuwachs auf den antagonistischen Seiten differiert.

An unserem Untersuchungsmaterial konnten wir ferner feststellen, daß starke Exzentrizitäten gewöhnlich mit starken Krümmungen verbunden sind und daß andererseits ganz schwache Biegungen meistens auch nur schwache Exzentrizitäten besitzen. Dieses Verhalten ist dann besonders auffällig, wenn es an benachbarten Querschnitten derselben Wurzel sich vorfindet; es wurde auch bereits in einigen Fällen bei Anführung der Messungen erwähnt. Gesetzmäßige, quantitative Beziehungen zwischen der Stärke der Wurzelkrümmung und des exzentrischen Dickenwachstums sind allerdings nicht vorhanden und dürfen schon deshalb nicht erwartet werden, weil durch die Kambiumtätigkeit die Krümmung von Jahr zu Jahr verändert wird und weil daher die Wurzel zur Zeit der Untersuchung eine ganz andere Gestalt besitzen kann als zu Beginn des exzentrischen Dickenwachstums. Neben solchen Faktoren, deren Veränderungen sich nachträglich noch feststellen lassen, kommen aber auch andere in Betracht, welche völlig unkontrollierbar sind. Zu ihnen gehören gewaltsame Krümmungsänderungen, wie sie auf abschüssigem Terrain durch Rutschungen hervorgerufen werden.

Picea und *Fagus* werden oft als typische Beispiele für Hyponastie und Epinastie angeführt. Schon früher habe ich gezeigt, daß an gekrümmten Stämmen und Ästen Ausnahmen von dieser Regel sehr häufig sind und diese neuen Untersuchungen zeigen, daß die Wurzeln sich ähnlich verhalten. Bei *Picea excelsa* kamen auf 81 hyponastische Schnitte 36 epinastische, bei *Fagus silvatica*

auf 57 hyponastische 67 epinastische. Berücksichtigt man nur solche Durchmesser, welche — wenigstens zur Zeit der Untersuchung — in keiner Krümmungsebene lagen, so entfallen bei *Picea* auf 41 hyponastische 9 epinastische Schnitte, bei *Fagus* auf 22 epinastische 16 hyponastische. Es ist also jedenfalls, wie schon die Stämme und Äste gezeigt hatten, die Hyponastie bei *Picea* deutlicher ausgesprochen als die Epinastie bei *Fagus*.

Die Bedeutung der Krümmungen für das exzentrische Dickenwachstum ist aus unseren Messungen zu ersehen und wird besonders dann sehr deutlich, wenn dieselbe Wurzel mehrfach hin- und hergekrümmt ist und daher bald die Ober- oder Unterseite, bald die linke oder rechte Flanke gefördert zeigt. Diese Änderungen der Krümmung und der Exzentrizität sind natürlich unter sonst gleichen Umständen umso auffälliger, je rascher sie erfolgen. Um einen Begriff zu geben von der Schnelligkeit der Änderungen, habe ich an einer kleinen Auswahl von Wurzelstücken neben den in Betracht fallenden Zuwachsgrößen auch die Entfernung der betreffenden Querschnitte angeführt. Links steht der Zuwachs des einen, rechts der Zuwachs des andern Schnittes, die Zahl innerhalb des Pfeiles gibt die Entfernung der beiden Schnitte an. Als Einheit dient hier wie früher der Zentimeter.

Wurzeln von *Fagus*.	**6,4** / 3,5	⟵	26	⟶	1,8 / **6,5**
	7,3 / 1,3	⟵	20	⟶	1,4—**8,6**
	1,4—**8,6**	⟵	14	⟶	**5,9**—2,9
	4,6—1,9	⟵	9	⟶	1,0—**7,5**
	5,6 / 1,1	⟵	7	⟶	1,7 / **3,8**
	5,1—0,9	⟵	4,5	⟶	1,3—**3,8**
Wurzeln von *Picea*.	**9,2**—1,4	⟵	11	⟶	4,5—**7,1**
	12,4 / 1,5	⟵	8	⟶	**8,7**—4,2
	0,6 / **6,7**	⟵	7	⟶	**6,6** / 1,3
	1,1 / **3,5**	⟵	3	⟶	**6,5** / 0,8

Nachdem wir die Tatsachen und die aus ihnen sich ergebenden Gesetzmäßigkeiten mitgeteilt haben, wollen wir jetzt dazu übergehen, die kausalmechanischen und teleologischen Erklärungsversuche zu diskutieren.

Kausalmechanische Erklärungsversuche.

Von den verschiedenen Faktoren, welche zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums herbeigezogen worden sind, kommen

für uns in erster Linie die Längsspannungen in Betracht. Die Art und Weise ihrer Einwirkung kann eine sehr verschiedene sein. Bald treten sie als reine Zugspannungen oder reine Druckspannungen auf, gewöhnlich sind jedoch die Zug- und Druckspannungen kombiniert, wie das der Fall ist, wenn ein Organ durch das Eigengewicht, den Wind oder in anderer Weise auf Biegung in Anspruch genommen wird. Kombinierte Zug-Druckspannungen entstehen aber auch ohne jede biegende Kraft, wenn ein gekrümmtes Organ in die Dicke wächst oder wenn ein gerades Organ gewaltsam an der geo- oder heliotropischen Krümmung verhindert wird.

Zu einer genaueren Analyse der Bedeutung der Längsspannungen sollen zunächst die kombinierten Zug-Druckspannungen besprochen werden, und zwar 1. ihr gemeinsames Vorkommen mit exzentrischem Wachstum, 2. ihre Beziehungen zu dem Sinn der Exzentrizität und 3: ihre Beziehungen zu den anatomischen Differenzen der antagonistischen Seiten. Weiter muß untersucht werden ob sich die Wirkung der kombinierten Längsspannungen aus der Wirkung der reinen Zug- und Druckspannungen ableiten läßt.

I. Das gemeinsame Vorkommen von Längsspannungen und exzentrischem Wachstum.

1. Gemeinsames Vorkommen von kombinierten Zug-Druckspannungen und exzentrischem Wachstum.

Bei den von mir untersuchten Wurzeln war sowohl bei Koniferen, wie auch bei Laubhölzern an den Krümmungen die konkave Seite im Dickenwachstum gefördert, die konvexe Seite gehemmt. Das stärkste Dickenwachstum fand bald senkrecht nach oben, bald senkrecht nach unten, bald in einer horizontalen, bald in irgend einer schiefen Ebene statt, es erfolgte in den verschiedensten Richtungen, welche weder zum Erdradius noch zu den einfallenden Licht- und Wärmestrahlen in irgend einer Beziehung standen; ebenso wurden die verschiedensten Seiten vom Regen getroffen oder vom feuchten Erdboden berührt. Der Schwerkraft, dem Eigengewicht und den Atmosphärilien kommt somit in unserem Falle sicher keine Bedeutung zu und auch der Wind und die Zentrifugalkraft spielen natürlich keine Rolle. Auf die Ernährungsverhältnisse kommen wir später zu sprechen; sie sind nur schwer zu kontrollieren und lassen daher der Spekulation Tür und Tor offen.

Um die Ursache für das exzentrische Dickenwachstum an Krümmungsstellen aufzufinden, wird man nach solchen Faktoren suchen, die regelmäßig und in bestimmter Orientierung bei Krümmungen auftreten müssen. Hierher gehören nun zweifellos longitudinale Zug- und Druckspannungen. Wenn ein junges, etwa rechtwinkelig gebogenes Wurzelstück in die Dicke wächst, so wird die konvexe Seite immer länger, die konkave immer kürzer. Der Kambiumzylinder, der früher die Länge des Markes besaß, muß auf der konvexen Seite einen Längszug, auf der konkaven einen Längsdruck erleiden. Diese Druck- und Zugspannungen werden, ceteris paribus, um so größer sein, je stärker die Krümmung ist und je

mehr sich das Kambium vom Mark entfernt. Eine Proportionalität darf jedoch nicht erwartet werden, da die vorausgesetzten gleichen Bedingungen nicht vorhanden zu sein brauchen; die Kambiumzellen können ja, wie wir wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen dürfen, gleitendes Wachstum ausführen und sich daher der Verkürzung der Konkavseite anpassen.

Wie an den Wurzelkrümmungen, so finden wir auch an den Krümmungen der Stämme und Äste exzentrisches Dickenwachstum. Zu den bei den Wurzeln erwähnten Längsspannungen kommen hier noch andere hinzu, welche meistens auf das Eigengewicht oder auf Windwirkung zurückzuführen sind. Die Verhältnisse werden daher komplizierter, indem in der nach oben gerichteten Konkavität einer Astkrümmung das Dickenwachstum auf einen Längsdruck, das Eigengewicht aber auf einen Längszug hinarbeitet.

Auch geradlinie Stämme und Äste sind deutlich exzentrisch, wenn sie durch das Eigengewicht, durch einseitigen Wind[1]) oder einseitige Kronenausbildung[2]) auf Biegung in Anspruch genommen werden. Jede Biegung ist aber notwendig mit einer Zug-Druckspannung verbunden.

Ähnlich wie verholzte Achsen verhalten sich einjährige Krautsprosse. Krümmungsstellen sind häufig exzentrisch[3]) und auch gerade plagiotrope Organe, wie z. B. Fruchtstiele, zeigen oft einen ähnlichen Bau.[4])

Selbst bei Thallophyten, wie *Phycomyces*,[5]) *Bryopsis*, *Derbesien*[6]) ist an Krümmungen eine verschiedene Ausbildung der antagonistischen Seiten beobachtet worden.

Eine Bedeutung der Zug-Druckspannungen wird noch wahrscheinlicher, wenn es gelingt zu zeigen, daß zentrische Achsen nach der Einwirkung von Längsspannungen exzentrisch werden. Derartige Erfolge sind schon vielfach erzielt worden. So finden wir unter anderem bei Hartig und Metzger Stämme und Aste angeführt, welche einen exzentrischen Bau annahmen, als sie von der vertikalen in die horizontale Lage übergeführt wurden. Durch gewaltsame Krümmung konnten Wiesner,[7]) Cieslar und

---

[1]) Hartig, Holzuntersuchungen, Altes u. Neues. 1901. p. 51.

[2]) Hartig, l. c. p. 50.

[3]) Daß die geotropische Aufkrümmung von Krautstengeln unter Beibehaltung des radiären Baues erfolgen kann (vergl. z. B. Bücher, p. 284), spricht nicht gegen die Bedeutung der Längsspannungen, denn dieselben Sprosse werden bei gewaltsamer Verhinderung der Aufkrümmung — also bei Steigerung der Längsspannungen — deutlich exzentrisch. Auch hat Meischke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899. p. 362) gezeigt, daß die Hubfähigkeit in gewissen Fällen bei Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* das 28fache, bei *Helianthus* das 30fache der normalen Anforderung betragen kann.

[4]) Vgl. Ricome, Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. (Ann. des scienc. nat. Sér. VIII. T. VII. 1898. p. 293.)

[5]) Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. (Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. XXX. 1887—1888. p. 101.)

[6]) Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. p. 501.)

[7]) Wiesner, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophieen beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIV. 1896. p. 180.)

andere[1]) an verholzten Stämmchen und Ästen, Wortmann[2]) und später besonders Bücher[3]) an Krautpflanzen, Elfving sogar an Pilzhyphen, Exzentrizität erzeugen. Durch gewaltsame Verhinderung heliotropischer und hauptsächlich geotropischer Krümmungen wurde vornehmlich von Bücher ähnliches erreicht. Übrigens hatte schon Vöchting[4]) gefunden, daß Blütenstiele von *Papaver* bei Verhinderung der normalen Wachstumsbewegung sich wulstförmig verdickten.

Häufig gelingt es, diese Beziehungen nicht nur qualitativ, sondern bis zu einem gewissen Grade auch quantitativ zu verfolgen. So pflegt in schwachen einjährigen Ästen die Exzentrizität vielfach zu fehlen, während sie in späteren Jahren, dem vermehrten Eigengewicht entsprechend, deutlich zu beobachten ist.[5]) In älteren Ästen wächst die Exzentrizität von der Spitze gegen die Basis hin[6]) und in der gleichen Richtung nimmt auch das statische Moment zu. Endlich gewahrt man sowohl an Krümmungsstellen von Wurzeln, Stämmen und Ästen, wie auch bei gewaltsamer Verhinderung der Krümmung und bei gewaltsamer Krümmung von Krautstengeln ein allmähliches Ausklingen der Exzentrizität von der mittleren Stelle stärkster Spannung nach beiden Seiten hin, wo die Spannungen immer schwächer werden und zuletzt verschwinden.

An Organen, welche in der einen oder anderen Weise auf kombinierte Zug-Druckspannung in Anspruch genommen werden, ist der Querschnitt meistens elliptisch und in der Weise orientiert, daß die große Achse der Ellipse in die Krümmungsebene oder die Ebene der Längsspannungen fällt.

Die große Verbreitung und Regelmäßigkeit in dem gleichzeitigen Vorkommen von Exzentrizität und Längsspannung und besonders die später zu erwähnenden Klinostatenversuche sprechen gegen die Annahme, daß es sich hier nur um ein zufälliges Zusammentreffen handle. Wir müssen daher die Längsspannungen selbst oder aber Faktoren, welche sie regelmäßig begleiten, als die Ursachen der erwähnten Fälle von exzentrischem Wachstum auffassen. Um einen besseren Einblick in die bewirkenden Ursachen bekommen zu können, wollen wir die Erscheinung genauer analysieren.

2. Die Beziehungen zwischen den kombinierten Zug-Druckspannungen und dem Sinn der Exzentrizität.

Die Krümmungsstellen der Wurzeln zeigten mit großer Regelmäßigkeit eine Förderung der Druckseite und eine Hemmung der

---

[1]) Vgl. auch Karzel, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz u. Rinde bei *Tilia sp.* u. *Aesculus Hippocastanum*. (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. Abt. 1. Bd. CXV. 1906.)

[2]) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. (Bot. Ztg. Jahrg. 45. 1887. Sp. 824.)

[3]) Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung u. geotropischer Induktion. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLIII. 1906. p. 271.)

[4]) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten u. Früchte. Bonn 1882.

[5]) Vgl. Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz u. Rinde. (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Abt. I. Bd. CX. 1901. p. 12 des Separatabdr.)

[6]) Vgl. Schwarz, Dickenwachstum u. Holzqualität von *Pinus silvestris*. p. 163.

Zugseite. Die Längsspannungen wurden hier nur durch das Dickenwachstum hervorgerufen Wie sich Stämme und Äste verhalten, deren Krümmungen in horizontaler Ebene liegen, so daß Zug-Druckspannungen entstehen, die ebenfalls nur auf dem Dickenwachstum beruhen, ist nicht hinreichend bekannt. Bajonettartig verbogene Stämme und Äste wachsen jeweils auf der konkaven Seite stärker in die Dicke, auf welcher als Folge des Dickenwachstums ein Längsdruck entsteht. Dies ist auch dann der Fall, wenn die Krümmungsebene vertikal und der Stamm oder Ast schief steht, so daß die eine Konkavität nach oben gekehrt ist und durch das Eigengewicht des Organs auf Zug in Anspruch genommen wird. Ein ähnliches Verhalten findet man oft bei schlangenartig mehrfach hin- und hergekrümmten Stämmen und Ästen. Steht hierbei der verkrümmte Stamm vertikal, so können die konkaven Seiten sowohl durch das Dickenwachstum wie auch durch das Eigengewicht des Stammes auf Längsdruck beansprucht werden, während bei einem ähnlich verkrümmten aber horizontalen Ast mit vertikaler Krümmungsebene, die nach oben gerichteten Konkavitäten durch das Dickenwachstum auf Druck, durch das Eigengewicht aber auf Zug beansprucht werden. An Hängen stehende Stämme, die in ihrem oberen Teil gerade sind und nur an der Basis eine einfache Krümmung aufweisen, werden bei *Picea* auf der konkaven Seite im Dickenwachstum gehemmt, bei *Fagus* aber gefördert. Wir haben hier das gleiche Verhalten wie bei horizontalen, geraden Ästen, die bei den Koniferen hyponastisch, bei vielen Laubhölzern aber epinastisch sind. Die Hyponastie ist besonders bei solchen Koniferenästen auffällig, die um 180° gedreht werden und von diesem Moment an das Dickenwachstum auf der früheren Oberseite steigern.[1]) Wird ein vertikales Stämmchen rechtwinklig gekrümmt, so daß die obere Partie in eine horizontale Ebene zu liegen kommt, so zeigen Fichte[2]) und *Pinus austriaca*[3]) die konkave, *Aesculus*[4]) und *Tilia*[5]) aber die konvexe Seite gefördert.

An plagiotropen Fruchtstielen[6]) ist meistens die Unterseite, also die Druckseite stärker entwickelt als die Ober- = Zugseite und die vorhandene Exzentrizität wird noch gesteigert, wenn man die Längsspannungen durch Anhängen von Gewichten verstärkt. Bringt man orthotrope Fruchtstiele durch angehängte Gewichte in eine wagerechte Stellung, so fördern sie nach Ricome die Unterseite, d. h. die Druckseite. Auch Keller[7]) fand Ähnliches, bemerkt aber, daß die Größenunterschiede zwischen Ober- und Unterseite am stärksten in der Mitte der Krümmung ausgeprägt sind. Durch gewaltsame Krümmung von Krautstengeln erhielt Bücher[8]) auch

---

[1]) Vgl. z. B. die Abbildung in Hartig l. c. p. 58.
[2]) Wiesner l. c.
[3]) Bücher l. c. p. 301.
[4]) Karzel l. c.
[5]) Bücher l. c. p. 302.
[6]) Ricome l. c.
[7]) Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. Inaug.-Diss. Kiel 1904.
[8]) Bücher l. c. p. 279.

auf dem Klinostaten eine Förderung der Konkavseite, also wiederum der Druckseite. Vöchting[1]) beobachtete an horizontal gelegten hypertrophischen Wirsingsprossen, die ihr Längenwachstum vollendet hatten, keinerlei Bevorzugungen im Wachstum der Ober- oder Unterseite, während nach entsprechender Belastung Unterseite und Oberseite etwas gefördert wurden; doch sind hier die Ausschläge

	Radius auf der Druckseite	Radius auf der Zugseite
1. Krümmungsstellen älterer Wurzeln		
a) Koniferen	gefördert	gehemmt
b) Laubhölzer	gefördert	gehemmt
2. Bajonettartig gekrümmte Stämme und Äste		
a) Koniferen	Konkavseite geförd.	Konvexseite gehemmt
b) Laubhölzer	Konkavseite geförd.	Konvexseite gehemmt
3. Stämme mit einfacher Aufwärtskrümmung		
a) Koniferen	Konvexseite geförd.	Konkavseite gehemmt
b) *Fagus*	Konvexs. gehemmt	Konkavseite gefördert
4. Gerade, horizontale Äste		
a) Koniferen	gefördert	gehemmt
b) viele Laubhölzer	gehemmt	gefördert
5. Gewaltsam gekrümmte Stämmchen mit sekundärem Holz		
a) Koniferen	gefördert	gehemmt
b) *Aesculus Tilia*	gehemmt	gefördert
6. Plagiotrope Fruchtstiele	gefördert	gehemmt
7. Gewaltsam gekrümmte Fruchtstiele	gefördert	gehemmt
8. Gewaltsam gekrümmte Krautstengel	gefördert	gehemmt
9. Auf Biegung beanspruchte hypertrophische Wirsingsprosse	gefördert	gefördert
10. Gewaltsame Verhinderung der geotropischen Krümmung		
a) Grasknoten u. Krautstengel	gefördert	gehemmt
b) *Abutilon* ohne sekundäres Holz	gefördert	gehemmt
c) *Abutilon* mit sekundärem Holz	(gehemmt)	(gefördert)

nur gering. Endlich erwies sich bei gewaltsamer Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung, sowohl in Grasknoten,[2]) wie in Krautstengeln ohne sekundäres Holz die Druckseite gefördert. Merkwürdigerweise zeigte ein derartig behandelter Sproß nach Bücher[3])

[1]) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 1908. p. 277.

[2]) Vgl. z. B. Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. p. 496.)

[3]) Bücher l. c. p. 278.

ein diametral entgegengesetztes Verhalten, je nachdem sekundäres Holz fehlte oder vorhanden war. *Abutilon Darwinii* ohne sekundäres Holz förderte bei horizontaler Zwangslage die Unterseite, mit sekundärem Holz aber die Oberseite. Stellen wir, um leichter eine Übersicht zu bekommen, diese Resultate zusammen, so erhalten wir die vorstehende Tabelle.

Sie zeigt deutlich, daß auf der Druckseite der Zuwachs wohl sehr oft, aber durchaus nicht immer gefördert wird. Es ist in Erwägung zu ziehen, ob nicht vielleicht die Pflanze auf einen Längsdruck, wie er durch das Dickenwachstum der Konkavseite entsteht, anders reagiert als auf einen durch biegende Kräfte, wie Eigengewicht oder Wind hervorgerufenen Längsdruck. Auch ist im ersten Fall die Spannung auf eine relativ kleine Strecke lokalisiert, während sie bei der Biegung die ganze Länge des Organs in Anspruch nimmt. Allein unsere Tabelle zeigt in dieser Hinsicht gar keinen Zusammenhang. Daß hier etwas anderes den Ausschlag geben muß, folgt am deutlichsten aus dem abweichenden Verhalten verschiedener Pflanzen bei genau derselben Beanspruchung. So sind horizontale Koniferenäste oder Koniferenstämme mit einfacher basaler Aufwärtskrümmung hyponastisch, viele Laubholzäste und Stämme aber unter den gleichen Bedingungen epinastisch. Dies legt die Frage nahe, ob nicht infolge vererbter spezifischer Eigenschaften der betreffenden Protoplasten die Koniferen auf denselben Reiz in dem einen, gewisse Laubhölzer in dem andren Sinne reagieren. Derartige Verschiedenheiten treten uns ja bei Reizerscheinungen überall entgegen und kommen selbst an verschiedenen Organen derselben Pflanze vor, wie das z. B. aus dem Verhalten der Sprosse und Wurzeln zu Licht und Schwerkraft hervorgeht. Aber auch diese Annahme steht mit den Tatsachen nicht im Einklang; denn die erwähnten Laubhölzer und Koniferen, die in den besprochenen Fällen entgegengesetzt reagieren, fördern an Krümmungsstellen der Wurzeln regelmäßig die Druckseite. Noch unverständlicher erscheint auf den ersten Blick das Verhalten von *Abutilon,* das vor der Holzbildung die Unterseite, nach der Holzbildung die Oberseite stärker in die Dicke wachsen ließ. Allein hier ist vielleicht vor und nach der Holzbildung auch der Reiz ein anderer gewesen; denn daß der verholzte Stengel ähnlich wie der Krautsproß geotropisch sich aufrichten kann und daher Längsspannungen zu entwickeln vermag, ist nicht unmöglich, aber auch nicht besonders wahrscheinlich. Eine Krümmungsfähigkeit darf verholzten Achsen gewiß nicht abgesprochen werden, bedarf aber doch bei Pflanzen, die hierauf noch nicht näher untersucht wurden, einer speziellen Prüfung. Diese ist im vorliegenden Falle um so notwendiger, da — wie wir später sehen werden — ein exzentrischer Bau höchstwahrscheinlich auch ohne die Mitwirkung von Längsspannungen zustande kommen kann. Aus den Angaben Vöchtings müssen wir endlich schließen, daß nicht nur die Zug- oder die Druckseite, sondern Zug- und Druckseite gleichzeitig gefördert werden können. Wir hätten hier Fälle von Diplonastie, die ja schon von Carl Schimper beschrieben worden sind.

Das exzentrische Wachstum hat aber nicht nur eine ver-

schiedene Ausbildung der Radien, sondern oft auch bedeutende anatomische Differenzen im Gefolge.

3. Die Beziehungen zwischen den kombinierten Zug-Druckspannungen und der anatomischen Verschiedenheit der antagonistischen Seiten.

Anatomische Differenzen, deren Vorhandensein schon makroskopisch erkennnbar ist, finden wir im Rot- und Weißholz der Koniferen. Es wurde das Rotholz von Mer[1]) bei Tanne und Fichte, von Konontschuk[2]) bei Fichte und Kiefer erwähnt und von Lämmermayr[3]) bei geneigten Koniferensprossen von 36 verschiedenen Arten auf der Unterseite gefunden. Lämmermayr machte auch darauf aufmerksam, daß die Färbung oft täuschen kann und daß daher in zweifelhaften Fällen die makroskopische Prüfung mit der anatomischen Untersuchung zu verbinden ist. Genauere Untersuchungen wurden außerdem besonders von Cieslar[4]) und Hartig[5]) an der Fichte und von Schwarz[6]) an der Kiefer angestellt. „In allen Fällen waren", nach Lämmermayr, „die Tracheiden des Rotholzes durch Dickwandigkeit und enges Lumen, sowie Abrundung ihrer Zellmembranen ausgezeichnet; ebenso war eine durch letzteren Umstand bedingte reichliche Interzellularenbildung vorhanden. Auch die von Cieslar an der Fichte hervorgehobene Spiralstreifung der Tracheiden in allen Teilen des Jahrringes war in den allermeisten Fällen deutlich vorhanden." Nach Hartigs Untersuchungen an der Fichte fehlt dem Rotholz im Gegensatz zum Weißholz eine tertiäre Wandung, auch sind die Tracheiden im Rotholz kürzer als im Zugholz. „Je schneller der Umfang[7]) sich vergrößert, umso häufiger müssen die Initialen des Kambiumringes durch Querteilung sich vermehren, umso kürzer ist die Zeit, welche jede Initiale sich zu strecken Gelegenheit hat, bevor eine erneute Querteilung eintritt. Das Rotholz, dessen Ausbildung immer[8]) mit erhöhter Ringbreite verbunden ist, zeigt deshalb auch kürzere Tracheiden, als das Holz desselben Jahresringes auf der entgegengesetzten Seite." Die Wanddicke des Weißholzes ist nach Hartig nicht geringer als die des Rotholzes; die Sekundärwand läßt meist keine Streifung erkennen; als auffallendstes Merkmal bezeichnet er die kräftige Ausbildung einer Tertiärwand, die

---

[1]) Mer, De la formation du bois rouge dans le Sapin et l'Epicéa. (Compt. rend. 1887. p. 376.)

[2]) Konontschuk, Über örtliche und einseitige Festigkeit des Holzes. (Jahrb. d. Petersb. Forstinst. II. 1888. cit. nach Sonntag, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX. 1903. p. 71.)

[3]) Lämmermayr, l. c. p. 8.

[4]) Cieslar, Das Rotholz der Fichte. (Centralbl. f. d. gesamte Forstwesen. 1896. p. 149.)

[5]) Hartig, Das Rotholz der Fichte. (Forstl.-naturw. Zeitschr. V. 1896.) — Hartig, Holzuntersuchungen. 1901. p. 47 ff. u. 60 ff.

[6]) Schwarz, l. c.

[7]) Hartig, l. c. p. 62.

[8]) Auf p. 60 schreibt derselbe Autor „fast ausnahmslos", was dem wirklichen Sachverhalt besser entspricht. (Vgl. auch die Arbeit Hartigs über das Rotholz der Fichte in Forstl. naturw. Zeitschr. 1896. Jahrg. V. p. 96.)

im Festigungsgewebe des Jahrrings stark gefaltet ist. Die Ursache der Rotholzbildung sieht Hartig[1]) in dem „Längsdruck auf die Organe des Kambiums“ und die übereinstimmende Ansicht von Schwarz[2]) geht schon daraus hervor, daß er das Rotholz geradezu als „Druckholz“ bezeichnet. Das Holz auf der Oberseite der Fichtenäste nennt Hartig[3]) „Zugholz“. Es entsteht nach seinen Angaben auch an nicht allzu dicken Stämmen da, wo infolge von Krümmungen und Schiefstellungen des Baumes ein Zug ausgeübt wird, dagegen bildet es sich nicht, wenn ein Stamm direkt dem Boden aufliegt, so daß die Oberseite keiner Streckung unterliegen kann.

Kehren wir nun wieder zum Rotholz zurück, über das die meisten Untersuchungen vorliegen und über dessen Entstehungsursachen sich daher am ehesten diskutieren läßt. Hartig fand Rotholz einmal auf der Druckseite von Fichtenästen, schiefgestellten Stämmen und Verkrümmungen. Fichtenäste, die ständigem Westwind ausgesetzt waren, hatten das Rotholz auf die Ostseite verlegt.[4]) Ein Fichtenast, der 4 Jahre lang durch den Wind von unten nach oben gebogen worden war, hatte während dieser Zeit auf der Oberseite Rotholz gebildet, während vorher und nachher die Unterseite das Rotholz enthielt.[5]) Weitere Beispiele für Rotholzbildung auf der morphologischen Oberseite gibt Hartig in Fig. 34 und 35, doch fällt auch hier die betreffende Stelle jeweils mit der Druckseite zusammen. An vertikalen Stämmchen, deren Gipfel gewaltsam in die horizontale Lage umgebogen war, fand Hartig[6]) bei der Fichte und Bücher[7]) bei *Pinus austriaca* auf der konkaven und Unterseite Rotholz.

In allen diesen Beispielen fällt die Rotholzseite mit der Druckseite zusammen und der Schluß, die Rotholzbildung sei die direkte Folge des Längsdruckes, ist daher wohl verständlich. Die Angabe von Konontschuk,[8]) daß den Wurzeln Rotholz fehle, scheint diese Auffassung noch zu stützen.

Nun ist aber die Behauptung, daß den Wurzeln Rotholz fehlt, in dieser allgemeinen Form bestimmt unrichtig. Schon Lämmermayr[9]) erwähnt, daß er in der Holzsammlung des pflanzenphysiologischen Institutes an einer Wurzel von *Pinus Pumilio* und an einer solchen von *Juniperus communis* Rotholz gefunden habe. Als dritter Fall nennt er Rotholzbildung an der Unterseite einer ca. 16jährigen Wurzel von *Pinus nigricans*, an einer Stelle, die 1,5 m von der Insertion entfernt war, nahezu horizontal verlief und vollkommen freilag. Kny[10]) gibt an, daß an freigelegten Wurzel-

---

[1]) l. c. p. 46.
[2]) Schwarz, l. c. p. 237.
[3]) l. c. p. 59.
[4]) l. c. p. 77.
[5]) Hartig, l. c. p. 79.
[6]) l. c. p. 64.
[7]) Bücher, l. c. p. 301.
[8]) l. c.
[9]) Lämmermayr, l. c. p. 21 u. 22.
[10]) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVI. 1907.)

stücken von *Pinus silvestris* häufig Rotholz auftritt. Ich selbst konnte an Wurzeln von *Pinus silvestris* und *Picea excelsa* deutliche Rotholzbildung nachweisen. Meine Beobachtungen sind jedoch noch nicht ausreichend, um die Bedingungen der Rotholzbildung an Wurzeln erkennen zu lassen.

Daß die Auffassung des Rotholzes als Druckholz nicht allgemein richtig sein kann, geht daraus hervor, daß Rotholz bei fehlendem Längsdruck vorhanden sein und bei starkem Längsdruck fehlen kann. So erwähnt Hartig[1]) horizontal gelegte Fichten, deren Gipfel nach oben emporgehoben und befestigt wurde, so daß ein Druck nach unten durch das Gewicht des Fichtengipfels völlig ausgeschlossen war; trotzdem entstand in jedem Falle kräftige Rotholzbildung auf der Unterseite des Fichtenstämmchens. Untersuchungen im Walde an Stämmen, die dem Boden dicht auflagen, ergaben, nach demselben Autor, daß auf der Unterseite des ganzen Stammes Rotholz erzeugt worden war Anderseits habe ich an aufrechten Stämmen im oberen Astwinkel weder bei *Pinus* noch bei *Picea* Rotholz gefunden; Piceaäste, die in horizontaler Ebene verzweigt waren, besaßen Rotholz nur auf der Unterseite, nicht aber in den Astwinkeln. Ganz ähnlich zeigten stark epinastische Bretterwurzeln und scharf aufwärts gekrümmte Wurzeln von *Picea* auf der Oberseite kein Rotholz, und doch waren die betreffenden Tracheiden in allen diesen Fällen einem starken Längsdruck ausgesetzt. Dagegen ist der Einwand von Lämmermayr[2]) nicht stichhaltig, da die von ihm erwähnten Wurzeln nur einem Radialdruck ausgesetzt waren, dem meines Wissens noch niemand eine Bedeutung für die Rotholzbildung zugeschrieben hat.

Daß endlich bei den Koniferen Rotholzbildung und Förderung des Dickenwachstums durchaus nicht vereinigt zu sein brauchen, zeigen am schönsten die stark epinastischen und trotzdem rotholzfreien Bretterwurzeln; auch an zahlreichen Wurzelkrümmungen, sowie an geraden, horizontalen Wurzelstücken war starke Exzentrizität bei fehlendem Rotholz nachzuweisen.

An verholzten Dikotylenachsen liegen die anatomischen Verhältnisse weniger einfach als bei den Koniferen, und die exakte Untersuchung der antagonistischen Seiten ist erst in wenigen Fällen begonnen und auch da nicht systematisch durchgeführt worden.[3]) Eine Diskussion dieses dürftigen Materials kann daher unterbleiben.

Dagegen müssen wir die Messungen von Baranetzky erwähnen, der die Längen der Holzelemente auf der Ober- und Unterseite der Äste verschiedener Bäume bestimmt hat. Bei *Pinus Strobus* fand er die Tracheiden auf der Oberseite länger als auf der Unterseite, die Längendifferenzen zwischen Ober- und Unter-

---

[1]) l. c. p. 75, 76.

[2]) l. c. p. 22.

[3]) Bezüglich der Tatsachen vergleiche man Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers. 1882; Lämmermayr, l. c. 1901; Metzger, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers, Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1908; Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora 1901.

seite waren am größten an der Astbasis und nahmen gegen die Spitze allmählich ab. Es konnte dies, wie leicht ersichtlich, zu der von Baranetzky vertretenen Ansicht führen, „daß das stärkere Längenwachstum der Holzelemente an der oberen Seite der geneigten Äste durch die Einwirkung der mechanischen Dehnung bedingt wird". In anderen Fällen allerdings war das Verhalten weniger regelmäßig, obschon stets Mittelwerte aus meist mehreren Hundert Messungen zur Verwendung kamen. Bei *Pinus silvestris* z. B. besaß in der Nähe der Astspitze die Unterseite längere Tracheiden, in den basalen Partien aber die Oberseite; bald waren die Elemente des Frühholzes länger als die des Spätholzes, bald umgekehrt. Ein unregelmäßiges Verhalten zeigten auch Lärche und Fichte. Bei den untersuchten Laubhölzern *(Aesculus, Tilia, Ulmus)* waren in der Regel im ersten Jahresring die Holzelemente (Gefäßglieder und Fasern) an der Unterseite des Astes länger als an der Oberseite; in den späteren Jahren waren umgekehrt die Elemente der Oberseite länger, und zwar desto mehr, je näher sie an der Peripherie des Holzzylinders lagen. Diese Regel erleidet jedoch vielfache Ausnahmen. Zur Stütze seiner Ansicht führte Baranetzky ferner verschiedene Versuche aus, die aber nur zum Teil günstig ausfielen, auch erwähnt er die Resultate von Scholtz und Hegler, nach welchen selbst eine schwache aber langandauernde Dehnung imstande ist, das Wachstum zu beschleunigen.

Vergleichende Längenmessungen hat ferner Hartig ausgeführt; er fand die Tracheiden im Rotholz kürzer als im Zugholz.

Über krautige Organe finden wir Angaben bei Ricome und Keller, welche Fruchtteile untersuchten und besonders bei Bücher. Fruchtstiele, die durch Hinzufügen eines Supplementgewichtes beansprucht wurden, zeigten auf der Ober- = Zugseite eine Verkleinerung der Epidermis- und Rindenzellen und eine Verdickung der Kollenchymwände. Auf der Unter- = Druckseite waren umgekehrt die Zellumina bis über doppelt so groß und das Kollenchym dünnwandig. Entsprechend fand Bücher an jungen Sprossen verschiedene Pflanzen, sowohl bei gewaltsamer Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung, wie auch bei Klinostatenversuchen mit gewaltsamer rechtwinkliger Sproßkrümmung, jeweils auf der Zugseite die Lumina kleiner und die Wände im Bast, Kollenchym und Holz stärker verdickt, während die Druckseite das entgegengesetzte Verhalten zeigte. Derartige Wirkungen der Zwangslage sind übrigens schon lange aus der Arbeit Wortmanns bekannt. Die Befunde Büchers, wonach bei Zwangslage die anatomischen Gegensätze wieder geringer werden, wenn der Versuch länger dauert, hängen vielleicht mit einer entsprechenden Reduktion der Längsspannungen zusammen. Auch das Verhalten von *Abutilon Darwinii*, das vor der sekundären Holzbildung auch in anatomischer Hinsicht sich umgekehrt verhält wie nachher, beruht möglicherweise auf derselben Ursache.

Da nach dem Befunde von Bücher bei antagonistischem Zusammenwirken von gewaltsamer Krümmung und Zwangslage der Erfolg bei verschiedenen Pflanzen verschieden ist, so sollte unter-

sucht werden, ob sich die Verschiedenheiten nicht auf entsprechende Unterschiede in den inneren Spannungen zurückführen lassen. Meischke hat ja gezeigt, daß Grasknoten das 4fache, *Phaseolus* das 28fache, *Helianthus* sogar das 30fache der normalen Inanspruchnahme bei der geotropischen Aufkrümmung zu leisten vermögen, und daher dürfen wir erwarten, daß das Verhältnis der Spannungen, die durch gewaltsame Krümmung und Zwangslage entstehen, mit der Stärke der Krümmung und der Pflanzenspezies wechselt.

Wenn auch in den von Bücher beobachteten Fällen bei einfacher geotropischer Aufkrümmung von krautigen Sprossen der radiäre Bau beibehalten wurde, so zeigen doch schon die Untersuchungen von Noll[1]), daß dem durchaus nicht immer so sein muß. Er gibt Abbildungen der obern und untern Epidermis eines geotropisch gekrümmten Grasknotens und *Vicia faba*-Internodiums, aus denen zu ersehen ist, daß die Wände der konvexen Unterseite etwas dünner sind, während nach Noll die Wanddicke der konkaven Seite nicht verändert wurde. Eine Verdickung der konkaven Seite bei scharfer Krümmung wurde an *Phycomyces,*[2]) *Bryopsis* und *Derbesien*[3]) beobachtet.

Aus den vorliegenden Untersuchungen an nicht verholzten Sprossen ergibt sich das Resultat, daß da, wo eine deutliche Reaktion eintritt, auf der Zugseite die Zellumina kleiner und die Wände dicker werden, während die Druckseite weitere Lumina und dünnere Wände erhält.

Nachdem wir bis jetzt die kombinierten Zug-Druckspannungen besprochen haben, wollen wir im Folgenden die Wirkung der reinen Zugspannungen und Druckspannungen zusammenfassen.

4. Die Bedeutung reiner Druckspannungen.

Die Autoren, welche für Rot- und Weißholz die Bezeichnungen Druck- und Zugholz einführten, waren der Ansicht, daß diese Gewebe dem Längsdruck bezw. Längszug ihre Entstehung verdanken. Nun sind mir zwar keine Versuche bekannt, in denen verholzte Achsen nur auf Längsdruck beansprucht wurden, aber es gibt am Baum Stellen, an denen ein Längsdruck herrscht, ohne daß auf der antagonistischen Seite ein Längszug vorhanden wäre. Solche Stellen sind die Oberseite des Astansatzes und besonders die Oberseite der Bretterwurzeln. In beiden Fällen findet eine Zuwachssteigerung statt, dagegen wird, soweit meine Beobachtungen an Astwinkeln und Bretterwurzeln reichen, kein Rotholz gebildet.[4])

Einen starken Längsdruck müssen ferner die unteren Stammpartien erfahren durch das Gewicht der darüber befindlichen Baumteile. Die Zellen des Kambiummantels sind einem um so größeren

---

[1]) Noll, l. c. p. 526.
[2]) Elfving, l. c.
[3]) Noll, l. c. p. 501.
[4]) Hartig, Holzuntersuchungen, p. 52, spricht von Rotholzbildnng in den Astwinkeln, worunter aber offenbar, wie auch besonders aus seiner Arbeit über das Rotholz hervorgeht, nur die unteren Astwinkel zu verstehen sind.

Längsdruck ausgesetzt, je mehr sie der Stammbasis genähert sind, und deshalb müßte man, da an schiefen Ästen Rotholzbildung und Jahresringverbreiterung Hand in Hand gehen, eine entsprechende Veränderung der Kambiumtätigkeit in quantitativer und qualitativer Hinsicht erwarten. Aus den Untersuchungen von Schwarz[1]) ist jedoch zu ersehen, daß Flächenzuwachs und Jahresringbreite der Kiefer in keinen Beziehungen zu der Größe der Belastung stehen, so daß die Verteilung des Dickenwachstums nicht durch das Eigengewicht des Stammes bedingt sein kann. Allerdings darf man nicht vergessen, daß der Stamm nicht nur auf biegungsfreie Belastung, sondern auch auf Biegung in Anspruch genommen wird und daher natürlich auch biegungsfest gebaut sein muß. Bis zu einem gewissen Grade entspricht die Abnahme des Spätholzprozentes von unten nach oben der Verminderung der Belastung. Die Spätholzflächen dagegen zeigen diese Übereinstimmung nicht. Es wird demnach durch die Belastung nur das Verhältnis zwischen Frühholz und Spätholz innerhalb der Grenzen verändert, welche durch das Dickenwachstum gegeben sind, die Verteilung des Dickenwachstums ist aber dadurch gegeben, daß der Baum die Form eines Trägers gleichen Widerstandes beibehält.[2])

Nach Angaben von Bücher[3]) gelang es ihm, bei 2 Hypokotylen von *Ricinus communis* durch zweckmäßiges Eingipsen zu erreichen, daß der Längsdruck genau vertikal, d. h. in der Längsrichtung des Hypokotyls einwirkte. Nach 3 Wochen hatte eine starke Anschwellung stattgefunden, das Rindengewebe begann zu wachsen, die Zellen wurden bedeutend größer, dagegen ließen sich Verdickungen der Bastzellen kaum konstatieren, Kollenchym fehlte, auch die kambiale Tätigkeit war gering und die Verholzung in den Gefäßbündeln sehr viel schwächer. Hibbard[4]) fand bei Stengeln von *Fuchsia, Vinca* und *Helianthus* eine schwache Förderung des mechanischen Gewebes „yet the evidence cannot be called conclusive." *Coleus* zeigte bei gleicher Behandlung keine Veränderung.

Vöchting[5]) gibt an, daß bei Versuchen mit normalen und hypertrophischen Pflanzen von *Helianthus annuus* eine 10—15fache Steigerung des Längsdruckes durch künstliche Belastung den Durchmesser des Stengels nicht vergrößert und seine mechanischen Elemente nicht verstärkt. Als Vöchting aber auf die junge Pflanze einen hohen Druck ausübte, so hatte dies erstens eine Verdickung der Achse und zweitens eine Verstärkung der mechanischen Elemente des Holzkörpers zur Folge. „Hierbei handelt es sich jedoch höchstwahrscheinlich nicht um einen unmittelbaren Einfluß des Druckes auf die Bildung der mechanischen Zellen, sondern um eine durch den Druck verursachte Hemmung des Längenwachstums der Achse, die nun erst die Verstärkung der mechanischen

---

[1]) Schwarz, l. c. p. 195.
[2]) Schwarz, l. c. p. 314.
[3]) Bücher, l. c. p. 327.
[4]) Hibbard, The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. (Bot. Gaz. Vol. XLIII. p. 376.)
[5]) Vöchting, l. c. p. 265.

Elemente zur Folge hatte. Auch hört dieser Einfluß nach unseren vorhin mitgeteilten Ergebnissen offenbar bald auf. Auch ein beträchtlich stärkerer Druck wird wirkungslos, sobald der Stamm seine mittlere normale Stärke erreicht hat."[1]) Ob es sich hier wirklich um reine Druckwirkung gehandelt hat, scheint mir doch nicht ganz sicher zu sein, da Vöchting selbst angibt, daß bei einer vorläufigen Belastung, die dann allerdings verringert wurde, eine Sförmige Biegung entstanden war und daß der früher kreisförmige Querschnitt eine elliptische Gestalt angenommen hatte. Eine Veränderung der mechanischen Zellen war nicht zu beobachten bei Belastungsversuchen mit Phyllokaktussprossen, etiolierten Kartoffelsprossen, Knollen von Kartoffel und *Oxalis crassicaulis*, normalen und hypertrophischen Wirsingstämmen.

Einen positiven Erfolg vermutet Vöchting[2]) in einigen Experimenten, die er im Zusammenhang mit später zu besprechenden Zugversuchen ausgeführt hat. Er fand, daß in den Knollen der *Oxalis*, der Kartoffel und der *Dahlia*, sowie in den hypertrophischen Unterlagen des Wirsings und des *Phyllocactus* nach Einfügung von Pfropfreisern mechanisches Gewebe entstand und meint, daß dieses Resultat vielleicht auf den Druck zurückgeführt werden kann, den die sich entwickelnden scheitelständigen Triebe oder Reiser auf die sie tragenden unteren Teile ausüben, „einen Druck, der nun korrelativ wirkte, d. h. gänzlich verschieden von dem, welchen er als fremde, den Objekten angehängte oder aufgesetzte Last verursacht." Im übrigen wolle man die Besprechung der Zugversuche vergleichen. An dieser Stelle ist nur noch die weitere Vermutung Vöchtings zu erwähnen, daß sich von hier vielleicht ein Weg eröffne, die Proportionalität zwischen dem Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume und seinen mechanischen Leistungen als eine Folge des Eigengewichtes innerhalb der korrelativen Wechselbeziehungen im Organismus zu verstehen. Die Antwort ist in der erwähnten Arbeit von Schwarz enthalten sowie in den bekannten Abhandlungen von Schwendener und Metzger, die schon längst die Stämme und Äste der Koniferen als Träger gleichen Widerstandes gegen Biegung (nicht gegen Druck) erkannt haben.

Einige Beobachtungen an Wurzeln finden sich bei Pfeffer[3]), welcher die Wurzel in dieser Hinsicht mit einem wachsenden Kürbis vergleicht, der, wie den Chinesen seit lange bekannt ist, Flaschen und andere Formen gänzlich auszufüllen vermag. „Diese allseitige Ausfüllung wird dadurch gesichert, daß die Wurzel (und auch andere Pflanzenteile) nicht allein das normal angestrebte Wachsen, soweit es mechanisch möglich ist, ausführt, sondern daß mit der mechanischen Hemmung auch korrelative Wirkungen eintreten, als deren Erfolg sich in der wachsenden Region die Wachstumstätigkeit in einer jeden überhaupt möglichen Richtung in erhöhtem Grade geltend macht. Dieses dokumentiert sich sofort darin, daß

---

[1]) Vöchting, l. c. p. 267.
[2]) Vöchting, l. c. p. 295.
[3]) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. 1893. p. 267.

bei Verwendung einer geeigneten Gipsform der Spitzenteil der Wurzel, bei Hemmung des Längenwachstums, durch Ausfüllung der Form in wenigen Tagen das doppelte derjenigen Dicke erreichen kann, welche er normalerweise angenommen haben würde." „Aber auch die subapikalen wachstumsfähigen Partien einer Wurzel wachsen gegen die keinen oder einen unzureichenden Widerstand bietenden Orte und zwar zunächst durch Wucherung des Rindenparenchyms. Demgemäß macht sich auch solches Wachsen in den Spalt hinein geltend, welchen ein Gipsverband nach genügendem Auseinanderweichen der Teile bietet, so daß also bei Messungen des Längsdruckes eine ringförmige Krause, bei Messungen des Querdruckes an den beiden opponierten Spaltlinien zweiflügelförmige Wucherungen gebildet werden."

Das Resultat dieser, allerdings noch zu wenig ausgedehnten Versuche läßt sich dahin zusammenfassen, daß sowohl an verholzten wie an nicht verholzten Stengeln und Wurzeln bei biegungsfreiem Druck oft, aber durchaus nicht immer eine Wachstumssteigerung zu beobachten ist. Würde diese Wachstumsförderung nach jenen Seiten erfolgen, die einen geringeren Widerstand bieten, so wäre dies verständlich und würde mit den bisherigen Erfahrungen[1]) übereinstimmen, tatsächlich findet aber an den Wurzel- und Stammkrümmungen die Förderung stets nach der konkaven Seite hin statt, also in einer Richtung, in welcher der Längsdruck nicht ab-, sondern ständig zunimmt.

Was die anatomischen Veränderungen betrifft, so konnte bei reiner Druckspannung keine Rotholzbildung festgestellt werden, wie denn überhaupt eine Förderung der mechanischen Zellen entweder sicher fehlt oder doch zweifelhaft erscheint. Ob die reine Druckspannung Veränderungen des Längsdurchmessers der Zellen zur Folge hat, scheint noch nicht untersucht zu sein.

5. Die Bedeutung reiner Zugspannungen.

Bekannt sind die überraschenden Erfolge, welche Hegler[2]) erzielt haben wollte, die sich aber bei der Nachprüfung durch Ball[3]) an den gleichen Versuchsobjekten als unrichtig erwiesen.

Ball vermochte durch allmähliche Steigerung der Zugwirkung weder eine Zunahme der Zerreißungsfestigkeit zu bewirken, noch Verdickungen im Gewebe hervorzurufen. Auch in den Versuchen Kellers mit Fruchtstielen traten weder bei Monokotylen noch bei Dikotylen durch Zug Veränderungen in der Gewebeausbildung ein. Zu diesem negativen Resultat bemerkt Keller, daß schon unter normalen Verhältnissen die mechanische Leistungsfähigkeit der

---

[1]) Pfeffer, l. c.

[2]) Steigerung der Zerreißungsfestigkeit durch sukzessiv anwachsende Belastung von 400 g auf $3^1/_2$ kg im Verlauf weniger Tage, wobei die vorhandenen mechanischen Zellen an Zahl und Wandstärke zunehmen, ja selbst an solchen Stellen sich bilden sollten, an denen sie normalerweise nicht auftraten.

[3]) Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 305.)

Fruchtstiele außerordentlich viel größer ist als notwendig, denn es konnte ohne Nachteil für die Fruchtstiele das normale Gewicht der Früchte um das 390—1800fache überschritten werden. „Erst größere Überschreitungen des normalen Fruchtgewichtes, z. B. bei *Uvularia* um das 3400fache, übten einen Einfluß und zwar einen schädigenden auf die Ausbildung des mechanischen Gewebes aus."

Zu dem gleichen Resultat gelangte Wiedersheim[1]), als er Zugkräfte auf die Zweige von Trauerbäumen einwirken ließ. Sowohl die Holzkörper wie die Bastbündel sahen in den belasteten und unbelasteten Zweigen vollständig gleich aus; irgend eine Verstärkung mechanisch wirksamer Elemente hatte nicht stattgefunden. Die einzige Ausnahme bildete *Corylus avellana*, wo die Belastung eine Verstärkung des Bastringes bewirkte, die auf einer Vermehrung der Bastzellen beruhte. Bezüglich der Reaktionslosigkeit der meisten untersuchten Triebe dem Zugreiz gegenüber bemerkt Wiedersheim[2]): „Vielleicht müssen wir annehmen, daß die Festigung der mechanischen Gewebe bei *Fagus, Fraxinus, Sorbus* an sich schon eine so außerordentliche Zunahme erfährt, daß die angewandten Belastungen die Reizschwelle, hinter welcher die Vermehrung und Verstärkung der mechanischen Elemente einsetzt, überhaupt nicht erreichten. Wenn wir bedenken, daß bei *Fagus* bei Beginn der Belastungsversuche die Zerreißungsgrenze bei etwa 300 g lag, bei *Sorbus* bei 380 g und bei *Fraxinus* bei 410 g, daß die Tragfähigkeit dieser Zweige im Laufe der Sommermonate aber über das etwa 200fache gestiegen war, so fehlt den angewandten Belastungsgrößen eine dem zunehmenden Tragvermögen proportionale Steigerung."

Als positives Ergebnis seiner Belastungsversuche stellte Wiedersheim eine Verkürzung der Holzzellen bei sämtlichen der Belastung unterworfenen Zweigen fest. Er führt das auf eine wachstumshemmende Wirkung der Belastung zurück.

Im Gegensatz zu diesen meist negativen Ergebnissen an Stammorganen gelangte Wildt[3]) zu dem Resultat, daß die Wurzeln auf Zug reagieren und sich völlig anders ausbilden als ohne Einwirkung der Zugkraft. Die Lage der normalen Elemente innerhalb des Zentralzylinders wird derart verändert, daß möglichst zugfeste Konstruktionen mit zentripetaler Tendenz entstehen. Ernährungswurzeln, die meist ein Mark und einen im Querschnitt unregelmäßig geformten Zentralzylinder zeigen, werden den Befestigungswurzeln ähnlich, welche kein Mark besitzen und einen im Querschnitt mehr oder weniger kreisrunden Zentralzylinder, in dessen Mitte die mechanischen Elemente zu einem geschlossenen, axilen Strang vereinigt sind. Durch genügend starke Zugkraft wird ferner der Eintritt des sekundären Dickenwachstums verhindert, dagegen ließ sich eine Neubildung mechanischer Elemente nicht beobachten, wie

---

[1]) Wiedersheim, Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörpern bei Trauerbäumen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII. p. 41.)

[2]) l. c. p. 67.

[3]) Wildt, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln etc. Inaug.-Diss. Bonn 1906.

denn überhaupt weder die Wanddicke noch die Längs- oder Querdurchmesser der Zellen Unterschiede aufwiesen.

Hibbard[1]) gibt an, daß Zug in Richtung der Längsachsen eine schwache Zunahme des mechanischen Gewebes in den Haupt- und Nebenwurzeln zur Folge habe, während bei Stengeln — mit Ausnahme von *Vinca maior* — ein Einfluß nicht zu bemerken war.

Schon früher hatte Richter[2]) für *Chara* gefunden, daß eine Anpassung an zunehmenden Zug stattfinde, allein dieses Resultat ist nicht ganz zuverlässig, weil Kontrollversuche mit unbelasteten Exemplaren von demselben Alter und derselben Größe fehlen. Mit zunehmendem Alter steigt ja die Zugfestigkeit auch ohne mechanische Inanspruchnahme, und eine allmählich gesteigerte Belastung wird auch unter sonst gleichen Umständen besser ertragen als eine plötzliche starke Zerrung.

Aus älteren Versuchen von Scholtz[3]) geht hervor, daß die Stengel junger Pflänzchen von *Linum usitatissimum* ohne Dehnung einen Durchmesser von 0,76 mm, mit Dehnung von 40 g einen Durchmesser von 0,72 mm besaßen. Bei *Helianthus annuus* war der Durchmesser ohne Dehnung 2,27 mm, mit Dehnung von 150 g 2,00 mm. Bei einem anderen Versuch betrugen die Durchmesser in beiden Fällen 2,00 mm. Bei *Tropaeolum* war der Durchmesser ohne Dehnung 2,35 mm, mit Dehnung von 60 g 2,04 mm. „Wenn man berücksichtigt, daß durch die großen Gewichte bei diesen Versuchen die Pflanzen eine nicht unbeträchtliche Dehnung erfahren, ihr Durchmesser also verringert wurde, so sprechen diese Zahlen wohl für eine absolute Steigerung des Dickenwachstums."

Zugversuche mit Stengeln hat ferner Vöchting ausgeführt, sie ergaben ein negatives Resultat. Vöchting[4]) bemerkt jedoch, daß auch die größten von ihm verwendeten Zug- und Druckkräfte beträchtlich hinter denen zurückblieben, die man ohne Schädigung der Pflanzen auf den entwickelten Stamm hätte einwirken lassen können. Er bezweifelt aber, daß eine entsprechende Steigerung der mechanischen Beanspruchung zu einem anderen Resultat geführt haben würde. Ganz anders fielen Versuche mit Kürbispflanzen aus, als er die Früchte, die für gewöhnlich dem Boden aufliegen, frei in der Luft sich entwickeln ließ, so daß die Fruchtstiele stets das Eigengewicht der Früchte zu tragen hatten. Es zeigte sich, daß alle mechanischen Elemente bedeutend verstärkt worden waren. Die Wandstärke der Bastzellen, Holzzellen, wie auch der Zellen des Grundgewebes hatte zugenommen; die Zahl der Holzzellen war gewachsen und um die konzentrischen Bündel waren feste Scheiden, teilweise aus echten Holzzellen gebildet worden. „Belastet man ein Organ mit einem ihm zugehörenden Teile des Körpers, den es unter gewöhnlichen Bedingungen nicht zu tragen hat, so tritt eine

---

[1]) Hibbard, l. c.

[2]) Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. (Flora. Bd. 78. 1894. p. 418.)

[3]) Scholtz, Über den Einfluß von Dehnung auf das Längenwachstum der Pflanzen. (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IV. 1887. p. 350.)

[4]) Vöchting, l. c. p. 275.

Verstärkung seiner mechanischen Elemente ein. Vorausgesetzt scheint dabei zu sein erstens, daß das Organ seine ganze Entwicklung im belasteten Zustande durchläuft, zweitens daß die Last im Verhältnis zum tragenden Organ beträchtlich ist. — Sonach besteht eine Verschiedenheit zwischen einer Belastung durch fremdes Gewicht und einer gleichgroßen Belastung durch Eigengewicht. Diese bewirkt im Organ die Bildung der Verstärkung des mechanischen Gewebes, jene hat keinen oder nur geringen derartigen Einfluß und führt endlich zum Zerreißen oder Zerknicken des Organs. Auch hier handelt es sich wieder um korrelative Vorgänge."[1]) Wenn nun auch die Möglichkeit einer verschiedenen Einwirkung von fremdem Gewicht und Eigengewicht nicht bestritten werden soll, so vermögen wir doch in den von Vöchting angeführten Tatsachen keinen Beweis für seine Schlußfolgerungen zu erblicken. Es fehlt der Nachweis, daß Kürbisfruchtstiele auf ein Fremdgewicht nicht reagieren; denn daß bei Kürbisfruchtstielen keine Reaktion erfolgt, kann aus den Versuchen Kellers mit Fruchtstielen anderer Pflanzen oder gar aus Experimenten mit Stengeln nicht mit Sicherheit geschlossen werden; wir wissen ja, daß die Wurzeln sich ganz anders verhalten als die Stengel und daß selbst die Stengel bei verschiedenen Pflanzen verschieden reagieren. Interessante Resultate erhielt Vöchting ferner, als er dem Scheitelende einer hypertrophischen Achse durch Pfropfen ein normales Reis einfügte. Die Versuche wurden mit *Phyllocactus* und *Wirsing* ausgeführt und zeigten, daß die Bildung normaler mechanischer Zellen wieder beginnt, sobald der pathologische Zustand durch Einpflanzung gesunder Reiser aufgehoben wird. Natürlich kann hier noch weniger als im vorigen Fall ohne eingehende Prüfung das Eigengewicht für den Reaktionserfolg verantwortlich gemacht werden, denn hier ist ja nicht nur die Belastung verändert, sondern es finden auch Verletzungen, Verwachsungen und gegenseitige Beeinflussungen von Reis und Unterlage statt, welche die Einsicht in die Kausalität der Erscheinungen noch mehr erschweren.[2])

Fragen wir uns zum Schlusse, warum wohl verschiedene Organe auf denselben Reiz so verschieden reagieren, so kann das einmal auf einer verschiedenen Empfindlichkeit beruhen. Schon de Bary[3]) erwähnt, daß innerhalb derselben Spezies bei Wurzeln die Abänderungen des Holzbaues erheblich größer sind als bei Stämmen, und auch Sachs hebt die bedeutende Reaktionsfähigkeit der Wurzeln auf äußere Einflüsse hervor. Dies hängt offenbar zusammen mit der relativ spät eintretenden Gewebedifferenzierung der Wurzeln; während nämlich in dem sich noch streckenden Internodium des Stengels die definitive Struktur in ihren Grundzügen zu erkennen ist, bildet sie sich in der Wurzel oft erst lange nach der Streckung

---

[1]) Vöchting, l. c. p. 290.

[2]) An dieser Stelle müssen wir auch noch die Untersuchungen von Baranetzky (1879), Scholtz (1887) u. Hegler (1893) erwähnen, nach welchen ein Zug in vielen Pflanzen eine Beschleunigung des Wachstums verursacht, nachdem zunächst eine Verlangsamung eingetreten war. Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 149.

[3]) de Bary, Anatomie der Pflanzen. 1877. p. 534.

aus. Die auffallendsten Beispiele für durch äußere Verhältnisse bedingte Abänderungen des anatomischen Baues liefern jene Wurzeln, die in der spontanen Form dünn, in manchen kultivierten Varietäten aber fleischig sind, und aus der Verwendung derartigen Materials erklären sich wohl auch die Erfolge Wildts. Aus den erwähnten Versuchen über die Zugfestigkeit, sowie aus meinen Untersuchungen über die direkte mechanische Schädigung der Blätter durch Wind [1]) geht ferner hervor, daß die mechanische Leistungsfähigkeit, die in der Natur vorkommende Beanspruchung oft wesentlich übersteigt, so daß in den angewandten Belastungen die Reizschwelle, hinter welcher eine Vermehrung und Verstärkung der mechanischen Elemente zu erwarten gewesen wäre, wohl überhaupt nicht erreicht worden ist. Dies würde verständlich machen, warum positive Erfolge gerade mit Kürbisfruchtstielen (und vielleicht auch mit Vinca-Stengeln) erzielt wurden, denn diese sind für gewöhnlich nicht merklich mechanisch beansprucht. Soll bei derartigen Versuchen ein positives Resultat erzielt werden, so läßt sich bei der weitgehenden Harmonie zwischen Bau und Funktion eigentlich voraussagen, welche Experimente am meisten Erfolg versprechen. Man wird bei schwächeren Belastungen nur an Organen mit geringer Festigkeit, an fester gebauten Organen nur bei stärkerer Belastung eine Verstärkung der mechanischen Elemente erwarten dürfen. Auch kann es nicht auffallen, wenn Organen, die in der Natur niemals auf Zug beansprucht werden, die Fähigkeit abgehen sollte, auf künstlichen Zug in zweckmäßiger Weise zu reagieren.

6. Die Beziehungen zwischen reiner und kombinierter Zug- und Druckspannung.

Vergleichen wir die Wirkungen reiner Zug- oder Druckspannungen mit der Wirkung kombinierter Zug-Druckspannungen, so sehen wir aus der tabellarischen Zusammenstellung der wichtigsten Resultate, daß die Parallelversuche in manchen Fällen noch fehlen oder unzureichend sind. Diejenigen Fälle, welche einen Vergleich gestatten, zeigen in einigen Punkten ein paralleles Verhalten. Der Förderung des Radius auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) an älteren Wurzeln von Laubhölzern und Koniferen entspricht eine Förderung des Radius bei reinem Längsdruck. [2]) Der Förderung des Radius an Koniferenstämmen und Ästen auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) entspricht eine Förderung des Radius bei reinem Längsdruck. [2]) Der Förderung des Radius, der Vergrößerung des Zelldurchmessers, der fehlenden Wandverdickung auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) entsprechen analoge Veränderungen bei reinem Längsdruck. [2]) Der Hemmung des Radius auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) gewisser Laubhölzer, steht eine Förderung bei reiner Druckspannung gegenüber; [2]) der Rotholzbildung der Koniferen auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) ein Fehlen von

[1]) Ursprung, Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Bibl. Bot. Heft 60. p. 48.)

[2]) Nach den vorliegenden, unzureichenden Erfahrungen.

	Druckseite bei kombiniertem Längszug-Druck	Reiner Längsdruck	Zugseite bei kombiniertem Längszug-Druck	Reiner Längszug
1. Krümmungsstellen älterer Wurzeln. a. Koniferen b. Laubhölzer	Radius gefördert	[Radius gefördert (oberer Astwinkel, Oberseite der Bretterwurzeln)]	Radius gehemmt	(bei jungen Wurzeln sekundäres Dickenwachstum verhindert; zugfeste Konstruktion; zentripetale Anordnung)
2. Gewaltsam gekr. Stämmchen				
a. Koniferen	Radius gefördert		Radius gehemmt	unbekannt
b. *Aesculus, Tilia*	Radius gehemmt		Radius gefördert	(keine Veränderung des Radius)
3. Gerade horizontale Äste				
a. Koniferen	Radius gefördert		Radius gehemmt	unbekannt
	Rotholz	[kein Rotholz (ober. Astw., Oberseite d. Bretterwurz.)]	Weißholz	unbekannt
	Tracheiden meist kürzer	unbekannt	Tracheiden meist länger	unbekannt
b. Viele Laubhölzer	Radius gehemmt	[Radius geförd. (ob. Astw., Oberseit. d. Bretterwurz.)]	Radius gefördert	keine Veränderung des Radius
	Gefäßglieder und Libriform meist kürzer		Gefäßglieder und Libriform meist länger	Verkürzung der Holzzellen (Äste von Trauerbäumen)
				Vermehrung der Bastfasern (nur bei Trauerform von *Corylus*)
4. Gewaltsame Krümmung od. Verhinderung d. Krümmung				
a. Fruchtstiele	Radius gefördert	unbekannt	Radius gehemmt	unverändert
	Vergröß. d. Zelldurchm.	unbekannt	Verklein. d. Zelldurchm.	unverändert
	Wände dünn	unbekannt	Verdickung der Wände	unverändert, excl. Kürbis, wo mechan. Zellen vermehrt u. Wände verdickt
b. Krautstengel	Radius gefördert	Rad. bald geförd., bald nicht	Radius gehemmt	unverändert
	Vergröß. d. Zelldurchm.	Vergröß. des Zelldurchm.	Verklein. d. Zelldurchm.	unverändert
	Wände dünn	Wandverdickung fehlend oder zweifelhaft	Verdickung der Wände	unverändert, ev. schwache Zunahme des mechan. Systems bei *Vinca*
5. Junge Wurzeln	unbekannt	Radius gefördert, Veränderung der Zellänge unbekannt	unbekannt	sekund. Dickenw. verhindert zugfeste Konstrukt., zentripetale Anordnung. Keine Neubildung mechan. Zellen (nach Hibbard schwache Zunahm. d. mechan. Zellen), keine Veränderg. d. Wanddicke, keine Veränderg. d. Quer- u. Längsdurchm. d. Z.

Rotholzbildung bei reiner Druckspannung;[1]) der Verlängerung der Holzzellen auf der Zugseite (Zug-Druckspannuug) eine Verkürzung bei reiner Zugspannung. Zu dem Widerspruch zwischen seinen eigenen und Baranetzkys Resultaten bemerkt Widersheim: „Will man nun diese Dehnung wirklich als Ursache der Zellenverlängerung ansprechen, so könnte man vielleicht der wachstumsfördernden Wirkung einer normalen Belastung die wachstumshemmende Wirkung einer abnormalen Belastung, wie sie sich in der Holzzellenverkürzung bei meinen Untersuchungen zu erkennen gibt, gegenüberstellen". „Ob auf der Verkürzung der Holzzellen zugleich eine Verstärkung des Holzkörpers beruht, ist schwer zu entscheiden; in gewissem Sinne ist ein aus kürzeren Elementen sich aufbauender Körper für seitliche Verschiebung fester gebaut, andererseits muß man aber annehmen, daß nach den bekannten Nördlingerschen Zerreißungsversuchen eine Verkürzung der Elemente nicht im Sinne einer Verstärkung aufzufassen sei."

Der Hemmung des Radius, der Verkleinerung des Zelldurchmessers, der Verdickung der Wände auf der Zugseite (Zug-Druckspannung) von Fruchtstielen, steht ein Konstantbeiben bei reiner Zugspannung gegenüber (exkl. Kürbis, wo die mechanischen Zellen vermehrt und die Wände verdickt werden). Der Hemmung des Radius, dem Kleinerbleiben der Zellen, der Verdickung der Wände auf der Zugseite (Zug-Druckspannung) von Krautstengeln steht ein Konstantbleiben bei reiner Zugspannung gegenüber. (Vielleicht mit Ausnahme von *Vinca*, wo eine schwache Zunahme des mechanischen Systems erfolgen soll.)

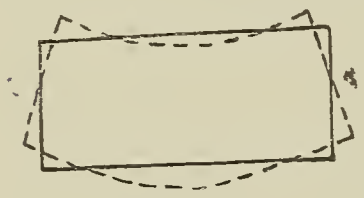
Aus dem Vorhergehenden folgt, daß die Wirkungen reiner Zug- und Druckspannung die Wachstumsvorgänge nicht verständlich machen, welche die kombinierten Zug-Druckspannungen begleiten. Der Grund hierfür kann ein verschiedener sein. Erstens wurden die reinen Zug- oder Druckversuche vielfach mit andern Pflanzen ausgeführt, als die Experimente mit kombinierten Zug-Druckspannungen, weshalb die Resultate nicht direkt verglichen werden können. Es ergibt sich daher die Notwendigkeit, Organe derselben Art, die unter gleichen Bedingungen aufgewachsen sind, den verschiedenen Beanspruchungen zu unterwerfen. Es ist zweitens denkbar, daß die kombinierte Zug-Druckspannung nicht nur einen Längszug und Längsdruck, sondern noch andere Veränderungen im Gefolge hat. Es ist drittens denkbar, daß ein allseitiger, gleichmäßiger Druck (oder Zug) anders wirkt als ein einseitiger Druck (oder Zug). Es ist viertens denkbar, daß die Vereinigung von Zug-Druckspannungen einen Reiz besonderer Art darstellt. Es ist aber fünftens auch möglich, daß die kombinierte Zug-Druckspannung gar nicht die Ursache des exzentrischen Wachstums ist, sondern daß sie nur eine Erscheinung darstellt, welche die wirkliche Ursache immer oder oft begleitet.

Was den zweiten Punkt betrifft, so tritt bekanntlich bei der Biegung eines Stabes zugleich auch eine Querdeformation ein. Hat

---

[1]) Nach den vorliegenden, unzureichenden Erfahrungen.

z. B. der Stab einen rechteckigen Querschnitt und wird er mit beiden Enden nach unten gebogen, so erhält der Querschnitt dadurch die Form, welche durch die gestrichelte Linie angedeutet ist. Die Oberseite erleidet also neben dem Längszug einen Querdruck, die Unterseite neben dem Längsdruck einen Querzug. Den Einfluß einer kombinierten Querzug-Druckspannung, ohne die entsprechenden Längsspannungen kennen wir nicht; auch die Bedeutung eines reinen Querzuges ist unbekannt. Dagegen dürften die vorliegenden Untersuchungen über allseitigen und besonders über zweiseitigen Radialdruck einigermaßen über die Wirkungen orientieren, welche ein reiner Querdruck auszuüben imstande ist. Versuche mit zweiseitigem Druck (Einklemmen in Schraubstock oder zwischen Schieferplatten) sind von Wildt[1]) und Prein[2]) ausgeführt worden, beziehen sich aber leider nur auf Wurzeln. Eine pentarche Wurzel von *Vicia Faba* wurde an der gehemmten Stelle hexarch und die Wurzeln des Eiszapfenradies zeigten eine starke Abplattung des Organs, ein Engerwerden des Zelldurchmessers, eine Verdickung der Wände und auch ein Kollabieren von Zellen. Krabbe[3]) beobachtete an Stämmen, bei allseitigem starkem Radialdruck eine Verringerung des Zuwachses, außerdem eine Verkürzung des radialen Durchmessers der Tracheiden bei den Nadelhölzern und der Gefäße bei den Laubhölzern. Gehmacher[4]) gibt bei allseitigem Druck für die Rinde eine Verkleinerung der Zellen und eine Reduktion der Bastfaserzahl an, während Krabbe merkwürdigerweise unter Umständen eine Wachstumssteigerung konstatierte. Die bei Querdruck eben erwähnte Zuwachshemmung, Verkleinerung des Zelldurchmessers und Wandverdickung ist bei Fruchtstielen und Krautstengeln auch auf der Zugseite beobachtet worden, ja Keller fand sogar an Blütenstielen von *Camassia esculenta* eine Zusammendrückung einiger Schichten des Rindengewebes. Diese Übereinstimmung kann jedoch zu keinen weiteren Schlüssen berechtigen, weil die Versuche über Biegung und Querdruck meist an ganz verschiedenen Organen und Pflanzen ausgeführt wurden. Außerdem zeigen die epinastischen Äste auf der Zugseite eine Zuwachssteigerung, obschon natürlich auch hier ein stärkerer Querdruck hemmend wirken müßte, während ein schwächerer Radialdruck nach Krabbe bedeutungslos ist. Die erwähnten Erfolge bei Radialdruck dürfen aber schon deshalb auf unsern Fall nicht angewendet werden, weil die Spannung in den Versuchen mit Querdruck unverhältnismäßig viel größer war als die entsprechende Inanspruchnahme bei Biegung.



---

[1]) Wild, l. c. p. 17.

[2]) Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Inaug.-Diss. 1908.

[3]) Krabbe, Über das Wachstum des Verdickungsringes u. der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit vonDruckwirkungen. (Abh. d. Berliner Akad. 1884.)

[4]) Gehmacher, Untersuchungen über den Einfluß des Rindendruckes auf das Wachstum u. den Bau der Rinden. (Sitzber. d. Wien. Akad. 1883. Abt. I. Bd. 88. p. 878.)

Man hat früher vielfach die Wachstumsverschiedenheiten mit Vorliebe auf Ernährungsdifferenzen zurückzuführen versucht und es drängt sich daher die Frage auf, ob nicht vielleicht die Längsspannungen Ernährungsdifferenzen nach sich ziehen könnten. Nehmen wir einmal an, durch Längszug werde die Nahrungszufuhr gehemmt, dann müßte an den hyponastischen Koniferenästen eine schlechtere Ernährung den Zuwachs hindern, bei den epinastischen Laubholzästen aber umgekehrt steigern. Dieses eine Beispiel dürfte zur Genüge zeigen, daß auf diesem Wege eine Erklärung nicht möglich ist.

Was den dritten Punkt betrifft, so ist die Möglichkeit, daß ein einseitiger Längsdruck oder -Zug anders wirken kann als ein allseitiger, nicht von der Hand zu weisen. Es ergibt sich ja aus dem Vorhergehenden mit genügender Deutlichkeit, daß es sich beim exzentrischen Wachstum nicht um rein mechanische Wirkungen der Längsspannungen handelt, sondern um komplizierte Reizerscheinungen. Spezielle Erfahrungen über die Erfolge allseitiger und einseitiger reiner Druckspannung an derselben Pflanze liegen nicht vor, wären aber z. B. mit Wurzeln zu erhalten, die man auf der Oberseite der Ansatzstelle einseitig, an einer anderen Stelle aber allseitig auf Druck beanspruchen könnte. Daß jedoch die Wirkungen eines einseitigen reinen Längsdruckes die Veränderungen auf der Druckseite eines auf Biegung beanspruchten Organs nicht erklären können, zeigen schon die Fichtenäste, welche auf der Unterseite Rotholz bilden, das auf der Oberseite der Bretterwurzeln und auch im oberen Astwinkel fehlt.

Welche Bedeutung unter Umständen selbst ein ganz schwacher Druck besitzen kann, zeigen die von Pfeffer erwähnten Versuche von Tittmann mit Sproßstücken von *Populus*, die an beiden Enden eine Schnittfläche aufweisen. Wurde das eine Ende in lockeren Sand gesteckt, so genügte dieser schwache Druck, um an ihm die Kallusbildung zu verhindern. Der Kallus trat hier dagegen auf, wenn das Hervorwachsen an der anderen Schnittfläche durch einen Gipsverband gehindert war.

Endlich ist zu prüfen, ob die Längsspannungen wirklich die eigentliche Ursache des exzentrischen Wachstums sind oder ob sie nur eine Begleiterscheinung darstellen. An horizontalen Ästen z. B. sind auf den antagonistischen Seiten nicht nur die Längsspannungen verschieden, sondern es wirken auch die Atmosphärilien in verschiedener Weise ein, und ferner ist die Möglichkeit einer besonderen Reizwirkung der Schwerkraft in Betracht zu ziehen.

II. Die Bedeutung anderer Faktoren.

An Tatsachen, welche das Vorhandensein eines exzentrischen Baues auch ohne ein nachweisbares Vorkommen von Längsspannungen beweisen, fehlt es nicht. Hartig[1]) hatte an Kübelpflanzen

[1]) Hartig, Holzuntersuchungen. p. 75. 76. 79. 80.

von Fichten, die im Glashaus horizontal gelegt oder invers aufgehängt worden waren, das Gipfelstück mit Bindfaden nach aufwärts umgebogen und in dieser Lage festgehalten. Obschon ein Längsdruck auf der Unterseite ausgeschlossen war, entstand auf derselben doch kräftiges Rotholz. Wurde dagegen der horizontale Stamm um seine Achse gedreht, so gelangte keine Spur von Rotholz zur Ausbildung.

Ewart und Mason-Jones[1]) fanden an einem reifenartig gekrümmten Zweig von *Cupressus nutkaensis* die Zone stärksten Längsdruckes frei von Rotholz, während die jeweils nach unten gekehrte Zweigpartie deutliches Rotholz aufwies. Aus diesen und ähnlichen Resultaten mit *Cupressus Lawsoniana, Pinus contorta* und *Pinus Cembra* folgt, daß in diesen Fällen nicht die Längsspannung, sondern die Schwerkraft die Ursache der Rotholzbildung war. Das Übergreifen der Rotholzbildung auf annähernd vertikale Achsen wird darauf zurückgeführt, daß der Schwerkraftreiz „is able to spread longitudinally from the region where it is directly perceived". Das gelegentliche Fehlen von Rotholz in der unteren Hälfte kreisförmig gebogener Sprosse soll darauf beruhen, daß Schwerkraft und Längsdruck einander entgegenwirken. (Die Bedeutungslosigkeit des Lichtes ist für *Cupressus nutkaensis* direkt bewiesen worden.)

Mit Krautpflanzen operierten Ball und Bücher. Horizontal gelegte Phaseoluspflanzen, die sich nur in den jungen Sproßteilen geotropisch aufkrümmten, zeigten trotzdem auf der ganzen Länge eine verschiedene Ausbildung von Ober- und Unterseite. Auch *Vicia Faba*-Stengel, die dem Tisch auflagen und stark tordiert waren, wiesen immer auf der jeweiligen Oberseite eine Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente auf. Ferner wurden an eingegipsten und horizontal gelegten Ricinushypokotylen und Phaseolusepikotylen Bast und Kollenchym auf der Oberseite übernormal ausgebildet und auch die Holzzellen stark verdickt, während dieselben Elemente auf der Unterseite unverdickt blieben. Als weiteres Beispiel sei noch ein Versuch mit invers gestellten Ricinushypokotylen erwähnt, die rechtwinklig gekrümmt worden waren. Entgegen den sonstigen Erfahrungen an gewaltsam gekrümmten Sprossen trat hier eine Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe auch auf der konkaven Seite, also der Druckseite auf.

Sowohl Hartig wie Bücher schreiben die erwähnten Wirkungen ohne weiteres der Schwerkraft zu. Es ist aber doch zu bemerken, daß hier in der Regel noch andere Möglichkeiten denkbar sind. Sollten die Zellen auf den antagonistischen Seiten im Längsdurchmesser oder Turgor differieren, so wären auch in älteren Organteilen und bei vollständiger Äquilibrierung des Eigengewichts innere Spannungsdifferenzen möglich. Aus den Messungen von Baranetzky geht hervor, daß tatsächlich an Ästen solche Längen-

[1]) Ewart and Mason-Jones, The formation of red wood in Conifers. (Ann. of Botany. Vol. XX. 1906. p. 201.)

unterschiede vorkommen. Die untersuchten Äste waren allerdings unter normalen Verhältnissen, also unter Einwirkung des Eigengewichts gewachsen; aber auch unterstützte Äste[1]) konnten ein gleiches Verhalten zeigen, doch lassen sich aus diesen Versuchen keine bestimmten Schlüsse ziehen, da die Methodik nicht einwandfrei war. Sollten aber die erwähnten Längendifferenzen tatsächlich auch bei Ausschluß von Längsspannungen auftreten, so wäre damit für die Erklärung des Dickenwachstums doch nichts gewonnen, denn nach Baranetzky finden sich ja die langen Zellen auf der Oberseite, es müßte also auf der Oberseite ein Druck und auf der Unterseite ein Zug entstehen, während die zu erklärende exzentrische Ausbildung gerade mit der umgekehrten Verteilung der Spannungen verbunden ist.

Von Hegler liegen Versuche vor (Über den Einfluß des mechanischen Zugs auf das Wachstum der Pflanze. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VI. 1893. p. 407 u. 411) über Turgorveränderungen bei reinem Längszug und bei mechanischer Hemmung durch Eingipsen. Die Zellen der Streckungszone zeigten bei reiner Zugspannung (100 g Belastung) nach 12—24 Stunden eine Turgorsteigerung

bei Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* von $^1/_2$—2% KNO_3
bei Sprossen von *Dahlia variabilis* von $^1/_2$—2% KNO_3
bei Sproß von *Solidago gigantea* (Belastung bis 500 g) von 3% KNO_3

Nach zweimal 24stündiger Hemmung des Wachstums durch Umgießen mit Gips wurde eine Turgorsteigerung beobachtet

bei Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* von 2—$2^1/_2$% KNO_3
bei Keimpflanzen von *Vicia Faba* von $^1/_2$—1% KNO_3
bei jungen Wurzeln von *Vicia Faba* von 2—3% KNO_3

Dagegen fand Noll (l. c. Arb. d. Würzb. Inst. p. 577) in Pflanzenorganen während der Reizkrümmung in Übereinstimmung mit entsprechenden Versuchen Wortmanns den Turgor auf der konkaven und konvexen Seite gleich. In sehr stark gekrümmten Organen war die osmotische Kraft der Konvexseite schwächer als die der konkaven.

Der Schwerkraft schreibt ferner Massart[2]) das exzentrische Dickenwachstum zu, das er bei *Ficus Rumphii* in Buitenzorg beobachtete. Die Unterseite der horizontalen Äste ist nach seinen Angaben so stark entwickelt, daß ein Querschnitt dreimal höher als breit ist. Die Wurzeln sind nach dem gleichen Autor epinastisch und noch stärker exzentrisch als die Äste. „Leur excentricité est exclusivement due à la gravitation: toutes les racines horizontales s'accroissent de la même façon, qu'elles soient éclairées ou souterraines." Die Möglichkeit einer Bedeutung der Längsspannungen wurde von Massart übersehen und läßt sich aus den vorliegenden Angaben nicht ausreichend beurteilen. Für unterirdische Wurzel-

[1]) Baranetzky, l. c. p. 236.
[2]) Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures. Mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'academie royale. Bruxelles 1902.

partien allerdings, die ziemlich weit unter der Bodenoberfläche liegen und genügend vom Stamm entfernt sind, dürfte Massarts Annahme das Richtige treffen.

In den Erwägungen von Hartig und Bücher ist ferner unberücksichtigt geblieben, daß auch die „Atmosphärilien" die Ober- und Unterseite verschieden beeinflussen. Dieses Versehen Hartigs war bereits Sonntag[1]) aufgefallen. Wenn jedoch Sonntag meint, gegen den Einfluß der Schwerkraft spreche schon der Umstand, daß den horizontalen Koniferenwurzeln im Gegensatz zu den Ästen Rotholz fehle, und wenn er aus diesem Grunde dem Licht einen Einfluß auf die Rotholzbildung zuspricht, so geht er zu weit. Ganz abgesehen von dem tatsächlichen Vorkommen von Rotholz in Wurzeln würde ein verschiedenes Verhalten von Wurzel und Sproß in dieser Hinsicht ebenso wenig etwas gegen die Bedeutung der Schwerkraft beweisen, wie der negative und positive Geotropismus derselben Organe. Zur Stütze seiner Ansicht über einen eventuellen Einfluß des Lichtes zitiert Sonntag Angaben von Weinzierl, der an heliotropisch krümmungsfähigen Stielen von *Tulipa* und *Hyacinthus* fand, daß die Lichtseite eine doppelt so zugfeste Epidermis entwickelt wie die Schattenseite. „Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß für die Rotholzbildung der Fichtenäste und Koniferenäste überhaupt der Heliotropismus ebenfalls von Bedeutung ist." Die Unrichtigkeit der a priori unwahrscheinlichen Annahme Sonntags bewiesen Ewart und Mason-Jones[3]) für *Cupressus nutkaensis*. Zweige, die auf der Oberseite beschattet waren, bildeten Rotholz in der gleichen Weise, wie ähnlich beschaffene normal belichtete Zweige.

Eine bessere Stütze für den Einfluß des Lichtes bringen die Untersuchungen von Massart[4]) an *Ficus repens*. Zweige von Gewächshauspflanzen, die an einer Mauer gezogen wurden, waren auf der Lichtseite im Dickenwachstum stark gehemmt, auf der vom Licht abgekehrten Seite dagegen enorm gefördert. Da die Bedeutungslosigkeit von Kontakt, Schwerkraft und inneren Faktoren nachgewiesen werden konnte, so schließt Massart: „C'est la lumière seule qui agit comme excitant." Später bemerkt er allerdings: „Peut-être la distribution asymétrique, de l'humidité atmosphérique a-t-elle une influence; mais il ne m'a pas été possible de l'étudier." Nach seinen Angaben ist ferner die Exzentrizität dieselbe, ob die stärker beleuchtete Seite von direktem Sonnenlicht oder von schwachem Licht getroffen wird, wie es im Unterholz des Urwaldes oder unter den Tischen der Warmhäuser sich vorfindet. Es erwies sich auch als gleichgiltig, ob die vom Licht ab-

---

[1]) Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1903. p. 104.)

[2]) v. Weinzierl, Beitr. z. Lehre v. d. Festigkeit etc. (Sitzber. d. Wien. Akad., math.-nat. Cl. LXXVI. Bd. I.)

[3]) Ewart and Mason-Jones, The formation of red wood in Conifers. (Ann. of Bot. 1906. Vol. XX. p. 201.)

[4]) Massart, l. c. 36ff.

gekehrte Seite dem Substrat dicht aufliegt oder 10 cm davon entfernt ist. Hieraus schließt Massart, daß ein geringer Unterschied in der Beleuchtung der antagonistischen Seiten ausreicht. Eine Differenz muß allerdings vorhanden sein, da Zweige, die in ziemlicher Entfernung von der Mauer frei vom Dach herunterhingen und allseitig etwa gleichstark beleuchtet waren, einen zentrischen Bau besaßen.

Weil das Längenwachstum des Stengels durch Licht gehemmt und durch Dunkelheit gefördert wird, so drängt sich zunächst die Frage auf, ob das exzentrische Dickenwachstum einem ähnlichen Einfluß des Lichts auf die Kambiumtätigkeit zugeschrieben werden kann. Es folgt jedoch schon aus den erwähnten Tatsachen, daß dies nicht zutrifft. und noch deutlicher geht es aus der Angabe Massarts hervor, nach welcher bei allseitigem starken Licht und bei allseitiger Dunkelheit das Dickenwachstum annähernd gleichstark ist.

Indem Massart in den oben erwähnten Fällen das Licht als die Ursache des exzentrischen Dickenwachstums bezeichnet, spricht er eine Behauptung aus, die er durchaus nicht streng bewiesen hat, denn die antagonistischen Seiten werden nicht nur von den Lichtstrahlen, sondern auch von den Wärmestrahlen verschieden beeinflußt und ebenso werden durch einseitiges Auffallen des Regens, durch Anlehnung an feuchtes Substrat oder auf andere Weise Feuchtigkeitsdifferenzen entstehen können. Auch fehlen jegliche Angaben darüber, wie man sich bei Organen mit bedeutender Periderm oder Borkenhülle die Perzeption des Lichtreizes denken soll, da eine direkte Beeinflussung der Kambiumzellen in solchen Fällen doch nicht möglich erscheint. Vorsichtiger drückt sich Kny[1]) aus, indem er von einem Einfluß der „Atmosphärilien“ spricht und dabei unentschieden läßt, ob Licht oder Wärme oder Feuchtigkeit oder eine Vereinigung mehrerer Faktoren wirksam sei. Ganz unberücksichtigt blieben die Atmosphärilien in den Untersuchungen von Hartig und Bücher; welche die Erfolge ohne weiteres der Schwerkraft zuschrieben. Von dem entgegengesetzten Fehler ist wiederum Kny[1]) nicht ganz freizusprechen, der das exzentrische Dickenwachstum horizontaler, freigelegter Wurzeln und im Anschluß daran auch dasjenige der Äste auf die Atmospärilien zurückgeführt wissen will, obschon doch Spannungsdifferenzen und Schwerkraft ebenso in Frage kommen. Daß in Wurzelstücken, die nur auf eine kurze Strecke freigelegt sind, keine starken Längsspannungen vorkommen können, ist wohl richtig, da aber Fälle bekannt sind, in denen die Exzentrizität auf Längsspannungen beruht, und da — es handelt sich ja um Reizerscheinungen — auch für geringe Differenzen ein großer Einfluß nicht ausgeschlossen ist, so läßt sich ohne spezielle Untersuchungen nichts Bestimmtes aussagen. Der Schwerkraft schreibt Kny keine Bedeutung zu, weil bei Wurzeln, die in genügender Tiefe unter der Bodenoberfläche

---

[1]) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1907. Bd. XXVI.)

erwachsen sind, das bevorzugte Dickenwachstum keine konstante Beziehung zur Lotlinie zeigt. Ganz einwandfrei ist dieser Schluß aber erst dann, wenn der Nachweis vorliegt, daß vom Boden umhüllte und vom Boden befreite horizontale Wurzelteile auf die Schwerkraft bezüglich des Dickenwachstums gleich reagieren.

Vor den Arbeiten Krabbes wurde auch der Rindendruck vielfach zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums herbeigezogen. Krabbe hat bekanntlich gezeigt, daß eine allseitige Vermehrung der Rindenspannung innerhalb der in der Natur vorkommenden Grenzen, für das Dickenwachstum bedeutungslos ist. Hieraus hat man geschlossen, daß auch eine gleichstarke einseitige Vermehrung der Rindenspannung erfolglos sein müsse. Nach den mitgeteilten Erfahrungen über die gänzlich verschiedene Wirkung von allseitigen und einseitigen Längsspannungs- und Beleuchtungsänderungen ist jedoch dieser Schluß nicht mehr berechtigt, weil die Möglichkeit vorliegt, daß eine einseitige Änderung auch dann das Dickenwachstum stark beeinflußt, wenn die gleiche aber allseitige Änderung erfolglos verläuft. Da aber die Rindendruckdifferenzen nicht nur gering sind, sondern auch ihren Sinn wechseln, so daß derselbe hyponastische Ast bald auf der Unterseite, bald auf der Oberseite die stärkere Spannung haben kann, so wird man trotzdem in den erwähnten Fällen den Rindendruck als bedeutungslos bezeichnen dürfen.

Die Möglichkeit, daß neben der rein mechanischen Wirkung eine Reizwirkung in Betracht zu ziehen ist, liegt auch beim Radialdruck vor, wie er z. B. sehr häufig vom Erdboden auf die Wurzeln ausgeübt wird. Eine Wachstumshemmung bei starkem allseitigen Radialdruck ist rein mechanisch verständlich; die Erklärung des anatomischen Baues allerdings gestaltet sich schon wesentlich komplizierter, was bereits von Krabbe[1]) hervorgehoben wurde. Bei starkem einseitigem Radialdruck ist ein mechanischer Erfolg, bei schwächerem einseitigem Radialdruck aber auch ein Reizerfolg denkbar. Das exzentrische Dickenwachstum von horizontal verlaufenden, der Erde aufliegenden Wurzeln läßt sich, schon wegen der großen Energie, mit der das Dickenwachstum vor sich geht, nicht rein mechanisch erklären; ob es sich aber um einen durch Verschiedenheiten im Radialdruck ausgelösten Reizvorgang handeln kann, ist bei dem Fehlen diesbezüglicher Versuche zur Zeit nicht zu entscheiden.

Mit Vorliebe suchte man, besonders in früheren Zeiten, Wachstumsdifferenzen auf Verschiedenheiten in der Ernährung zurückzuführen. Gegen dieses Prinzip, welches in dem geringeren Wachstum stets eine Folge des Nahrungsmangels sieht, haben sich die bedeutendsten neueren Pflanzenphysiologen ausgesprochen, unter denen nur Sachs und Pfeffer[2]) erwähnt seien. Handelte es sich bei den Ernährungshypothesen meistens um ganz willkürliche Annahmen, so gibt es doch auch Fälle, wo ein Einfluß der Nahrungs-

---

[1]) Krabbe, l. c.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiol. z. B. p. 592.

zufuhr kaum zu umgehen ist, vergl. z. B. Vöchting.[1]) Derselbe Autor[2]) fand, daß in alten Kohlrabiknollen unter bestimmten Bedingungen fast sämtliche Parenchymzellen des inneren Markes derbwandig werden, daß in den darin verlaufenden Bündeln Holzfasern in beträchtlicher Zahl auftreten, ohne daß diese Zellformen irgend eine mechanische Leistung für die Körper erfüllen. „Sie bilden sich wahrscheinlich infolge reichlicher Ernährung, also auf Grund nutritiver Reizung. Der Vorgang ist nicht pathologisch (im engeren Sinne), da die Zellen in der Gestalt, in der Tüpfelbildung u. s. w. von normalen derbwandigen Formen nicht abweichen." In ähnlicher Weise wurden in den Ranken hypertrophischer Kürbispflanzen die Bastringe oder -sicheln erheblich verstärkt, auch wenn sie nie mit einer Stütze in Berührung kamen.

Mögen diese Vorgänge auch nicht „pathologisch im engeren Sinne" sein, so lassen sie sich doch mit den Erscheinungen beim exzentrischen Dickenwachstum nicht leicht vergleichen. Mehr Ähnlichkeit besitzen einige von Goebel[3]) erwähnte Beispiele. Ein Sproß von *Equisetum Schaffneri*, der sich in gekrümmter Lage entwickelt hatte, bildete im unteren Sproßteil nur auf der konvexen Oberseite Seitensprosse. „Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß der ausschlaggebende Faktor in dem Biegen eines Sprosses die Änderung der Ernährungsverhältnisse ist." „Die konvexe Seite ist . . . die bevorzugte, besser ernährte, die konkave die gehemmte." Wir vermissen eine nähere Begründung; diese wäre aber um so eher nötig, als die gekrümmten Wurzeln und auch die bajonett- und schlangenartig verbogenen Sprosse auf der konkaven Seite stärker in die Dicke wachsen. Wir könnten also mit demselben Recht die konkave Seite als besser ernährt bezeichnen. Die Anwesenheit von Nahrungsstoffen stellt zweifellos eine Bedingung des Wachstums dar; ob es aber Fälle gibt, in denen das exzentrische Wachstum direkt durch Ernährungsdifferenzen hervorgerufen wird, ist eine ganz andere Frage. Eine experimentelle Behandlung ist schwer, weil die Ernährungsdifferenzen unter sonst gleichen Bedingungen geschaffen werden müssen und weil auch pathologische Zustände, wie sie mit Ringelungen, Einschnitten, Quetschungen etc. verbunden sind, nach Möglichkeit vermieden werden sollten. Bei einem näheren Studium wäre ferner zu berücksichtigen, daß Ernährungsdifferenzen vielleicht auch als Reiz wirken können. Die Beobachtung Hartigs,[4]) nach welcher eine auf der Westseite beastete und dem Westwinde ausgesetzte Fichte auf der Ostseite breite Ringe und Rotholz gebildet hatte, spricht jedenfalls nicht für die Ernährungshypothese.

Ein exzentrisches Dickenwachstum ist auch dadurch denkbar, daß die Kambiumtätigkeit auf den antagonistischen Seiten zu ver-

---

[1]) Vöchting, l. c. p. 239.
[2]) l. c. p. 290—296.
[3]) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908. p. 83—85.
[4]) Hartig, Das Rotholz der Fichte. (Forstl.-naturw. Zeitschr. 1896. Jahrg. V. p. 103.)

schiedener Zeit einsetzt, was Hartig[1]) mit der verschiedenen Erwärmung in Zusammenhang bringt. Wenn eine lokale schnellere Erwärmung ein stärkeres Dickenwachstum im Gefolge hat, so würde sich dies für die Erklärung der Epinastie horizontaler Äste verwerten lassen, das ebenso häufige Vorkommen von Hyponastie unter denselben äußeren Bedingungen zeigt jedoch die Unzulänglichkeit dieses Faktors.

Da Korrelationserscheinungen an Sproßsystemen zur Genüge bekannt sind — man denke nur an das Aufrichten eines Seitenzweiges nach dem Dekapitieren des Hauptsprosses der Fichte —, so kann es nichts auffälliges haben, wenn nach den Angaben von Wiesner,[2]) Lämmermayr[3]) u. a. auch die Lage zum Muttersproß beim exzentrischen Dickenwachstum eine Rolle spielt.

Dagegen können unkontrollierbare phylogenetische Spekulationen, welche die Laubhölzer, im Gegensatz zu den Nadelhölzern, von kletternden und schlingenden Vorfahren abstammen lassen, bei ernsten Erklärungsversuchen nicht in Betracht fallen.[4])

In vielen Fällen sind die Faktoren, welche exzentrisches Dickenwachstum erzeugen, gänzlich unerforscht, so bei den Verbänderungen, wie sie an Laub- und Nadelhölzern[5]) auftreten, oder bei der bandförmigen Ausbildung vieler Lianenstämme. Oft werden hier unbekannte innere Ursachen im Spiele sein, doch sollte man zu ihnen erst dann seine Zuflucht nehmen, wenn jede Möglichkeit der Zurückführung auf bekannte Faktoren ausgeschlossen erscheint. Eine voreilige Herbeiziehung innerer Ursachen finden wir z. B. bei Massart,[6]) der die Exzentrizität der Bretterwurzeln von *Fagus silvatica* ohne weiteres einem „excitant interne venant de la base du tronc“ zuschreibt. Hier wären in erster Linie die Längsspannungen zu berücksichtigen, deren Einfluß Massart ganz übersehen hat. Ob bei den von Kny[7]) untersuchten Ficussprossen äußere Faktoren wirklich ganz außer Betracht fallen, scheint mir aus den mitgeteilten Beobachtungen ebenfalls nicht mit Sicherheit hervorzugehen. Noll[8]) führt die Tatsache, daß an hin- und hergekrümmten Hauptwurzeln die Seitenwurzeln nur auf der Konvexseite auftreten, auf „Morphästhesie“ zurück, „eine Reizbarkeit auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von der Form und Haltung des eigenen Körpers (einschließlich der Lage der Körperteile zu einander) ausgehen“. Zur Präzisierung seiner Auffassung bemerkt er an anderer Stelle: „Es genügt für die Konvexe schon

---

[1]) Vgl. Schwarz, l. c. p. 199.
[2]) Wiesner, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1892. p. 605.
[3]) Lämmermayr, l. c.
[4]) Metzger, l. c. p. 13.
[5]) Vergl. Sorauer, Pflanzenkrankheiten. I. 1909. p. 333.
[6]) Massart, l. c. p. 47. Daß er unter dem „excitant interne“ eine ganz unbekannte Größe versteht, geht deutlich aus p. 50 hervor.
[7]) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin. 1882. p. 42.
[8]) Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. (Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 29. 1900. p. 361.)

der Umstand allein, Konvexseite zu sein, auf daß eine einseitige Organbildung hier ausgelöst werde". Obschon Noll erst nach dem negativen Ausfall zahlreicher Versuche zur „Morphästhesie" seine Zuflucht genommen hat, vermag ich mich ihm nicht auzuschließen. Vielmehr glaube ich, mit Goebel,[1]) daß durch die Biegung nicht nur die Form der Hauptwurzel, sondern auch ihre innere Beschaffenheit verändert wird. Die Erzeugung dieser inneren Differenzen ohne Biegung wird allerdings nicht leicht zu realisieren sein; wir begegnen hier denselben Schwierigkeiten wie bei der Analyse des Krümmungseinflusses auf das exzentrische Dickenwachstum. Daß die Änderung der Ernährungsverhältnisse, wie Goebel meint, die Hauptrolle spielen, halte ich nach unsern diesbezüglichen Erfahrungen mit Noll als sehr unwahrscheinlich.

Aus dem Vorhergehenden folgt, daß unter anderem auch für die Schwerkraft und die sog. Atmosphärilien ein Einfluß auf das exzentrische Dickenwachstum nachgewiesen ist. Daß dieser Einfluß kein direkter sei, sondern auf der Erzeugung von Spannungsdifferenzen[2]) auf den antagonistischen Seiten beruhe, ist wenig wahrscheinlich, wäre aber doch einer Prüfung wert. Überhaupt wurde ja der anatomischen und physiologischen Beschaffenheit der Zellen auf den antagonistischen Seiten noch zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

III. Die Bedeutung der Längsspannungen.

Zweifellos vorhanden und bis jetzt am besten studiert ist der Einfluß der Längsspannungen auf das exzentrische Wachstum. Fälle, in denen nur Längsspannungen in Frage kommen, sind die folgenden: 1. Krümmungsstellen älterer Wurzeln, 2. bajonettartig gekrümmte Stämmchen, 3. gewaltsame Krümmung von Krautstengeln am Klinostaten. Dagegen sind bei den Experimenten mit gewaltsam gekrümmten verholzten Stämmchen andere Möglichkeiten nicht ganz auszuschließen, weil zur Zeit Klinostatenversuche noch fehlen. 4. Annähernd horizontale Fichtenäste, die ständigem Westwind ausgesetzt waren.

Am besten wäre die Wirkung kombinierter Zug-Druckspannungen dann verständlich, wenn bei reiner allseitiger Druckspannung dieselben Veränderungen auftreten würden wie auf der Druckseite und bei reiner allseitiger Zugspannung die gleichen Veränderungen wie auf der Zugseite. Was zunächst die Krümmungsstellen älterer verholzter Wurzeln betrifft, so zeigen sie auf der Druckseite eine Förderung, auf der Zugseite eine Hemmung des Dickenwachstums und zwar sowohl bei Koniferen wie bei Laubhölzern. Das Verhalten bei reiner Zug- oder Druckspannung ist für ältere Wurzeln nicht bekannt, dagegen zeigen nach Wildt jüngere Wurzeln bei

---

[1]) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. p. 85

[2]) Infolge von ungleichem Längenwachstum der Zellen od. von Turgordifferenzen.

reiner Zugspannung eine Hemmung des sekundären Dickenwachstums, sowie eine zentripetale Anordnung der Gefäße, während die Zelldurchmesser und die Wanddicken unverändert blieben. Bei reiner Druckspannung ist an jungen Wurzeln eine Verdickung des Organs gefunden worden. Soweit also die bisherigen unzureichenden Kenntnisse gehen, ist ein gewisser Parallelismus nicht zu leugnen.

Ob sich das Verhalten bajonettartig gekrümmter Stämme aus der Wirkung reiner Druckspannung erklären lassen wird, ist unbekannt, nach den Erfahrungen Wiedersheims aber wenig wahrscheinlich.

Der exzentrische Wuchs gewaltsam gekrümmter Krautstengel kann dagegen sicher nicht auf die Wirkung reiner Zug- und Druckspannungen zurückgeführt werden, da reiner Längszug fast ganz bedeutungslos ist, während die Zugseite gekrümmter Stengel starke Veränderungen aufweist.

Die durch den Wind gebogenen Fichtenäste lassen auf der Druckseite Rotholz entstehen, während bei den Wurzeln — obschon sie Rotholz bilden können — die Druckseite an Krümmungsstellen häufig solches nicht enthielt.

Aus den vorliegenden Tatsachen ist also jedenfalls zu ersehen, daß auch bei alleiniger Einwirkung von Längsspannungen der Erfolg einer kombinierten Zug-Druckspannung nicht aus dem Erfolge allseitiger reiner Zugspannungen und Druckspannungen erklärt werden kann.

Wie ist dieses abweichende Verhalten zu erklären?

Der Einwand, daß zu den Parallelversuchen verschiedene Arten verwendet worden seien und daher kein Vergleich gezogen werden dürfe, ist auf viele Fälle nicht anwendbar. Auch der Hinweis auf einen eventuellen Unterschied in der Wirkung eines einseitigen und allseitigen reinen Längsdruckes (oder Zuges) kann die Schwierigkeiten nicht beseitigen, da der einseitige Längsdruck auf der Oberseite von Bretterwurzeln und im oberen Astwinkel kein Rotholz hervorruft, während bei Biegung die Druckseite öfters Rotholz führt. Das gleiche gilt für die Annahme eines verschiedenen Verhaltens von Sproß und Wurzel, da ja gerade an Krümmungsstellen das Dickenwachstum bei beiden vielfach in ähnlicher Weise erfolgt. Man könnte ferner der Pflanze mit Vöchting die Fähigkeit zuschreiben, auf eine Längspannung verschieden zu reagieren, je nachdem sie durch Eigengewicht oder Fremdgewicht verursacht wird. Auch damit wäre jedoch nichts gewonnen, da bei Biegungen durch den Wind die Spannungen nur mit einem Fremdgewicht verglichen werden könnten, die Reaktion aber trotzdem sehr deutlich ist. Das gleiche gilt für die Annahme einer verschiedenen Wirkung, je nachdem die Spannung das Organ der ganzen Länge nach oder nur auf eine kurze Strecke beansprucht. Bei Biegung durch Wind wird das Organ der ganzen Länge nach beansprucht, wie bei allseitigem Längsdruck oder Zug, und doch ist die Reaktion ganz verschieden.[1]) Weiter läßt sich ein Unter-

[1]) Die Beanspruchung bei Biegung differiert allerdings in verschiedenen Höhen, doch kann dies beim Längsdruck auch vorkommen.

schied vermuten, je nachdem die Spannung konstant (wie bei Längszug oder -druck) ist oder aber inkonstant (wie bei Wind). Aber auch dadurch werden die Schwierigkeiten nicht ausgeschaltet, weil an Krümmungsstellen die Spannungen, die beim Dickenwachstum entstehen, beständig wirken und doch eine deutliche Reaktion zur Folge haben. Würden Zug und Druck rein mechanisch wirken, dann müßte die Zug-Druckspannung aus den Einzelspannungen sich erklären lassen. Da es sich aber um eine Reizerscheinung handelt, so braucht dies durchaus nicht der Fall zu sein.

Auf den ersten Blick wäre das Verhalten bei kombinierten Zug-Druckspannungen wohl weniger auffällig, wenn auch die reinen Zug- und Druckspannungen einen entsprechenden Erfolg hätten. Es würde dies an die heliotropischen Erscheinungen erinnern. Starkes Licht hemmt, Dunkelheit fördert das Längenwachstum. Das Verhalten bei einseitigem Licht ist dadurch nicht erklärt, erscheint aber doch weniger fremdartig. Die Eigentümlichkeiten unserer Längsspannungen stehen übrigens nicht vereinzelt da. So gibt Massart an, daß auf das Dickenwachstum von *Ficus repens* weder allseitiges starkes Licht, noch allseitige Dunkelheit einen Einfluß habe, während nach dem gleichen Autor schon auf geringe Helligkeitsdifferenzen eine Reaktion erfolgt.

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die kombinierte Zug-Druckspannung einen besonderen Reiz darstellt, der eine eigenartige Reaktion zur Folge hat. Bei den Wurzelkrümmungen und den bajonettartigen Stammkrümmungen, bei den gewaltsam gekrümmten Krautstengeln und dem durch Wind gebogenen Ast wird die Druckseite gefördert und die Zugseite gehemmt. Ob dies für alle Stammkrümmungen gilt, bei denen das exzentrische Dickenwachstum nur auf Spannungsdifferenzen beruht, ist nicht bekannt; auch wissen wir nicht, ob vom Wind in horizontaler Ebene gebogene Äste von epinastischen Bäumen ebenfalls auf der Druckseite das Wachstum fördern wie der erwähnte Koniferenast. Jedenfalls hört das einheitliche Verhalten auf, sobald man die anatomischen Differenzen berücksichtigt. Wir finden auf der Druckseite des in horizontaler Ebene vom Wind gebogenen Astes Rotholz, auf der Druckseite der Wurzelkrümmungen aber nur ausnahmsweise. Ob bei alleiniger Einwirkung von Längsspannungen die Koniferenäste immer Rotholz auf der Druckseite bilden, die Wurzeln aber nur selten, ist weiter zu untersuchen, nach Ewart (für Äste) aber wenig wahrscheinlich. Wäre es der Fall, so müßte man annehmen, daß Wurzel und Ast bezüglich des Sinnes der Wachstumsförderung gleich reagieren, bezüglich der Rotholzbildung aber verschieden. Wesentliche Differenzen zeigen jedenfalls auch die Krautstengel und Koniferenäste, indem die einen ihre Wände auf der Druckseite besonders dünn ausbilden, die andern aber bedeutend verdicken.

Wir haben bis jetzt angenommen, daß eine Seite immer nur auf Zug oder auf Druck beansprucht wird. Nun kann es aber auch vorkommen, daß dieselbe Flanke abwechselnd Zug- und Druckspannungen erleidet. Das ist z. B. der Fall, wenn ein horizontaler Ast in horizontaler Ebene von wechselnden Ost- und Westwinden

bald nach West, bald nach Ost verbogen wird. Nehmen wir an, die Radien hätten bei reinem Ostwind das Verhältnis $4\frac{3}{3}2$, bei reinem Westwind $2\frac{3}{3}4$, dann wäre bei gleichmäßig wechselndem Ost- und Westwind ein zentrischer Bau zu erwarten. Gewöhnlich wird allerdings bei einseitiger Beanspruchung der Durchmesser in der betreffenden Richtung größer sein. Gehen wir daher von der Voraussetzung aus, das Verhältnis der Radien sei bei reinem Ostwind $8\frac{3}{3}1$, bei reinem Westwind $1\frac{3}{3}8$, so dürften wir bei gleichmäßig wechselnder Windrichtung eine Förderung des Durchmessers in der Richtung der Inanspruchnahme voraussetzen. Tatsächlich ist auch, soweit bekannt, bei derartiger Beanspruchung der Durchmesser in der Krümmungsebene größer, nur wirken in der Natur in der Regel neben den Längsspannungen noch andere Faktoren mit. Die anatomischen Verhältnisse scheinen in diesen Fällen noch nicht untersucht zu sein. Zu vergleichen wären einige Angaben von Bücher über Versuche mit Krautpflanzen, die in horizontaler Zwangslage abwechselnd um 180° gedreht wurden. Bei zweistündiger Intermittierung war überhaupt kein Erfolg bemerkbar; bei 24stündiger und besonders bei 48stündiger Intermittierung trat eine Vergrößerung der Rindenentwicklung auf der Ober- und Unterseite ein, dagegen ließen sich Veränderungen in der Wanddicke nicht beobachten.

Da die Längsspannungen nicht mechanisch, sondern als Reiz wirken, so läßt sich der Erfolg nicht nach den mechanischen Wirkungen beurteilen, und es bedarf daher die Abhängigkeit von der Dauer und Intensität der kombinierten Zug-Druckspannung einer besonderen Untersuchung. Zunächst ist klar, daß die Spannungen eine untere Grenze, die Reizschwelle, überschritten haben müssen, wenn eine Reaktion erfolgen soll. Ferner werden wir eine Reaktionszeit und eine Präsentationszeit unterscheiden müssen und ebenso steht zu erwarten, daß Reizungen unter der Präsentationszeit (wie sie bei Windstößen vorkommen können) durch Summierung zu einer Reaktion führen. Das letztere wird allerdings abhängen von der Länge der Ruhepausen, da der Reiz ja nur eine gewisse Zeit nachklingt. Neben der Dauer ist auch die Intensität des Reizes in ihrer Beziehung zur Stärke der Exzentrizität und zur anatomischen Differenzierung zu studieren. Hierüber liegen vereinzelte Beobachtungen schon lange vor, doch fehlt es noch durchaus an einer systematischen Untersuchung.

Ferner drängen sich die Fragen auf nach dem Ort und der Art der Perzeption, sowie nach dem ev. Vorkommen einer Reizleitung.[1]) Es ist weiter denkbar, daß das stärkere Dickenwachs-

[1]) Einige — nicht ausreichend begründete — Angaben über eine Reizleitung finden sich bei Ewart u. Massart. Bei Ewart handelt es sich allerdings um einen Schwerkraftreiz. Nach Massart soll, wenn ich ihn recht verstehe, die Flügelbildung am vertikalen Stamm von *Ficus Rumphii* auf Reizen beruhen, die von exzentrischen Ästen und Wurzeln ausgehen.

tum je nach Organ und Spezies auf der Druck- oder auf der Zugseite erfolgt, oder auch daß überhaupt keine Reaktion eintritt. Würden z. B. die rechtwinkelig gekrümmten Koniferen-, Aesculus- und Tiliastämmchen auch auf dem Klinostaten das früher erwähnte Verhalten zeigen, so hatten wir Beispiele für die beiden ersten Fälle. Würde ferner ein gekrümmter, auf dem Klinostaten befindlicher Sproß vor und nach der sekundären Holzbildung auf den kombinierten Zug-Druckreiz umgekehrt reagieren, so entspräche das bis zu einem gewissen Grade dem Verhalten jener Blütenstiele, die anfänglich positiv und später negativ heliotropisch sind. Bei allen bis jetzt besprochenen Beispielen erfolgte das stärkere Dickenwachstum in der Krümmungsebene, bezw. der Ebene der Längsspannungen, ein maximales Dickenwachstum senkrecht zu dieser Ebene kommt vielleicht bei gewissen Lianen vor.

Etwas besser als mit einer gewöhnlichen geo- oder heliotropischen Reizung können wir unsere Reaktionen mit jenen Fällen vergleichen, bei welchen 2 antagonistische Reize auf die Pflanzen einwirken. Steht z. B. ein Stengel zwischen 2 Lichtquellen, so krümmt er sich gegen die stärkere, sobald das Verhältnis der Helligkeiten einen gewissen Minimalwert erreicht hat. Von diesem Minimalwert an tritt die Krümmung ein und bleibt gleichstark, wenn auch der Helligkeitsunterschied bedeutend wächst. Die Reaktion ist also Null oder maximal. Ganz ähnlich verhält es sich mit dem von Massart beschriebenen exzentrischem Dickenwachstum von *Ficus repens*, das nach seiner Auffassung auf Lichtdifferenzen beruht und auch entweder Null oder maximal ist. Total anders verläuft dagegen die Reaktion auf Längsspannungsdifferenzen; die Exzentrizität nimmt mit wachsenden Spannungsdifferenzen zu. Die Abhängigkeit des Dickenwachstums von der Stärke der Längsspannungen ist ferner sehr deutlich ausgesprochen in dem Bau der Stämme als Träger gleichen Widerstandes gegen Biegung.

Dadurch, daß in der Natur mehrere Faktoren zusammenwirken können, wird die Zurückführung des exzentrischen Dickenwachstums auf die bewirkenden Ursachen recht erschwert. So sollen z. B. nach Massart[1]) — allerdings nicht genügend begründeten Angaben — bei den Bretterwurzeln von *Sterculia* die folgenden Faktoren in Betracht fallen: „tout près du tronc la pesanteur, la lumière et l'excitant interne superposent leurs effets; plus loin, il n'y a plus en jeu que la pesenteur et la lumière; enfin dans la partie souterraine, la pesenteur agit seule". Wirken mehrere Faktoren in gleichem Sinne, so addieren sie sich; wirken sie entgegengesetzt, so werden sie sich ganz oder teilweise aufheben können. Die Sache wird dadurch weiter kompliziert, daß beim Zusammenwirken zweier bestimmter Reize nach Bücher[2]) bei den einen Pflanzen der eine, bei anderen der andere Reiz überwiegt. Die Schwierigkeiten würden noch gesteigert, wenn nach den Angaben Hartigs Weißholz nur durch Längszug, Rotholz aber außer durch Längs-

[1]) Massart, l. c. p. 49.
[2]) Bücher, l. c. p. 295.

druck auch durch den Schwerkraftreiz entstehen könnte. Es würden dann verschiedene Faktoren Exzentrizitäten verursachen, die makroskopisch gleich erscheinen, die auch eine gleiche anatomische Ausbildung der einen Seite zeigen, während die andere Seite anatomisch verschieden gebaut ist. Mag auch durch fortgesetzte Untersuchungen die Kenntnis der bewirkenden Ursachen wesentlich gefördert werden, so dürfen die beim exzentrischen Wachstum auftretenden Verschiedenheiten in der Zellbildung, dem Flächen- und Dickenwachstum der Wände auf den antagonistischen Seiten nicht auf eine durchgreifende, kausalmechanische Erklärung hoffen, so lange ein tieferer Einblick in die Mechanik des Wachstums fehlt.

Teleologische Erklärungsversuche.

Besser als mit der kausalmechanischen steht es mit der teleologischen Erklärung.[1])

Bei den verschiedensten Fällen von exzentrischem Dickenwachstum finden wir mit großer Regelmäßigkeit den Querschnitt elliptisch und die große Achse in die Krümmungsebene oder die Richtung der biegenden Kraft eingestellt.[2]) Auch ohne irgend welche anatomische Differenzierung der antagonistischen Seiten würde hierdurch eine Erhöhung der Biegungsfestigkeit erzielt. Durch die Verlegung des stärkeren Dickenwachstums auf die konkave Seite der Wurzelkrümmung, wie der bajonett- oder schlangenförmigen Stamm- und Astkrümmung wird eine Ausgleichung derselben bewirkt und dadurch an Material gespart, an Stämmen und Ästen außerdem durch Reduktion des Hebelarmes die Bruchgefahr vermindert. Teleologisch ist auch ohne weiteres verständlich, daß die Exzentrizität in der Mitte der Krümmung am stärksten ist und gegen die Enden hin mehr und mehr abnimmt. Ganz gleich verhält es sich mit der Förderung des vertikalen Astdurchmessers und der Abnahme der Exzentrizität von der Basis nach der Spitze eines horizontalen Astes. Das exzentrische Dickenwachstum an Krümmungsstellen erinnert unwillkührlich an den Autotropismus; durch eine tropistische oder gewaltsame Krümmung wird die Konkavseite zu stärkerem Längenwachstum gereizt, das am Klinostaten zu einer Geradstreckung führt. Hat das Längenwachstum sein Ende erreicht oder ist die Krümmung gewaltsam fixiert, so ist die Aufhebung derselben nur noch durch exzentrisches Dickenwachstum möglich, das dann auch tatsächlich erfolgt.

---

[1]) Vgl. Ursprung, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. (Biolog. Centralbl. 1906. Bd. XXVI. p. 267.)

[2]) An den Krümmungsstellen der eingangs untersuchten Wurzeln, übertraf der Durchmesser in der Krümmungsebene den senkrecht dazu gestellten bei *Picea* im Maximum um das doppelte, bei *Fagus* um das dreifache. Ein Zusammenhang zwischen der Stärke der Exzentrizität u. der Verschiedenheit der Durchmesser ließ sich nicht feststellen.

Größere Schwierigkeiten bietet es, den Sinn der Exzentrizität an horizontalen Ästen oder einfach aufwärts gekrümmten Stämmen und die anatomischen Verschiedenheiten der antagonistischen Seiten zu deuten. Das Vorhandensein von Rotholz auf der Druckseite und von Weißholz auf der Zugseite läßt sich mit den mechanischen Eigenschaften dieser Holzarten in Zusammenhang bringen.

Sonntag fand die Zugfestigkeit des Weißholzgewebes größer als die des Rotholzgewebes; ebenso war die Zugfestigkeit der Weißholzwände größer als die Zugfestigkeit der Rotholzwände. Umgekehrt ergab sich die Druckfestigkeit des Rotholzgewebes größer als die des Weißholzgewebes und die Druckfestigkeit der Rotholzwände größer als die der Weißholzwände. Die Verlagerung des Weißholzes auf die Zugseite und des Rotholzes auf die Druckseite leuchtet daher ein und man begreift, daß bei derselben biegenden Kraft ein Fichtenast sich weniger senkte in natürlicher (Weißholz oben) als in inverser Lage. In diesem Falle war allerdings die Elastizitätsgrenze etwas überschritten. Innerhalb der Elastizitätsgrenze ließ sich oft kein Unterschied in den Biegungsverhältnissen nach oben und unten feststellen, während er in anderen Fällen zu konstatieren war.[1]). Immerhin zeigte sich auch jetzt in natürlicher Lage die maximale Belastungsmöglichkeit (ohne dauernde Verbiegung) größer. Sonntag kommt somit zu dem Resultat, daß an Koniferenästen in der natürlichen Lage die Elastizitätsgrenze höher liegt und daß bei Biegungen über die Elastizitätsgrenze hinaus die Biegungsfestigkeit größer ist. In diesen Feststellungen liegt die teleologische Erklärung dafür, daß das Rotholz auf der Unterseite und das Weißholz auf der Oberseite sich findet. Dagegen bleibt es dunkel, wozu die Koniferen mehr Rotholz bilden als Weißholz. Um einen Einblick zu bekommen in die physiologische Bedeutung der Hyponastie bei Koniferen und der Epinastie bei Laubhölzern, verglich ich die Größe der Druckfestigkeit der Druckseite mit der Größe der Zugfestigkeit der Zugseite.[2]) Es ergab sich, daß an einem stark exzentrischen Piceastamm die Zugfestigkeit des Gewebes auf der Zugseite bedeutend größer war als die Druckfestigkeit des Gewebes auf der Druckseite und so schien es denn zweckmäßig, die schlechtere Qualität des Gewebes auf der Druckseite durch eine größere Quantität, d. h. durch Hyponastie, auszugleichen. Genau die entgegengesetzten Festigkeitsverhältnisse fand ich an einem Eriodendronast, der auch tatsächlich einen stark epinastischen Bau besaß. Geringer waren die Unterschiede bei einem Fagusstamm, wo aus anderen Gründen (möglichst ökonomische Verwertung des Baumaterials) Epinastie nützlich erscheinen konnte. Ich gelangte zu dem folgenden Resultat:

Ist die Ober- (= Zug-)Seite bedeutend widerstandsfähiger gegen Zug als die Unter (= Druck-)Seite gegen Druck, so erscheint Hy-

---

[1]) Sonntag, l. c. p. 87 ff. — Hartig, Holzuntersuchungen. — Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1901.)

[2]) Ursprung, Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen etc. (Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XIX. 1906. p. 393.)

ponastie am zweckmäßigsten *(Picea)*. Besitzt dagegen die Unter- (= Druck-)Seite eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen Druck als die Ober (= Zug-) Seite gegen Zug, so erscheint Epinastie am zweckmäßigsten *(Eriodendron)*. In beiden Fällen wird die geringere Qualität des Gewebes durch eine größere Quantität ersetzt. Ist die Qualität auf beiden Seiten ungefähr gleich, oder übersteigt — wie das häufig im Pflanzenreich vorkommt — die mechanische Festigkeit eines Gewebes oder Organs bedeutend seine mechanische Beanspruchung, ist also durch den Besitz ausreichender Festigkeit eine fundamentale Existenzbedingung der Pflanze gesichert, so können andere Momente, wie z. B. die Materialersparnis, bestimmend eingreifen. Mit den vorliegenden Festigkeitsbestimmungen steht mein Erklärungsversuch jedenfalls in Übereinstimmung. Da die bisherigen Messungen sich aber nur auf wenige Spezies erstrecken, so müssen weitere Untersuchungen zeigen, ob ein Generalisieren erlaubt ist oder nicht.

Erwähnt sei noch die Behauptung Metzgers, daß die Hyponastie der Koniferen aus der großen Druckfestigkeit des Koniferenholzes und die Epinastie der Laubhölzer aus der großen Zugfestigkeit des Laubholzes sich erkläre. Da Metzger keine Festigkeitsbestimmungen der Ober- und Unterseite ausgeführt hat und da die vorliegenden Messungen der Zug- und Druckfestigkeit der Metzgerschen Behauptung widersprechen, so braucht auf dieselbe nicht näher eingegangen zu werden.

An dieser Stelle müssen wir auch die Frage streifen, ob die Werte des Festigkeitsmoduls als Ausgangspunkt für teleologische Erklärungsversuche dienen können, oder ob sie durch den Tragmodul zu ersetzen sind. Für die von Schellenberg[1]) untersuchten Holzfasern aus dem Holze unserer gewöhnlichen Laub- und Nadelhölzer fallen nach den Angaben des erwähnten Autors Tragmodul und Festigkeitsmodul zusammen. Eine Dehnbarkeit über die Elastizitätsgrenze hinaus findet nicht statt. Sonntag[2]) erwähnt dagegen, daß bei technischen Untersuchungen für Biegung ein Überschreiten der Elastizitätsgrenze ohne Bruch konstatiert worden ist und ermittelt für Weiß- und Rotholz eine, allerdings nur geringe dauernde Veränderung vor dem Bruch. Auch zeigte er, daß ein Fichtenast sowohl in natürlicher wie in inverser Lage ohne Bruch über die Elastizitätsgrenze hinaus gebogen werden kann. Zweifellos finden durch Schneedruck häufig dauernde Formveränderungen statt und ebenso dürfte starker Wind in ähnlichem Sinne, wenn auch weniger intensiv wirken. Wenn also auch für gewöhnlich, wie ja schon Schwendener gezeigt hat, Tragmodul und Festigkeitsmodul zusammenfallen, so kommt doch offenbar gerade bei Holzpflanzen nicht selten eine Überschreitung der Elastizitätsgrenze vor. Für alle diese Fälle ist nun offenbar die

---

[1]) Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIX. 1896. p. 244.)

[2]) Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- u. Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX. 1903. p. 87 u. 91.)

Verwertung des Festigkeitsmoduls berechtigt, wenn auch zweifellos die Ermittlung des Tragmoduls deshalb nicht weniger wünschenswert erscheint.

Bei der weitgehenden Zweckmäßigkeit in der Bildung und Anordnung der mechanisch wirksamen Zellen muß es auffallen, daß Bretterwurzeln auf ihrer auf Druck beanspruchten Oberseite ein Holz ausbilden, das sich schon aus der anatomischen Struktur als wenig widerstandsfähig gegen Druck erweist. Natürlich kann auch ein schlechtes Material, wenn es in großer Menge vorkommt, eine große mechanische Bedeutung erlangen und es steht der Deutung nichts im Wege, daß der Baum hier durch Quantität ersetzt, was an Qualität mangelt. Es bleibt aber doch die Frage offen, wozu gerade in diesen Bretterwurzeln, denen man ziemlich allgemein eine mechanische Funktion zuerkennt, ja die man vielfach als typische Beispiele für Strebepfeiler sogar in Lehrbüchern abgebildet findet, wozu also gerade hier ein Gewebe ausgebildet wird, das durch eine sehr geringe mechanische Leistungsfähigkeit sich auszeichnet. Die übliche teleologische Deutung der Bretterwurzeln geht von der zweifellos richtigen Ansicht aus, daß eine Verstärkung der Stammbasis die Festigkeit des ganzen Baumes erhöht. Eine solche Erhöhung der Festigkeit hat aber nur dann einen Sinn, wenn ohne sie der Baum gefährdet wäre. Man müßte also untersuchen, ob bei einem heftigen Sturm die Stammbasis so stark beansprucht werden kann, daß sie ohne Bretterwurzeln bricht, während sie mit Bretterwurzeln intakt bleibt. Derartige Untersuchungen sind mir nicht bekannt, doch dürften in forstlichen Kreisen Erfahrungen vorliegen, welche zur Lösung dieser Frage beitragen können. Die mir vorliegenden Abbildungen von Buchen- und Fichtenstämmen, die der Sturm geknickt hat, besitzen die Bruchstelle ziemlich weit über dem Boden und haben somit, obschon Bretterwurzeln zu fehlen scheinen, eine ausreichend feste Stammbasis. Auch ist ja allgemein bekannt, daß die Basis des Stammes den Dimensionen eines Trägers von gleichem Widerstande nicht entspricht, sondern daß der Durchmesser in Wirklichkeit größer ist als die Gleichung es verlangt. Der Sinn einer nochmaligen Verstärkung dieser schon übernormal gefestigten Stammbasis will daher nicht recht einleuchten. Man gewinnt jedenfalls den Eindruck, daß die Hauptfunktion der Bretterwurzeln auch außerhalb der mechanischen Festigung liegen könnte; ob sie auf den Gebieten der Speicherung, der Leitung oder anderswo[1]) zu suchen ist, darüber läßt sich allerdings zur Zeit nichts sicheres aussagen.

Verständlich sind dagegen die großen, dünnwandigen Zellen auf der Konkavseite gekrümmter Wurzelpartien, die keine große mechanische Beanspruchung erleiden. Hier wird es sich aus ökonomischen Gründen einzig und allein um eine möglichst rasche Ausgleichung der Krümmung handeln, was natürlich am besten durch die Erzeugung weitlumiger, dünnwandiger Zellen geschieht.

---

[1]) Vgl. auch Haberlandt, Botanische Tropenreise. I. Aufl. p. 104 u. Schimper, Pflanzengeographie. p. 328.

Daß endlich auch bei Krautpflanzen die anatomisch verschiedene Ausbildung der antagonistischen Seiten einer teleologischen Erklärung zugänglich ist, habe ich in einem kleinen Aufsatz [1]) gezeigt, auf den hier verwiesen sei.

---

[1]) Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums an Krautpflanzen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1906. p. 498.)

26 NOV. 1912

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: BH_29_1

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

Artikel/Article: Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. 159-218