Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Physiologische Bedingungen der Bildung von Nebenwurzeln bei Stecklingen der Bruchweide.

Von **Joseph Boehm.**

Durch die Folgen des Ringschnittes hat schon Malpighi auf das Evidenteste nachgewiesen, daß die assimilirten Pflanzensäfte in der Rinde transportirt, und zwar in der Regel nach abwärts, theilweise aber auch auf- und seitwärts bewegt werden.

Nur wenige pflanzenphysiologische Versuche sind von so sicherem und belehrendem Erfolge begleitet, wie die Ringelung bei den meisten Dicotylen, einem Erfolge, der nicht nur über die Saftwege, sondern über mannigfache Assimilationsfunctionen die untrüglichsten Aufschlüsse an die Hand gibt.

Schon als Student habe ich, angeregt durch meinen hochverehrten Lehrer Hofrath Professor Unger, am 10. Mai 1857 folgende Versuche bei der Bruchweide gemacht:

1. Es wurde bei einem Strauche einer von den fünf an der Basis verwachsenen armdicken Stämme 6 Zoll über dem freien unteren Ende geringelt.

2. Die Ringelung wurde in gleicher Weise vorgenommen bei einem Stamme eines ähnlichen Strauches, dessen übrige Stämme abgeschnitten wurden. Die sich unterhalb der Ringelung und aus den Strunken entwickelnden Knospen wurden von acht zu acht Tagen entfernt.

3. Ein allein stehendes Bäumchen wurde 6 Zoll über der Erde geringelt und die sich später unterhalb der Ringelung bildenden Knospen wieder von acht zu acht Tagen entfernt.

4. Bei einem allein stehenden Bäumchen wurde die Ringelung oberhalb der drei unteren Äste vorgenommen.

Die Resultate dieser Versuche waren folgende:

Schon im Juli zeigten sich bei der Pflanze Nr. 3 die Folgen der Operation. Die Äste fingen an sich von unten nach oben zu entblättern und im September waren alle Blätter abgefallen. Bei der mikro-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

skopischen Untersuchung zeigte sich, daß das Holz unterhalb der Ringelung völlig frei von Amylum war, während sowohl in den alten als den seit Beginn des Versuches neu gebildeten Holzzellen oberhalb der Ringelung sich Stärke in grosser Menge vorfand. Im folgenden Jahre kam diese Pflanze nicht mehr zum Austriebe und vertrocknete endlich ganz.

Ähnlich verhielt sich der Stamm Nr. 2, jedoch mit dem Unterschiede, dass sich die gleichen Erscheinungen später einstellten. Anfangs November war die Pflanze noch ziemlich reich beblättert und selbst in dem darauf folgenden Frühjahre entwickelten sich noch einige Knospen, Mitte Juni jedoch war die ganze Pflanze abgestorben.

Während sich bei diesem Versuche im ersten Jahre an den Strunken der abgeschnittenen Stämme zahlreiche Knospen ansetzten, unterblieb deren Bildung im Frühlinge 1858 gänzlich.

Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich, daß das Amylum nicht nur aus dem Holze des Stammes unterhalb der Ringelung, sondern auch aus den Zellen der Strunke und der Wurzeln völlig verschwunden war. Eine Ausnahme hiervon machte nur das durch den Schnitt unmittelbar bloßgelegte Holz bis zur Tiefe eines halben bis eines ganzen Zolles, dessen Färbung keinen Zweifel darüber ließ, daß hier das Absterben viel früher als das der tiefer gelegenen Partien, wahrscheinlich gleich unmittelbar nach Beginn des Versuches erfolgte. Die Zellen dieses Holzes waren reich an Amylum. Ebenso fand sich in den Holzzellen des Versuchsstammes oberhalb der Ringelung noch viel Stärke.

Ganz anders verhielten sich die Pflanzen Nr. 1 und 4. Es zeigte sich bei denselben im ersten Jahre gar kein schädlicher Einfluß der gemachten Operation, obwohl unterhalb der Ringwunde bis zum nächsten Aste, beziehungsweise Zwillingsstamme keine Holzneubildung, d. i. Verdickung erfolgte — Im Frühlinge 1858 begannen die Knospen bei dem Versuche Nr. 1 am ganzen Stamme, bei dem Nr. 4 nur die oberhalb der Ringelung befindlichen sich etwas später zu entwickeln und die gebildeten Triebe blieben durchgehends etwas kleiner als die bei den unversehrten Nachbarpflanzen, zeigten aber sonst keine auffallende Erscheinung.

Im Frühjahre 1859 wurden die Versuchsweiden (am Wienufer bei Schönbrunn) abgerodet und so meine Beobachtungen unterbrochen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Schlüsse, welche sich aus diesen Versuchen ergeben, liegen auf der Hand. Die Pflanzen Nr. 2 und 3 starben, nach Aufzehrung der Reservenahrung, aus Mangel an dem zur Wurzelbildung nothwendigen Materiale assimilirter Nährstoffe, deren Zufuhr durch die Ringwunden abgeschnitten wurde. Die Nahrungsaufnahme geschieht vorzüglich nur durch die Wurzelspitzen, und es ist der Schluß erlaubt, daß die saugenden Wurzelfibrillen eine verhältnißmäßig nur kurze Functionsdauer besitzen, — ein Schluß, der auch durch die anatomische Beschaffenheit dieser Organe unterstützt wird.

Daß sich die Versuchspflanze Nr. 3 länger erhielt als die Nr. 4, erklärt sich aus der größeren Menge von Reservestoffen, welche im ersteren Falle für die Wurzelneubildung zur Verfügung stand.

In Folge dieser Ergebnisse fiel mir folgender Umstand besonders auf:

Bei zu anderweitigen Zwecken unternommenen Culturversuchen von Stecklingen der Bruchweide ist es oft vorgekommen, daß sich an den unteren, in Wasser befindlichen Enden, welche von den an der Luft befindlichen Theilen durch Ligaturen getrennt waren, keine oder doch nur sehr kleine Würzelchen bildeten, obwohl in den Zellen dieses Holzes Amylum in Fülle vorhanden war.

Mittlerweile hat Hanstein [1]) durch zahlreiche Versuche die Resultate des Ringschnittes nicht nur bei vielen verschieden gebauten Dicotylen sondern auch bei zahlreichen Monocotylen sorgfältig studiert, und über die Zellelemente, in welchen die Bewegung besonders der assimilirten Säfte erfolgt, die lehrreichsten Aufschlüsse gegeben. Da jedoch meine, nur nebenbei erhaltenen diesbezüglichen Resultate mit denen der Versuche von Hanstein in mehreren wesentlichen Punkten nicht übereinstimmten, so habe ich seit einer Reihe von Jahren diesem Gegenstande eine besondere Aufmerksamkeit zugewendet.

Hanstein zeigte, daß bei blattlosen Stecklingen dycotyler Gewächse, welche innerhalb der Markscheide keine Gitterzellen führen, unterhalb der Ringwunde keine oder, falls das untere abgeringelte Zweigende etwas länger war, nur eine sehr schwache Wurzelbil-

---

[1]) Hanstein, Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus. Jahrbücher für wissensch. Botanik von Pringsheim, 2. Band, 1860, pag. 391—467. Siehe auch Hanstein's gekrönte Preisschrift über die Milchsaftgefäße, pag. 51—59.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dung erfolgt. — Die Versuchszweige wurden in feuchter Atmosphäre so weit ins Wasser gestellt, daß die Ringwunde nie mit Wasser in Berührung kam.

Hanstein findet diese Erscheinung darin begründet, daß zur Bildung von Wurzeln und zur Entwicklung von Knospen auf Kosten von Reservenahrung gewisse plastische Stoffe, und zwar Eiweißkörper erforderlich seien, welche besonders in der Rinde abgelagert wären. Durch die Ringwunde werde den unteren Zweigenden die Zufuhr dieser Stoffe abgeschnitten, und deßhalb unterbleibe hier die Wurzelbildung.

Diese Erklärung des angeführten Versuchsresultates schien mir nicht die richtige zu sein. Werden nämlich selbst nur $^1/_2$ Zoll lange Zweigstücke von *Salix fragilis* mit einem ihrer Enden in Wasser getaucht, so verhalten sich dieselben in ganz analoger Weise, wie mehr als fußlange Stecklinge derselben Pflanze, — sie bilden Wurzeln und entwickeln Knospen in einer der vorhandenen Reservenahrung nahezu entsprechenden Menge und Größe. Es ist also selbst in den kürzesten Stücken der (im ersten Frühjahre geschnittenen) Bruchweide das gesammte, zur Entwicklung von Knospen und Wurzeln nothwendige Materiale (Kohlenhydrate und Eiweißkörper) vorhanden.

Eben so steht mit Hanstein's Ansicht über die Ursache des Unterbleibens der Wurzelbildung bei geringelten und bis zur Ringwunde in Wasser gestellten Stecklingen die Thatsache im Widerspruche, daß, wenn derartige Zweige nicht in Wasser getaucht, sondern im feuchten Raume gezogen werden, überall unbeirrt von jeder Ringwunde, gleichmäßig Wurzeln entstehen [1]).

Anderseits habe ich mich jedoch durch zahllose Versuche von der Richtigkeit der von Hanstein angegebenen Thatsache überzeugt. Ich verwendete zu den meisten derartigen Versuchen ungefähr 2 Fuß lange Zweige, welche stets 12 Zoll über dem unteren Ende

---

[1]) Bei solchen im feuchten Raume gezogenen Stecklingen zeigt sich die sonderbare und mir hinsichtlich des physiologischen Zweckes räthselhafte Erscheinung, daß sich dieselben über und über mit aus dünnwandigen Zellen gebildeten Warzen und Knoten bedecken, welche als lenticellenartige Wucherung des Rindenparenchymes auftreten. In geringer Entwicklung finden sich derartige Bildungen fast bei jedem in Wasser gezogenen Stecklinge zwischen den Wurzeln und ich habe hier oft bemerkt, daß aus denselben von Zeit zu Zeit Gasblasen abgeschieden wurden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(also in der Regel in der Mitte) geringelt wurden und stellte dieselben derartig in mit Wasser gefüllte glasirte Thoncylinder von 15 Zoll Höhe, daß die Ringwunde noch von Wasser bedeckt wurde. — Es unterblieb bei allen diesen Versuchen, mochten dieselben am Sonnenlichte, im Hellschatten oder im Dunkel gemacht werden, die Wurzelbildung unterhalb der Ringelung ganz oder fast ganz, während die Holzzellen auch hier reich an Amylum waren und andere nicht geringelte und gleichzeitig geschnittene Stecklinge derselben Pflanze sich in normaler Weise entwickelten, d. h. ihre Wurzeln besonders am unteren Ende bildeten.

Da mir, wie schon erwähnt, in Folge der oben angeführten Bedenken Hanstein's Erklärungsgrund dieser Erscheinung nicht stichhaltig schien, so habe ich mir, weil ich die Sache wegen ihres Zusammenhanges mit den übrigen Functionen der Ernährung für wichtig hielt, viele Mühe gegeben durch Untersuchungen, welche mehrere Sommer hindurch fortgesetzt wurden, den wahren Grund für die angeführte Thatsache aufzufinden.

Wenige Sätze der Pflanzenphysiologie werden, trotz des fast gänzlichen Mangels einschlägiger, den jetzigen Anforderungen der Wissenschaft entsprechender Versuche, eine so ungetheilte Zustimmung finden wie der: daß das Wachsthum der Pflanzen auf Kosten der Reservenahrung nur durch Intervention von Sauerstoff möglich sei. Sehr auffallend ist dies bei der Keimung, welche mit der Consumption einer beträchtlichen Menge des genannten Gases verbunden ist.

Dem Wesen nach mit der Keimung identisch ist zweifellos das Wachsthum der Pflanzen auf Kosten der Reservestoffe, — ist insbesondere die Wurzel- und Knospenbildung von sich individualisirenden Stecklingen.

Von diesem Gesichtspunkte betrachtet, schien es mir nicht unwahrscheinlich, daß die Wurzelbildung bei abgeringelten Zweigen auf dem unterhalb der Ringwunde befindlichen und in Wasser eingesenkten Stücke aus Mangel an Sauerstoff unterbleibe. Es fragte sich nur, auf welche Weise diese Hypothese erwiesen werden soll.

Es zeigte sich als eine vergebliche Mühe, die unterhalb der Ringelung gelegenen und in Wasser eingesenkten Zweigtheile durch directe Zufuhr von sauerstoffhältiger Luft zur Wurzelbildung anzuregen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich habe schlanke, mehr als fußlange und $^1/_2$ Zoll dicke 3 bis 4jährige Zweige der Bruchweide so ausgebohrt, daß nur eine Holzlage von $1^1/_2$ bis 2 Linien zurückblieb, dieselben an ihrem unteren Ende wasserdicht verschlossen, geringelt und bis über die Ringwunde in einen Thoncylinder von 10 Zoll Höhe in Wasser gestellt. Es unterblieb bei zwölf derartigen Versuchen die Wurzelbildung unterhalb der Ringelung ganz, während sich oberhalb derselben Wurzeln und Knospen in fast normaler Weise entwickelten. — Das Mißlingen dieses Versuches hat, falls in der That Mangel an Sauerstoff die Ursache der unterbliebenen Wurzelbildung an abgeringelten und in Wasser eingesenkten Zweigenden ist, offenbar darin seinen Grund, daß der durch den übrig gebliebenen Holzring bis zum Cambium diffundirende Sauerstoff in Kohlensäure verwandelt wurde.

Gelang es also nicht, den abgeringelten und in Wasser eingesenkten unteren Zweigenden direct Sauerstoff zuzuführen, so mußte dies auf indirectem Wege versucht werden.

Die grüne Rinde hat die Fähigkeit, die im Wasser gelöste Kohlensäure zu zerlegen und Sauerstoff auszuscheiden. Setzt man einen in kohlensäurehältiges Wasser eingesenkten Weidenzweig der Einwirkung des directen Sonnenlichtes aus, so sieht man zahlreiche Gasblasen entweichen.

Ich werde bei einer anderen Gelegenheit zeigen, daß man sehr fehl greifen würde, wenn man (wie dies in der That von gewisser Seite geschah) das von grünen Pflanzentheilen unter ähnlichen Verhältnissen ausgeschiedene Gas ohne weiteres wenigstens theilweise für ein Product der zerlegten Kohlensäure halten würde. Im vorliegenden Falle habe ich mich durch die Analyse überzeugt, daß die entweichenden Gasblasen unter bestimmten Umständen reich an Sauerstoff sind.

Ist nun unsere oben gemachte Voraussetzung richtig, daß nämlich die Bildung von Wurzeln an abgeringelten unter Wasser gesetzten Zweigenden aus Mangel an Sauerstoff unterbleibt, so müßte diese Entwicklung wohl erfolgen, wenn die Versuche statt in einem Thon- in einem ungefärbten Glascylinder unter Einfluß des Sonnenlichtes gemacht würden.

Ich habe während der letzten vier Vegetationsperioden (1864 bis 1867) derartige Versuche in grosser Menge gemacht und meine Vermuthung stets völlig bestätiget gefunden. Es entwickelte sich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

unter den angegebenen Verhältnissen stets eine bedeutende Menge von Wurzeln unterhalb der Ringelung, während über dem Wundrande vorläufig keine oder nur eine geringe Wurzelbildung erfolgte, so daß sich solche Zweige von ungeringelten unter sonst gleichen Umständen gezogenen kaum unterschieden.

Dies Verhältniß dauerte jedoch nur einige Wochen. Das Wachsthum der Wurzeln unter der Ringelung hört auf und die Anlage von neuen unterbleibt, während beides in reichlichem Maße über der Ringelung erfolgt. Es geschieht dies mit der völligen Resorption des Amylums aus den unterhalb der Ringelung befindlichen Zweigtheilen.

Gleichzeitig mit obigen Versuchen wurden Zweige derselben Pflanze in ähnlichen mit schwarzem Papier sorgfältig überzogenen Glascylindern gezogen. Von oben wurde das Licht dadurch abgehalten, daß die Zweige bei Beginn des Versuches durch Löcher eines hölzernen Brettchens von geeigneter Größe gesteckt wurden.

Bei diesen Zweigen unterblieb an den unteren abgeringelten 12 Zoll langen Zweigenden die Wurzelbildung entweder ganz und es zeigten sich bisweilen nur hie und da die oben erwähnten lenticellenartigen Wucherungen des Rindenparenchyms in Form kleiner weisser Knötchen, oder es bildeten sich in der Nähe der Ringwunde einige zarte Würzelchen, welche nur einige Linien lang wurden und meist bald wieder abstarben. — Bei allen diesen Versuchszweigen war hingegen die Wurzelbildung oberhalb der Ringelung eine sehr reichliche.

Die Zahl der sich entwickelnden Wurzeln ist, bei sonst gleichen Verhältnissen, sowohl bei geringelten als ungeringelten Zweigen außer von der Menge der Reservestoffe auch von der Zahl und Üppigkeit der neu gebildeten Triebe und deren Blätter abhängig. So ist z. B. die Wurzelbildung bei im Dunkeln gezogenen Stecklingen eine viel geringere als bei ganz gleichartigen aber unter dem Lichteinflusse gezogenen Zweigen, selbst wenn letzteres in destillirtem Wasser geschieht und sich bei nachheriger Wiederwägung der Versuchsobjecte nicht die mindeste Gewichtszunahme ergibt, also keine oder wenigstens doch keine bedeutende Assimilation roher Nahrungsstoffe stattgefunden hat. — In gleicher Weise ist auch die Wurzelbildung bei entknospten Zweigen geringer als bei ungehemmter Entwicklung der im destillirten Wasser am Lichte gezogenen Stecklinge, während in letzterem Falle doch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sämmtliche Reservenahrung zur Wurzelbildung verwendet werden könnte.

Obiges Versuchsresultat machte es wahrscheinlich, daß die Entwicklung von Knospen und Wurzeln auch bei Zweigen erfolgen würde, welche in einem Glascylinder ganz unter Wasser eingesenkt, dem Sonnenlichte ausgesetzt würden.

Auch hier bestätigte der Erfolg die gemachte Vermuthung. Es erfolgte auch hier eine der Menge der vorhandenen Reservestoffe entsprechende Bildung von Wurzeln und von Trieben mit grünen Blättchen, welche hinsichtlich ihrer Größe die an der Luft im Dunkel gebildeten nicht viel übertrafen.

Bei Zweigen hingegen, welche gleichzeitig und ganz unter denselben Verhältnissen wie bei dem obigen Versuche, jedoch mit dem Unterschiede in Wasser eingesenkt wurden, daß dieselben durch Einhüllung der von oben mit einem Holzbrettchen bedeckten Glascylinder in schwarzes Papier vor dem Lichteinflusse auf das sorgfältigste geschützt wurden, zeigte sich nie die geringste Wurzelbildung. Nur hie und da bildeten sich bei manchen Versuchen im Rindenparenchyme die oben erwähnten lenticellenartigen Wucherungen.

In Folge der gewonnenen Resultate war es mir von Interesse zu erfahren, wie sich die geringelten und die ganz in Wasser eingesenkten Zweige im Schatten eines hell erleuchteten Zimmers verhalten würden.

Zu meiner Überraschung zeigte sich bei den geringelten Zweigen keine wesentliche Verschiedenheit von jenen, welche dem directen Sonnenlichte ausgesetzt waren, während es hingegen bei den ganz unter Wasser eingesenkten Stecklingen über den Beginn der Wurzelbildung nie hinauskam; nachdem nämlich die Würzelchen 1—2 Linien lang geworden und hie und da die lenticellenartigen Bildungen aufgetreten waren, erfolgte nach 4—6 Wochen das Absterben der ganzen Versuchsobjecte.

Obige Ergebnisse machten es nicht unwahrscheinlich, daß die Bildung von Wurzeln an den unter der Ringwunde befindlichen und in Wasser eingesenkten Zweigstücken unter Einwirkung des Lichtes schneller erfolgen würde, wenn statt Brunnen- ein an Kohlensäure reiches Wasser angewendet würde. Der Versuch erwies jedoch das Gegentheil. Die Wurzelbildung unterhalb der Ringelung war oft schwächer als bei den unter sonst gleichen Verhältnissen in gewöhn-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lichem Wasser gezogenen Zweigen [1]). Dieses Resultat veranlasste mich, zunächst folgende zwei Versuche zu machen:

Erster Versuch. Es wurden grüne Zweige von *Salix fragilis* in mit Kohlensäure möglichst gesättigtes Wasser eingesenkt und das abgeschiedene Gas aufgesammelt. Bei der Analyse erwies sich dasselbe als Kohlensäure mit etwas Stickgas und nur Spuren von Sauerstoff [2]).

Zweiter Versuch. Es wurden (am 7. April 1866) Stecklinge der Bruchweide, nachdem dieselben durch das Loch eines doppelt durchbohrten Kautschukstöpsels von entsprechender Größe gesteckt waren, in mit kohlensaurem Wasser gefüllten Flaschen gezogen und in diese sorgfältig gereinigte Kohlensäure geleitet. Die Kohlensäure wurde in einem, einen continuirlichen Strom entbindenden, nach Art der Doebereiner'schen Zündmaschine gebauten Apparate aus Marmor und Salzsäure erzeugt und vermittelst eines zwölfarmigen Glasrohres und zwölf Kautschukschläuchen von geeigneter Länge zu

---

[1]) Während es bei dem im Dunkel ganz unter Wasser eingesenkten Stecklingen nie zur geringsten Wurzelbildung kam und höchstens nur hie und da lenticellenartige Wucherungen des Rindenparenchym's auftraten, muß es auffallen, daß bei gleichzeitig geschnittenen Zweigen an deren unteren abgeringelten, im Dunkel unter Wasser befindlichen Enden, selbst wenn dasselbe kürzer war als die ganz unter Wasser versenkten Zweige, sehr häufig sich Würzelchen bildeten, welche allerdings selten über 3 — 4 Millim. lang wurden, oder daß die oben erwähnten Wucherungen der Rinde sich doch häufiger einstellten. Ich kann dies nur dem Umstande zuschreiben, daß das Holz für die Zuleitung von zur Neubildung unter dem Einflusse des Sauerstoffes brauchbar gewordenen Reservestoffen nicht ganz unfähig ist.

Auch auf folgendes muß ich noch aufmerksam machen.

Es zeigte sich constant, daß die Neubildung bei den unter Wasser gezogenen Stecklingen oder deren abgeringelten unter Wasser befindlichen Enden (mögen die Versuche nämlich im Dunkel oder unter Einfluß des Sonnenlichtes gemacht worden sein) eine geringere war, wenn die Zweige noch im Winter oder doch vor Beginn des Saftsteigens, als wenn dieselben erst bei Entfaltung der Knospen geschnitten und gleich nach ihrer Einsammlung zur Zusammenstellung der entsprechenden Versuche verwendet wurden. — Es scheint mir diese Thatsache im Zusammenhange mit anderen Versuchsergebnissen nach mehreren Richtungen hin von besonderer Wichtigkeit und ich werde zunächst diesem Gegenstande meine ganze Aufmerksamkeit zuwenden.

[2]) Ich hoffe bald in die Lage zu kommen, meine schon durch eine Reihe von Jahren fortgesetzten Respirationsversuche der kais. Akademie der Wissenschaften vorzulegen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

eben so viel Pflanzen geleitet. Dies geschah in der Weise, daß in die zweite Öffnung jedes Stöpsels ein Glasrohr gesteckt und auf jedes je ein Schlauch aufgesetzt wurde. — Bei sechs Apparaten wurde das verdunstete Wasser wieder ersetzt; bei den anderen sechs Flaschen wurde nur darauf gesehen, daß die Zweige immer 2—3 Zoll in Wasser eintauchten, daß dieselben aber wenigstens in einer Länge von 3 Zoll (vom Stöpsel abwärts bis zum Wasserniveau nach Verdrängung der atmosphärischen Luft) in Kohlensäure sich befanden. Der ganze Apparat stand im hell erleuchteten Zimmer an einer Stelle, wo er nur beiläufig während einer Stunde täglich von der Morgensonne beschienen wurde.

Das Versuchsergebniß war folgendes:

Die Zweige, welche in den ganz mit Wasser gefüllten Flaschen gezogen wurden, entwickelten Wurzeln und Knospen in ganz normaler Weise; endlich aber kränkelten die Pflanzen und begannen (Mitte Mai) noch vor Aufzehrung der Reservestoffe abzusterben. Diese Pflanzen wurden sodann in filtrirtes Donauwasser gestellt, wo sie sich in normaler Weise weiter entwickelten.

Bei den Stecklingen hingegen, welche unterhalb des Stöpsels sich theilweise in Kohlensäure befanden, zeigte sich keine Spur einer Wurzelbildung, während die Blätter der aus den Knospen entwickelten Triebe die normale Größe erreichten. — Auch hier fingen gegen Mitte Mai die unteren Blätter der neuen Triebe an zu vertrocknen. Drei Exemplare wurden auch ferner in dem bisherigen Zustande belassen. Sie waren Ende Juni, so weit sie sich an der Luft befanden, noch vor gänzlicher Aufzehrung des im Holze vorhandenen Amylums vertrocknet. — Die drei anderen Pflanzen dieser Versuchsreihe hingegen wurden in gewöhnliches Wasser versetzt. Schon nach drei Tagen hatten dieselben zahlreiche fast zolllange Wurzeln gebildet und entwickelten sich, ohne daß die bis zum Versetzen frisch gebliebenen Blätter abstarben, in gewöhnlicher Weise weiter. Es war mir dies um so auffälliger, da ein Gleiches bei frisch geschnittenen beblätterten Weidenzweigen weder Hanstein noch mir gelang [1]).

---

[1]) Gleichzeitig mit dem obigen, wurden in ähnlicher Weise Versuche gemacht, um den Einfluß des Wasserstoff- und des Leuchtgases auf die im Wasser gezogenen Stecklinge zu erfahren. Da jedoch sowohl das Leuchtgas als der reine Wasserstoff in nur verhältnißmäßig geringer Menge vom Wasser absorbirt werden, so wurden die Versuche in der Weise modificirt, daß keine der Flaschen völlig mit Wasser

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Schlußfolgerungen dieser wie ich glaube in mehrfacher Beziehung wichtigen Versuchsergebnisse liegen klar zu Tage.

Wenn nun in der That einerseits die Ursache des Unterbleibens der Wurzelbildung bei geringelten Zweigen unterhalb der Ringwunde, falls die Versuche im Dunkeln angestellt oder doch die abgeringelten und in Wasser eingesenkten Theile der Stecklinge vor dem Lichte geschützt werden, in dem Mangel an Sauerstoff liegt und anderseits diese unsere den angeführten Versuchen zu Grunde gelegte Voraussetzung durch die referirten Resultate erwiesen sein soll, so müßte die beschriebene Wurzelbildung bei den geringelten und die Entwicklung der ganz unter Wasser eingesenkten Zweige auch unter Einfluß des Sonnenlichtes völlig unterbleiben, wenn zu den Ver-

---

gefüllt wurden. Bei je sechs Apparaten waren die Stecklinge unterhalb des Stöpsels in der Länge von 9—12 Linien, bei den übrigen aber in einer Länge von 3—4 Zoll, nach Vertreibung der atmosphärischen Luft, von dem betreffenden Gase umgeben. Um die Diffussion der Gase in den Holzkörper zu erleichtern, wurden drei Stecklinge der letzten Versuchsreihe unterhalb des Stöpsels auf den entgesetzten Seiten, in der Distanz eines Zolles bis zum Marke eingeschnitten.

Der Apparat für die Untersuchung mit (aus möglichst reinem Zink und Schwefelsäure dargestelltem) Wasserstoffgas war ganz so wie der oben beschriebene mit Kohlensäure zusammengesetzt. — Zu meiner Überraschung entwickelten sich alle zwölf Stecklinge in normaler Weise, d. h. so wie die daneben in gewöhnlichem Wasser gezogenen.

Für den Versuch mit Leuchtgas wurde der für einen Brenner bestimmte Gasstrom durch ein zwölfarmiges Glasrohr in eben so viele Theilströme zerlegt.

In Folge der Beobachtung, daß Bäume in der Nähe von Gasleitungen nicht selten absterben (man schreibt seit Langem die Ursache hierfür dem Ausströmen des Gases in den Boden zu), war zu vermuthen, daß bei meinen Versuchen die Zweige noch vor Beginn ihrer Individualisirung als selbstständige Pflanzen absterben würden. Dies war jedoch nicht der Fall.

Es entwickelten sich bei allen zwölf Zweigen auch auf den directe mit Gas in Berührung befindlichen Stellen, lenticellenartige Wucherungen und zahlreiche Wurzeln. Diese blieben jedoch besonders bei den wenig tief in Wasser eingesenkten Stecklingen kurz, bildeten aber zahlreiche Äste.

Auffallender noch als auf die Entwicklung der Wurzeln war die Wirkung des Leuchtgases auf die Entfaltung der Knospen. Vier Zweige vertrockneten mit ihrem an der Luft befindlichem Ende, nachdem die Knospen sich noch kaum zum Aufbruche anschickten. Bei den übrigen neun Exemplaren erreichten die jungen Triebchen mit ihren verkümmerten Blättchen höchstens die Länge eines Zolles. — Nach Schluß des Versuches, Mitte Juni, nachdem die oberen, an der Luft befindlichen Enden aller zwölf Versuchsobjecte vertrocknet waren, zeigte sich das Amylum wohl vermindert, nirgends aber war es völlig verschwunden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

suchen ein von Sauerstoff und Kohlensäure freies Wasser angewendet würde. Dieser Bedingung jedoch praktisch zu genügen ist begreiflicher Weise geradezu unmöglich.

Es war indeß immerhin von Interesse zu erfahren, wie sich das Versuchsresultat bei Anwendung von ausgekochtem Wasser gestalten würde.

Es scheint mit obiger Erklärung der Thatsachen im Widerspruche zu stehen, daß sich hierbei die Stecklinge gerade so verhielten, wie die in gewöhnlichem Wasser gezogenen. Wenn man jedoch bedenkt, daß das ausgekochte Wasser begierig Luft anzieht, so hat dieses Resultat, obwohl das Wasser täglich durch frisch ausgekochtes ersetzt wurde [1]), nichts überraschendes.

Da jedoch das Flußwasser verhältnißmäßig reich an Sauerstoff ist, so könnte man es vielleicht unbegreiflich finden, warum denn bei den obigen Versuchen im Dunkeln die Entwicklung der Zweige stets unterblieb. Hierbei ist indeß zu bedenken, daß durch alle der Fäulniß fähigen Körper der Sauerstoff des Wassers in Kohlensäure verwandelt wird, und daß selbst grüne Pflanzentheile nicht befähiget sind, im Dunkeln die Kohlensäure zu zerlegen. Es scheint ferner, daß die grün berindeten Stecklinge viel leichter den unter Einfluß des Lichtes aus der Kohlensäure abgeschiedenen, als den im Wasser gelösten Sauerstoff verwerthen können. — Anderseits haben wir auch gesehen, daß nicht jede Zellneubildung bei den im Dunkel unter Wasser gehaltenen Weidenzweigen unterbleibt, indem wenigstens bisweilen aus dem Rindenparenchyme lenticellenartige Wucherungen entstehen. Übrigens will ich aus letzter Thatsache vorläufig noch gar keinen Schluß ziehen.

Zum Schlusse dieser Versuchsreihe wurden Zweige von *Salix fragilis* in ganz mit Wasser gefüllte Glasröhren eingeschmolzen. Von den 27 Röhren wurden 9 mit gewöhnlichem, 9 mit kohlensaurem und eben so viele mit destillirtem Wasser gefüllt, und je drei am Sonnenlichte, im Hellschatten und im Dunkel aufgestellt. Die Zweige, welche für die mit ausgekochtem Waßer gefüllten Röhren bestimmt waren, wurden vorher mit ebenfalls ausgekochtem Wasser vermittelst Quecksilberdruck injicirt.

---

[1]) Eben so wurde bei allen Versuchen mit geringelten oder ganz unter Wasser gezogenen Stecklingen das Wasser täglich gewechselt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei den Zweigen der im Dunkel und im Hellschatten befindlichen Röhren zeigte sich nicht die mindeste Neubildung. Eben so verhielten sich die im kohlensauren Wasser eingeschlossenen Röhren am Sonnenlichte. Bei den übrigen insolirten Zweigen jedoch entwickelten sich mehrere bis einen Zoll lange Wurzeln und bisweilen eben so lange Knospen.

Letzter Versuch scheint darauf hinzuweisen, daß die zum Aufbaue neuer Organe aus Reservenahrung nothwendige Menge von Sauerstoff eine nur geringe sei; es läßt sich aus demselben jedoch kein sicherer Schluß ziehen. Ich bin eben daran, diese gewiß wichtige physiologische Frage auf einem anderen Wege zu beantworten.

Durch die im Vorstehenden angeführten Versuche glaube ich nachgewiesen zu haben, daß die Ursache, warum bei geringelten Stecklingen die Wurzelbildung an den unteren abgeringelten und in Wasser versenkten Zweigenden unter der wiederholt erwähnten Voraussetzung unterbleibt, nicht in der durch die Ringwunde unterbrochenen Zufuhr von in der Rinde deponirten Eiweißstoffen, sondern darin begründet sei, daß die Reservestoffe nur durch Vermittelung des Sauerstoffes befähiget werden, zum Aufbaue neuer Organe etc. zu dienen [1]).

---

[1]) Zur Unterstützung der Ansicht: daß die Wurzelbildung bei abgeringelten und ins Wasser gestellten Zweigenden jener Dikotylen, welche im Marke keine Leitzellen besitzen, aus Mangel an Eiweißstoffen unterbleibe, werden auch (Hanstein l. c. pag. 430 bis 431) folgende Versuche angeführt:

Es wurden abgeschnittene, gestutzte und nicht gestutzte einjährige Zweige mehrerer Holzarten vor dem Austriebe ihrer Knospen verschieden tief unter der bezüglichen Spitze geringelt. Die ober der Blöße befindlichen Zweigstücke starben nach kürzerer (ohne auszutreiben) oder nach längerer Zeit (nach Entfaltung der Knospen), je nachdem die abgeringelten Enden kürzer oder länger, jünger oder etwas älter waren und dieselben an der Luft oder im feuchten Raume in Wasser gesetzt wurden.

Ich habe diese Versuche mit Ruthen der Bruchweide wiederholt und Hanstein's Angaben, wie es auch nicht anders zu erwarten war, vollkommen bestätiget gefunden. Ein Absterben ganz dünner, gestutzter, unterhalb der obersten Knospe geringelter Zweigenden vor dem Austriebe dieser Knospe fand ich bei den Versuchen in gewöhnlicher (d. h. nicht künstlich feucht erhaltener) Luft nicht selten. Die mikroskopische Untersuchung jedoch lehrte, daß das noch stets amylumhältige Holz an der Ringwunde schon fast ganz ausgetrocknet war, während die Rinde des abgeringelten Zweigendes erst zu schrumpfen begann. Die Spiralgefäße des bloßgelegten Holzkörpers waren mit Thyllen erfüllt. Die Todesursache der abgeringelten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zweigenden war also in diesen Fällen sicher nicht der Mangel an Eiweißstoffen (Amylum fand ich stets noch in den Holzzellen der vertrockneten Zweigenden) sondern die unterbrochene Leitung des nöthigen Wassers.

Von der Richtigkeit dieses Satzes überzeugte ich mich bei diesbezüglichen Versuchen im folgenden Frühjahre (1865) dadurch, daß die Ringwunden mit Baumwachs sorgfältig verkittet und zum Schlusse noch mit Siegellack überzogen wurden. Von den zwölf sehr dünnen gestutzten und abgeringelten Zweigenden starb nur ein einziges vor der Entfaltung der oberhalb der Ringwunde gelegenen Knospe.

Nachdem die in Rede stehenden abgeringelten Knospen sich zu schmächtigen Triebchen mit nur kleinen Blättchen entwickelt, starben sie stets endlich ab. Dies geschah jedoch erst, nachdem aus dem Holze des Zweigendes alles Amylum völlig verschwunden war.

Ich kann in Folge dieser Ergebnisse nicht der Meinung beipflichten, daß das Absterben obiger aus den abgeringelten Endknospen entwickelten Triebchen in Folge des Mangels an Eiweißnahrung erfolgte; es konnte dies wenigstens eben so sehr aus Mangel an Kohlenhydraten geschehen. Wären die Blättchen der jungen Triebe unter den gegebenen Verhältnissen befähiget gewesen zur Bildung von Amylum, so hätten auch sicher Albuminate erzeugt werden können.

Ich habe im heurigen Frühjahre (am 25. März) diese Versuche an 24 dünnen, mit der Mutterpflanze in Verbindung gebliebenen Zweigchen wiederholt. Es wurden dieselben vorerst gestutzt und bei zwölf Trieben bloß die oberste Knospe abgeringelt, bei den anderen zwölf Objecten außerdem die sämmtlichen Knospen unterhalb der Ringwunden entfernt und letztere gegen die Verdunstung durch Baumwachs und Siegellak geschützt. — Im ersteren Falle vertrocknete bei drei Zweigen das abgeringelte Endstück noch vor dem Aufbruche der an demselben befindlichen Knospe; bei vier Zweigen starben die gebildeten Endtriebe im Monate Mai, nachdem sie eine Länge von 1—3 Zoll erreicht hatten, während dieselben bei den übrigen fünf Zweigen noch heute leben. Dieselben sind jedoch durchgänglich schwächer, als dies bei jenen Zweigen der Fall ist, bei welchen außer der Endknospe keine andere stehen blieb, und von denen drei Zweige, bei welchen die abgeringelten Endknospen nicht zur Entwicklung kamen, ganz verdorrten. Aus letzteren ist alles Amylum verschwunden. — Bemerken muß ich noch, daß die abgeringelten Endknospen sich stets um 8—10 Tage später entfalteten als die Knospen der Nachbarzweige.

Die Schlußfolgerungen aus diesen Versuchen ergeben sich von selbst. Sterben nämlich die abgestorbenen Enden gestutzter Zweige, welche nachweisbar reich an Amylum sind, vor dem Aufbruche der bezüglichen Endknospen, so geschieht dies in Folge des Vertrocknens von der Ringwunde aus. Erfolgt das Absterben später, so ist es entweder durch die gleiche Ursache bedingt, oder es geschieht dasselbe nach Aufzehrung der Reservestoffe, während die Blätter des aus der abgeringelten Knospe entwickelten Zweigchens noch nicht zur Assimilation roher Nährstoffe geeignet sind.

Bei den Stecklingen von Salix verschwindet das Amylum zunächst in der Nähe der sich entwickelnden Knospe. Die Zuleitung der in den ferneren Partien des Holzes deponirten Reservenahrung kann nach ihrer Verflüssigung allerdings

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch Diffusion geschehen, ich glaube jedoch, daß dies vorzüglich passiv durch den aufsteigenden Saftstrom bewirkt wird. Das Saftsteigen steht jedoch in directer Wechselbeziehung mit der Verdunstung, und die Größe dieser ist bei sonst gleichen Verhältnissen durch die Oberfläche der Blätter bedingt. Es ist mir daher recht gut erklärlich, daß ein abgeringeltes Zweigende aus Mangel der durch das Holz leitbaren Reservestoffe abstirbt, selbst wenn diese unterhalb der Ringelung noch in hinreichender Menge vorhanden sind.

Mit Bezug auf die Ansicht, daß die zur Entwicklung der Knospen nothwendigen Eiweißstoffe in der Rinde abgelagert und auch nur in ihr leitbar seien, wurden obige Versuche in folgender Weise modificirt. Es wurden an fingerdicken, 2—3-jährigen und bis zwei Fuß langen Zweigen 3—4 Knospen durch Kreisausschnitte von der angrenzenden Rinde in der Weise abgegrenzt, daß mit der Knospe nur eine sehr geringe Portion der Rinde verbunden blieb, die übrigen Knospen wurden ausgeschnitten.

Von den auf diese Weise abgeringelten Knospen gelang es nicht, auch wenn die Ringwunden auf das Sorgfälligste verkittet wurden, an den mit ihren unteren Enden ins Wasser gestellten Zweigen auch nur eine einzige zur Entwicklung zu bringen; das mit der Knospe abgeringelte Rindenstück fing stets sehr bald an zu verschrumpfen. — Bei Wiederholung des Versuches im Frühjahre 1866 wurden die Zweige theils im Dunkel und im Lichte in absolut feuchte Atmosphäre gebracht, theils in dem Sonnenlichte ausgesetzten Glascylindern ganz unter Wasser eingesenkt, theils in meinen Injectionsröhren unter einem Quecksilberdruck von 30—35 Zoll gezogen. In allen diesen Fällen kam bei den meisten Zweigen die eine oder die andere Knospe zur Entwicklung, die Triebchen wurden jedoch nie über drei Zoll lang, blieben aber häufig kürzer. Sobald ihr Wachsthum aufgehört und dieselben abzusterben angefangen, war auch aus den Zweigen alles Amylum verschwunden.

Derartige Versuche im absolut feuchten Raume und unter Wasser (in diesem Falle natürlich in einem Glascylinder am Sonnenlichte) wurden auch mit Zweigen gemacht, welche, nachdem einige Knospen derselben in obiger Weise abgeringelt waren, ganz entrindet wurden. — Das Resultat war hier von dem der vorhergehenden Versuchsreihe in nichts verschieden.

Zur Unterstützung der Ansicht, daß der durch den Holzkörper zugeleitete Saft nicht genüge, die Knospen zu gedeihlicher Entwicklung zu bringen, daß hierzu auch der eiweißreiche Saft des Cambiform mitwirken müsse, führt Hanstein (l. c. pag. 431—432) noch folgenden Versuch an.

Es wurden stärkere Zweige von *Ligustrum* in verschiedener Höhe, einige zweimal über einander geringelt. Die verschiedenen Knospen, welche zur Entwicklung kamen, hielten bei ihrer Ausbildung nicht gleichen Schritt. Am meisten entwickelten sich die Gipfelknospen der abgeringelten Zweigstücke, deren Triebe, wie dies mit dem gewöhnlichen Verhalten übereinstimmt, nach unten immer kleiner wurden. Die Knospen jedoch, welche unterhalb der Ringblößen standen, erzeugten eben so starke Triebe als die Endknospen. Hanstein sagt: den unterhalb der Ringelung gewachsenen Trieben kam offenbar die Nahrung zu Gute, welche durch den Ringschnitt am Weiterdringen verhindert war.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich habe diesen Versuch an langen und schlanken armdicken, fast parallel mit dem Boden gerichteten Ästen eines üppigen Strauches von *Salix fragilis* wiederholt und die Angabe Hanstein's, an deren Richtigkeit ich übrigens nie von ferne gezweifelt habe, bestätiget gefunden. Wurden jedoch die Ringelungen an armdicken Ästen in Abständen von beiläufig einen Fuß 3—4mal wiederholt, so wiederholte sich auch die von Hanstein angegebene Erscheinung hinsichtlich der Größenverhältnisse der zur Entwicklung gekommenen Triebe. Bei Applicirung eines einzigen Ringschnittes entwickelten sich unterhalb der Ringwunde bis fünf Zweige mit nach abwärts abnehmender Größe. Dasselbe geschah aber auch bei Anlegung mehrerer Ringwunden unterhalb einer jeden dieser Rindenblößen. Wäre Hanstein's Erklärung die richtige, so hätten wenigstens die unterhalb der oberen Ringwunden entwickelten Äste kleiner bleiben müssen als in jenen Fällen, wo nur eine einzige Ringelung gemacht wurde. Dies war jedoch nicht der Fall.

Wurde bei derartigen (horizontal gerichteten armdicken) Ästen der Bruchweide nur ein kleines Kreissegment der Rinde ausgeschnitten, so kam es unterhalb der Wunde ebenfalls stets zur Entwicklung bisher latenter Knospen. — Man ist in Folge dieser Thatsache fast zur Vermuthung verleitet, daß die ruhenden Knospen durch die Einwirkung äußerer Agentien aus ihrem Schlafe geweckt werden.

Bin ich dem Gesagten zufolge auch nicht in der Lage, die Ansicht Hanstein's zu adoptiren, so bin ich auch anderseits außer Stande, einen plausiblen Grund für die angeführte Erscheinung anzugeben, so wie ich es ebenfalls nicht zu erklären vermag, warum z. B. bei den horizontal, d. i. parallel mit dem Boden gebogenen Ästen die unteren Knospen sich stärker entwickeln als die oberen. Es ist uns eben fast jede Lebensäußerung der Pflanze in ihren letzten Gründen noch räthselhaft!

Eine mit der eben erörteten in unmittelbarem Zusammenhange stehende Frage ist die über das Verhalten der Reservestoffe bei der Entwicklung von Stecklingen überhaupt. Ich habe dieser Frage bei obigen Versuchen die größte Aufmerksamkeit zugewendet und ich werde dieselbe gelegentlich in einem eigenen Aufsatze eingehend behandeln.

Zum Schlusse muß ich noch bemerken, daß das Zimmer, welches mir für derartige physiologische Versuche zur Verfügung steht, sich im zweiten Stocke (der Handelsakademie) befindet, mit seinen Fenstern gegen Osten und Süden gelegen und den ganzen Tag über der Sonne ausgesetzt ist. Die Temperatur sinkt im Schatten selten unter 30° C.! Ich schreibe es diesem Umstande zu, daß mir die Weiden, deren ich zu meinen Versuchen in zahlloser Menge aus Stecklingen in Wasser gezogen, selten länger als drei Monate ausdauern.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1867

Band/Volume: 56

Autor(en)/Author(s): Boehm Josef

Artikel/Article: Physiologische Bedingungen der Bildung von Nebenwurzeln bei Stecklingen der Bruchweide. 729-744