Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 48 (1938)

Artikel: Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes

Autor: Jaccard, P.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-32596

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes.[1]

Von *P. Jaccard.*

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der E. T. H. Zürich.)

Eingegangen am 20. Juni 1938.

Inhaltsverzeichnis.

		Seite
1.	Verschiedene Ursachen des exzentrischen Dickenwachstums	491
2.	Bildung des Zug- und Druckholzes, bzw. des Reaktionsholzes	492
3.	Fragestellung und Experimente	494
4.	Anatomische Struktur des Reaktionsholzes	509
5.	Veränderung der Querschnittsform der Seitenäste als Begleiterscheinung des exzentrischen Dickenwachstums	512
6.	Einfluss von experimentell wirkenden mechanischen Kräften auf die anatomische Struktur des Holzes	514
7.	Besprechung der Ergebnisse	519
8.	Mechanische Bedeutung des sogenannten geotrophen Holzes	524

1. Die Ursachen des exzentrischen Dickenwachstums der Bäume

und die damit verbundenen anatomischen Strukturveränderungen des Holzkörpers sind Gegenstand zahlreicher Veröffentlichungen geworden, ohne dass jedoch diese Frage endgültig aufgeklärt worden ist. Dies rührt davon her, dass die Mehrzahl der Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, den sehr komplexen Charakter der Erscheinung nicht genügend berücksichtigen; denn es ist dabei nicht eine einzige Ursache im Spiele, sondern es wirken tatsächlich zahlreiche Faktoren zusammen, wobei bald der eine und dann wieder ein anderer für das Endergebnis bestimmend ist.

Erwähnen wir kurz die wichtigsten Faktoren, die das exzentrische Dickenwachstum auslösen :

1. Die polarisierende Wirkung der Schwerkraft, die durch den positiven und negativen Geotropismus zum Ausdruck kommt und die Orientierung der Pflanzen im Raume bedingt. Der Mechanismus dieser polarisierenden Einwirkung ist noch nicht recht bekannt.

---

[1] *Anmerkung.* Da in den letzten Jahren verschiedene Arbeiten über das exzentrische Dickenwachstum erschienen sind, scheint es mir notwendig, auf diese Frage zurückzukommen, indem ich die Ergebnisse meiner neuen Untersuchungen durch einige besonders instruktive Abbildungen ergänze, die vor einigen Jahren in französischen Zeitschriften veröffentlicht wurden, die den deutschsprechenden Fachkollegen nicht immer leicht zugänglich sind.

Es scheint, dass sie einerseits bedingt ist durch Kraftlinien oder Molekülanordnungen im Plasma als Folge gewisser elektrischer Potentiale, und anderseits durch die Erzeugung besonderer Hormone oder Wuchsstoffe, die imstande sind, die Tätigkeit des Plasmas und die Zellteilungen derart zu regulieren, dass sich die spezifische Form der betreffenden Pflanze ergibt.

2. Vom polarisierenden Einfluss der Schwerkraft ist ihre mechanische Wirkung zu unterscheiden; diese ist der Einwirkung des Winddrucks vergleichbar, wodurch Äste und Stengel eines Baumes andauernd oder wiederholt in der gleichen Richtung gebogen werden. Ein ähnlicher mechanischer Einfluss kann experimentell durch die Zentrifugalkraft erzeugt werden, indem man die Versuchspflanze während ihres Wachstums kontinuierlich rotiert (P. Jaccard 1920).
3. Die passiven Druckwirkungen, die in gekrümmten Organen oder beim Astansatz durch die Abschwächung der konkaven Krümmung zufolge des Dickenwachstums entstehen (P. Jaccard 1915, S. 337, Fig. 2).
4. Die Erfordernisse der Wasserzirkulation und bis zu einem gewissen Grade der Wanderung der Assimilate. Die dadurch ausgelöste morphogene Wirkung steht im Einklang mit dem Prinzip des Wassertransportes auf dem kürzesten Wege.
5. Die Wirkung der Wuchsstoffe und der Korrelationen, die sich zwischen den verschiedenen Pflanzenorganen einstellen.
6. Schliesslich alle asymmetrischen Einwirkungen, die durch die verschiedenen Tropismen, wie Photo-, Thermo-, Chemo-, Hydro- oder Galvanotropismus zustande kommen.

Es sind also ganz verschiedene Ursachen mechanischer, chemischer und physikalisch-chemischer Art, die je nach ihrer Intensität und Einwirkungsrichtung ein asymmetrisches Dickenwachstum, sowie anatomische Veränderungen des Holzkörpers erzeugen können.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich vor allem mit dem Einfluss der Orientierung von Zweig- und Triebschleifen im Raume auf die Holzanatomie. Die Versuche sind im Laufe der letzten vier Jahre durchgeführt worden zur Kontrolle unserer früheren Beobachtungen an solchen Schlingen (1919 und 1925), sowie zur Ergänzung der Versuche von Hartmann (1932) über diesen Gegenstand.

2. Bildung des Zug- und des Druckholzes, bezw. des Reaktionsholzes.

In früheren Arbeiten haben wir nach R. Hartig als *Zugholz* und *Druckholz* (1917) die anatomisch differenzierten Holzgewebe bezeichnet, die auf den beiden gegenüberliegenden Seiten horizontaler Äste durch die antagonistischen Zug- und Druckwirkungen entstehen. Da-

gegen wollen wir ganz allgemein jede asymmetrische Holzbildung, die infolge von Tropismen (Photo-, Geotropismus) oder auch von mechanischen Einflüssen (Torsion, Biegung, experimentelle Krümmung) auftreten, als *Reaktionsholz* bezeichnen.

Die Erklärung der Bildung und der Verteilung des Reaktionsholzes auf beiden Seiten des Markes exzentrisch wachsender Äste ist dadurch erschwert, dass das asymmetrische Wachstum nicht immer von einer histologisch sichtbaren Veränderung begleitet ist. Man muss daher bei der Entstehung des Reaktionsholzes zwei verschiedene Erscheinungen unterscheiden :

1. Der asymmetrische Zuwachs des Holzkörpers auf den beiden entgegengesetzten Seiten eines horizontalen Zweiges oder einer Wurzel, der zufolge ungleicher Versorgung des Kambiums mit Nährstoffen und ungleicher Zellteilungen entsteht.
2. Die Strukturveränderung der Holzfasern und Tracheiden, sowie gewisse Verschiebungen in der Verteilung des stärkespeichernden Holzparenchyms, die man antagonistischen Zug- und Druckwirkungen zuschreiben kann.

Die anatomischen Besonderheiten, die im letzteren Falle auftreten, beziehen sich nicht nur auf Form, Dickwandigkeit und Verteilung der Zellelemente im Holze, sondern auch auf deren chemische Zusammensetzung, und zwar in erster Linie auf den Grad der Lignifizierung der verschiedenen Zellwandschichten, wie dies leicht mit Chlorzinkjod nachweisbar ist (P. Jaccard 1917, loc. cit. S. 306—308, Taf. VI und VII).

Diesem verschiedenen Chemismus der Wandschichten muss eine besondere submikroskopische Struktur entsprechen. In der Tat zeigt die Untersuchung, dass zwischen den Zugfasern und Drucktracheiden, verglichen mit normalen Holzfasern und Tracheiden, beträchtliche Strukturunterschiede bestehen, die sich in ihren physikalischen Eigenschaften äussern, sowie in einer verschiedenen Permeabilität vor allem gegenüber Zuckerlösungen (Jaccard und Frey 1928, Permeabilität und Filtrationswiderstand, S. 565—569). Inwieweit diese Unterschiede in Beziehung zum osmotischen Werte der Initialen stehen, von denen die entsprechenden Zellen abstammen, haben wir nicht ermittelt.

Tatsächlich haben wir es somit beim Reaktionsholz mit verschiedenen Reaktionsformen zu tun :

Die auffallendste, die vornehmlich quantitativer Art ist, besteht darin, dass eine einseitige Vermehrung der Zellteilungen zu einer Wachstumsvermehrung führt, die durch eine entsprechende Wachstumsverminderung auf der entgegengesetzten Seite kompensiert wird. Der gesamte Querschnitt des so gebildeten Holzes ist im allgemeinen nicht grösser als bei konzentrischem Zuwachs, ausgenommen in ganz besonderen Fällen (Einschnürungen oder lokale Druckwirkungen, die den Saftstrom unterbinden, sowie bei Verbreiterungen am Astansatz oder

am Wurzelanlauf, die durch starke Richtungsänderungen der Wasser- und Stoffleitungsbahnen bedingt sind).

Eine andere Reaktionsweise macht sich in der Querschnittsform der Holzfasern und Tracheiden geltend; diese ist abhängig davon, ob die mechanischen Elemente auf der Zug- oder der Druckseite frei wachsender waagrechter Äste entstehen. Wie bei den meisten morphogenen Reaktionen, hängen die beobachteten Veränderungen von der Intensität der wirksamen Kräfte ab: Die anatomische Differenzierung erscheint auf den gegenüberliegenden Seiten von Ästen und gebogenen Trieben nur dann, wenn die asymmetrische Kraftwirkung einen gewissen Grad während genügend langer Zeit erreicht. Wenn anderseits die fraglichen Kräfte zu stark wirken, wird die Bildung von differenziertem Zug- und Druckholz unterdrückt, und an dessen Stelle tritt ein nur wenig oder gar nicht verholztes parenchymatisches Gewebe, wie es experimentell erzeugt werden kann, indem man Zweige oder Äste in kurzen Intervallen starken periodischen Krümmungen aussetzt. Die so erreichte Verhinderung der Verholzung stellt eine Beeinflussung einer *chemischen Reaktion* durch mechanische Kräfte vor. (P Jaccard, loc. cit. 1919, Fig. 37 und 38, Pl. XVII bis XXIII.)

Die Form, und zwar im besonderen die Querschnittform der Holzfasern und Tracheiden des Reaktionsholzes scheint somit durch verschiedene Kräfte bedingt zu sein, deren Wirkungsweise je nach dem Alter der Zellen und der Intensität der mechanischen und osmotischen Einflüsse, denen diese ausgesetzt sind, verschieden ausfällt. Die mehr oder weniger rechteckige Form der jungen Tracheiden zur Zeit ihrer Bildung ist sozusagen eine *Gleichgewichtsform,* die sich als Folge des inneren osmotischen Druckes und der äusseren mechanischen Druckkräfte zwischen den benachbarten, in ihrer Ausdehnung behinderten Zellen einstellt. Bei den älteren Tracheiden, wo der osmotische Druck stark verringert ist, überwiegen jedoch bei der oben erwähnten histologischen Differenzierung offenbar die Zug- und Druckkräfte. Es ist schwierig zu entscheiden, ob die morphologischen und chemischen Veränderungen des Reaktionsholzes eine *direkte* Folge der fraglichen mechanischen Kräfte sind, oder ob diese *indirekt* einwirken durch Beeinflussung von Wassertransport und Stoffwanderung oder durch die Auslösung der Bildung von Wuchsstoffen.

3. Fragestellung und Experimente.

Es stehen einander zwei verschiedene Auffassungen gegenüber: Entweder entstehen Zug- und Druckholz als Antwort auf Zug- und Druckbeanspruchungen, oder, wie Hartmann annimmt, ausschliesslich als Folge der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft, und zwar immer dann, wenn Organe, die aus ihrer natürlichen Lage gebracht

worden sind, trachten, ihre ursprüngliche Stellung zur Schwerkraft wieder zu erlangen. Dies geschieht durch Krümmungen, wobei die Organe bei den Laubhölzern in die erstrebte Lage « gezogen », bei den Nadelhölzern dagegen « gedrückt » werden. Hartmann konnte bei in unnatürliche Lagen versetzten Zweigen und Trieben experimentell nachweisen, dass Reaktionsholz immer in dem Sinne entsteht, dass die fraglichen Organe in ihre ursprüngliche Neigung zur Schwerkraft gedrängt werden. Die Theorie von Hartmann wird dadurch kompliziert, dass die natürliche Stellung der Zweige (Ablaufwinkel) im Laufe der Jahre ändert, oder durch Verlust des Haupttriebes vollständig umgestimmt wird. Ferner werden die Äste durch ihr eigenes Gewicht beständig aus ihrer richtigen Lage abgelenkt, so dass nur experimentell, durch Aufsuchen des Ablaufwinkels, bei welchem kein Reaktionsholz entsteht, die « natürliche » Stellung der plagiotropen Organe ermittelt werden kann.

Um die Auffassung von Hartmann zu prüfen, eignen sich besonders *Schleifen* von Ästen und Trieben, bei welchen experimentell alle möglichen Lagen zur Schwerkraft verwirklicht werden können. Ausserdem besitzt jede Schleife durch die künstliche Krümmung eine Zug- und eine Druckgurtung, so dass man hoffen kann, eine direkte Antwort auf die Frage zu erhalten, ob das Reaktionsholz durch Zug- und Druckwirkungen induziert worden ist oder nicht. Nach der mechanischen Auffassung müsste auf der Aussenseite der Schleifen Zugholz und auf der Innenseite Druckholz (bei den Koniferen Rotholz) entstehen (Fig. 1 a). Wenn ausschliesslich oder vornehmlich die polarisierende

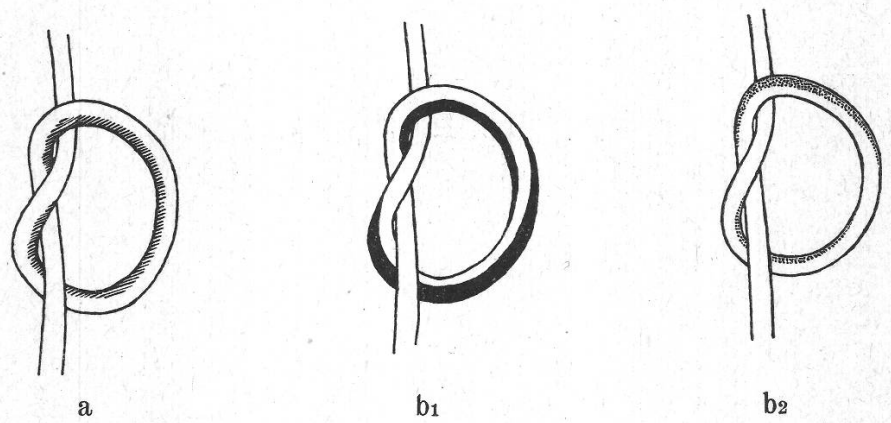


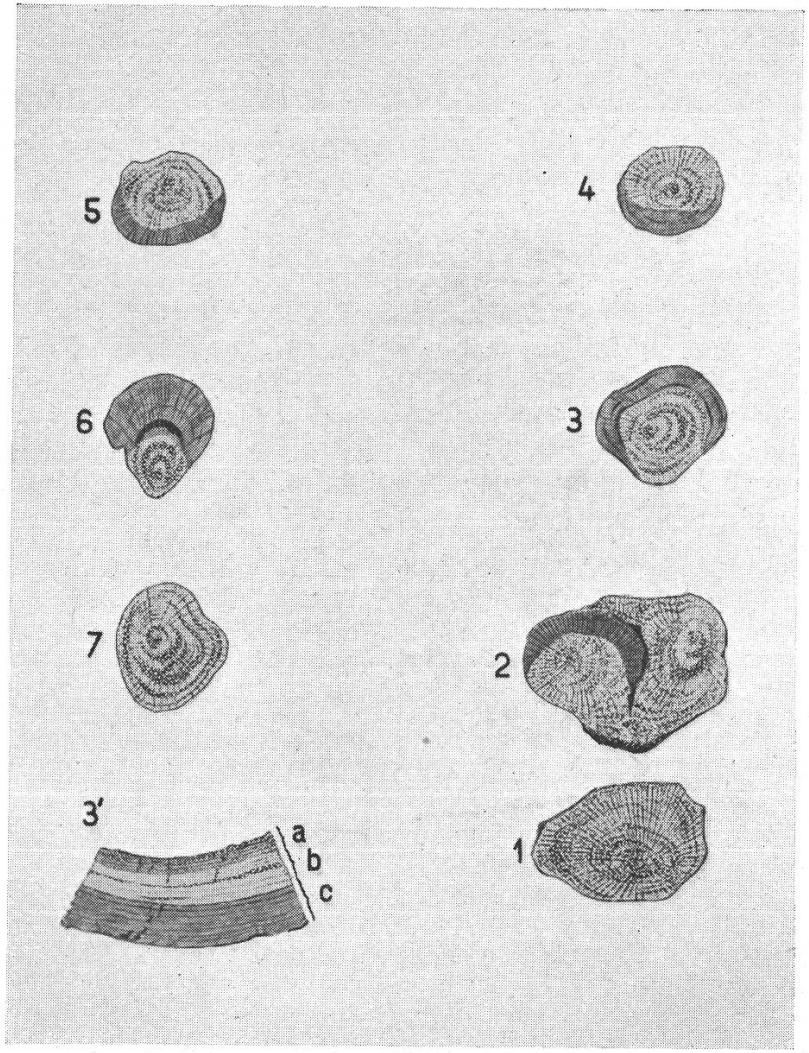
Fig. 1.

Triebschlingen.

a Andeutung der Druckgurtung durch Schraffierung.

b_1 Beobachtetes Reaktionsholz bei Nadelholzschlingen (Rotholz schwarz).

b_2 Beobachtetes Reaktionsholz bei Laubhölzern (Reaktionsholz punktiert).



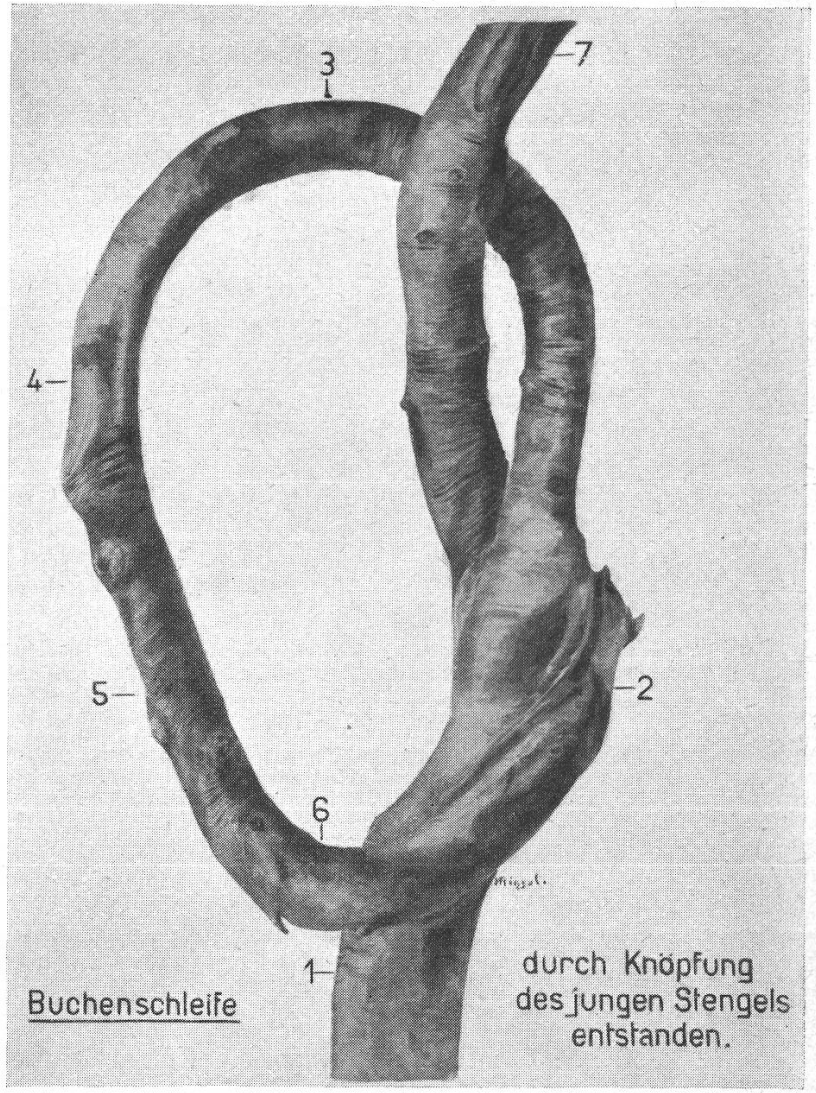


Fig. 2 und 3.

Buchentrieb, *Fagus silvatica,* der in jungem Zustande zu einer Schleife eingerollt worden ist. 1—7 Querschnitte. Die dunkel getönten Gebiete zeigen die Verteilung des Zugholzes an. 3' = Längsschnitt durch die Zone 3 der Schleife, a welliger Verlauf der Holzfasern auf der konkaven Seite, b Holz, das vor der Krümmung des Triebes gebildet worden ist, c Zugholz.

Wirkung der Schwerkraft in Frage kommt, müssen sich dagegen bei Triebschleifen die obere und untere Schleifenhälfte gegenüber der Schwerkraft analog verhalten. In der Tat beobachtet man, dass bei Laubhölzern sowohl die Aussenseite der oberen, als auch die Innenseite der unteren Schlingehälfte Reaktionsholz bilden (Fig. 1 a), wie ich es bei einer Buchenschleife (loc. cit. 1919) beschrieben habe (Fig. 2 und 3). Ebenso tritt bei Nadelholzschleifen auf der Innenseite der oberen und auf der Aussenseite der unteren Hälfte Rotholz auf.

Zur weiteren Prüfung der beiden zur Diskussion stehenden Möglichkeiten wurden in den Jahren 1933—1937 neue Schleifenversuche angestellt. Für seine Mitwirkung bei der Durchführung dieser Experimente bin ich Herrn Dr. A. Frey-Wyssling zu Dank verpflichtet.

Experimenteller Teil.

Über 300 Schlingen wurden 1933 und 1935 im Frühling an jungen verschulten Fichten, Tannen, Lärchen, Bergahorn, Birken, Erlen, Eschen und Robinien angebracht. Da bei offenen Schleifen das Gewicht des Triebendes auf der Aussenseite der unteren und der Innenseite der oberen Schleifenhälfte lastet (Fig. 4), wurden bei den vorliegenden

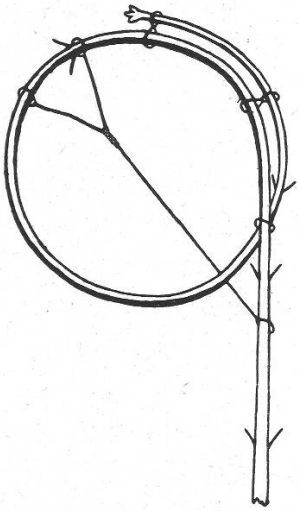


Fig. 4.
Ringschleife eines Picea-Triebes nach Hartmann (1932).

Versuchen die Bögen zu Schlingen geschlossen (siehe Fig. 1). Dadurch wird die Schleife, namentlich wenn die Versuche mehrere Jahre dauern, von jeder Tragfunktion entlastet, so dass die Ergebnisse an Eindeutigkeit gewinnen. Allerdings entstehen durch die Verschlingung Torsionen, deren Wirkung schwer zu ermitteln ist. Da bei der Knotung der Bögen ohne Schnürung eine straffe Schleife entsteht, die durch die Elastizität des gespannten Holzes in ihrer Lage fixiert bleibt, darf man annehmen, dass jede Lastwirkung ausbleibt.

Vier verschiedene Möglichkeiten der Schleifenbildung wurden berücksichtigt: *a)* Triebschlingen (Fig. 5 a) und *b)* Zweigschlingen (Fig. 5 b). Die letzten können nach unten (b_1), nach oben (b_2) oder in

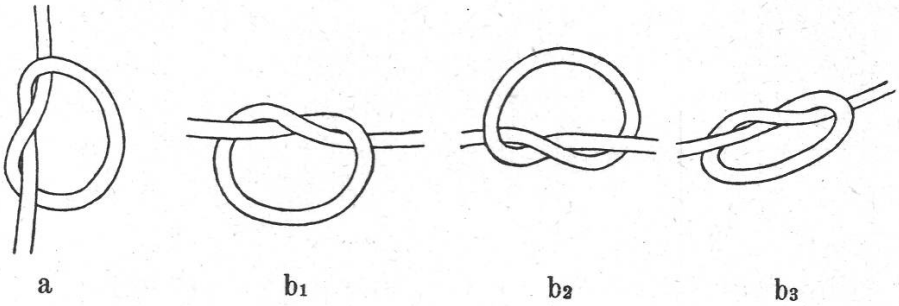


Fig. 5.
Trieb- und Zweigschlingen.
a Triebschlinge,
b_1 nach unten gebogene Zweigschlinge,
b_2 nach oben gebogene Zweigschlinge,
b_3 in der Wachstumsebene des Zweiges gebogene Schlinge.

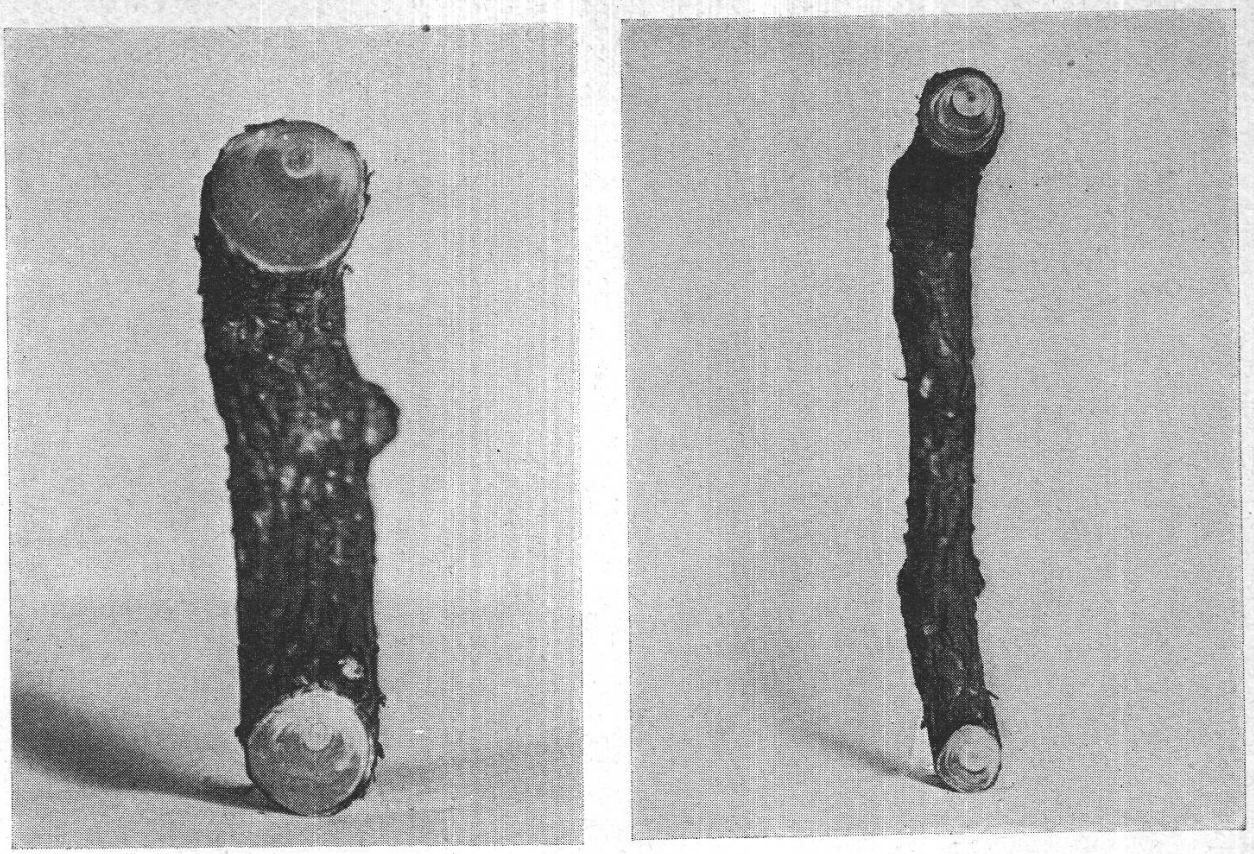
der Wachstumsebene der Zweige (b_3) gebogen werden. Nach ein-, zwei-, drei- oder vierjährigem Wachstum wurden die Schlingen anatomisch untersucht. Das Reaktionsholz der Nadelbäume ist ohne weiteres erkenntlich (Rotholz), während es bei den Laubbäumen meist durch seine braunrötliche Färbung mit Chlorzinkjod nachgewiesen wurde.

Im folgenden sind die Versuchsergebnisse kurz beschrieben.

I. Nadelhölzer.

a) Triebschleifen (Versuche 1—45). 45 Triebschleifen, die an vierjährigen Fichten und Lärchen, sowie an zweijährigen Tannen angebracht worden waren, gelangten zur Untersuchung. Sie waren durchwegs im letzten oder zweitletzten Internodium des Stämmchens angelegt, so dass alle Querschnitte im Zentrum ein oder zwei ungestörte Jahrringe enthalten (Fig. 6 a, b).

Die untersuchten Schleifen zeigen mit wenigen Ausnahmen das gleiche Bild: Die Aussenseite der unteren und die Innenseite der oberen Schleifenhälfte sind, wie die Förster sagen, stark *buchsig*. Eine Beziehung zu der in Fig. 1 a angedeuteten Druckgurtung lässt sich nicht beobachten, dagegen bildet sich sowohl beim oberen wie beim unteren Halbbogen das Rotholz auf der unteren Seite. Nimmt man an, dass durch eine derartige Bildung des Reaktionsholzes beide Bögen das Bestreben haben, sich aufzukrümmen, um ihre natürliche Lage wieder zu erreichen, so müssen die Stellen der Schleifen, die vertikal verlaufen, reaktionsholzfrei sein, weil dort der Trieb seine normale oder inversnormale Stellung einnimmt. Nach Hartmann ist dies denn auch bei seinen Versuchen regelmässig eingetreten. Bei unseren Schlin-



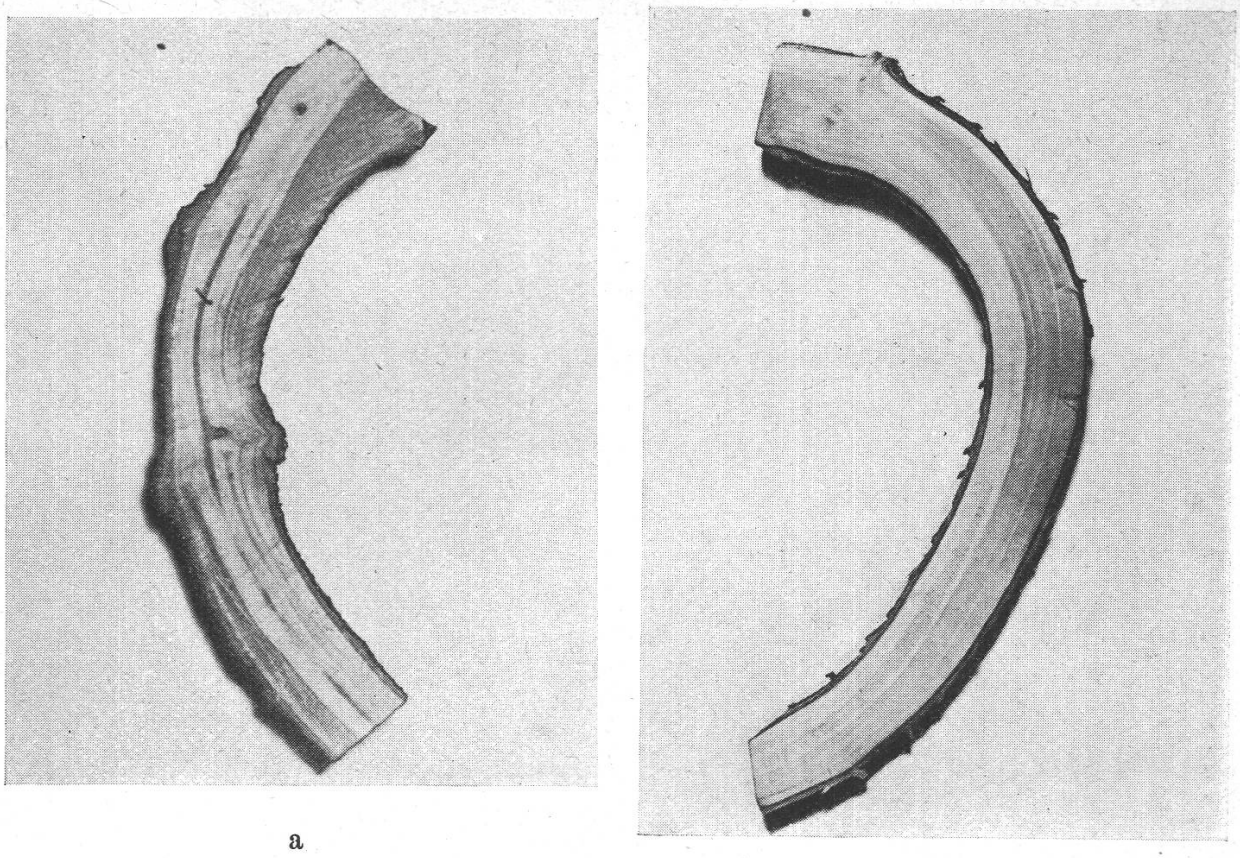
a Fig. 6. b

Vertikal entzweigesägte Triebschlingen.
a Picea Vers. Nr. 32.
b Larix Vers. Nr. 41.

gen war dies jedoch nur bei den wenigsten Beispielen der Fall (5 von 45; siehe Fig. 7 a). Im allgemeinen überlappen sich die Reaktionszonen auf weite Strecken, oder es gibt Fälle, wo das Reaktionsholz des unteren Teiles der Schleife längs der « Zuggurtung » (!) stark in die obere Hälfte des Bogens übergreift (Fig. 7 b), während die Rotholzbildung auf der Innenseite des oberen Schleifenteils stark reduziert ist. Hartmann ist der Meinung, dass solche Anomalien mit der Torsion im Zusammenhang stehen, die durch die Knotung der Triebe bei der Schlingenbildung unvermeidlich ist. So weit wir unterrichtet sind, werden jedoch Torsionen stets von mechanischen Wirkungen begleitet, so dass eine eindeutige Regel über die Rotholzverteilung in den lotrechten Triebteilen nicht festgestellt werden kann.

Dagegen sieht man bei den waagrechten Teilen der Schleifen, *dass das Rotholz regelmässig, anscheinend unabhängig von induzierten Zug- und Druckwirkungen, auf der* ***Unterseite*** *horizontal gerichteter Triebstücke gebildet wird.*

b) Zweigschleifen (Versuche 46—151). Zweigschlingen konnten in viel grösserer Anzahl (105) an den Versuchskoniferen angebracht werden. Unabhängig davon, ob die Schleifen vertikal nach oben oder nach

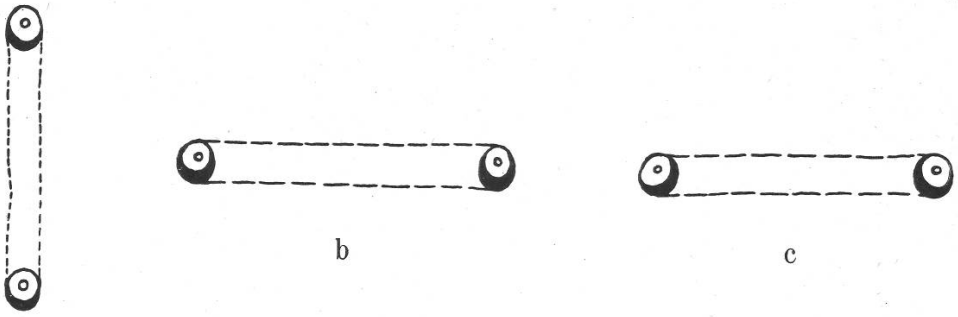


a b

Fig. 7.
Lotrechte Partien von Triebschlingen.
a Larix Vers. Nr. 43.
b Picea Vers. Nr. 29.
(Basalteil oben.)

unten gebogen waren, bildete sich das Rotholz stets in gleicher Weise, wie bei den Trieben, d. h. auf der Innenseite der oberen und der Aussenseiten der unteren Schleifenhälfte.

Auch bei den horizontalen Schleifen bildete sich stets das Rotholz auf der morphologischen Unterseite der Zweige aus. Eine einzige Aus-



a b c

Fig. 8.
Zweigschleifen von Nadelhölzern (Rotholz schwarz).
a Vertikale Schleife (allgemeines Verhalten).
b Horizontale Schleife (allgemeines Verhalten).
c Horizontale Schleife mit gegen die Druckgurtung verlagerter Rotholzbildung (Abies, Vers. Nr. 147).

nahme war bei Versuch Nr. 147 festzustellen, wo die Rotholzzone deutlich gegen die Innenseite, also gegen die Zone der Druckgurtung verschoben war (Fig. 8 c).

Nach Hartmann müssten Schleifen in einer schief nach oben gerichteten Ebene, deren Winkel zum Schaft den natürlichen Ablaufwinkel des betreffenden Astes überschreitet, auf der Oberseite Rotholz bilden, als Ausdruck des Bestrebens, die natürliche Lage im Raume wieder zu erlangen. Solche Versuche sind hier nicht aufgeführt worden,

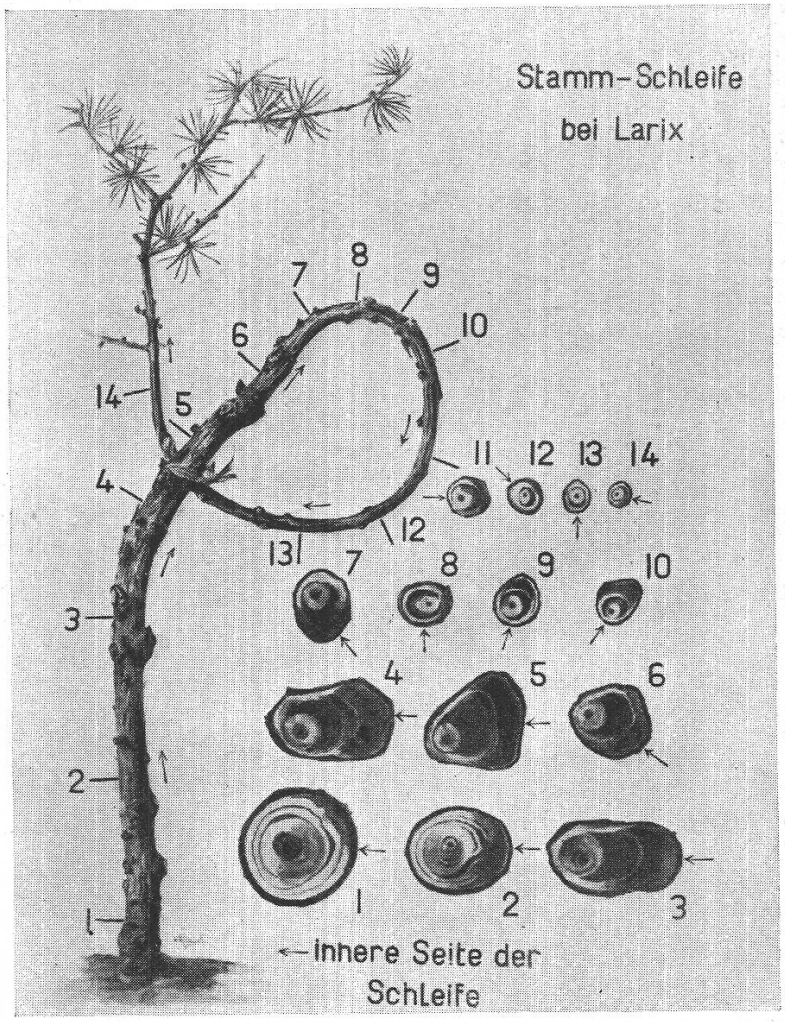


Fig. 9.
Triebschleife von Larix europaea.

1 bis 14 aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Trieb. Die dunkel gehaltenen Partien der Querschnitte zeigen die Verteilung des *Druckholzes* (Rotholz). — = Innenseite der Schleife; von 1 bis 7 wirken die Druckkräfte des Gewichtes vom freien Teil des Triebes auf die Unterseite der Schleife, d. h. auf die konkave Innenseite, von 9 bis 14 ist dagegen die konvexe Aussenseite der Schleife der Druckwirkung ausgesetzt. Bei 8 ist fast der gesamte Querschnitt von Rotholz eingenommen.

da prinzipiell darauf verzichtet wurde, die Schlingen künstlich zu stützen, zu binden oder durch Drähte in bestimmte Lagen zu ziehen. Unseren Schlingen wurde durch die Art der Biegung die gewünschte Lage im Raume gegeben, worauf sich das Wachstum abgesehen von der Schleifenbeugung ohne jeden anderen Zwang frei entwickeln konnte. Dagegen sei hier an einen von mir früher ausgeführten Schleifenversuch bei der Lärche erinnert (Fig. 9), wo das Rotholz deutlich in Übereinstimmung mit der Grösse und Richtung der Druckwirkung auftritt.

II. Laubhölzer.

a) Triebschleifen (Versuche 152—203). Bei den 51 Schlingen von Laubholztrieben *(Alnus, Acer, Betula, Fraxinus, Robinia)* bildet sich das Reaktionsholz umgekehrt wie bei den Nabelhölzern auf der Aussenseite der oberen und der Innenseite der unteren Schleifenhälfte (Fig. 10).

Fig. 10.
Triebschleife einer Erle (*Alnus*), vertikal aufgeschnitten. Reaktionsholz punktiert.

Auch hier besteht keine sichtbare Beziehung zur ursprünglichen Zug- und Druckgurtung der Schleifen. Besonders schön sind die Verhältnisse bei der Erle (es gelangte sowohl *Alnus glutinosa,* als auch *Alnus incana* zur Untersuchung) im Zusammenhang mit der bekannten Orangefärbung des Alnus-Holzes an der Luft. Das Reaktionsholz verfärbt sich an der Luft weniger, so dass es sich ohne jede künstliche Färbung deutlich vom übrigen Holze abhebt.

b) Zweigschleifen (total 107, Versuche 204—311). Vertikal gebogene Zweige verhalten sich in ihrer Reaktionsholzbildung wie Triebe. Auch in diesem Falle müssten nach Hartmann die Stellen der Schleifen, die dem Ablaufwinkel der Zweige entsprechen, reaktionsholzfrei sein. Dies ist jedoch nicht der Fall, *sondern die Reaktionsholzzonen der oberen und unteren Schleifenhälfte überlappen sich gegenseitig,* wie dies für die Triebschleifen der Koniferen beschrieben worden ist. Sonst zeichnen sich die horizontalen Zweigschlingen durch eine Reaktionsholzbildung längs der ganzen Schleifenoberseite aus. Die Verschiebung der Reaktionsholzbildung von der morphologisch oberen auf die untere Seite bei gebogenen Ästen kommt in Fig. 11 besonders deutlich zum Ausdruck.

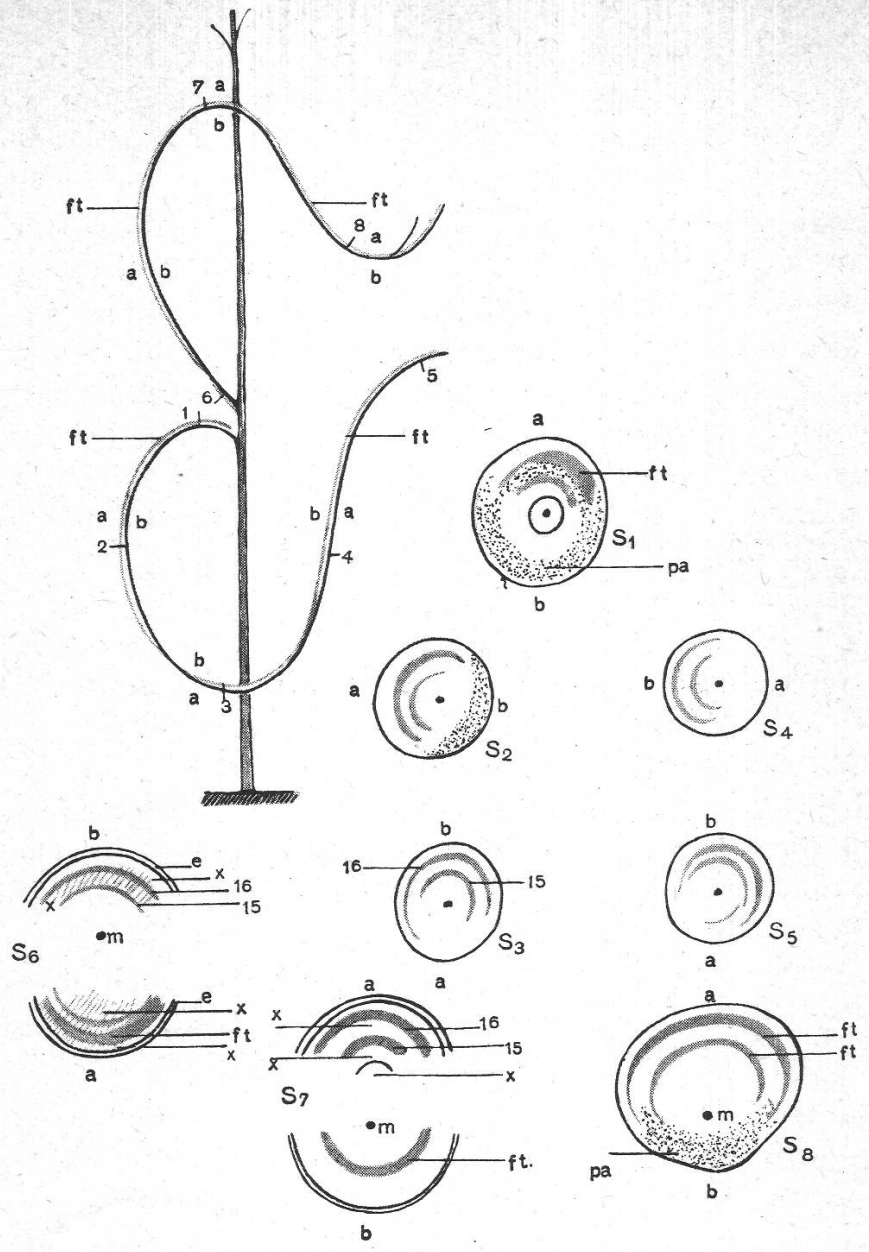


Fig. 11.

Gegenseitige Verteilung der Zugfasern (ft) (rot-braune Färbung mit Chlorzinkjod) und des stärkehaltigen Holzparenchyms (pa) bei gebogenen Ästen von *Ulmus campestris.*
a = morphologisch untere Seite,
b = morphologisch obere Seite.
S 1 bis 8 = Querschnitte 1 bis 8.
× = Gelbe Färbung mit Chlorzinkjod.
15 und 16 = Jahrringe von 1915 und 1916.

Besondere Beachtung verdient die Verteilung der Stärkereserven. Wie ich 1919 festgestellt habe, wird das stärkeführende Parenchym auf die morphologische Unterseite abgedrängt, wenn sich auf der Oberseite reichlich Reaktionsholz bildet (Fig. 11). Besonders schön lässt sich dies bei vertikalen Schleifen von Robiniazweigen nachweisen, wo

auf der Oberseite eine schöne Sichel von typischen Zugfasern auftritt, die sich mit Chlorzinkjod schön kirschrot färben, während die Unterseite durch die Anhäufung von Stärke schwarz erscheint. Die mikroskopische Untersuchung zeigt allerdings, dass auch auf der Unterseite Inseln von typischen Zugfasern vorhanden sind.

Das Reaktionsholz ist also nicht nur durch die Bildung der sogenannten Zugfasern ausgezeichnet, sondern auch durch eine wesentliche Verminderung des Stärke speichernden Parenchymgewebes. Es macht fast den Eindruck, wie wenn die Kohlehydratreserven im epixylen Reaktionsholz für die Anlage der sehr dicken hemizellulosischen Wände der Zugfasern verwendet würden. Diese Ergebnisse bestätigen meine Erfahrungen, die ich schon 1919 mit gebogenen Trieben und Ästen verschiedener Laub- und Nodelhölzer gemacht habe (loc. cit. S. 133 bis 137, Fig. 47—50).

Diskussion.

Nach den obigen Versuchen scheint die Bildung des Reaktionsholzes unabhängig von der ursprünglich in den Schleifen induzierten Zug- und Druckspannung zu geschehen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob in den Schlingen anderweitige Spannungen bestehen. Zu diesem Zwecke wurden frische vertikale Schlingen von Trieben und Zweigen in horizontaler Richtung aufgesägt (Fig. 12). Wie sich durch Ausmessung der Bogensehnen zwischen zwei angebrachten Marken nachweisen lässt, verhalten sich die obere und die untere Schleifenhälfte im aufgesägten Zustande gegensätzlich. Während sowohl bei Nadel- als auch bei Laubhölzern der obere Schlin-

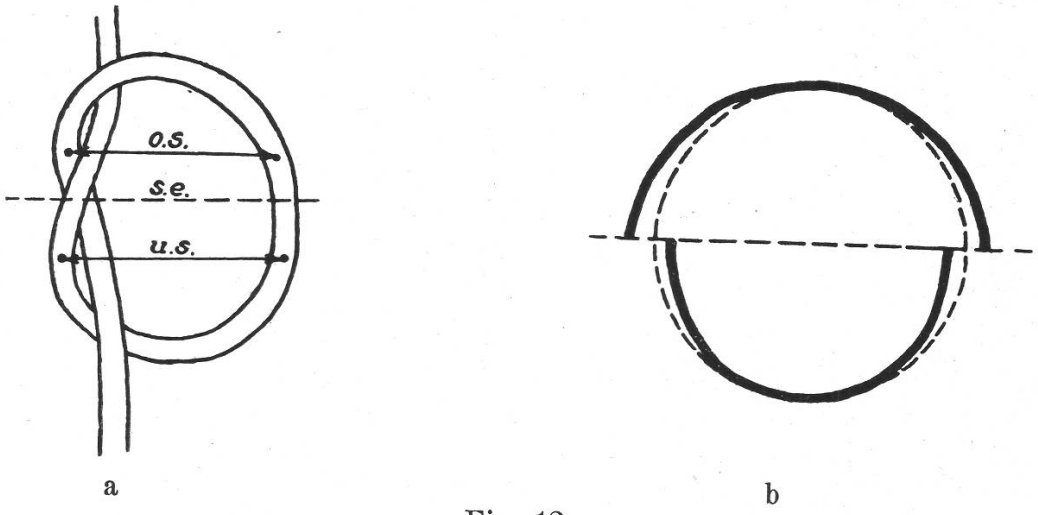


Fig. 12.
Schematische Darstellung der Sehnenänderung horizontal aufgeschnittener Triebschlingen.

o. s. Sehne der oberen Schlingenhälfte.
u. s. Sehne der unteren Schlingenhälfte.
s. e. Schnittebene.

genteil eine starke Tendenz besitzt, sich zu öffnen, vergrössert der untere Bogen seine Öffnung kaum, oder trachtet sogar, sich etwas zu schliessen. Dies geht aus folgenden Messungen hervor :

Tabelle 1.
Vertikale, zweijährige Zweigschleifen im Herbst aufgesägt.

	Versuchs-Nummer	Bogensehne obere Schlingenhälfte			Bogensehne untere Schlingenhälfte		
		Schlinge geschlossen	Schlinge aufgesägt	Sehnen-verlänge-rung	Schlinge geschlossen	Schlinge aufgesägt	Sehnen-verlänge-rung
		mm	mm	%	mm	mm	%
Tanne . . .	82	80,5	82,5	2,3	70,7	70,0	—1,0
Tanne . . .	84	84,2	85,0	1,0	98,5	98,0	—0,5
Tanne . . .	87	77,1	78,1	1,3	85,5	85,5	0,0
Fichte . . .	95	73,2	75,0	2,5	66,6	66,1	—0,8
Fichte . . .	95	87,5	89,0	1,7	96,2	96,2	0,0
Weisserle .	215	105,5	108,0	2,3	130,5	130,0	—0,4
Schwarzerle .	217	97,4	101,4	4,1	82,0	83,0	+1,2
Birke . . .	238	109,0	112,7	3,4	91,5	92,5	+1,1

Die Messungen weisen auf eine antagonistische Spannung in der oberen und unteren Schleifenhälfte hin. Während sich die obere Hälfte strecken will, zielt die untere eher auf eine stärkere Krümmung hin. Vielleicht steht hiermit die schwach birnförmige Gestalt, die mehrjährige Schleifen manchmal annehmen, im Zusammenhang. Leider sind die Messungen der Bogensehnen erst im letzten Herbst, anlässlich der Ernte der Schleifen, also während des Abklingens der Vegetationsperiode, durchgeführt worden. Trotzdem ist die Änderung der Bogenweite beim Aufsägen beträchtlich. Vermutlich würden die Spannungsunterschiede während des aktiven Dickenwachstums noch stärker ausfallen.

Es scheint also, dass die ursprünglichen, durch die Biegung induzierten Zug- und Druckspannungen verschwunden sind, und dass durch das Wachstum andere Spannungsverhältnisse in der Schleife entstanden sind, indem die Schlinge *durch das gebildete Reaktionsholz unter Zug und Druck gesetzt wird.* Das Rotholz der Koniferen trachtet die hypoxylen Seiten der Schleifen zu dehnen, während die epixylen Gebiete der Laubholzschleifen umgekehrt bestrebt sind, sich zu verkürzen.

Besprechung von Tabelle 1.

Die Verlängerung der Sehnen der oberen Schleifenhälfte von 1 bis 4 % ist leicht verständlich. Die Längenveränderung der Sehnen der unteren Schleifenhälfte sind dagegen weniger eindeutig; im Mittel findet eine Verkürzung statt von ½ % für die drei Tannenschlingen,

0,4 % für die beiden Fichten, und 0,4 % für die Weisserle, während bei der Schwarzerle und der Birke Verlängerungen von 1,2 % bzw. 1,1 % auftreten. Angesichts solcher Schwankungen ist es schwer, in dieser Hinsicht auf einen durchgängigen und konstanten Unterschied des Reaktionsholzes von Ober- und Unterseite vertikaler Schlingen zu schliessen. Ähnliche Sehnenänderungen der Bögen beobachtet man beim Aufsägen horizontaler Schleifen. Die rechte und die linke Schlingenhälfte strecken sich dann, obschon das Reaktionsholz nicht auf den Flanken, sondern auf der Ober- oder Unterseite der Schleifen auftritt.

Eine viel bedeutendere Verkürzung (von 2—3 %) findet bei der Lostrennung sekundärer Wurzeln statt, die quer über eine Hauptwurzel wachsen und durch deren Dickenwachstum überdehnt worden sind. Eine Untersuchung dieses Spezialfalles (P. Jaccard 1914) von auf diese Weise gespannten Wurzeln von *Fagus, Ulmus* und besonders von *Fraxinus,* hat mir erlaubt, folgende Unterschiede gegenüber normalen Wurzeln gleichen Durchmessers vom selben Baume festzustellen: 1. Das Wasserleitungssystem ist stärker entwickelt (grössere, zahlreichere und regelmässiger verteilte Gefässe). 2. Es findet eine allgemeine Herabsetzung der Verholzung statt, und die Zellwände der Holzfasern sind

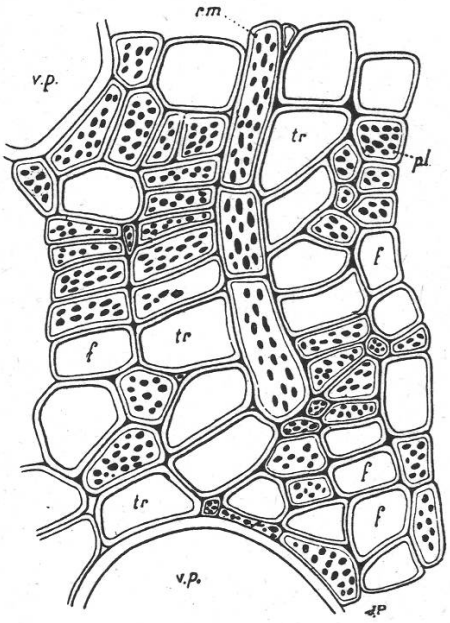


Fig. 13.

Partie aus dem Frühholz des letzten Jahrringes einer *überdehnten* Wurzel von *Fagus silvatica.* v. p. Tüpfelgefässe, tr Tracheiden, f Holzfasern, p. l. Holzparenchym, r. m. Markstrahlen. Camera luc. Obj. 8.

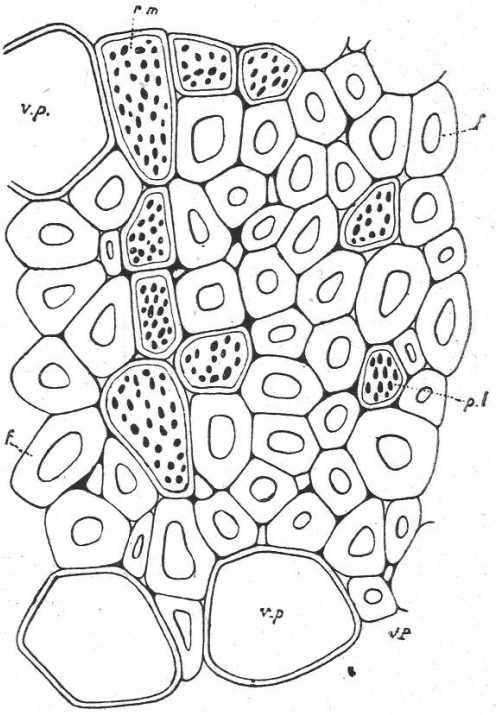


Fig. 14.

Partie aus dem Frühholz des letzten Jahrringes einer *nicht gedehnten* Wurzel von derselben Buche. v. p. Tüpfelgefässe, tr Tracheiden, f Holzfasern, p. l. Holzparenchym. r. m. Markstrahlen. Camera luc. Obj. 8.

dünner. 3. Häufig erscheint sowohl das Speicher- als auch das Strahlenparenchym vermehrt. Wahrscheinlich sind diese Abweichungen von der normalen Struktur gegenseitig korrelativ bedingt. Sie können jedenfalls nicht der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft zugeschrieben werden und zeigen so, dass die Pflanzen je nach der Art mechanischer Einwirkungen auf ganz verschiedene Weise reagieren (Fig. 13 und 14).

* * *

Nach dieser Bemerkung kehren wir zur Frage der Längenveränderung des Reaktionsholzes zurück, indem wir uns auf die Arbeit von E. Münch beziehen. Dieser Autor macht die folgende Beobachtung: Ein horizontal gewachsenes Stammstück von ungefähr 10 cm Dicke und ein Meter Länge mit stark entwickelter Rotholzzone wird von oben und von unten angesägt; in beiden Fällen wird die Säge durch das Bestreben des Reaktionsholzes, sich zu verlängern, stark geklemmt. Figur 2 der erwähnten Abhandlung gibt die Verlängerung oder Verkürzung einer Serie von 11 Brettern von 1 m Länge wieder, die aus einem Stamme, der 18 Jahre in horizontaler Richtung gewachsen ist, herausgesägt worden sind (Fig. 15). Alle Bretter haben ungefähr die

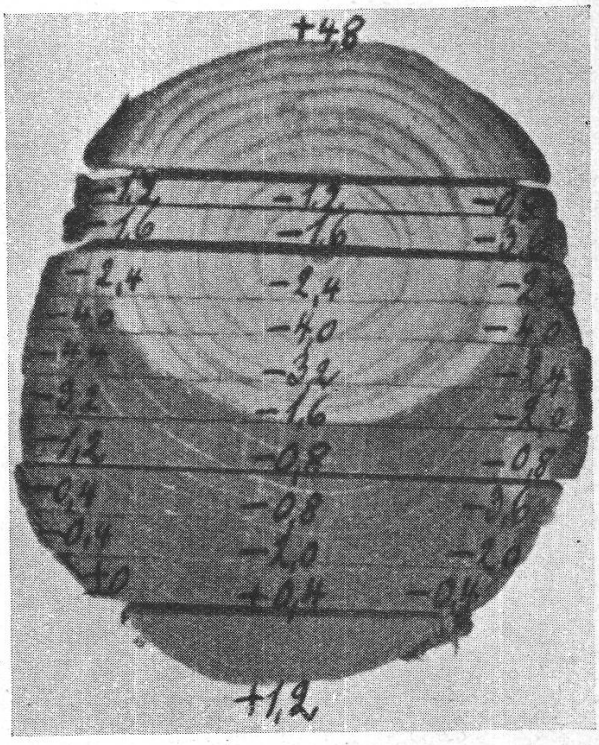


Fig. 15.
Stammstück einer seit 18 Jahren zu Boden liegenden Fichte mit unterseitigem Rotholz. Die eingeschriebenen Zahlen bedeuten die Längenänderungen in mm auf 1 m Brettlänge an verschiedenen Stellen der Bretter. Durchmesser des Stammes 8 cm (nach Münch).

gleiche Dicke, ausser den beiden, die den oberen oder unteren Rindenteil in sich schliessen, von denen das erste die dreifache und das zweite die doppelte Dicke der inneren Bretter aufweisen. Die Längenänderungen sind in Fig. 16 graphisch dargestellt; die oberen und unteren Bretter verlängern sich, während sich die inneren verkürzen.

Tabelle (Nr. 2) der Verlängerungen und Verkürzungen.

Mediane				Linke Flanke		Rechte Flanke	
unten		oben		unten	oben	unten	oben
+1,2	— 2,0	+ 4,8	—1,6	— 0,4	—1,6	— 0,4	— 3,6
+1,2	— 0,8	+ 4,8	—1,2	— 0,4	—1,2	— 2,0	—0,8
+0,4	— 0,8	+ 4,8		— 1,2		— 3,6	
	— 1,6			— 3,2		— 0,8	
	— 3,2			— 4,4		— 2,0	
	— 4,0			— 4,0		— 2,4	
	— 2,4			— 2,4		— 4,0	
						— 2,4	
+2,8	—14,8	+14,4	—2,8	—16,0	—2,8	—17,6	—4,4

Bei der Konstruktion der graphischen Darstellung wurde entsprechend dem Versuche von Münch die relative Dicke des untersten Brettes auf der Abszisse doppelt und diejenige des obersten Brettes dreifach aufgetragen; dieses Verfahren rechtfertigt sich, wenn man

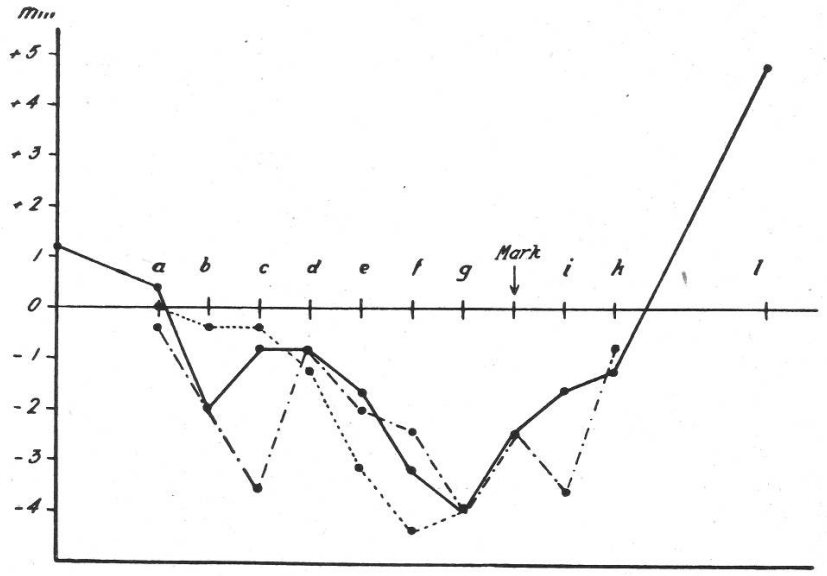


Fig. 16.

Graphische Darstellung der Verlängerung (+) oder Verkürzung (—) auf 1 m Länge der von Münch (loc. cit. Abb. 2) untersuchten Bretter. Links vom « Mark » untere, rechts obere Seite des Stammes,

——————— gemessen auf der Mediane des Stammes,
— — — — — — — gemessen auf der linken Flanke,
—·—·—·—·— gemessen auf der rechten Flanke.

Weitere Erklärungen im Text.

Ordinaten : Längenänderungen in mm,
Abszissen : Lage und relative Dicke der Bretter,
0—a, b, c .... l = Dicke der einzelnen Bretter.

annimmt, dass Porportionalität zwischen Querschnitt des Reaktionsholzes und der gelieferten Dehnungsarbeit besteht, und dass die beiden fraglichen Bretter die, durch die mechanische Biegung am meisten beanspruchten, Gurtungen bilden.

Die Betrachtung dieser graphischen Darstellung gibt Anlass zu folgenden Bemerkungen: 1. Vom Standpunkte des Mechanismus der geotropischen Aufkrümmung aus versteht man nicht, dass sich die Verlängerung der Tracheiden gleichzeitig auf der Ober- und Unterseite geltend macht. Münch begegnet dieser Schwierigkeit, indem er annimmt, dass die energiereichere Seite, d. h. die Seite, deren Tracheiden die grössere Verlängerung erfahren, die gegenüberliegende Seite majorisiert und so den Sinn der Krümmung bestimmt. Nun sind aber auf der Mediane die Summe der Verkürzungen (—) auf der einen, und der Verlängerungen (+) auf der anderen Seite des Markes ungefähr gleich gross (Tabelle Nr. 2), nämlich —14,8 gegenüber +14,4 mm. Die angestrebten Verlängerungen und Verkürzungen müssen sich also im intakten Stamme das Gleichgewicht halten. Ebenso heben sich die Verlängerungen unterhalb des Markes mit +2,8 mm, gegenüber den Verkürzungen oberhalb des Markes mit —2,8 mm gegenseitig auf. Die Werte der rechten und linken Flanke sind untereinander und gegenüber der Mediane verschieden: Linke Flanke unten —16,0, oben —2,8; rechte Flanke unten —17,6, oben —4,4 mm.

4. Anatomische Struktur des Reaktionsholzes.

Wenn auch das Reaktionsholz in unseren Schlingen deutlich in Beziehung zur polarisierenden Wirkung der Schwerkraft steht und anscheinend keinen sichtbaren Zusammenhang zu den induzierten Zug- und Druckspannungen aufweist, kann man doch feststellen, dass die anatomische Struktur des gebildeten Reaktionsholzes keineswegs einheitlich und konstant erscheint. Die Strukturunterschiede auf den Abbildungen 17 bis 21, die die Holzfasern oder Tracheiden des letzten Jahrringes von der Schlingenmediane im Querschnitt darstellen, sind in dieser Hinsicht sehr aufschlussreich.

Besonders bei der Lärche Nr. 43 weist die Struktur des Reaktionsholzes in der aufsteigenden mehr oder weniger vertikalen Partie der Schlinge zwischen den Schnitten I und II, sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite sehr auffallende anatomische Unterschiede auf, die man schwerlich der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft zuschreiben kann. (Die Angaben der Farbe der Faserzellwände beziehen sich bei unseren Abbildungen auf die Färbung mit Chlorzinkjod: schwarz = mehr oder weniger tiefes gelb für das Lignin, schraffiert = hellviolett bis braunrot für die nicht verholzte sekundäre Verdickungsschicht.)

Fig. 17 bis 21.
Verschiedene Ausbildung des Tracheidenquerschnittes beim Reaktionsholz von Nadelhölzern (Lärche und Fichte), und von Laubhölzern (Erle, Birke und Robinia), alle mit Leitz-Obj. 7 gezeichnet.

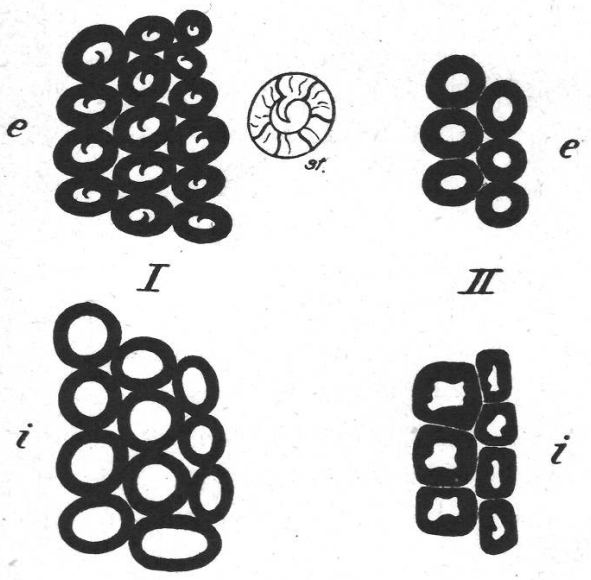


Fig. 17.
Larix Nr. 43.
Querschnitt durch den aufsteigenden Teil einer Triebschlinge; I in der oberen, II in der unteren Hälfte geschnitten.
i = Innenseite, e = Aussenseite.
I e Typische Drucktracheiden, dicke, gestreifte (st) Wandungen von gelber Färbung; gleichmässige Struktur über die ganze Breite des Jahrringes 1937.
I i Abgerundete, breite Tracheiden mit dünneren Zellwänden und weniger deutlichem Drucktracheidencharakter als bei e.
II e Drucktracheiden mit dicken Wänden, aber ohne sichtbare Streifung und ohne « Haken » im Zellumen.
II i Typus der Zugtracheiden, mit unregelmässigem Zellumen, jedoch ohne Doppelfärbung.

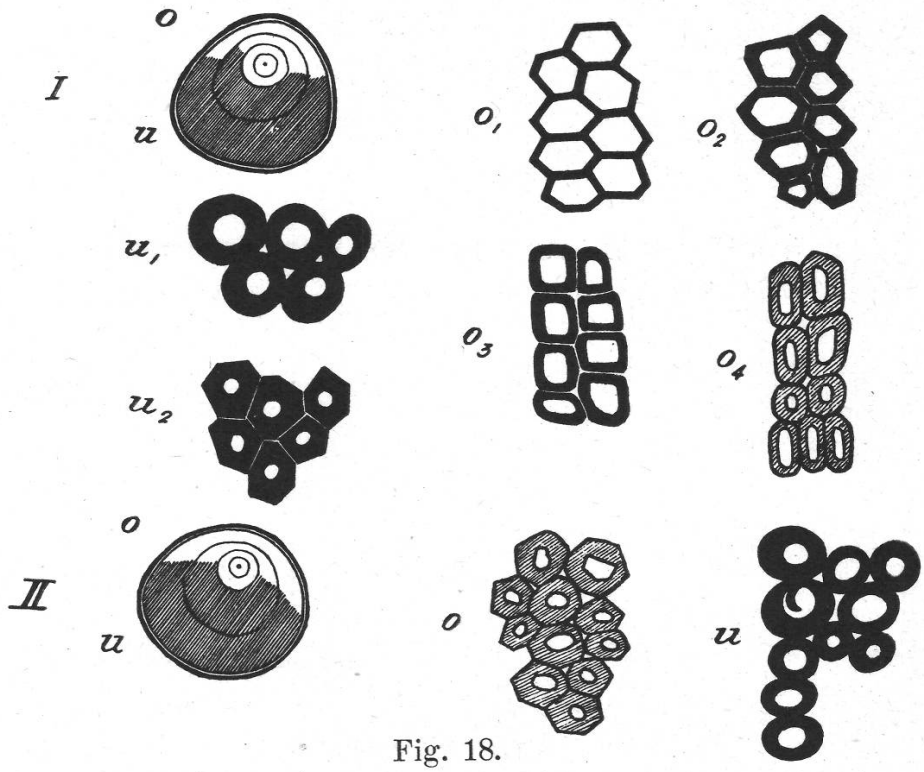


Fig. 18.
Picea Nr. 32. Stark gebogener Teil einer Triebschlinge.
I Schnitt durch die Oberseite, II Schnitt durch die Unterseite der Schlinge.
o = Oberseite, u = Unterseite der beiden Schnitte I und II. o ist bei I konvex, bei II dagegen konkav; u verhält sich umgekehrt.
I o_1, o_2 zwei Typen von eckigen Tracheiden mit gelben, mehr oder weniger verdickten Wänden, ohne Doppelfärbung.
o_4 Flankenpartie des Schnittes, Tracheiden mit ungefärbter Verdickungsschicht, Mittellamelle deutlich gelb, andeutungsweise Zugfasercharakter. o_3 Übergangsformen.
I u_1, u_2 zwei Formen von Tracheiden mit sehr dicken Wänden, u_1 typische Drucktracheiden.
II o (konkav) Tracheiden vom Charakter der Zugtracheiden, aber ohne deutliche Färbung der sekundären Verdickungsschicht. u (konvex) typische Drucktracheiden.

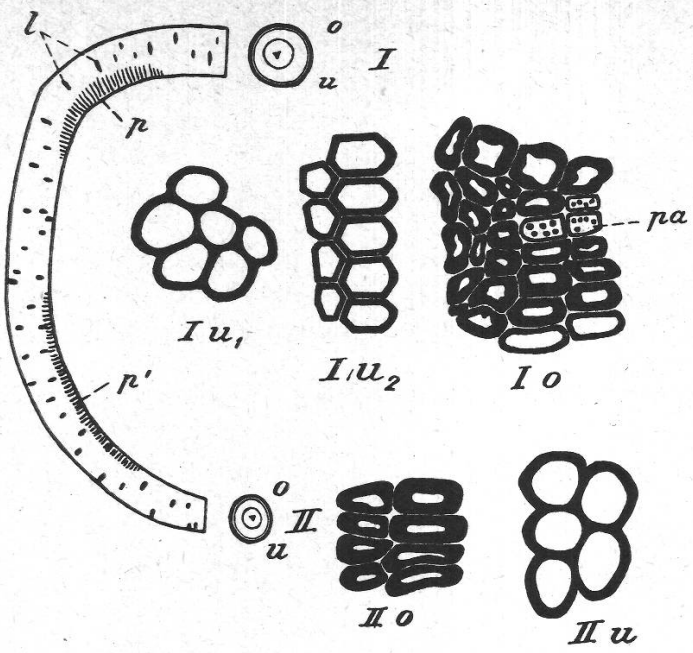


Fig. 19.

Alnus Nr. 139.

Unterer Teil einer Zweigschlinge. I basaler Schnitt, II apikaler Schnitt, p = Fältelungen, l = Lentizellen, o = Oberseite, u = Unterseite.

I o Zugfaser-Typus, mehr oder weniger zerdrückt und deformiert, aber ohne besondere Färbung der Innenschicht, Zellumen unregelmässig, etwas Speicherparenchym (p. a.). u_1 Sommerholz, Wände von mittlerer Dicke und abgerundetem Umriss. u_2 Herbstholz, regelmässigere Anordnung der Tracheiden, eckiger Umriss.

II o konkave Seite, abgeplattete Fasern, mehr oder weniger zerdrückte Form von Zugfasern, aber ohne Doppelfärbung der Zellwände. u konvexe Seite, abgerundete Fasern von leicht eckigem Umriss.

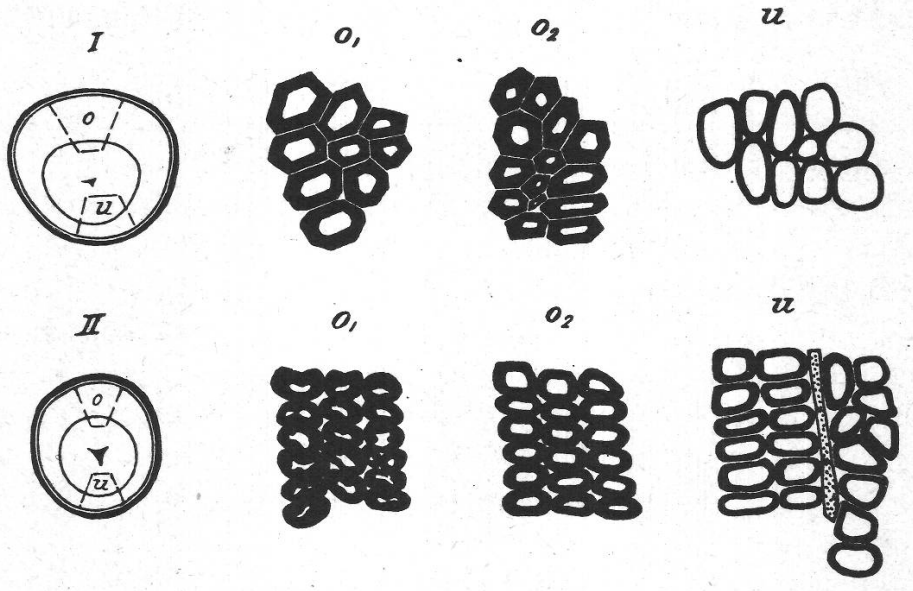


Fig. 20.

Betula Nr. 157.

Unterer Teil einer Zweigschlinge.

I Querschnitt durch die obere Seite des Bogens, II Querschnitt durch die untere Seite des Bogens, o Oberseite und u Unterseite der Schnitte. Verschiedene Formen der zur Beobachtung gelangten Fasern:

I o_1 und o_2 dicke, stark gelbe Wandungen ohne sichtbare sekundäre Verdickungsschicht, gefässarmes Spätholz.

I u weniger stark verholztes Gewebe, gefässreich, Faserwandungen dünn, gelb, ohne sekundäre Verdickungsschicht.

II o_1 Fasern in radialer Richtung mehr oder weniger zerdrückt. Zugfaserntypus mit eckigem Zellumen, aber ohne Doppelfärbung, Wände dick, gelb. o_2 Spätholz 1937. u Jahrringe 1936 und 1937 sehr gefässreich, Faserwandung mehr oder weniger verdickt, ohne sichtbare Doppelfärbung.

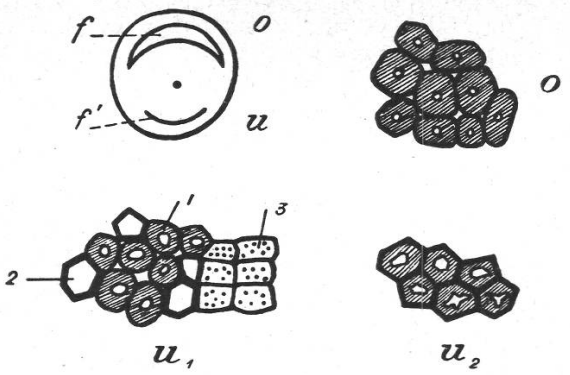


Fig. 21.
Robinia Nr. 198.
Partie einer horizontalen Zweigschlinge.

o Oberseite, u Unterseite, f und f' mediane Zone mit Zugfasern. o typische Zugfasern, färben sich mit Chlorzinkjod braunrot (schraffiertes Gebiet), Zellumen sehr klein.

u_1 Gewebe mit folgenden Zellelementen:

1 einige Zugfasern mit Doppelfärbung (sekundäre Verdickungsschicht schraffiert, braunrot);
2 einige Druckfasern mit eckigem Querschnitt und gelben Wandungen ohne innere Verdickungsschicht;
3 Gruppe von Speicherparenchym-Zellen;

u_2 anders geformte Zugfasern, mit charakteristischem, unregelmässigem Zellumen, Färbung der inneren Verdickungsschicht violett.

5. Veränderung der Querschnittsform als Begleiterscheinung des exzentrischen Dickenwachstums und der Reaktionsholzbildung.

Die durch die Schwerkraft, je nach der Stellung der Triebe und Zweige, ausgelösten Reaktionen des Holzkörpers sind nicht auf die oben erwähnten Erscheinungen, d. h. auf die anatomische Differenzierung und das exzentrische Dickenwachstum beschränkt. Die *Querschnittsform* von Ästen und Trieben, die starken Biegungen oder Zug- und Druckwirkungen ausgestzt worden sind, ist anstatt elliptisch häufig *dreieckig,* oder sogar in der Querrichtung, also senkrecht zur Lotrichtung abgeplattet. In diesem Falle sind die fraglichen Organe weder epixyl noch hypoxyl, sondern *lateroxyl* oder *amphyxyl.* Solche Verhältnisse trifft man oft bei Laubhölzern, aber sie fehlen auch bei Nadelhölzern nicht (Fig. 13 A). Die dreieckige Form entsteht durch seitliche Verbreiterung der unteren Seite des Querschnittes von Koniferentrieben oder -ästen zufolge starker Überkrümmung und hat eine erhöhte Festigkeit dieser Organe in der Richtung der maximalen Druckbeanspruchung des Holzes zur Folge. Bei den epitrophen Laubhölzern ist die Bedeutung dieser Verbreiterung weniger leicht zu verstehen, da die Oberseite einer Zugspannung ausgesetzt ist (Fig. 22).

Man kann daher wohl annehmen, dass es sich hier um ein Kompensationswachstum handelt, wie man es beobachtet, wenn durch plötzliche oder zu starke Krümmungen die Tätigkeit des Kambiums auf einer Seite beeinträchtigt oder verlangsamt wird, wodurch die Gegenseite und häufig auch die beiden Flanken eine Wachstumssteigerung erfahren. Extreme Amphyxylie erhält man, wenn biegsame Zweige experimentell in kurzen Intervallen nach entgegengesetzten Richtungen stark gekrümmt werden (loc. cit. 1919, S. 114, Pl. XV und XVI). Es bildet

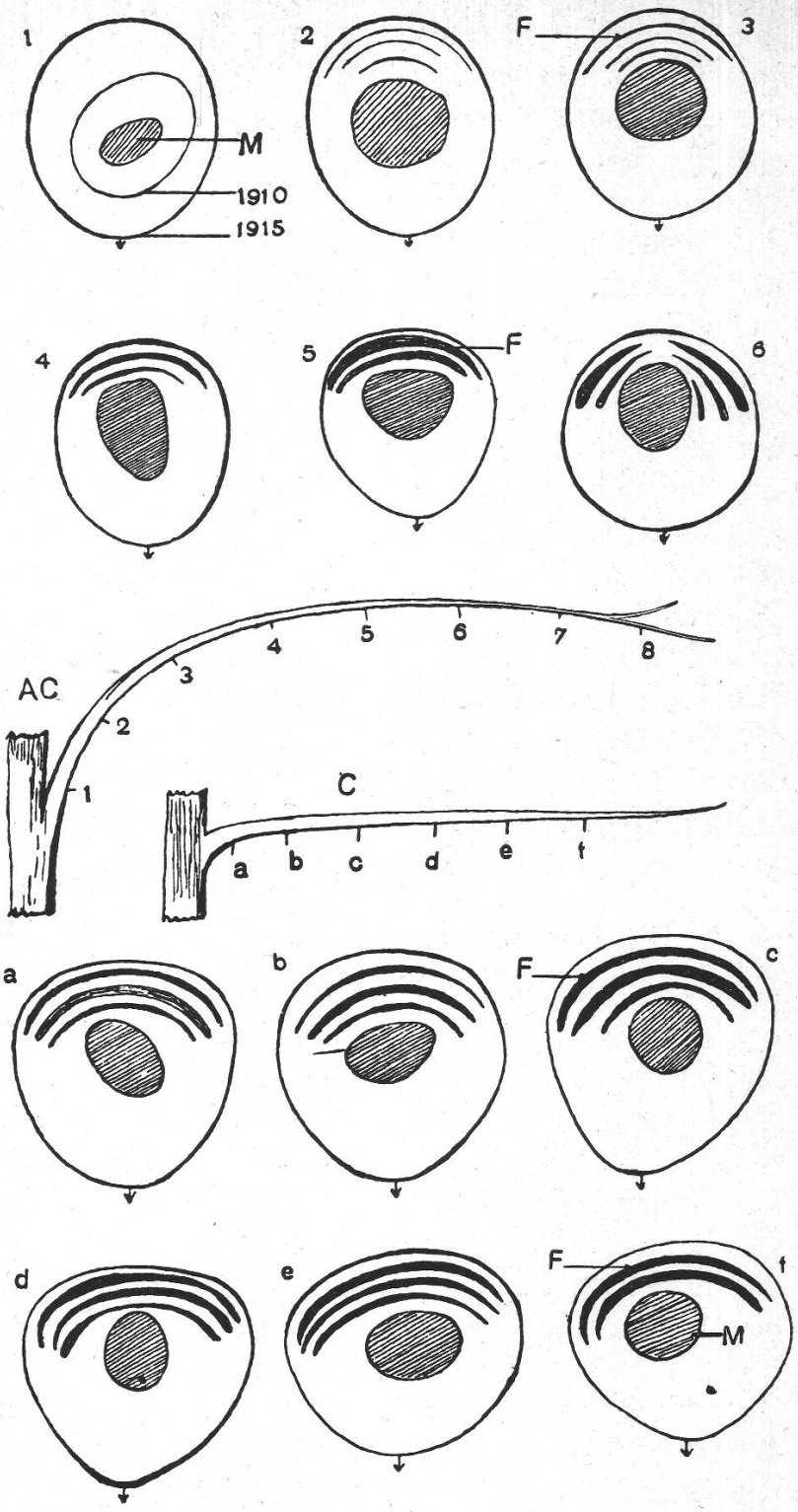


Fig. 22.
Ailanthus glandulosa.
Querschnitte von zwei Ästen des selben Baumes. AC = ansteigender Ast, der in die Horizontale umbiegt. 1 bis 8 = aufeinanderfolgende Querschnitte von 3 bis 4 cm Durchmesser. Schnitt 1, epixyl, die folgenden hypoxyl. M = Mark, 1910 bis 1915 Zuwachs während der fünf letzten Jahre. F = Zugfasern; fehlen bei 1, schwach bei 2, zahlreich bei 3; sie bilden auf der Oberseite der folgenden Schnitte deutliche Bögen. Der Pfeil ↓ gibt die Richtung des lotrechten Durchmessers an. C = horizontaler Zweig, von dem alle Querschnitte a bis f hypoxyl und auf der Oberseite mit zahlreichen deutlichen Bögen von Zugfasern versehen sind. Merke die dreieckige Form des Astquerschnittes C, und die Veränderungen der Querschnittsform der aufeinanderfolgend. Schnitte des Astes AC.

sich dann eine Art Scharnierzone, die senkrecht zur Biegungsrichtung abgeplattet ist und aus unverholztem Parenchymgewebe, anstatt aus normalen Holzfasern besteht.

Es ist ferner zu erwähnen, dass im Laufe ihrer Entwicklung die Lage des Schwerpunktes, sowie die Richtung der Äste durch phototropische Krümmungen oder durch die Entwicklung von neuen Seitenorganen verändert wird. Das Ergebnis dieser verschiedenen, manchmal gegensinnigen Einwirkungen, äussert sich in Lokalreaktionen wie Tor-

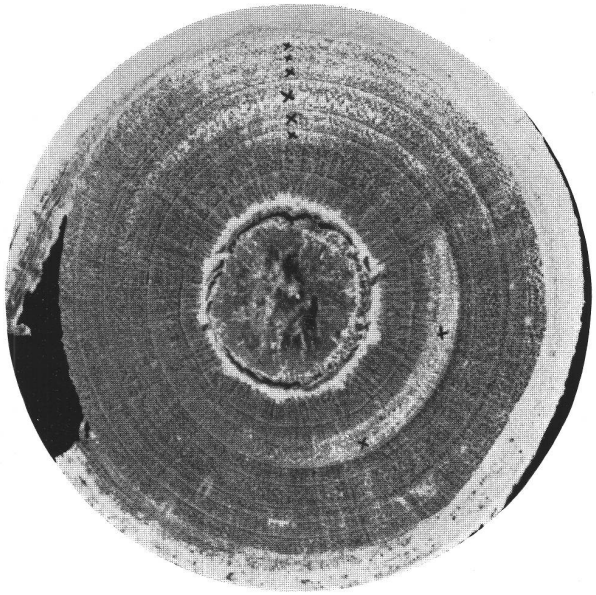
sionen oder auffälligen Verlagerungen der Exzentrizität auf dem Astquerschnitt. Die eingehende Analyse solcher Abweichungen, wie ich sie in aufeinander folgenden Schnitten durch einen Lindenast in eindrucksvoller Weise beobachtet habe (loc. cit. 1919, Abb. 24), zeigt, dass im Innern eines Astes von äusserlich rundem Querschnitt die Exzentrizität ihre Richtung von Jahr zu Jahr verändert. Die Verschiebung der Exzentrizitätsrichtung ist zum grössten Teil durch die Entwicklung benachbarter Zweige und die dadurch bewirkten Änderungen der Belichtung und Wärmeeinstrahlung bedingt, d. h. also durch die Konkurrenz, die sich bei benachbarten Ästen in bezug auf ihre Ernährung einstellt, woraus sich dann bei jungen, noch biegsamen Zweigen mehr oder weniger deutliche phototropische oder geotropische Krümmungen ergeben. Solche Krümmungen bringen ebenfalls die Bildung von Reaktionsholz mit sich, das bei den Laubhölzern durch Zugfasern (Doppelfärbung mit Chlorzinkjod) gekennzeichnet ist, und deren Verteilung von Jahrring zu Jahrring wechselt; bald nehmen sie die Oberseite des Querschnittes ein, bald jedoch die Flanken oder die Unterseite, wie ich dies durch die Untersuchung zahlreicher Äste, die vom April bis im September auf der Nordseite der Krone einer grossen Rosskastanie (Aesculus Hippocastanum) entnommen worden sind (Fig. 23), nachgewiesen habe. (Siehe auch loc. cit. 1919, Tafel III und IV.)

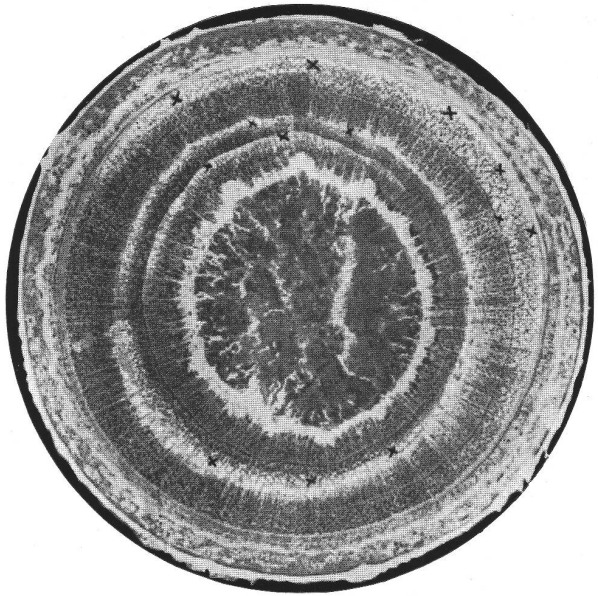
6. Einfluss von experimentell wirkenden mechanischen Kräften auf die anatomische Struktur des Holzes.

A. Der Einfluss mechanischer Einwirkungen auf die Gewebedifferenzierung des Holzes erscheint deutlich bei einem Stamme von *Pinus nigra,* an dem sich ein kräftiger Seitenast nach Entfernung des Hauptsprosses als Ersatzgipfel aufgerichtet hat; durch die damit verbundene Verlagerung des Schwerpunktes wurde die Verteilung und die Stärke des Längsdruckes entsprechend der Lage des neuen Gipfels fortlaufend verändert. In P. Jaccard (1925) (Influence de la courbure usw., S. 151 bis 163) findet man eine eingehende Schilderung dieses lehrreichen Experimentes mit zahlreichen Abbildungen, die zeigen, wie sich der Querschnitt der Tracheiden in den verschiedenen Jahrringen während der Aufrichtungsperiode des Ersatzgipfels von 1917 bis 1924 verändert hat. Wir können hier nur einen Teil dieser Zeichnungen wiedergeben, die sich auf die Jahrringe 1923—1924 beziehen (Fig. 24).

B. Als weiteres Bespiel erwähnen wir die *anatomische Struktur eines durch Gewichte experimentell gebogenen Astes von Pseudotsuga Douglasii.* Versuchspflanze von 1,90 m Höhe, im Gewächshaus aufgezogen, um sie jeglicher Windwirkung zu entziehen.

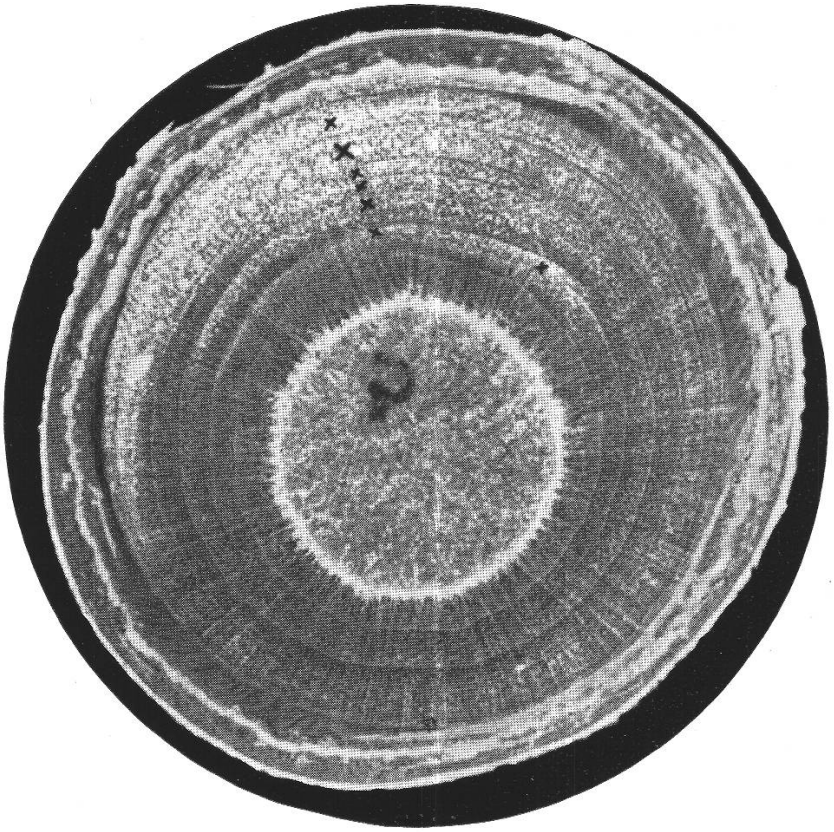
Ein Zweig (Nr. II) vom 6 mm Dicke und 45° Ablaufwinkel ist am 22. Mai 1914 in einer Entfernung von 20 cm vom Stämmchen mit ungefähr 100 g belastet worden.

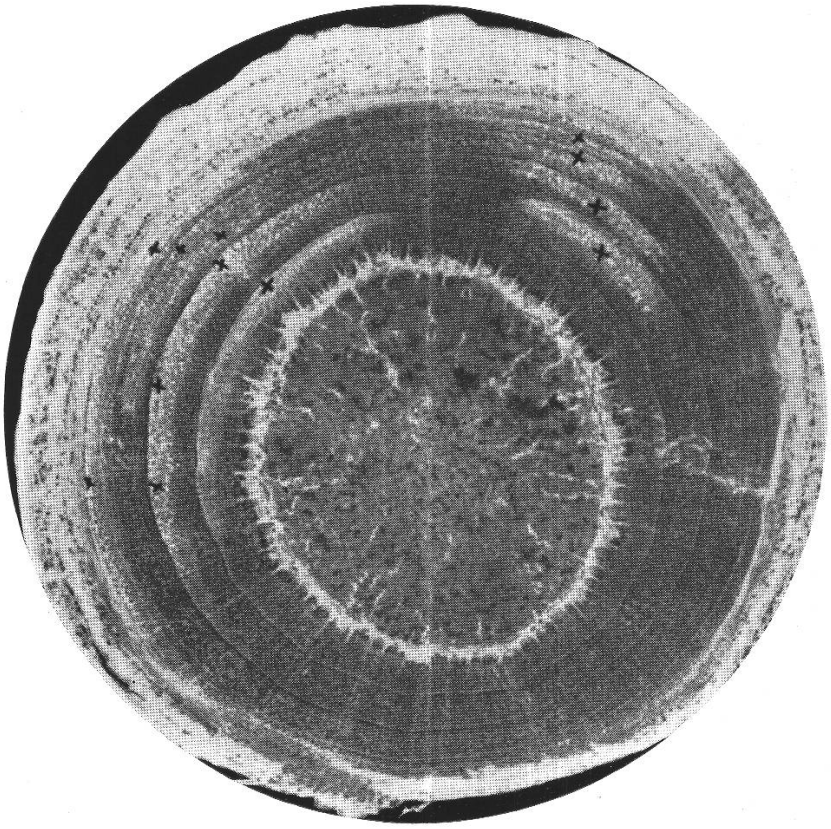




Figur 23.

Verteilung der Zugfasern bei Aesculus Hyppocastanum. Äste ein und desselben Baumes, die von Mitte April bis Ende September 1914 in Abständen von 10 Tagen aus der Südseite der Krone geschnitten worden sind. Die Äste waren alle mehr oder weniger der Erde zugebogen. Ihre Oberseite ist auf den Abbildungen nach oben gerichtet. ⅄ Die Zugfasern, die sich mit Chlorzinkjod braunrot färben, bilden auf den Photographien helle Zonen; sie sind zum Unterschiede der stärkereichen Parenchymringe in der Nähe des Markes und in der Rinde durch schwarze Kreuze bezeichnet.





Die Verteilung der Zugfasern ist auf den Abbildungen unabhängig von der Richtung der Schwerkraft; sie ändert von Ast zu Ast und sogar von Jahr zu Jahr innerhalb des gleichen Astes.

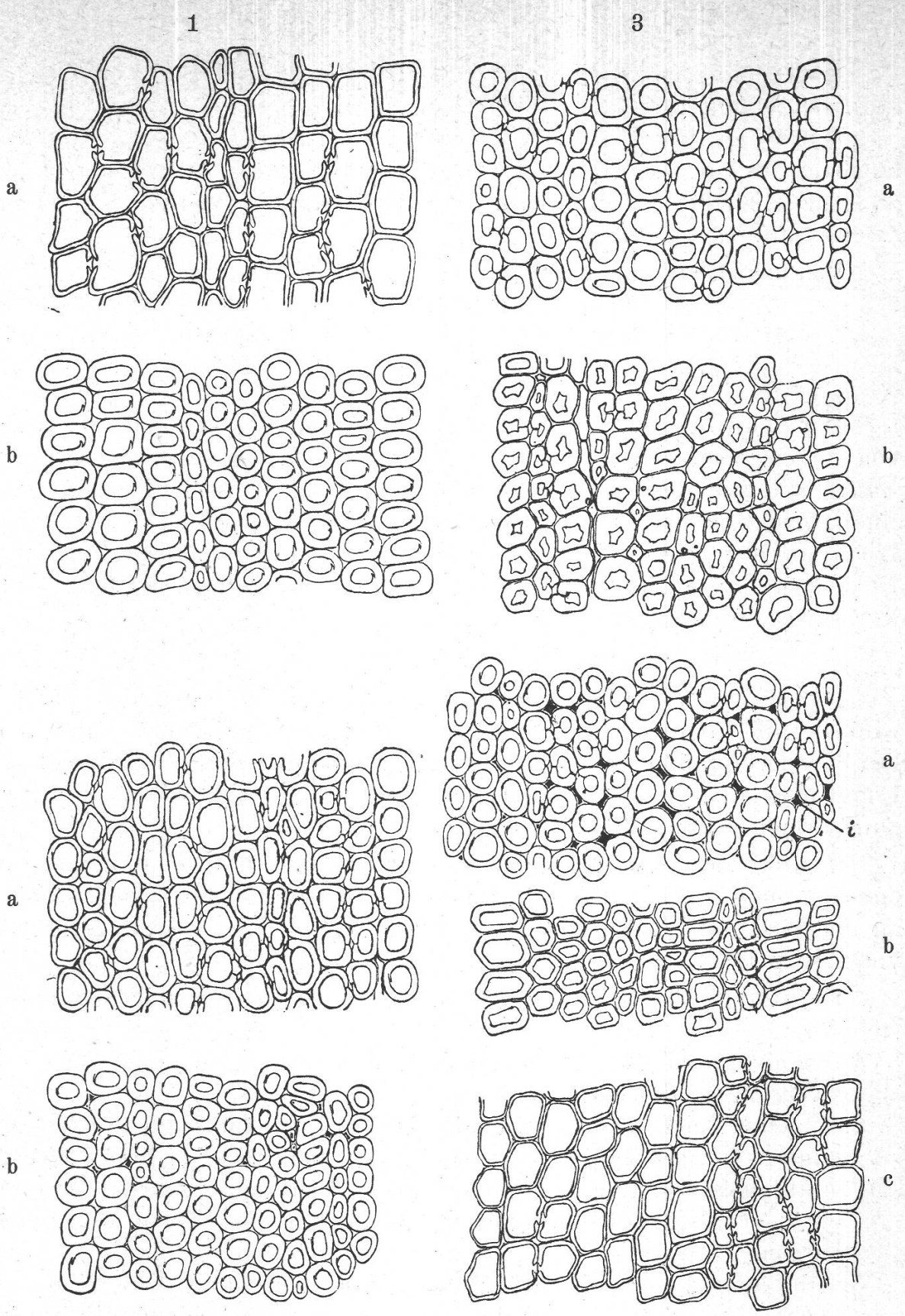


Fig. 24.

Variationen der anatomischen Struktur des Holzes zufolge Änderungen der Zug- und Druckwirkungen bei einer geköpften *Pinus nigra.* Durch fortschreitende geotropische Aufrichtung eines Ersatzgipfels wurde die Lage des Schwerpunktes verschoben und infolgedessen auch die Verteilung und Grösse der Druck- und Zugwirkungen im Stamm verändert.

Ein Nachbarzweig Nr. I von gleicher Länge und Dicke und ebenfalls 45° Ablaufwinkel diente als Kontrolle.

Durch das Übergewicht ist Zweig Nr. II im Laufe von 14 Tagen langsam bis in die Horizontallage hinunter gezogen worden; diese Stellung blieb bis am 22. September 1914 erhalten, worauf die beiden Zweige untersucht wurden.

Biegungsarbeit an der Basis der beiden Zweige :

Zweig II	Gewicht des Zweiges	ca. 50 g
	Überbelastung	100 g
	Gesamtgewicht	150 g = P

Der Schwerpunkt in dem P angreift, befand sich etwa im Abstande von 20 cm vom Stämmchen. Der lotrechte Durchmesser des Zweiges betrug zur Zeit des Versuchsabschlusses an seiner Basis 7,5 mm, was einem Widerstandsmoment von ungefähr 0,04 entspricht. Die Biegungsarbeit an der Basis des Zweiges II betrug im September 1914 etwa 75 kg/cm²; während des Sommers, als der Zweig noch weniger dick war, muss sie noch grösser gewesen sein.

Zweig I	Gewicht des Zweiges	ca. 50 g

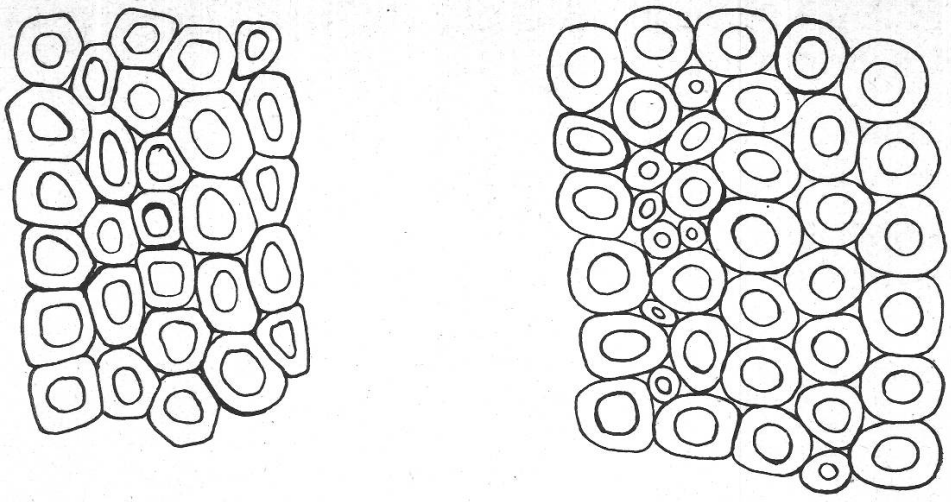
Der Schwerpunkt befand sich unter Berücksichtigung des Ablaufwinkels von 45° in einer Entfernung von etwa 10 cm vom Stämmchen. Der Zweigdurchmesser betrug am 21. September 1914 an der Basis 7 mm und das Widerstandsmoment daher 0,033, so dass sich eine Biegungsarbeit von ungefähr 15 kg/cm² ergibt.

Obwohl die erhaltenen Zahlen nur Näherungswerte sind, zeigen sie deutlich, dass die Biegungsarbeit unter dem Einfluss des Übergewichtes an der Basis des Zweiges II etwa fünfmal grösser ist als an der Basis von Zweig I.

Die durch das Zusatzgewicht hervorgerufenen Veränderungen bestehen :

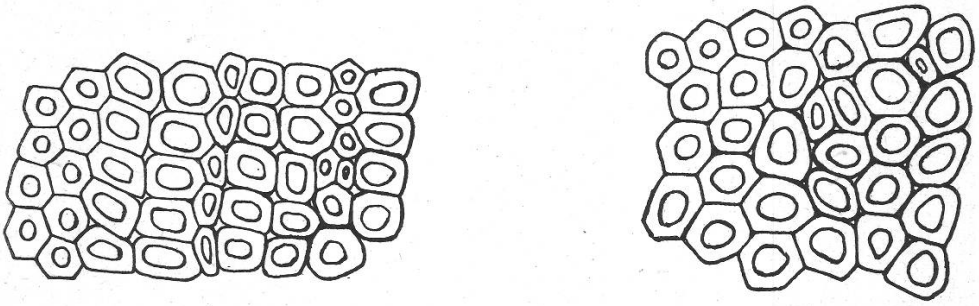
1. In einer Senkung des Versuchszweiges aus seiner Lage von 45° Neigung in die Horizontallage.
2. In einer leichten Erhöhung des Dickenwachstums auf der Zweigunterseite. Die Hypoxylie ist bei II deutlicher als bei I. Der Zweigdurchmesser ist bei II in vertikaler Richtung gemessen 0,5 mm grösser als bei I, während sie zu Beginn des Versuches gleich waren.
3. Die anatomische Differenzierung der Ober- und Unterseite ist bei II bedeutend deutlicher als bei I; man beobachtet Drucktracheiden, die bei I fehlen (Fig. 25 und 26).

Der Einfluss des durch zusätzliche Gewichte erzeugten künstlichen Längsdruckes kommt also deutlich in der anatomischen Struktur und der grösseren Dorsiventralität des Versuchszweiges zur Geltung.



A B

Fig. 25.
Pseudotsuga Douglasii.
Künstlich beschwerter Ast II.
A = Sommerholz 1914, Oberseite.
B = Sommerholz 1914, Unterseite. Camera luc. Obj. 9



A B

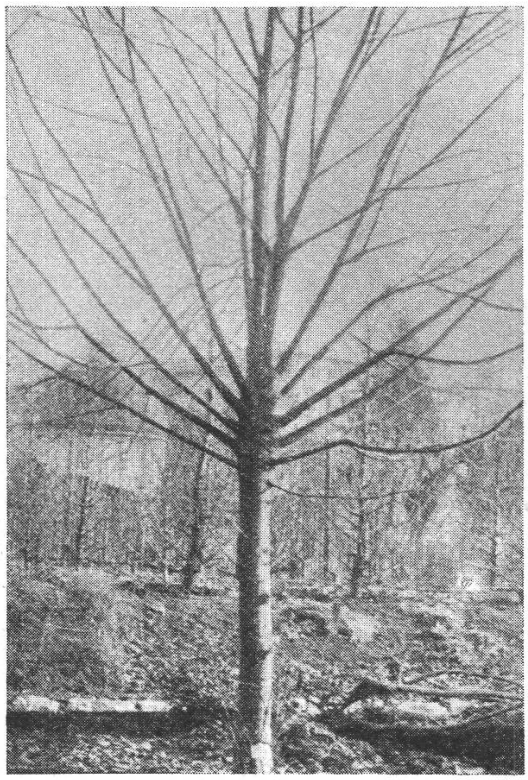
Fig. 26.
Pseudotsuga Douglasii.
Unbeschwerter Ast I mit 45° Ablaufwinkel.
A = Sommerholz 1914, Oberseite.
B = Sommerholz 1914, Unterseite. Camera luc. Obj. 7

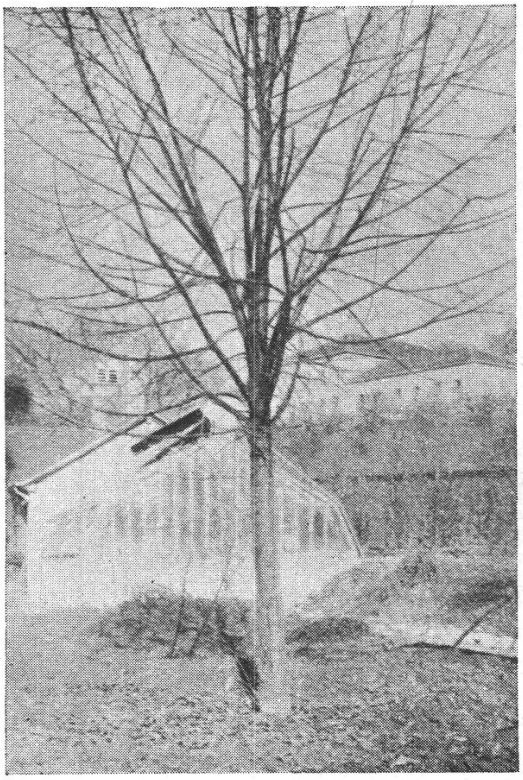
C. In diesem Zusammenhange ist die Verschiedenheit der Reaktionen zu erwähnen, die man beobachtet : 1. bei Ästen die durch künstliche Belastung gebogen werden, wodurch der Zufluss des Saftstromes nicht wesentlich beeinflusst wird, und 2. bei solchen, deren Biegung durch das Gewicht eines reichlichen Fruchtansatzes verursacht wird, der den Saftstrom an sich zieht. Wie ich nachgewiesen habe (« Journal forestier suisse » 1913) ist der Dickenzuwachs keineswegs proportional der Gewichtszunahme der Früchte, wie man dies übrigens auch bei unseren Obstbäumen beobachtet, deren Äste unter der Last ihrer Früchte häufig brechen, da das Bildungsmaterial von den jungen Früchten beansprucht, und auf diese Weise dem Dickenwachstum entzogen wird. Solche überlastete Äste weisen daher auch keine geotro-

pische Aufkrümmung auf, wodurch der Einfluss der Überbelastung vermindert werden könnte.

D. *Exzentrisches Dickenwachstum durch phototropische Krümmungen in einer Ebene senkrecht zur Schwerkraftwirkung.*

Ein Fall dieser Art konnte bei einer Fächerlinde (Mutation von Tilia platyphyllos [Fig. 27, I und II]) beobachtet werden. Im Verlaufe





I II

Fig. 27.
Fächerlinde Habitusbild. I Vorderansicht, II Seitenansicht. Bildung einer normalen Krone durch phototropische Torsionen und Biegungen der Äste und ihrer Verzweigungen.

von drei Jahren veränderten die Äste dieser Linde, die alle in ein und derselben Vertikalebene standen, ihre Stellung durch phototropische Krümmungen, so dass schliesslich eine scheinbar normale Krone entstand, wie sie der optimalen Beleuchtung der Blätter am besten angepasst ist. Die Äste, die auf diese Weise aus ihrer ursprünglichen Lage und Neigung zum Stamme abgelenkt worden sind, zeigen alle Übergänge zwischen abgeplatteten Ellipsen und eiförmigen oder runden Querschnitten. Querschnittsform und Exzentrizität der Zweige und Äste der fraglichen Linde sind unvereinbar mit der, durch den Schwerereiz ausgelösten, Bildung von geotrophem Holz (P. Jaccard 1913, S. 147 bis 150).

7. Besprechung der Ergebnisse.

Unsere Versuche zeigen, dass ganz allgemein in vertikalen Schleifen, ob sie nun durch Festbinden oder durch Knotung in ihrer Lage festgehalten werden, bei den Koniferen auf der nach unten gerichteten und bei den Laubhölzern auf der nach oben gerichteten Seite der Triebe oder Zweige Reaktionsholz gebildet wird, und zwar unabhängig davon, ob die entsprechende Seite der Schlinge konkav oder konvex gebogen ist. Eine ähnliche Reaktion mit Bildung von anatomisch abweichendem Holze macht sich auch auf den beiden gegenüberliegenden Seiten von Trieben und Ästen geltend, wenn sie einer Kraft unterworfen werden, die in der Längsrichtung antagonistische Zug- und Druckwirkungen erzeugt. Um diese beiden verschiedenen Arten des Reaktionsholzes zu unterscheiden, können wir dasjenige, das offensichtlich durch den polarisierenden Einfluss des Geotropismus induziert wird, als *geotrophes Holz* auffassen, und als *Zug- und Druckholz* dasjenige, dessen Entstehung wir der mechanischen Wirkung der Schwerkraft oder experimentell erzeugter Fliehkraft oder aber dem Winddruck zuschreiben können. Während die Verteilung der Zug- und Druckkräfte bei frei wachsenden Ästen ohne weiteres verständlich ist, liegen die Verhältnisse bei künstlich gebogenen oder eingerollten Organen ganz anders. Hier scheint die polarisierende Wirkung der Schwerkraft tatsächlich allein für die Bildung und die Verteilung des Reaktionsholzes verantwortlich zu sein. Trotzdem kann man die mechanische Einwirkung auf die Reaktionsholzbildung bei horizontalen Ästen nicht leugnen.

Wie lassen sich nun diese beiden scheinbar widersprechenden Gesichtspunkte miteinander vereinigen? Hierzu müssen wir uns zuerst fragen, in welcher Weise die durch die künstliche Krümmung aufgezwungenen antagonistischen Zug- und Druckwirkungen sich auf das neugebildete Holz der konkaven und konvexen Seite der Schlingen übertragen? Der eingerollte und in dieser Lage zwangsmässig festgehaltene Holzzylinder befindet sich vom mechanischen Standpunkt aus in einem passiven Zustande.

Das Wachstum des neugebildeten Holzes auf einem solchen Holzzylinder kann daher den mechanischen Einwirkungen entzogen werden, die normalerweise bei den Organen, die durch ihr eigenes Gewicht gebogen werden, auf den beiden gegenüberliegenden Seiten zur Geltung kommen. Unter diesen Bedingungen ist anzunehmen, dass die durch die Schwerkraft induzierte, *geotropisch* polarisierende Wirkung vorherrschend wird, die das asymmetrische Dickenwachstum, sowie die Struktur des neugebildeten Holzes bestimmt. Allerdings zeigt die mikroskopische Untersuchung, dass das geotrophe Reaktionsholz der zu Schleifen gebogenen Triebe und Zweige, das auf deren Ober- und Unterseiten entsteht, keine konstanten anatomischen Merkmale, sondern

häufig auffallende Unterschiede in seiner anatomischen Struktur aufweist (siehe Fig. 17—21).

Man darf wohl annehmen, dass das Reaktionsholz einem Organ dazu verhilft, seine richtige Lage im Raume *zu erreichen oder zu erhalten.* Bei den Koniferen werden die Organe gewissermassen in diese Stellung « gedrückt », bei den Laubhölzern dagegen « gezogen », ähnlich wie krautige Organe mit Hilfe von Turgorkräften in ihre geotropisch induzierte Lage gebracht werden. Da vom Reaktionsholz nur die äusserste Schicht lebend ist, muss bei dieser Annahme die vom Kambium geleistete Krümmungsarbeit ganz erstaunlich gross sein.

Ein Teil der Krümmungsarbeit wird sozusagen latent im Reaktionsholz gespeichert, und äussert sich, wenn man exzentrisch gewachsene Organe nach dem Abklingen der Wachstumsperiode im frischen Zustande aufsägt. Bei den Schleifen, wo die angestrebten Krümmungen nicht ausgeführt werden können, sind die dadurch entstehenden inneren Gewebespannungen viel grösser als bei frei wachsenden Ästen oder schief wachsenden Stämmen. Deshalb finden sich bei unseren Schleifen Längenänderungen von bis 4 mm auf 10 cm Bogensehne, während Münch (Silva 25, 1937) für aufgesägte Horizontalstämme ohne Zwangslage nur Bruchteile eines Millimeters oder doch nur wenige Millimeter Längenänderungen auf 1 Meter seiner Brettchen findet.

Es ist somit nach Münch anzunehmen, dass das Rotholz der Koniferen sofort nach seiner Bildung einen aktiven Druck ausübt, und das Reaktionsholz der Laubhölzer aktive Zugspannungen erzeugt. In diesem Sinne kann man wohl von « Druck- und Zugholz » sprechen. Es stellt sich nun die Frage : ist es so wie seit R. Hartig angenommen wurde, dass induzierte Zug- und Druckwirkungen die exzentrischen Holzbildungen auslösen, oder sind umgekehrt die Zug- und Druckspannungen durch das Reaktionsholz erzeugt ? Mit anderen Worten, sind die Spannungen die Ursache oder die Folge der Reaktionsholzbildung ?

In vielen Fällen ist es allerdings schwierig, Ursache und Wirkung auseinanderzuhalten. Wenn z. B. bei Winddruck die Leeseite eines Koniferenstammes Buchs bzw. Rotholz zeigt, scheint es unmöglich zu entscheiden, ob der mechanische Druck die Rotholzbildung induziert hat, oder ob diese eine autonome Reaktion darstellt, die dem Stamm ermöglicht, seine orthotrope Stellung zu erhalten. Der Widerstreit der Meinungen kann daher auf die einfache Frage zurückgeführt werden, ob die Reaktionsholzbildung die *Folge* von äusseren Spannungen ist, oder ob umgekehrt das geotropisch induzierte Reaktionsgewebe die *Ursache* von Gewebespannungen ist.

Die aktive Spannkraft der in der Nähe des Kambiums sich befindenden Holzfasern oder Holztracheiden muss man jedoch von den *passiven,* gewissermassen schlummernden Spannungen der ausgewach-

senen Holzelemente unterscheiden. Ferner ist zu beachten, dass die jungen Fasern oder Tracheiden zur Zeit ihrer Entstehung noch nicht den Charakter von Zug- oder Druckelementen zeigen, sondern dass dieser erst im Sommer- und Spätholz in Erscheinung tritt, während er im Frühholz, also gerade zur Zeit, wo die Zweige oder Triebe bestrebt sind, eine bestimmte Lage im Raume zu erreichen, noch nicht sichtbar ist.

* * *

Die geotropischen Krümmungen der Triebe baumartiger Monokotyledonen (z. B. Dattelpalme), die sich trotz Abwesenheit eines Kambiums durch die Tätigkeit von bereits verholzten Parenchymzellen aufzurichten vermögen, scheint wohl durch eine spät eintretende Zellteilung und Streckung derselben, sowie durch eine verstärkte Längsspannung eingeleitet zu werden. Man kennt zahlreiche Beispiele von Zellteilungen in ausgewachsenen Parenchymen unter Einfluss mechanischer Druckeinwirkungen, die nicht in Beziehung zur Schwerkraft stehen. Ich selbst habe die Entstehung einer ansehnlichen Vermehrung des Holzgewebes beschrieben, das auf der Unterseite eines künstlich unterstützten Fichtenastes durch lokalen Druck auf das Kambium gebildet worden ist (loc. cit. 1919, Pl. XXVII et XXVIII). Ferner muss an die Verbreiterung der Stammbasis erinnert werden, die bei allen Bäumen auftritt und allgemein als eine Reaktion zur Festigung des Stammanlaufes betrachtet wird. Diese Verbreiterung kann man kaum der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft zuschreiben, wenigstens sicher bei den Laubbäumen nicht, deren Äste ja in kleinem Abstande von ihrem hypotrophen Astansatz wieder ihre übliche Epitrophie aufweisen. Dasselbe ist auch bei den Hauptwurzeln der Nadelbäume der Fall, die beim Wurzelhals stark epitroph sind und in einem Abstande

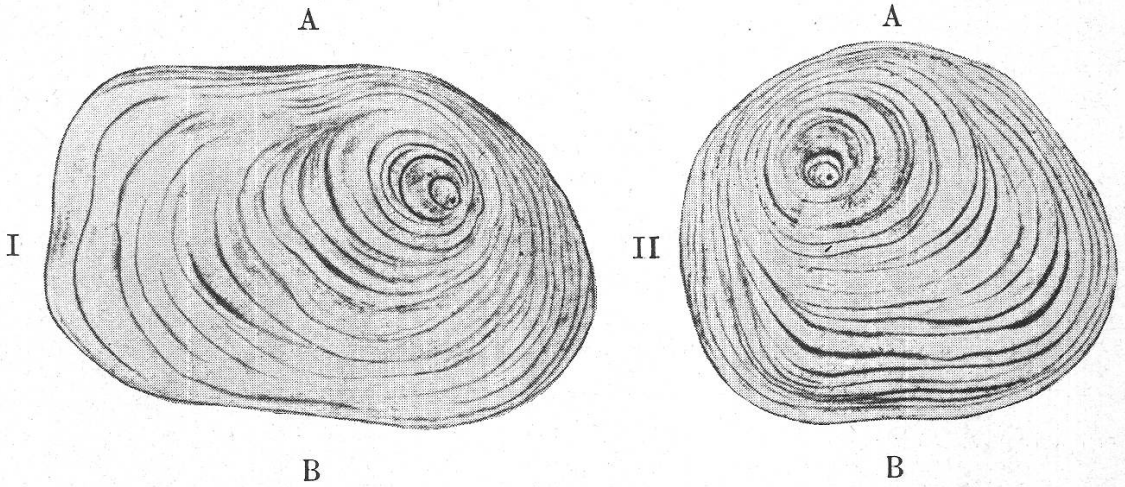


Fig. 28.
Variation der Exzentrizität in einer dicken Wurzel von *Abies Nordmanniana*. Die Querschnitte I und II sind nur 10 cm voneinander entfernt! A = zutagetretende Oberseite der Wurzel, B = unterirdische Unterseite.

von nur 15 bis 20 cm von der Stammbasis wieder hypotroph werden. Erwähnen wir nebenbei, dass bei *Sequoia* die Äste ohne verbreiterten Ansatz in den Stamm übergehen und trotzdem fest verankert sind.

Man könnte allerdings meinen, dass die oft auffällige Exzentrizität von horizontal im Boden wachsenden Wurzeln der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft zuzuschreiben sei, denn diese sind sicher keinen antagonistischen Zug- und Druckwirkungen ausgesetzt, wie sie auf Äste einwirken. Aber wie soll man dann die Veränderlichkeit der Exzentrizität erklären, die auf dem Querschnitt oft in Abständen von nur 10 bis 15 cm völlig ohne direkte Beziehung zur Schwerkraft von einer Seite auf die andere hinüber wechselt? (Fig. 28.) Eine ähnliche Veränderlichkeit der Exzentrizität zeigt Fig. 29, welche die Variationen der Exzentrizitätsrichtung in verschiedener Höhe eines Stammes von Sequoia veranschaulicht. Andere Beispiele von Veränderungen der

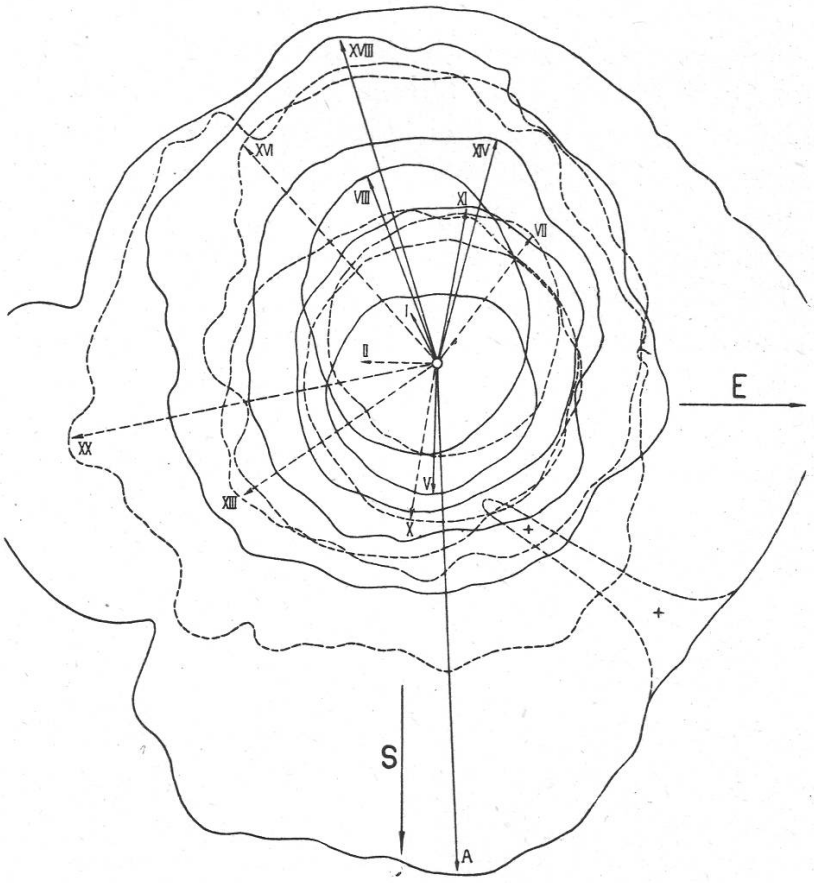


Fig. 29.
Variation der Exzentrizität in verschiedenen Höhen des Stammes bei *Sequoia sempervirens*. Die Pfeile geben die Richtung der grössten Exzentrizität auf den Querschnitten I bis XVIII an. A = Querschnitt an der Stammbasis beim Wurzelanlauf, xx = Spalte zwischen zwei Hauptwurzeln. S = Südseite, E = Ostseite. Die aufeinanderfolgenden Querschnitte sind mit dem Mark als Zentrum aufeinander projiziert.

Exzentrizität in Trieben und Ästen, die unabhängig von der Schwerkraft durch verschiedene Beleuchtungseinrichtungen erzeugt worden sind, habe ich schon S. 514 erwähnt.

* * *

Fragen wir nun noch, welche mechanische Rolle bei der geotropischen Aufrichtung die Imbibitionskraft des Wassers spielt, das die Zellwände der Fasern oder Tracheiden des Reaktionsholzes zur Quellung bringt. Bilden diese Elemente durch ihren besonderen Aufbau ein dehnbares oder komprimierbares System, das imstande wäre, in den geotropisch reagierenden Organen Längenveränderungen zu verursachen, wie man sie bei abgeschnittenen Ästen oder Stammstücken beobachtet? Wenn dies der Fall wäre, bleibt beim Versuche von Münch die Verlängerung unverständlich, die gleichzeitig auf der Ober- *und* Unterseite des aufgesägten horizontalen Stammes auftritt, und man kann sich vom geotropischen Standpunkte aus die Bedeutung des Gleichgewichtes, in welchem sich diese Verlängerungskräfte während des Wachstums befinden, kaum erklären.

Die täglichen Schwankungen des Stammdurchmessers, die J. Friedrich (1897) dem Schwellen und Schwinden der Holzelemente durch die täglichen Transpirationsunterschiede zuschreibt, zeigen deutlich die energetische Rolle, die das Schwellwasser der Zellwände spielen kann.

Teleologisch betrachtet, stellt somit das Reaktionsholz nicht nur ein besonderes mechanisches Gewebe dar, das die statische Festigung der Pflanze erwirken muss, sondern es wäre ausserdem imstande, potentielle Energie zu entfalten, die bei der geotropischen Aufrichtung von Trieben oder Ästen in Erscheinung treten würde. Nun ist aber, wie wir weiter oben ausgeführt haben, die Stellung der Äste ebensosehr oder gar vorwiegend durch die Belichtung bedingt. Die Exzentrizität, die dabei entsteht, ist gleich ausgeprägt wie bei geotropischen Krümmungen, und es ist schwer zu entscheiden, ob die damit verbundene anatomische Differenzierung durch den phototropischen Reiz oder durch die entstandene Druckwirkung, d. h. also mechanisch induziert wird. Die Fig. 23 ist in dieser Beziehung sehr lehrreich. Tatsächlich sind die Pflanzen gleichzeitig verschiedenen morphogenen Einwirkungen unterworfen, die unabhängig von der Schwerkraftwirkung, sowohl in der äusseren Form, als auch in der anatomischen Struktur durch Besonderheiten zum Ausdruck kommen, die in Beziehung zu Licht, Wärme, Luft- und Bodenfeuchtigkeit stehen; d. h. also von den Ernährungs- und Wachstumsbedingungen abhängen, wie z. B. die dorsiventrale Struktur der meisten dikotylen Blätter durch die morphogene Wirkung des Lichtes zustande kommt.

8. Mechanische Bedeutung des geotrophen Holzes und Schlussfolgerungen.

Durch seine physikalischen Eigenschaften, insbesondere durch sein Verlängerungs- und Verkürzungsvermögen, erscheint uns das Reaktionsholz (Zug- und Druckholz) als eine eigentümliche Einrichtung, deren Aufgabe wohl darin besteht, die Triebe und Äste verholzter Pflanzen in einer bestimmten Lage zur Schwerkraft zu erhalten. Vertikale Triebe erzeugen kein Reaktionsholz und haben einen konzentrischen Bau, während horizontale Äste auf ihrer Ober- und Unterseite anatomisch sehr verschiedenes Holz ausbilden und einen exzentrischen Bau aufweisen. Stark geneigte Äste zeigen diese Erscheinung ebenfalls mehr oder weniger deutlich. Man kann sich fragen, warum sich die horizontalen Äste nicht aufkrümmen, trotzdem sie ein gut entwickeltes Reaktionsholz besitzen. Es ist bekannt, dass ihre Stellung nicht nur durch die Schwerkraft, sondern auch durch das Licht bestimmt wird, wobei dieser zweite Faktor im Hinblick auf die Kohlensäureassimilation ausschlaggebend ist. Die Aufkrümmung wird im allgemeinen durch Korrelationen verhindert, die sich zwischen Haupt- und Nebentrieben einstellen und deren Lage im Raume gegenüber Licht und Schwere regeln. Die Korrelationen selbst scheinen ihrerseits durch die Verteilung und Konzentrationsunterschiede der Wuchsstoffe bedingt zu sein. Die geotropische Aufkrümmung von Seitenästen nach der Entfernung des Gipfeltriebes zeigt, dass die Endknospen und die Vegetationsspitze des Hauptsprosses die ausschlaggebende Rolle in der Erzeugung und Aussendung dieser Hormone spielen.

Es ist daran zu erinnern, dass die Schwerkraft auf zwei verschiedene Weisen auf die Pflanze einwirkt : einerseits polarisierend, worauf der Geotropismus beruht, und anderseits mechanisch durch das Gewicht der Pflanze. Die beiden Einflüsse sind für oberirdische Organe im allgemeinen gegensinnig, indem der negative Geotropismus das Wachstum von Trieb und Ästen nach oben lenkt, während die Schwere nach unten gerichtet ist. Der Geotropismus wirkt daher der Schwerkraft entgegen und übertrifft sie in energetischer Hinsicht.

Die Tiere setzen der Schwerkraft ihre Muskelkraft entgegen, mit deren Hilfe sie sich bewegen; diese durch chemische Vorgänge entwickelte Kraft findet ihr Widerlager in einem festen, links-rechts symmetrischen Skelett. Bei den Holzpflanzen erlangen die Organe, namentlich die Äste, die geotropische Bewegungen ausführen, ebenfalls eine dorsiventrale Struktur, indem ihre morphologische Oberseite sich anatomisch von der Unterseite unterscheidet. Nebenbei bemerkt besitzen die Seesterne und Seelilien, sowie festsitzende Korallen, wie die Pflanzen ein radiär symmetrisches Skelett, während ihre Verzweigungen eine gewisse Disymmetrie aufweisen.

Die Schwerkraft erscheint uns daher wohl als der wichtigste morphogene Faktor für die allgemeine Gestaltung der Organismen, obschon

ihre Form tatsächlich durch zwei antagonistische Wirkungsfelder bedingt ist, von denen das eine von aussen, und das andere von innen heraus auf die Organe einwirkt.

Für die Pflanze sind diese beiden gegensätzlichen Kräfte die *Schwerkraft,* die 981 Dyn je Gramm Masse beträgt, und die *osmotische Kraft,* die durch die Konzentration des Zellsaftes bedingt ist. Das osmotisch aufgenommene Wasser kann einen Wanddruck von mehrfach 10 Atmosphären erzeugen. Also mehr als 981×10^4 Dyn/cm^2, so dass also die Wirkung der osmotischen Kräfte viel grösser ist als diejenige der Schwerkraft. Durch die Schwerkraft wird aber das Wachstum der Pflanzen ununterbrochen und gleichartig beeinflusst, wodurch der nach oben strebende Haupttrieb eine radiär-symmetrische Struktur erhält, während die Zweige und Äste, die ausserdem dem Lichtbedürfnis gehorchen, eine schiefe Richtung annehmen und eine mehr oder weniger ausgeprägte Disymmetrie aufweisen, die einen Kompromiss zwischen den zwei erwähnten Wirkungsweisen darstellt.

Der Schwerereiz macht sich bei nicht vertikalen Organen in einer ungleichen Konzentration der Wuchsstoffe auf den beiden gegenüberliegenden Seiten geltend. Nun geht aber diese Ungleichheit bei frei wachsenden Organen parallel mit Veränderungen der mechanischen Zug- und Druckwirkung, die von der Lage des Schwerpunktes und der Länge des Hebelarmes bis zum Astansatz oder bis zum Wurzelhals abhängen. Die auftretenden Krümmungen entsprechen im allgemeinen den Bedürfnissen der Statik. Es erhebt sich nun die Frage, ob die Exzentrizität der gekrümmten Stellen primärer Art ist, das heisst durch die veränderte Lage des Organes im Schwerefeld allein, ohne die damit verbundenen mechanischen Folgen entsteht, oder ob die entstandenen Zug- und Druckwirkungen direkt auf das Wachstum der Zellen und die Differenzierung des Holzes einwirken.

Die Verteilung des Reaktionsholzes in experimentell hergestellten Schlingen scheint für die erste Annahme zu sprechen; die Bildung und die besondere Struktur des Zug- und Druckholzes durch ihr eigenes Gewicht beanspruchter, frei wachsender Organe dagegen für die zweite.

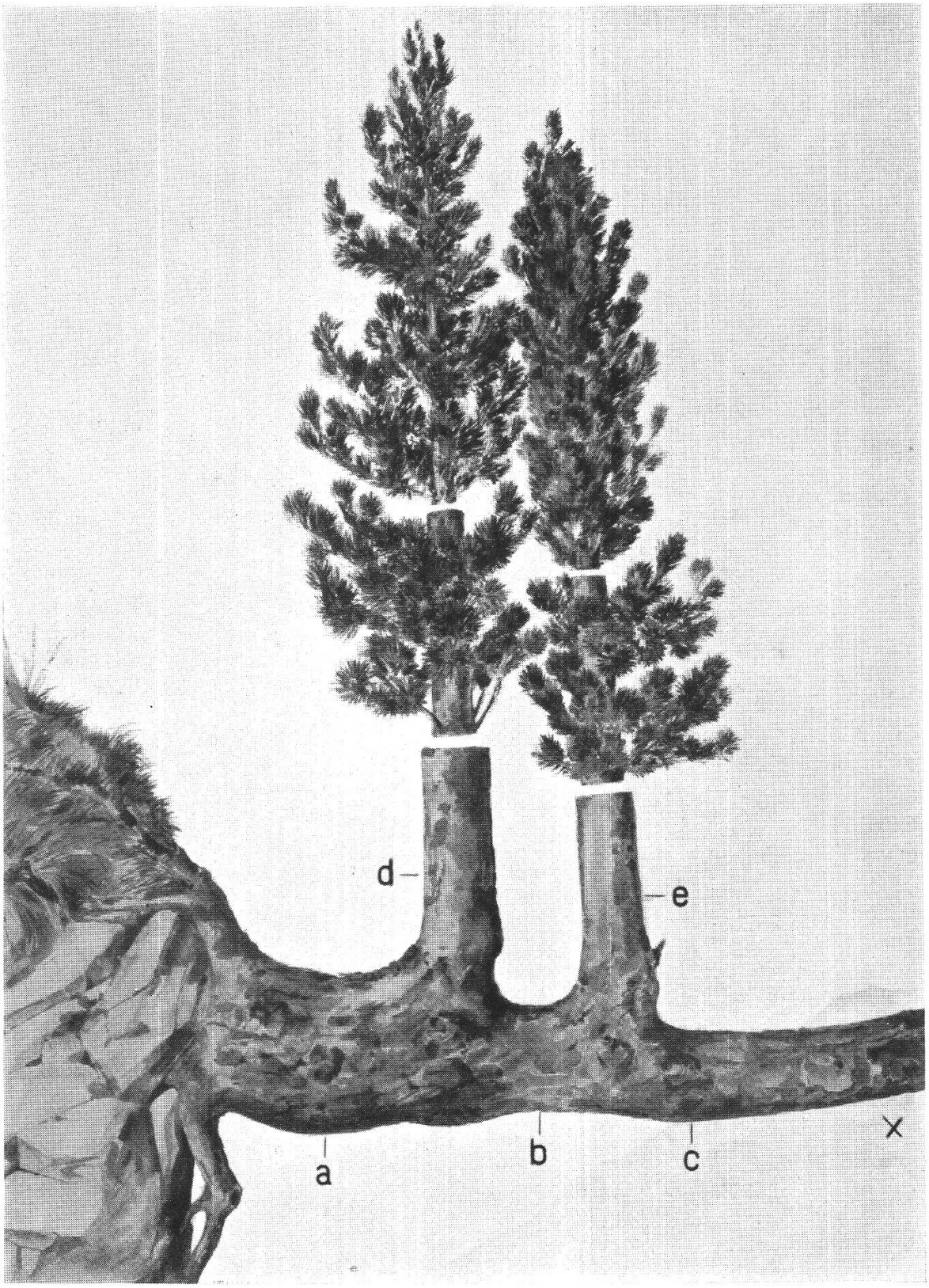
Um dieser Schwierigkeit zu begegnen hatte schon A. Engler nach H. Bücher unterschieden zwischen *geotrophem* Holz, das durch geotropische Reize entsteht und *Zug und Druckholz,* das durch mechanische Spannungen erzeugt wird. Soweit mir bekannt ist, ist es bisher nicht gelungen, zwei deutlich verschiedene anatomische Typen für das geotrophe und das Zug- und Druckholz zu unterscheiden. Neben den typischen Zugfasern oder Zugtracheiden des Reaktionsholzes, wie sie in Fig. 21 o und 35 abgebildet sind, beobachtet man alle möglichen Übergänge zu normalen Festigungselementen, ohne dass es gelänge, den Determinismus dieser Variationen aufzuklären oder mit der Richtung oder der Art der verschiedenen Reize in Beziehung zu bringen.

Immerhin erklären sich die Veränderungen der anatomischen Struktur, die ich bei einem Stamme von *Pinus nigra* während der geotropischen Aufrichtung eines sekundären Gipfels beobachtet habe, ganz natürlich durch die Veränderungen der Intensität der Zug- und Druckbeanspruchungen durch die Verlagerung des Schwerpunktes im untersuchten Systeme (Fig. 24). Eine noch viel ausgesprochenere Proportionalität erscheint im Stamme einer Lärche auf der Druckseite, die durch das Gewicht des stark aus seiner normalen Richtung abgelenkten Gipfels entstanden ist (Fig. 9). Ebenso zeigt sich eine sehr deutliche Abhängigkeit der Reaktionsholzbildung von der Stärke des mechanischen Schwerereizes bei einer *Pinus cembra,* die in Fig. 30 und 31 dargestellt ist. Während der horizontale Stamm sehr stark entwickeltes Druckholz (Rotholz) aufweist und sich auch nach dem Absterben des Hauptgipfels weiter verdickt, zeigen zwei Äste, die sich zu Ersatzgipfeln entwickelt haben, fast kein Druckholz, obschon sie schief stehen und eine deutliche Exzentrizität aufweisen, da sich dieses nach meinen Untersuchungen sowohl bei Nadel- als auch bei Laubhölzern nur auf einen genügend grossen mechanischen Reiz hin ausbildet.

* * *

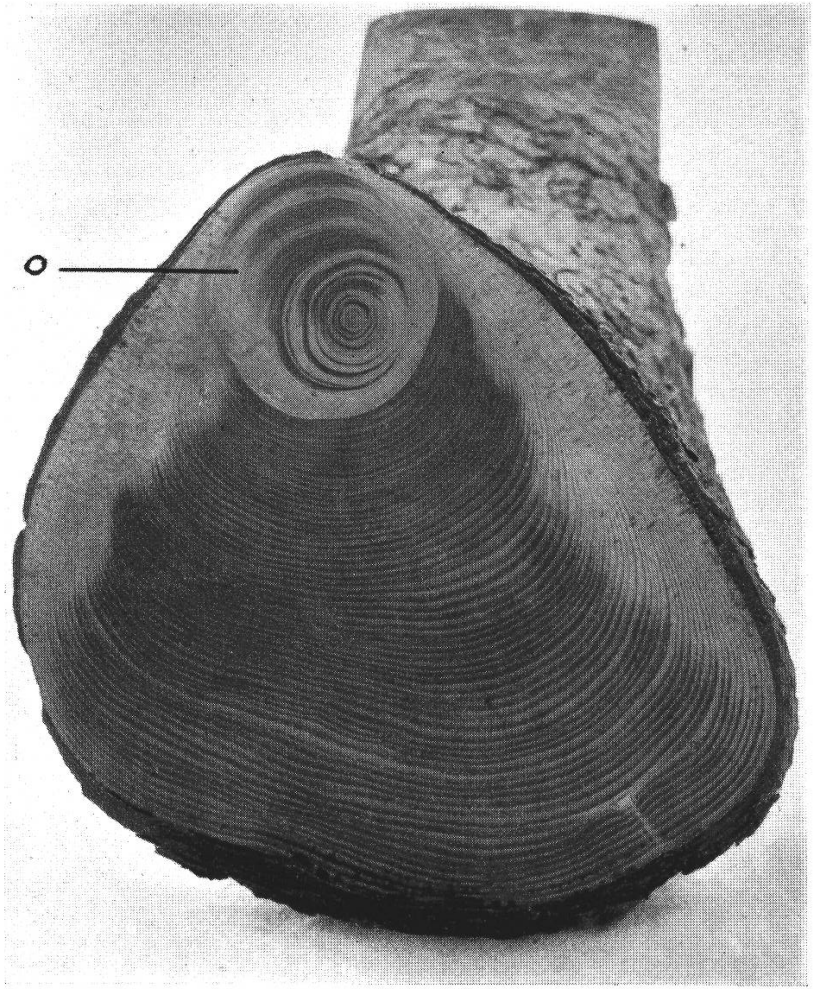
Die Zweckmässigkeitslehre setzt voraus, dass die Verdickung eines Organes so geschehe, dass es die ihm gestellten Aufgaben erfüllen könne. Da geotropische und mechanische Reize gleichzeitig in der gleichen Richtung wirken, ist es immer schwer zu entscheiden, ob in allen Fällen nur der erste und nicht der zweite wirke, wie man aus den Versuchen mit den Schlingen schliessen könnte. Unabhängig davon, welche unmittelbare Ursache die geo- und phototropischen Krümmungen auslöst, entwickelt sich der neugebildete Holzkörper unter verschiedenen Spannungsverhältnissen. Solche Spannungen treten übrigens überall in wachsenden Pflanzenorganen auf, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man aus dem Zentralzylinder der jüngsten Internodien von *Helianthus* das Mark herausschneidet, oder wenn man junge Zweige von Linde, Erle oder Rosskastanie längs in vier Sektoren spaltet und so der inneren Gewebespannung Gelegenheit gibt, sich auszuwirken.

Ob nun diese Spannungen durch geotropische Reize auf das Wachstum, oder durch Zellvermehrung, oder durch direkte Einwirkung mechanischer Kräfte entstehen, immer wird ihr Einfluss in der anatomischen Struktur zum Ausdruck kommen. Gegenüber diesen morphogenen Wirkungen polarisierender oder mechanischer Art verhalten sich die Zellen je nach den Pflanzen verschieden. Die Fasern z. B. können durch ihr Spitzenwachstum das gleitende Wachstum, sowie Fältelungen oder Torsionen des Holzkörpers verursachen. Über den Mechanismus ihres Spitzenwachstums erwähnen wir die Schlussfolgerungen von

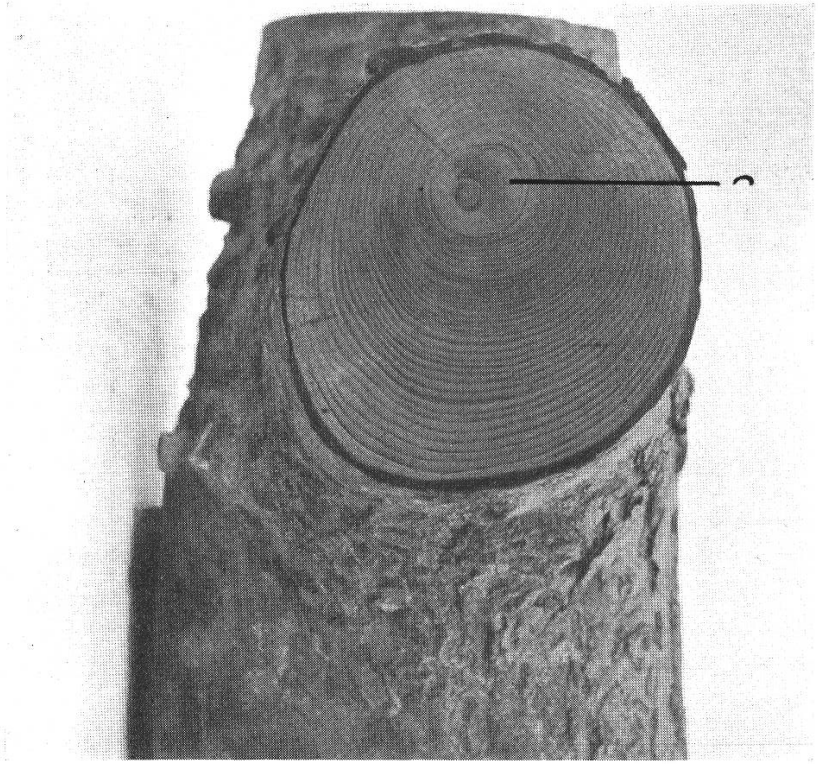


Figur 30.
Überhängende Kandelaberarve (Pinus cembra) auf Riffelalp, ca. 2100 m, April 1914. Zwei Seitenäste sind zu Ersatzgipfeln geworden. Der Haupttrieb ist von der Marke x an vollständig vertrocknet. Die Entwicklung des Rotholzes ist auf den Querschnitten a, b und c sehr stark, auf d und e dagegen schwach.

Tafel 9



A



B

Figur 31.

***Überhängende Kandelaberarve (Pinus cembra)* auf Riffelalp.**

A Querschnitt durch den Haupttrieb, der die Querschnittsdeformation und die starke Entwicklung von Druckholz zeigt.

B Querschnitt durch den Ast, der zu einem Ersatzgipfel geworden ist.

o = Partie des Haupttriebes, die ursprünglich der Felswand zugekehrt war.

F. Neef in seiner Arbeit « Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dicotylen » (1920, S. 251). « Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen einem „Koniferen-“ und einem „Dicotylen-Typus“ des Dickenwachstums... Die normale Kambiumtätigkeit beim Dickenwachstum setzt sich sowohl bei den Koniferen als auch bei den Dicotylen einerseits aus Tangentialteilungen, die die radiale Zunahme der Elemente veranlassen, und anderseits aus Horizontalteilungen mit nachfolgendem gleitendem Spitzenwachstum der kurzen Initialen zusammen, wodurch die tangentiale Verbreiterung des Umfanges der Organe ermöglicht wird. — Die Radialwände im Kambium, die eine Verdoppelung der Radialreihen in Holz und Rinde einleiten, rühren nicht von Radialteilungen her, ... sondern von der Umlagerung (Schrägstellung) der horizontalen Querwände zufolge des Spitzenwachstums. Diese Tatsache ist von entscheidender Bedeutung für die Erklärung des Zustandekommens von*Längenänderungen,* besonders der Längenzunahme des Kambiums, wie sie bei aktiven geotropischen und andern Krümmungen von Organen nach Beendigung ihres Längenwachstums auftreten. »

Die orientierende Wirkung der aus der Vegetationsspitze auswandernden Wuchsstoffe auf die Richtung und Streckung der Kambiumzellen kommt in einer andern Arbeit *Neefs* (1914, S. 465) deutlich zum Ausdruck :

« Durch Dekapitation des Haupttriebes kann sich in diesem an der Verzweigungsstelle die Richtung der Holzelemente, die ursprünglich mit der Achse des Haupttriebes parallel war, derart ändern, dass die Fasern dann in der Richtung des Seitentriebes verlaufen. »

Weiter (S. 477) : « Dabei folgen die Zellen ihrer polaren inneren Struktur gemäss dem Richtungsreiz des Seitentriebes derart, dass stets die *Sprosspole* der sich verlängernden Kambiumzellen dem Seitentrieb zustreben, während die *Wurzelpole* polaren Anschluss basalwärts, also in der Richtung der Wurzel suchen. »

Und ferner (S. 525) : « Der geradlinige Faserverlauf der Elemente in der normalen Pflanze, wie die durch Verzweigungen hervorgerufenen Änderungen im Faserverlauf, sind von dem polaren Richtungsreiz der Vegetationspunkte mitbestimmt. »

Zu erwähnen wären schliesslich noch die Schlussfolgerungen von Söding in seiner neuesten Arbeit über « Wuchsstoff- und Kambiumtätigkeit der Bäume » (1938, S. 639) :

« Der Wuchsstoff ist der natürliche Regulator der Kambiumtätigkeit. Er entsteht hauptsächlich in schwellenden und treibenden Knospen, Zweigen, Blättern und Blüten, in geringem Grade wohl auch in älteren Blättern. Er strömt im Kambium abwärts und regt das Dickenwachstum an.

Wahrscheinlich gibt der Wuchsstoff der Knospen und Triebe *nur den Anstoss* zum Dickenwachstum, während *das tätige Kambium seinen Wuchsstoff selbst bildet.*

Die Wuchsstoffbildung scheint also eine mittelbare Folge des Wachstums... *Wuchsstoffbildung und Wachstum erscheinen als ein einheitlicher Vorgang.* »

Aus diesen Feststellungen können wir wohl schliessen, dass *alle Wachstumserscheinungen* von der Erzeugung besonderer Wuchsstoffe begleitet sind, *wodurch aber die anatomische Differenzierung im Reaktionsholz keineswegs erklärt wird.* Nach F. A. Went (Biologisches Zentralblatt) sollen die Auxine in spezifischer Weise auf die Wanderungsrichtung der Nährstoffe, auf die Plastizität der Zellwände und auf das Zellwachstum einwirken, während H. Fitting annimmt, dass das

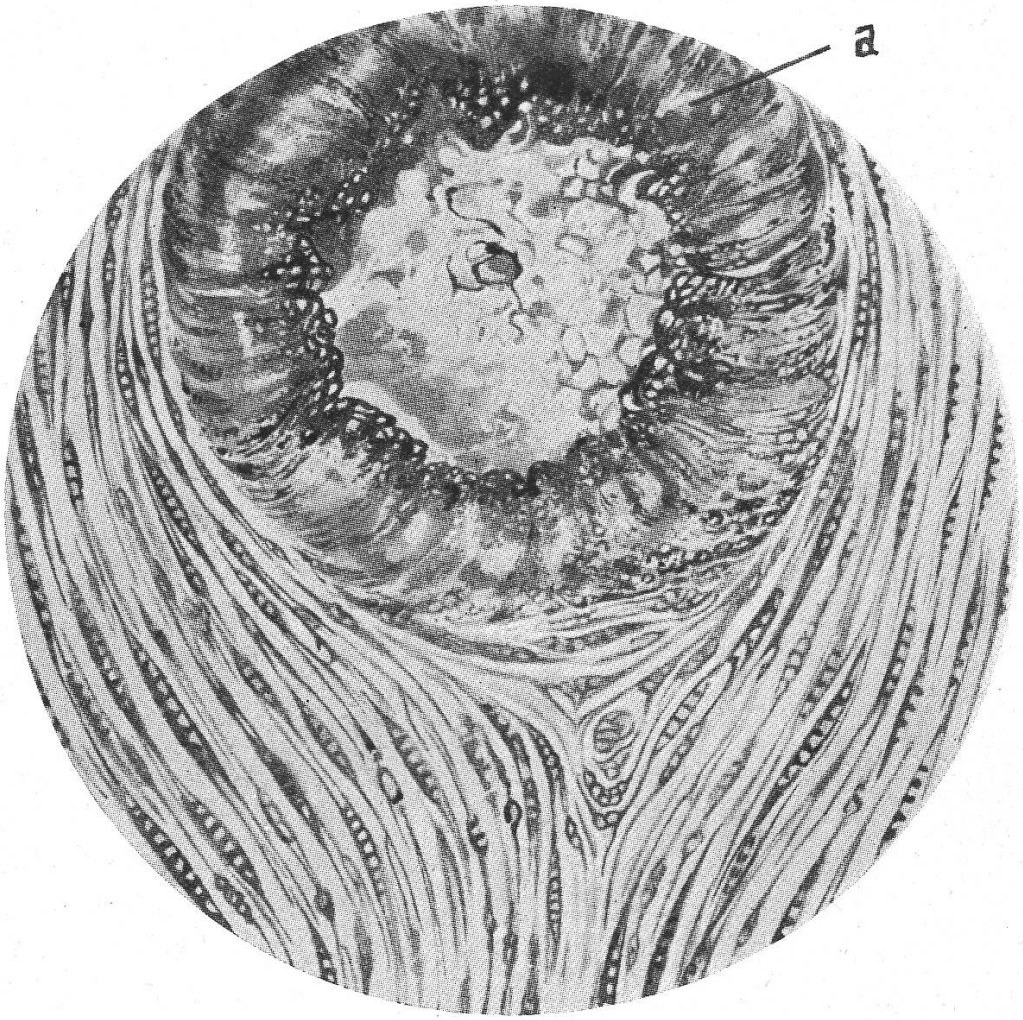


Fig. 32.

Verschiebung des Faserverlaufes durch einen Astansatz (a) bei einem Fichtenstamm. Die Verlängerung des Wasserweges verursacht bei der Astgabel ein Kompensationswachstum, das den leitenden Querschnitt des Holzes vergrössert.

lebende Protoplasma durch Wuchsstoffe gereizt werde, und auf diesen Reiz hin von sich aus Reaktionen auslöse, die in vorausbestimmter Weise zu zweckdienlichen Bewegungen oder Organbildungen führen. In anderer Form stossen wir hier auf den bereits besprochenen Gegensatz der Auffassungen, ob die Funktion das Organ schafft, dessen sie bedarf, oder ob umgekehrt das Organ im voraus entsteht, bevor es in Funktion tritt. Dieselbe Schwierigkeit besteht für die Erklärung der Polaritätserscheinungen und des exzentrischen Dickenwachstums. Ist die polarisierende Einwirkung der Schwerkraft auf die Orientierung der wachsenden Organe im Raume mittelbar oder unmittelbar, d. h. wirkt diese *direkt* auf das Zytoplasma ein, oder geschieht ihr Einfluss auf Umwegen über die Auslösung der Auxin-Bildung ?

Die gleiche Fragestellung gilt für das Dickenwachstum, das man nach F. Neef als einen Sonderfall des Längenwachstums auffassen kann, indem es polar gerichtet werde, so dass das Spitzenwachstum der Abkömmlinge des Kambiums zufolge des *gleitenden Wachstums* die Dickenzunahme des Holzkörpers in radialer und tangentialer Richtung bedinge.

Es gibt somit einerseits Organe, die gleichzeitig der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft und der mechanischen Wirkung ihres Gewichtes unterworfen sind, und geotropisch orientiertes Reaktionsholz bilden, und anderseits Organe, die durch horizontalen Winddruck beansprucht werden (Versuche von Hartig) oder experimentelle durch Zentrifugalkräfte der richtenden Wirkung der Schwerkraft entzogen worden sind (siehe Inversion der Exzentrizität, P. Jaccard, 1920), die ihr Reaktionsholz in Abhängigkeit von den herrschenden Biegungs-

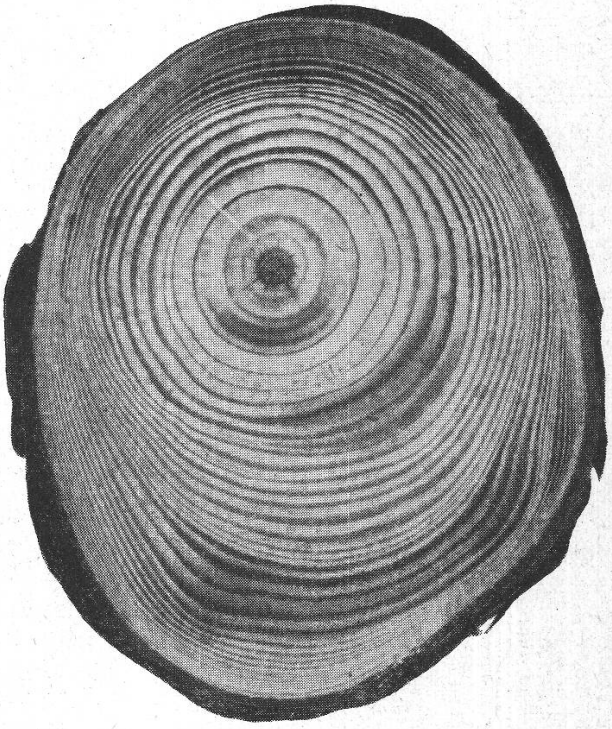


Fig. 33.
Querschnitt durch die Basis eines grossen Astes von *Pinus nigra,* der im Begriffe ist, sich geotropisch aufzurichten, mit auffallender Rotholzbildung. Das Rotholz war beim jungen Ast deutlich auf der Unterseite lokalisiert und wurde dann seitlich abgelenkt; schliesslich erscheint es auf der Oberseite, die durch die geotropische Aufkrümmung unter Druck gesetzt ist.

kräften ausbilden. Trotzdem unterscheiden sich die beiden Arten von Reaktionsholz, die so auf den gegensätzlichen Seiten der Organe erhalten werden, anscheinend nicht voneinander. Es scheint also, *dass in frei wachsenden Organen die polarisierenden und die mechanischen Einflüsse der Schwerkraft, gleichzeitig zur Auswirkung kommen.*

Die morphogene Wirkung mechanischer Kräfte auf die Anlage und Ausbildung der Festigungsgewebe in Organen, die unabhängig von der Richtung der Schwerkraft durch Biegungen oder Zug beansprucht werden, ist übrigens nicht zu verkennen. Sie wurde bekanntlich schon durch Schwendener in seiner mechanischen Theorie in mustergültiger Weise ins Licht gesetzt.

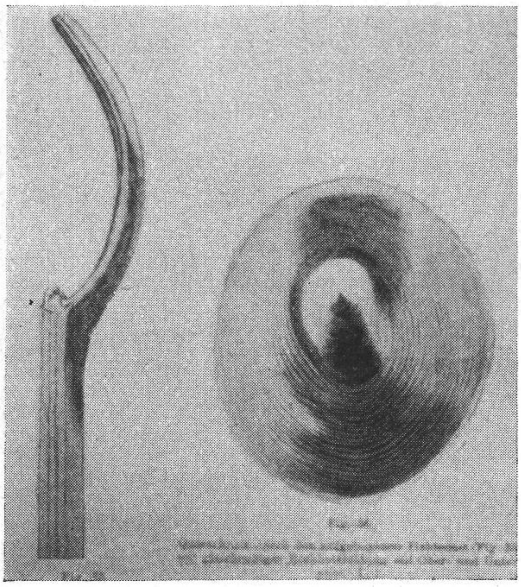
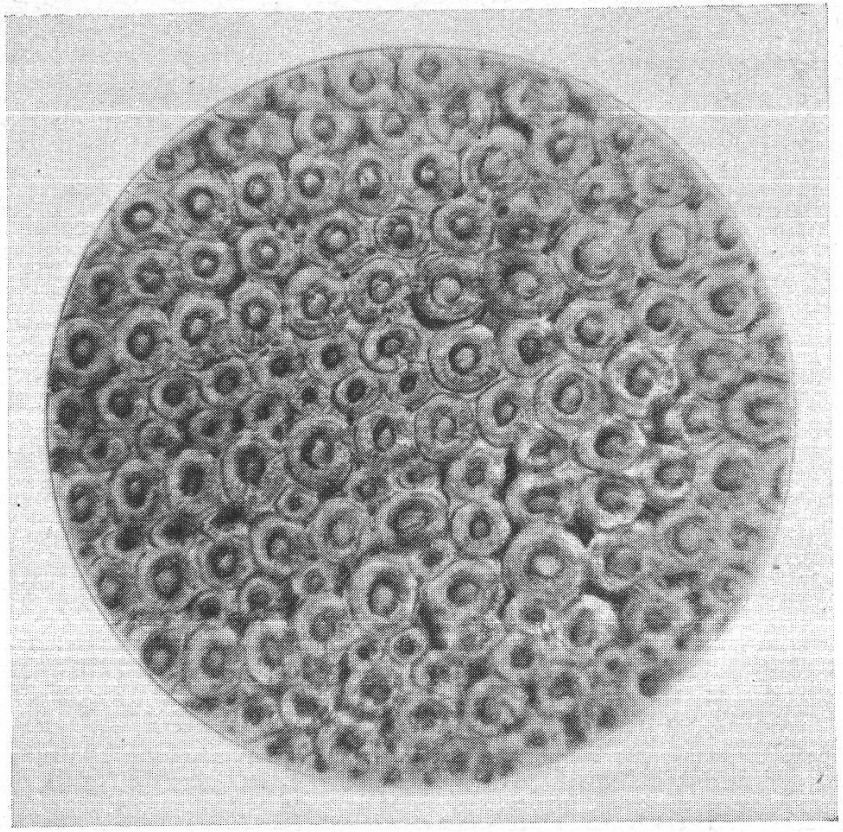
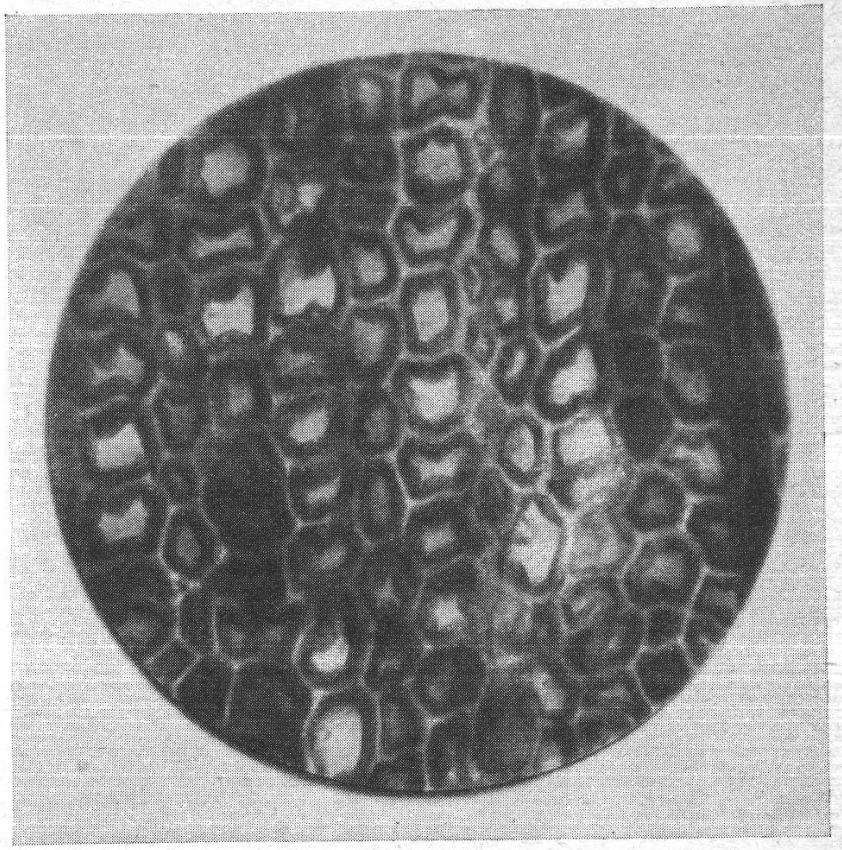


Fig. 34.
Längs- und Querschnitt durch einen aufgebogenen Ersatzgipfel einer Fichte. Gleichzeitige Rotholzbildung auf Ober- und Unterseite als Folge des Längsdruckes. Dieser wird auf der Oberseite durch die Überkrümmung verursacht (nach R. Hartig).

Die Figuren 35 und 36 zeigen anatomische Strukturen, die man schwerlich anders auffassen kann, denn als Auswirkung innerer und äusserer, sowohl physiologischer als auch mechanischer Kräfte. Dies gilt vor allem für das Rotholz auf der Oberseite des Astes von *Pinus nigra* in Fig. 33, die durch die geotropische Aufrichtung konkav und auf diese Weise in der Wachstumszone einer Längsdruckwirkung unterworfen wird, während die konvexe Unterseite die übliche Hypoxylie beibehält. Die Tatsache, dass die beschriebenen, zu Schlingen gebogenen Triebe und Äste ihr Reaktionsholz scheinbar unabhängig von den Zug- und Druckwirkungen ausbilden, die sich in frei wachsenden, durch ihr eigenes Gewicht gebogenen Ästen geltend machen, ist sicherlich recht rätselhaft; sie genügt jedoch meines Erachtens nicht, die grundlegende morphogene Wirkung mechanischer Kräfte in den zahlreichen, von mir untersuchten Fällen in Zweifel zu ziehen. Es wird immer schwer sein zu verstehen, wieso analoge oder gar identische Reaktionen, wie sie bei der Bildung des Reaktionsholzes zur Beobachtung gelangen, durch verschiedene Ursachen bedingt werden. Ebenso schwierig ist es übrigens



I



II

Fig. 35.

Pseudotsuga Douglasii.

I Rotholz auf der Unterseite } eines waagrechten Astes.
II Zugholz auf der Oberseite }

auch, eine Erklärung dafür zu geben, warum die Laubhölzer auf geotropische und mechanische Reize anders reagieren als die Nadelhölzer, da ja die ersten epixyl, die zweiten dagegen hypoxyl werden. Diese Tatsache ist um so weniger verständlich, als sich die Inversionen der Epixylie am Astansatz der Laubhölzer und der Hypoxylie am Wurzel-

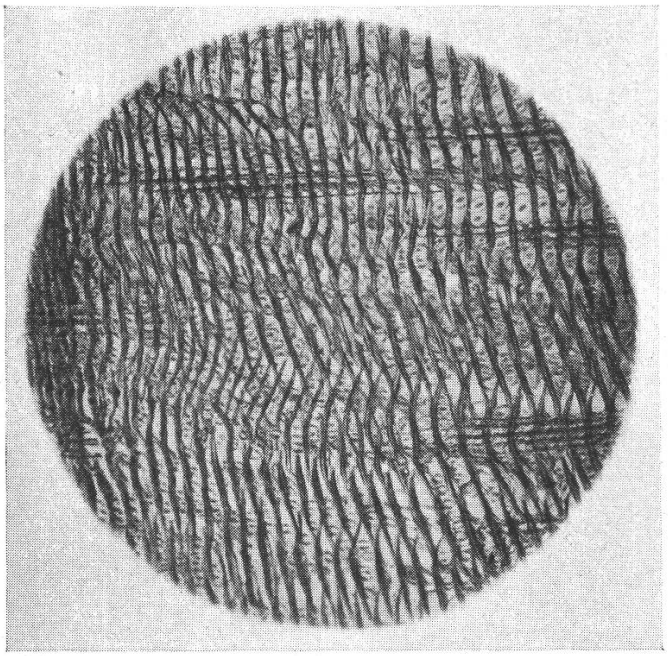


Fig. 36.
Gewundener Faserverlauf beim Wurzelhals von *Pinus Strobus*. Längsdruckwirkung! (Radialer Längsschnitt).

anlauf der Nadelhölzer unabhängig von geotropischen Einflüssen sehr leicht durch physiologische und mechanische Anforderungen erklären lassen.

* * *

Die Besonderheiten und die Dicke des Reaktionsholzes hängen hauptsächlich von den Ernährungsverhältnissen ab, d. h. von der Assimilation und dem Transpirationsstrom, der die Stoffaufnahme reguliert. Der auf- und absteigende Doppelsaftstrom, der das Transpirationswasser und die Assimilate in der Pflanze verteilt, bestimmt ausserdem die Konzentration des Zellsaftes und damit den osmotischen Druck der Zellen. Dieser Doppelsaftstrom wird nun nicht durch die gleichen Kräfte polarisiert. Der Wasseraufstieg ist energetisch hauptsächlich bedingt durch die Transpiration und die in den Blättern durch die osmotischen Zustandsbedingungen ausgelösten Saugkräfte. Der aufsteigende Wasserstrom entwickelt sich nach dem Prinzip des kleinsten Widerstandes. Ich habe gezeigt, welche morphogenen Veränderungen er in morphologischer und anatomischer Hinsicht mit sich bringt; diese äussern sich vor allem in der Verbreiterung der Stammbasis, sowie der Ast- und Wurzelansätze, die durch eine unvermittelte Ablenkung des Wassertransportes und der dadurch ausgelösten Wachstumssteigerung des Leitungsgewebes bedingt ist (Fig. 32).

Der gegenläufige, absteigende Saftstrom der Assimilate wird zweifellos durch die Schwerkraft polarisiert und folgt am leichtesten der vertikalen Richtung. Jede Beeinträchtigung oder Ablenkung des gradlinigen Saftstromes bringt gleichfalls entsprechende anatomische Veränderungen mit sich, die nicht nur in der Richtungsänderung besteht, sondern auch in einer Zunahme der Leitelemente, die die Bremsung des Saftstromes wieder wettmacht. C. T. Popesco (1936) schliesst daher, dass die Hauptrichtung und die Abweichungen des Saftstromes den gleichen Gesetzen gehorchen wie das Fliessen von Wasser und flüssigen oder halbflüssigen Lösungen in der Natur. Dieses Gesetz wird durch die Schwerkraft bedingt und äussert sich in der Strömungsrichtung in gerader Linie, nach dem grössten Gefälle und, wenn Hindernisse auftreten, nach dem Gesetze des kleinsten Widerstandes. In der unbelebten Welt macht sich eine polarisierende Wirkung der Schwerkraft getrennt von ihrer mechanischen Wirkung in der Strömungsrichtung nicht geltend; in der belebten, organisierten Welt ist sie dagegen in beständigem Widerstreit mit den innern, nach Grösse und Intensität stark veränderlichen Kräften, die vom Wachstum ausgelöst werden.

* * *

Wir wissen zur Zeit noch nicht, welche Rolle die osmotischen Kräfte neben ihrem Einfluss auf die Zellteilung, auf die anatomische Differenzierung der Zellelemente im Reaktionsholz spielen. Wir wissen jedoch (Jaccard 1934, Zellsaftkonzentration in der Kambialzone beim exzentrischen Dickenwachstum), dass « *die osmotischen Werte der Kambialzone ausnahmslos auf der breiten Seite der exzentrischen Querschnitte grösser sind als auf der gegenüberliegenden schmalen Seite* » (loc. cit. S. 56). Ich kann mir nicht vorstellen, dass die Strukturunterschiede der Holzfasern und Tracheiden allein durch Orientierungskräfte zustande kommen, ohne dass innere oder äussere mechanische Energiequellen mitbeteiligt wären. Die osmotischen Kräfte sind nicht nur für die Entwicklung des mechanischen Turgordruckes, der sich auf die Zellwände überträgt, verantwortlich, sondern sie sind auch Mitverursacher elektrischer Erscheinungen, indem sie bei der Elektrosmose mitwirken oder gerichtete, polare elektromotorische Kräfte erzeugen.

Polare elektrische Erscheinungen treten auch während des Stoffwechsels auf. Die Reibung des Wassers gegen die Gefässwandungen erzeugt die Elektrokapillarität. Schliesslich entstehen auch polare elektrische Felder durch die elektrischen Beziehungen der Atmosphäre zur Erde, deren Einfluss auf das Wachstum der Pflanzen noch sehr schlecht bekannt ist, wie aus den ziemlich widersprechenden Ergebnissen der Elektrokultur hervorgeht.

Wir wissen jedoch nicht, in welcher Weise solche elektrische Kräfte auf die anatomische Struktur der Leitelemente und der mechanischen

Gewebe der Pflanzen einwirken. Unsere Unkenntnis auf diesem Gebiete ist verständlich, denn die Pflanze ist im Verlaufe ihres Wachstums zwei verschiedenen Kategorien von Kräften unterworfen, die gleichzeitig mit ganz verschiedenem Endergebnis auf sie einwirken : einerseits die eigentlichen physikalischen Kräfte, die wir in Atmosphären, Meterkilogramm, Kalorien, Lux usw. messen, und anderseits atomare und molekulare Kräfte, die das Leben des Zytoplasmas beherrschen, und die wir unter anderem auf thermodynamischem oder galvanometrischem Wege ermitteln.

Das Ziel jedes Physiologen besteht darin, kausale Beziehungen zwischen anatomischen Strukturen oder morphologischen Gestaltungen und deren Funktionen für die Pflanze festzustellen. Der Teleologe (Finalist) kehrt das Problem um, indem er herauszufinden sucht, in welchem Masse eine Struktur oder Gestaltung ihrer Funktion, d. h. ihrem Zwecke entspricht, mit anderen Worten, wie die Gewebe und Organe den Bedürfnissen der Pflanze « angepasst » sind.

Sowohl vom philosophischen, als auch vom physiologischen Standpunkt aus ist es von grundlegender Wichtigkeit, welcher von diesen beiden Betrachtungsweisen man zuneigt. Wenn man annimmt, dass alle Formen und Strukturen lediglich durch die polarisierende Wirkung der Schwerkraft zustande kommen, unabhängig von den gleichzeitig auftretenden mechanischen Auswirkungen, setzt man die Existenz eines diffusen, dem Zytoplasma jedes Individuums innewohnenden spezifischen Formbegriffes voraus, der imstande ist, allen Eingriffen durch geeignete Gegenmassnahmen zu begegnen. Diese Betrachtungsweise annehmen, heisst jede Hoffnung aufgeben, den Mechanismus der Morphogenes je erklären zu können.

Dieser enttäuschenden Alternative stellen wir die ausserordentliche Vielgestaltigkeit der Mittel gegenüber, mit denen ganz verschiedene Pflanzen dieselben Funktionen erfüllen und anderseits die Ähnlichkeit der Gestaltungen, die unter der Bezeichnung « Konvergenzerscheinungen » bekannt sind, und zeigen, wie systematisch weit auseinanderliegende Pflanzen unter dem Einfluss bestimmter dominierender Aussenfaktoren dieselbe äussere Gestalt und innere Struktur annehmen. Muss man in diesem Falle die « erreichte Anpassung » als ihrem Zwecke entsprechend betrachten, oder als Ergebnis der Einwirkung biotischer, morphogener Faktoren ?

Besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die Konvergenzerscheinungen bei Organen, die morphologisch und physiologisch ganz verschieden sind, wie die Stiele schwerer Früchte, Luftwurzeln, Stengel von fliessendes Wasser bewohnenden Wasserpflanzen. Alle diese Organe sind einem Längszug ausgesetzt und weisen eine Anordnung ihrer mechanischen Gewebe im Achsenzentrum auf, die entschieden als kausale Auswirkung der vorhandenen Zugkräfte aufzufassen ist.

Die Geschichte der Wissenschaft zeigt uns, dass alle Theorien, die vorgeschlagen worden sind, um die Evolution oder die Vielgestaltigkeit der Formen und Funktionen der lebenden Organismen zu erklären, auf einer beträchtlichen Anzahl von unbestreitbaren Tatsachen beruhen. Trotzdem sind wir zur Zeit nicht imstande, eine vollständig befriedigende Erklärung der belebten Welt zu geben. Weder Lamarck und die Anhänger der Transformationslehre, noch Darwin und die Vertreter der Selektionstheorie konnten dieses Ziel erreichen. De Vries, der Mutationstheoretiker, und Lotsy mit seiner allgemeinen Kreuzungstheorie, glaubten, jeder zu seiner Zeit, für das Problem der Artenentstehung eine Lösung gefunden zu haben. Trotzdem jede dieser Theorien einen wahren Kern enthält, müssen wir feststellen, dass keine imstande ist, die Gesamtheit der so wunderbaren Erscheinungsformen der Tier- und Pflanzenwelt zu erfassen. Als Pflanzenphysiologe freue ich mich, zu sehen, wie jede Pflanze in individueller Weise den verschiedenen Kräften, die auf sie einwirken, und ganz besonders der Schwere, dieser allgegenwärtigen Kraft, der sich niemand entziehen kann, entgegentritt.

Nachtrag.

Die vorliegende Arbeit war schon im Druck, als ich die wichtige Abhandlung von E. Münch « Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand, besonders des Druck- und Zugholzes » (Flora *32*, 357 [1938]) erhalten habe. Auf Grund einer sehr eingehenden Untersuchung kommt dieser Autor zu folgendem Schluss : « *Der Zweck des schraubigen Baues der Zellwände besteht darin, Längskräfte in Querkräfte und Querkräfte in Längskräfte umzuformen.* Dadurch werden sowohl dynamische Längenänderungen zum Zwecke von Richtungsbewegungen, als auch beträchtliche Vorteile in der statischen Festigkeit erzielt. »

Dass die besondere Struktur der Zug- und Druckfasern bzw. Tracheiden statischen Anforderungen entspricht, ist weiter nicht verwunderlich, denn im allgemeinen besteht eine eindeutige Beziehung zwischen Aufbau und Funktion jedes Organes. Aber diese Feststellung gibt uns keine Auskunft über den *unmittelbaren Determinismus* der Organbildung. Die Überlegungen von E. Münch, deren Logik bestechend ist, sind rein *teleologisch.* Wenn man die erwähnte Schlussfolgerung liest, muss man erstaunen, auf wie komplizierte Weise die Tropismen der verholzten Pflanzen zustande kommen sollen. E. Münch erklärt nicht, wie die besondere Struktur der Zug- und Druckfasern bzw. Tracheiden entsteht, sondern er untersucht nur, wie diese Elemente, nachdem sie einmal gebildet sind, die geotropische Aufrichtung der Äste bewerkstelligen können. Er sieht in der schraubigen Struktur und in der verschiedenen chemischen Zusammensetzung der Zellwände

des Zug- und Druckholzes eine Anpassung an bestimmte Ziele, eine den statischen und dynamischen Anforderungen der geotropischen Aufrichtung zweckdienliche Einrichtung. Wie ich jedoch in der vorliegenden Arbeit zu zeigen versuche, gibt es viele Fälle, wo photo- oder geotropische Krümmungen zur Ausführung gelangen, ohne dass sich dabei typische Zug- oder Druckfasern bzw. Tracheiden entwickeln. Ferner entspricht die Verteilung dieser Elemente nicht immer genau der Richtung der antagonistischen Zug- und Druckwirkungen.

Ich bin allerdings auch nicht in der Lage, den unmittelbaren Determinismus der histologischen Differenzierung in Zug- und Druckholz zu erklären. Ich habe nur versucht, darzulegen, dass die Entstehung dieser Strukturen ohne Berücksichtigung der direkten Einwirkung *mechanischer Kräfte* unverständlich ist, und dass die beiden massgebenden Kräfte einerseits die osmotische Kraft, und anderseits das Gewicht der Organe vorstellen, indem das Gewicht in horizontalen Ästen antagonistische Zug- und Druckspannungen erzeugt. Denn schliesslich müssen sich doch die Holzfasern unter dem Einfluss von bestimmten Spannungen zu spezialisierten mechanischen Elementen differenzieren. Nachdem sie gebildet sind, tragen sie zweifellos zur Konsolidierung der erreichten Wachstumsrichtung bei, aber es scheint mir, dass man ihnen keine *aktive Kraft* zur Herbeiführung von Krümmungen zuschreiben kann.

Literatur.

Aus dem umfangreichen Schrifttum über das exzentrische Dickenwachstum können hier nur die in der vorliegenden Abhandlung erwähnten Arbeiten zitiert werden.

Bücher, H. Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. w. Botanik 43, 1906, S. 271—359 (40 Textfiguren).

Engler, A. Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume. Zürich 1918 (Beer & Co.).

Fitting H. Die Hormone als physiologische Reizstoffe. Biolog. Zentralblatt **56.** 69 (1936).

Friedrich, J. Über den Einfluss der Witterung auf den Baumzuwachs. Mitteil. forstl. Versuchsanstalt Österreichs, Heft 22, Wien 1897.

Hartig, R. Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Berlin 1901.

Hartmann, F. Ursachen und Gesetzmässigkeit exzentrischen Dickenwachstums bei Nadel- und Laubbäumen. Forstwiss. Centralbl. **54,** 497 (1932) (Parey, Berlin.)

Jaccard, P. Etude anatomique de bois comprimés. Mitteil. Schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchswesen, Bd. **10.** Zürich 1910.

— Accroissement en épaisseur de quelques conifères et ruptures de cimes provoquées par la surcharge des cônes. « Journ. forestier suisse » 1913.

— Anatomie de racines hypertendues. Rev. gén. de Bot. **25,** S. 359 (7 fig.), Paris 1914.

Jaccard, P. Über die Ursache des Dickenwachstums der Bäume. Naturwiss. Zs. Forst- u. Landwirtschaft **13** (1915) (Ulmer, Stuttgart).

— Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei waagerechten Ästen von Laubhölzern. Vierteljahrsschr. Zürcher Naturf. Ges. **62,** 303, Zürich 1917 (mit 2 Farbtafeln).

— Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une théorie de leur croissance concentrique et excentrique. Stiftung Schnyder von Wartensee, Zentralbibliothek Zürich, 1919, 200 S. in-4°, 74 Fig., 32 pl.

— Inversion de l'excentricité des branches produite expérimentalement. Rev. gén. de Bot. **32,** S. 273, Paris 1920 (2 pl.).

— Influence de la courbure des tiges sur leur croissance en épaisseur (Redressement géotropique et variations de structure anatomique du bois.) Mém. Soc. Vaud Sc. Nat. vol. **2,** n° 3, Lausanne 1925 (2 pl., 2 tabelles).

Jaccard, P. und Frey, A. Einfluss von mechanischen Beanspruchungen auf die Micellarstruktur, Verholzung und Lebensdauer der Zug- und Druckholzelemente beim Dickenwachstum der Bäume. Jb. wiss. Bot. **68,** S. 844 (1928) (8 Abb., 1 Tafel).

— Quellung, Permeabilität und Filtrationswiderstand des Zug- und Druckholzes von Laub- und Nadelbäumen. Jb. wiss. Bot. **69,** S. 549 (1928) (12 Abb.). 1 Tafel).

Jaccard, P. und Frey-Wyssling, A. Über Versuche zur Bestimmung der Zellsaftkonzentration in der Kambialzone bei exzentrischem Dickenwachstum. I. Jb. wiss. Bot **79,** S. 655—680 (9 Textfig). Geb. Bornträger, Leipzig, 1934.

Jaccard, P. Dito II. Fortsetzung. Jb. wiss. Bot. **81,** S. 35—58 (3 Textfig.) 1934.

Münch, E. Entstehungsursachen und Wirkung des Druck- und Zugholzes der Bäume. Forstl. Wochenschr. Silva **25,** 337, 345 (1937).

Neef, F. Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zs. f. Bot. **6,** 465 (1914) (32 Abb., 2 Tafeln).

— Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dicotylen. Zs. f. Bot. **12,** 225 (1920) (20 Abb.).

Popesco, C. T. La similitude des mouvements ondulatoires de la circulation et de la sédimentation de la matière morte et vivante dans la nature. Daniel-Festschrift, Université de Rennes, 1936, S. 187 (51 pl., 86 fig.).

Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im Bau der Monocotylen. Berlin 1874.

Söding, H. Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jb. wiss. Bot. **86,** 639 (1938) (5 Abb.).

Went, F. W. Allgemeine Betrachtungen über das Auxinproblem. Biolog. Zentralblatt **56.** 449 (1936).