

Über die Bedingungen der Heterophyllie bei *Petroselinum sativum* Hoffm.

Von Georg Lakon.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Die Petersilie (*Petroselinum sativum* Hoffm.) ist bekanntlich eine 2jährige, ausgesprochen heterophylle Pflanze; im 1. Jahre wächst sie rein vegetativ und besitzt anders gestaltete Blätter als im 2. Jahre der Entwicklung, wo die Pflanze zur Blütenbildung übergeht. In Schlechtendal's Flora¹⁾ werden die beiden Blattformen folgendermaßen beschrieben: „Im 1. Jahre, wo die Petersilie nur Wurzelblätter treibt, hat sie ein anderes Ansehen als im 2., wo sie Stengel und Blüten bildet. Die Wurzelblätter sind nämlich langgestielt, zwei- bis dreifach fiederig geschnitten, die Abschnitte eirund, am Grunde keilförmig und gegen die Spitze drei- bis mehrspaltig.“ Bei den blühreifen Pflanzen sind dagegen „die unteren Blätter dreifach gefiedert, mit eiförmig-keiligen, dreispaltigen und gezähnten Blättchen, die oberen Blätter dreizählig mit lanzettlichen, ganzen und dreispaltigen Blättchen“. Die allmählichen Übergänge der Blätter von der unteren dreifach gefiederten bis zur oberen dreizähligen Endform, veranschaulicht Fig. 2, welche die Form der aus verschiedenen Höhen einer normal entwickelten, blühenden Pflanze (Fig. 1) entnommenen Blätter wiedergibt. Blatt 1 ist das unterste, dem Wurzelstock am nächsten stehende Blatt. Unter Nr. 6 sind einige der obersten, in der nächsten Nachbarschaft der Blütenstände stehenden Blätter vereinigt. Nr. 2—5 stellen einige in verschiedenen Zwischenräumen stehende Blattformen dar, welche als Übergangsformen von der einen (Nr. 1) zu der anderen (Nr. 6) extremen Blattform zu betrachten sind. Die Umwandlung besteht in einer starken Verkürzung des Blattstieles und einer Reduktion sowohl der Fläche, wie auch der Anzahl der einzelnen Blattfieder. Die Endform ist ein dreiteiliges, fadenförmiges Blatt.

Unter den zahlreichen 2jährigen Exemplaren, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, befanden sich auch vereinzelte, die eine solche regelmäßige Umwandlung der Blattform, wie die oben auf Grund der Fig. 1 und 2 geschilderte, vermissen ließen. Ein solches „abnormes“

1) Flora von Deutschland, 5. Aufl., herausg. von Hallier, Bd. XXVII, pag. 89 ff.

Exemplar stellt Fig. 3 dar. Die Pflanze zeigt nur vereinzelte Blütenstände und hat einen abnormen Wuchs. Die allmählichen Übergänge in der Blattform sind über die ganze Pflanze unregelmäßig zerstreut. Fig. 4 zeigt einige der interessantesten, aus den verschiedensten Regionen der Pflanze entnommenen Blattformen. Blatt 1 ist aus der mit 1 bezeichneten Stelle der Fig. 3 entnommen. Es hat demnach eine seiner Lage nach normale Form, wie aus dem Vergleich mit dem Blatt 1 der Fig. 1 und 2 hervorgeht.

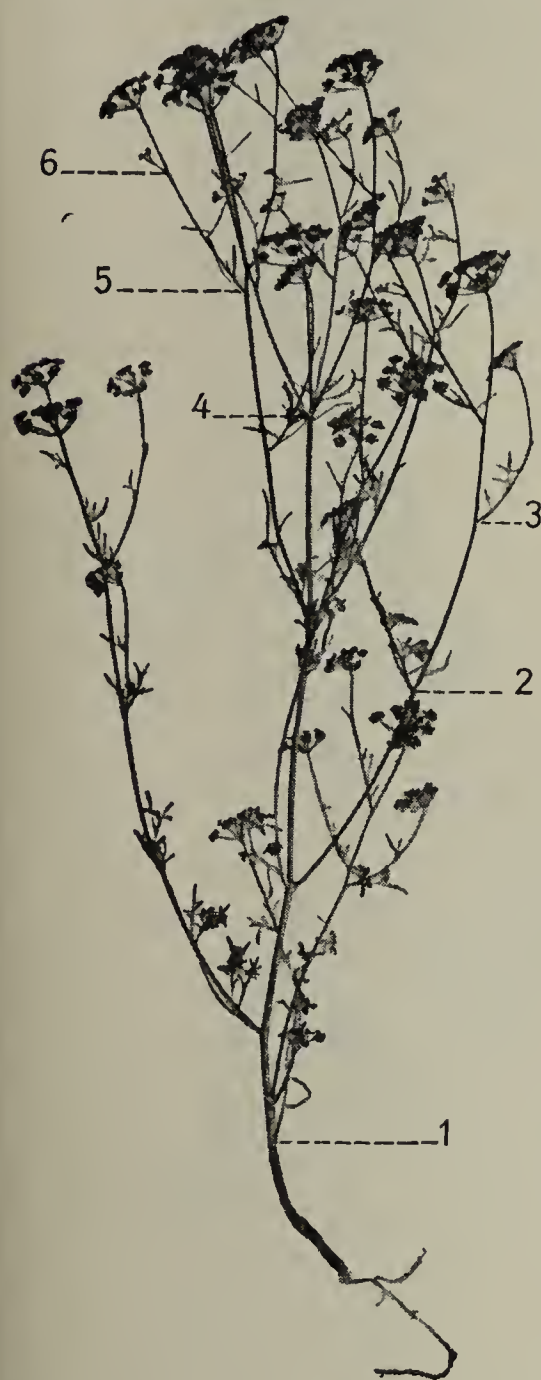


Fig. 1. Eine normal entwickelte, blühreife Petersilienpflanze.
(Ca. $\frac{1}{7}$ nat. Gr.)

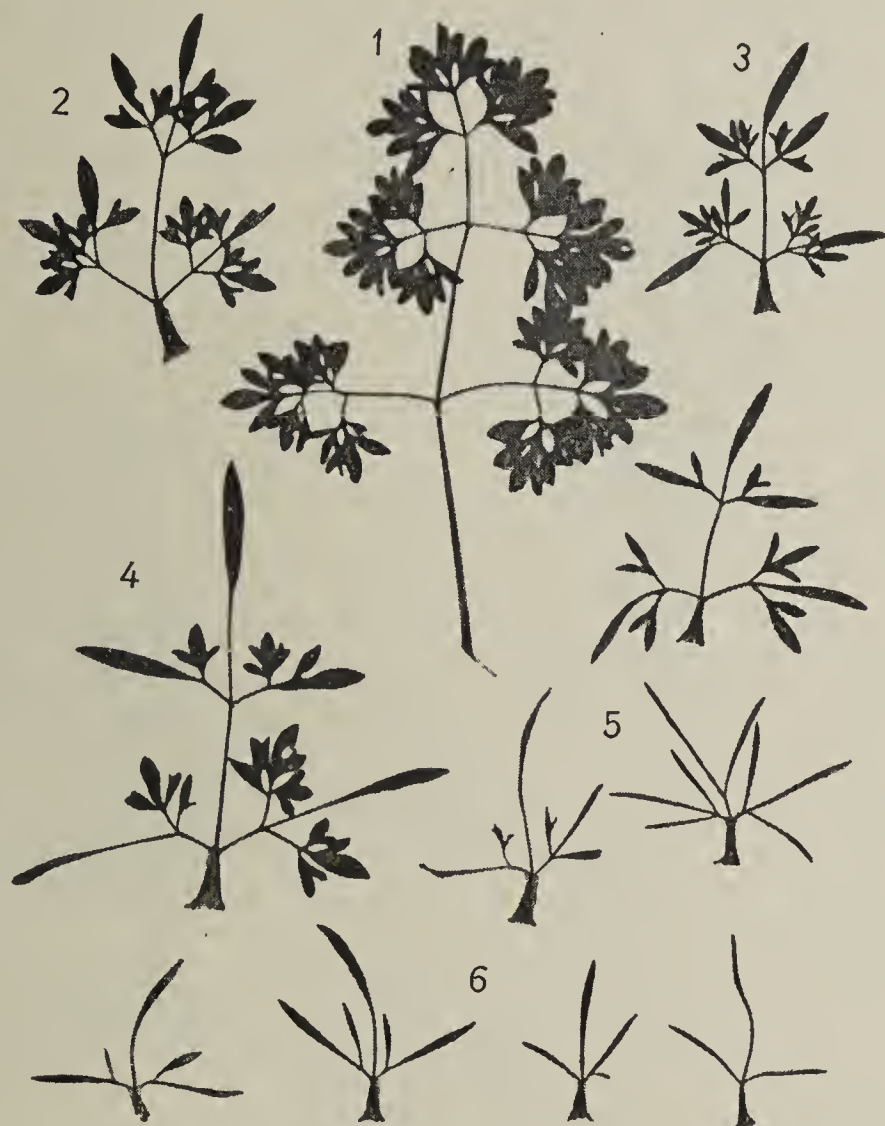


Fig. 2. Blattformen der auf Fig. 1 wiedergegebenen normalen, blühreifen Pflanze. Die Blätter 1—6 sind aus den mit den entsprechenden Zahlen bezeichneten Stellen der Fig. 1 entnommen.
(Ca. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.)

Die Blätter 2, 3 und 4 sind aus der Region 2 der Fig. 3 entnommen, und zwar 2 und 4 sind „äußere“ Blätter, während Blatt 3 zu einem nachträglich an der Achsel des Blattes 4 entstandenen Achseltrieb gehört. Die Blätter 2 und 4, welche also zu dem ursprünglichen Wuchssystem gehören, zeigen eine, ihrem Entstehungsort nach normale Form, welche den auf Fig. 1 und 2 unter Nr. 2, 3 und 4 wiedergegebenen

entspricht. Blatt 3 dagegen stellt einen „Rückschlag“ dar; es hat die Form der unteren Blätter, etwa wie das unter Nr. 1 abgebildete. Das Blatt 3 mußte aber seiner Lage nach zum mindesten die Form von Blatt 4 haben. Ähnliches gilt von den Blättern 5, 6 und 7. Blatt 5 und 6 sind aus der Region 3 (Fig. 3) entnommen. Blatt 5 gehört zum ursprünglichen Verzweigungssystem und hat eine mehr oder weniger

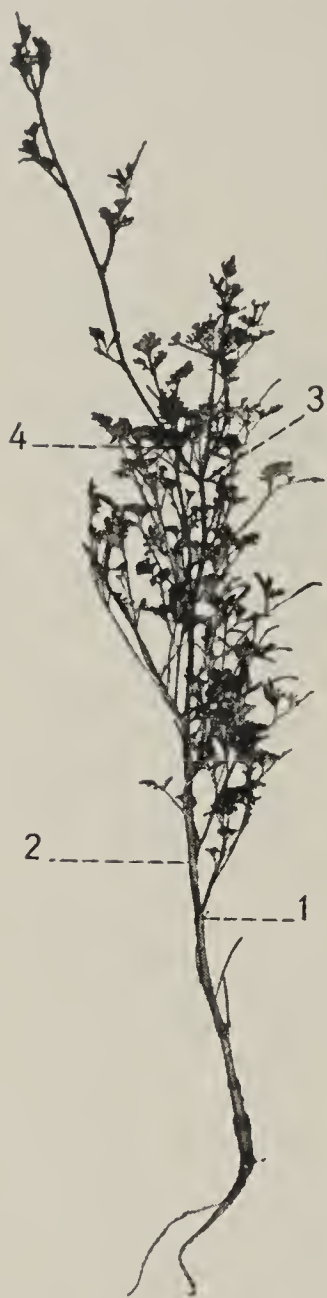


Fig. 3. Eine abnorme 2jährige Petersilienpflanze mit Rückschlägen zur Jugendform. (Ca. $\frac{1}{7}$ nat. Gr.)

seiner Lage entsprechende Form, Blatt 6 dagegen gehört zu einem sekundären Achselsproß und hat die Form der unteren Blätter; es stellt somit ähnlich wie Blatt 3 eine Rückschlagsform dar. Auch Blatt 7, welches aus der obersten Region (auf Fig. 3 mit Nr. 4 gezeichnet) am Fuße eines spät entstandenen Blütentriebes entnommen wurde, hat die Form eines „unteren“ Blattes.

Die beschriebene „abnorme“ Pflanze zeigt also nicht die übliche regelmäßige Umwandlung der Blattform von unten nach oben in chronologischer Reihenfolge; die verschiedenen Umwandlungsstadien sind vielmehr hier regellos miteinander vermengt. Das spontane Auftreten von derartigen Störungen in der Blattform bei der Petersilie machten es wahrscheinlich, daß diese Pflanzenart ein besonders gutes Objekt zur Prüfung der Frage nach den Bedingungen der Heterophyllie abgeben würde. Meine Untersuchungen bestätigen diese Vermutung vollkommen. Bei der Versuchsanstellung und bei der Behandlung der ganzen Frage überhaupt ging ich von unseren heutigen Kenntnissen von dem Wesen der Heterophyllie aus, die wir bekanntlich den bahnbrechenden Untersuchungen von Goebel verdanken. Die Goebel'schen Untersuchungen haben die Abhängigkeit der Heterophyllie von den äußeren Bedingungen in einwandfreier Weise bewiesen. Goebel hat vornehmlich an *Campanula rotundifolia*, einem zu derartigen Unter-

suchungen besonders günstigen Objekt, gezeigt, daß die Blattform von der Lichtintensität abhängig ist¹⁾. Bei Kultur in schwachem Licht

1) Vgl. folgende Arbeiten und Werke von Goebel: Über die Abhängigkeit der Blattform von *Campanula rotundifolia* von der Lichtintensität usw. (Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 1—13). — Eine merkwürdige Form von *Campanula rotundifolia*

verharrt die Pflanze in der Jugendform und bildet ausschließlich Rundblätter. Selbst die schon zur Folgeform übergegangenen Individuen können durch Herabsetzung der Lichtintensität zur Rückkehr zur Jugend-

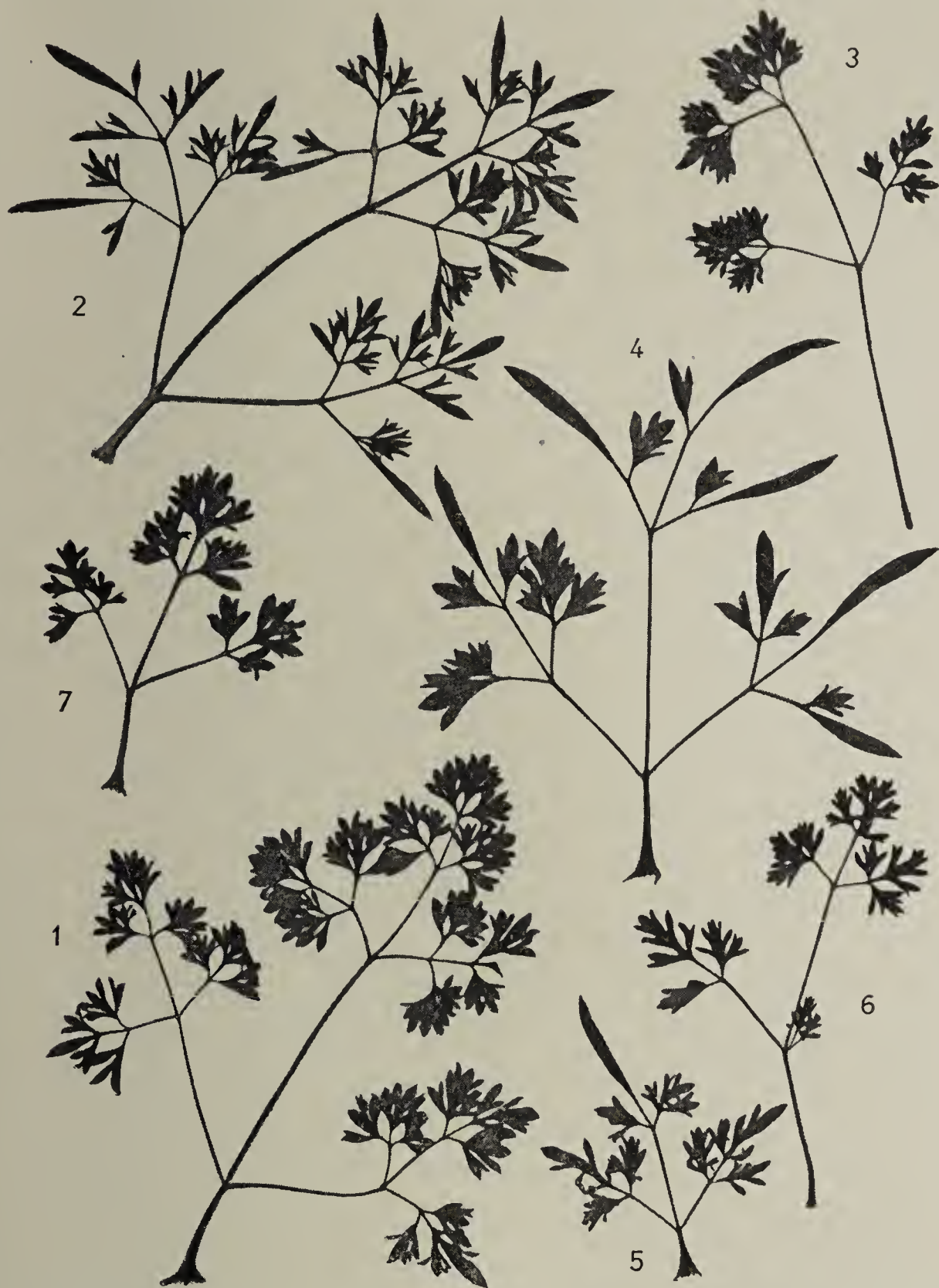


Fig. 4. Blattformen der auf Fig. 3 wiedergegebenen abnormen Pflanze. Nähere Erklärung im Text. (Ca. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.)

form gezwungen werden. Wir wissen aber andererseits, daß die Beeinflussung der Ausgestaltung der Pflanze durch die Außenwelt keine

(Ebenda 1905, Bd. XCV, pag. 232—234). — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen 1908, pag. 13 ff. — Organographie, 2. Aufl., 1. Teil, pag. 404 ff. — In diesen beiden zuletzt genannten Werken sind eingehende Behandlungen der Heterophyllie enthalten.

direkte ist. Die äußeren Bedingungen beeinflussen nämlich nicht unmittelbar die spezifische Struktur der Pflanze, sondern zunächst nur die in dieser innewohnenden, „inneren“ Bedingungen, welche ihrerseits auf die spezifische Struktur einwirken¹⁾. Es erwächst demnach der Forschung die wichtige, aber zugleich schwierige Aufgabe, die Natur der inneren Bedingungen, welche für die eine oder die andere Blattform maßgebend sind, aufzudecken. Goebel hat diese Sachlage folgendermaßen formuliert²⁾: „Indes handelt es sich hier ebensowenig wie in den anderen Fällen um eine ‚spezifische‘ Lichtwirkung. Das Licht wirkt insofern ein, als es die Stoffwechselvorgänge beeinflusst. Demgemäß kann eine Rückkehr zur Jugendform bei *Campanula* auch auf andere Weise erzielt werden, durch jede größere Störung in der Entwicklung der Pflanze (z. B. wenn man Sprosse mit Langblättern als Stecklinge benutzt), welche, wie wir annehmen dürfen, eine anderweitige Stoffverteilung — namentlich ein anderes Verhältnis der organischen und anorganischen Stoffe bedingen, als es ‚normal‘ vorhanden ist.“ In diesem Satze Goebel's haben wir zugleich den ersten Versuch, die Natur der inneren Bedingungen, welche die Heterophyllie beherrschen, festzustellen. Es ist selbstverständlich, daß jeder Versuch zur Feststellung der Natur der inneren Bedingungen gegenwärtig, wo wir uns über die chemischen und physikalischen Vorgänge innerhalb der lebenden Zellen nur grobe Vorstellungen machen können, nur hypothetischen Wert haben kann. Unanfechtbar ist aber die Grundlage der Goebel'schen Hypothese, nämlich die Annahme, daß Ernährungsverhältnisse für die Heterophyllie maßgebend sind. An einer anderen als der schon zitierten Stelle präzisiert Goebel³⁾ näher das für die Bildung der höheren Blattform maßgebende Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen, und zwar als ein Überwiegen der ersteren über die letzteren. Er zeigt, daß sowohl die Eingriffe, welche eine direkte einseitige Verminderung der organischen Substanz, wie diejenigen, welche eine einseitige Erhöhung der Nährsalzaufnahme bewirken, das Verharren in der primären Blattform bzw. die Rückkehr zu derselben zur Folge haben. Die Auffassung Goebel's findet auch in einem weiteren Umstand eine wichtige Stütze. Die Heterophyllie geht bekanntlich mit dem vegetativen Charakter bzw. der Blühreife des Individuums Hand

1) In der Nomenklatur folge ich Klebs (vgl. hierzu meine kurze Darstellung im *Biolog. Zentralblatt* 1915, Bd. XXXV, pag. 407 ff.).

2) *Organographie*, 2. Aufl., 1. Teil, pag. 408.

3) Einleitung in die experimentelle Morphologie, 1908, pag. 13—14. (Vgl. auch pag. 10 daselbst.)

in Hand. Die „unteren“ Blätter kennzeichnen das rein vegetative Stadium, während die höhere Blattform für die reproduktive Phase der Entwicklung charakteristisch ist. Dieses Verhältnis zwischen Blattform und reproduktivem Charakter der Pflanze tritt auch bei den Petersilienpflanzen hervor. Der normale, allmähliche Verlauf der Blattformwandlung endet mit der Blütenbildung; bei den abnormen Individuen bedeutet der Rückschlag zu der unteren Blattform einen Verzicht auf die Blütenbildung. Die beschriebene abnorme Petersilie ist nur stellenweise zur spärlichen Blütenbildung gelangt: nur dort, wo ein Blütenstand zur Entwicklung gekommen ist, ist auch die Endform der Blätter erreicht worden. Goebel hat auf Grund seiner Erfahrungen mit *Campanula* darauf hingewiesen¹⁾, daß eine direkte Korrelation zwischen Blütenbildung und Blattform nicht besteht. Blühreife und höhere Blattform fallen nur deswegen zusammen, weil sie von denselben äußeren Bedingungen veranlaßt werden. Da wir aber andererseits angenommen haben, daß die äußeren Bedingungen zunächst die Herstellung bestimmter innerer Bedingungen herbeiführen, welche für die Entwicklung und morphologische Ausgestaltung maßgebend sind, so müssen wir den Schluß ziehen, daß für den Eintritt der Blühreife und für die Bildung der höheren Blattform gleichartige innere Bedingungen ausschlaggebend sind. Falls die Annahme Goebel's zutrifft, daß für die Blattform das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen den Ausschlag gibt, so müßte dieses Verhältnis auch für die Blütenbildung von Bedeutung sein. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Die Erkenntnis von der Bedeutung eines relativen Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze für die Blütenbildung hat sich in den letzten Jahren vornehmlich dank den Untersuchungen von Klebs Bahn gebrochen²⁾. Es besteht heute kaum ein Zweifel darüber, daß diese Annahme wohl begründet ist.

Bei meinen Untersuchungen über die Heterophyllie bei der gemeinen Petersilie, die in der vorliegenden Arbeit besprochen werden sollen, und welche den Zweck verfolgen, gerade die Bedeutung der für die Heterophyllie maßgebenden inneren Bedingungen nachzuweisen und Anhaltspunkte für die Beurteilung der Natur derselben zu liefern, richtete ich den obigen Darlegungen gemäß das Augenmerk stets auf diejenigen Eingriffe oder Kombinationen von äußeren Bedingungen, welche bekanntermaßen geeignet sind, ein bestimmtes Verhältnis zwischen

1) Flora 1896, pag. 6.

2) Vgl. hierzu die Darstellung Klebs' in Handwörterb. d. Naturw., Bd. IV, pag. 288 ff.

organischer Substanz und Nährsalzen herzustellen. Zunächst operierte ich im Frühjahr mit soeben überwinterten, also 2jährigen Pflanzen. Ich versuchte durch reichliche Düngung, hohe Feuchtigkeit und Abschwächung der Lichtintensität ein Überhandnehmen der Assimilate, und somit auch den Eintritt der Pflanze in die zweite Phase der Entwicklung zu verhindern. Diese Behandlung hatte indessen nur in wenigen Fällen das vollständige Zurückbleiben der Pflanzen in der sonst nur für die erste Entwicklungsphase charakteristische Form zur Folge. Die Pflanze zeigte in den meisten Fällen deutlichen Widerstand. Derselbe bestand in der Regel darin, daß die ersten Schritte zum

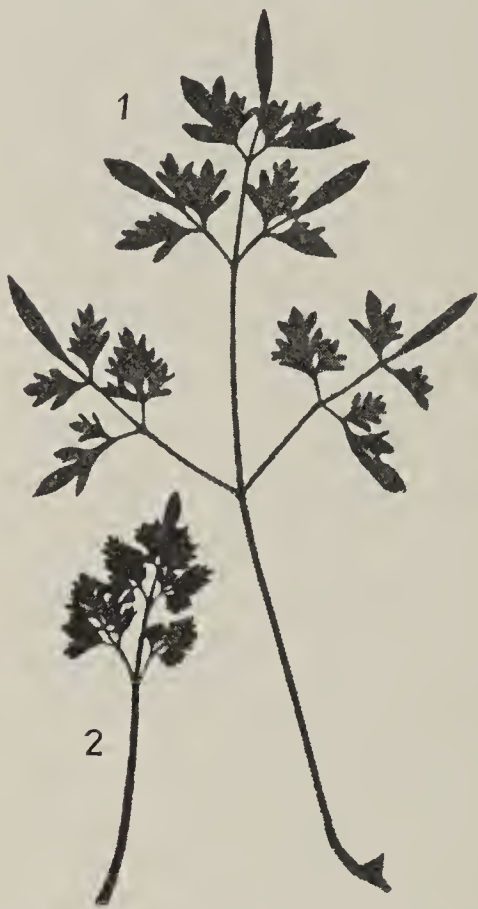


Fig. 5. Blätter einer vollständig in die Jugendform zurückgekehrten, 2jährigen Petersilienpflanze. Nähere Erklärung im Text. (Ca. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.)

Übergang in die Folgeform getan wurden. Aber nur wenige Individuen schritten weiter zur Bildung eines „Blüten“stengels; diese Individuen glichen dem oben beschriebenen abnormen Exemplar, indem sie gar nicht oder nur äußerst spärlich zur Blütenbildung übergingen und rein vegetative Aussprossungen mit Rückschlag zu der Jugendform aufwiesen. In den meisten Fällen brachten die Pflanzen die ersten Übergangsformen zu der höheren Blattform hervor, ohne zur Stengelbildung überzugehen; der Widerstand wurde dann aufgegeben und die Pflanzen bildeten reichlich Blätter der „unteren“ Form. Diese Pflanzen glichen also im Gesamthabitus den 1jährigen Individuen; nur bei näherer Beobachtung konnte festgestellt werden, daß die zu Anfang des zweiten Frühjahrs gebildeten Blätter „abnorme“ Form hatten. Bei diesen Pflanzen kann man also drei Perioden der Blattentwicklung unterscheiden: die äußeren,

im 1. Jahre der Entwicklung gebildeten Blätter haben die normale Jugendform; die folgenden, im Frühjahr des 2. Jahres gebildeten Blätter stellen die ersten Übergangsformen zur Folgeform dar; die zentralen, zuletzt gebildeten Blätter sind Jugendblätter und gleichen in der Form den äußersten. Fig. 5 gibt zwei Blätter einer solchen Pflanze wieder: Blatt 1 wurde im Anfang des 2. Lebensjahres gebildet und stellt eine Übergangsform zu der Folgeform dar; Blatt 2 wurde später gebildet und hat die typische Form der Jugendblätter.

Ich konnte leider keine so große Anzahl von Pflanzen den ver-

schiedensten Außenfaktoren unterwerfen — viele Versuchspflanzen gingen zunächst infolge extremer Behandlung zugrunde —, wie es erforderlich wäre, um den Anteil der einzelnen Faktoren für die erfolgte Rückkehr zu der Jugendform festzustellen. Immerhin war es auffallend, daß im Anfang des 2. Jahres am wenigsten die Verminderung der Lichtintensität wirksam war; am besten wirkte dagegen zu jener Zeit die hohe Bodenfeuchtigkeit und gute Düngung. Alles deutete darauf hin, daß hier nicht durch Herabsetzung der Assimilation, sondern nur durch Erhöhung der Nährsalzzufuhr das erstrebte Ziel, d. h. die Verhinderung eines Überhandnehmens der organischen Substanz über die Nährsalze erreicht werden kann. Diese Vermutung wurde andererseits durch theoretische Erwägungen gestützt. Das Aussprossen zu Anfang des 2. Jahres geht tatsächlich auf Kosten der im Wurzelstock aufgespeicherten organischen Substanz vor sich, während die Neuproduktion organischen Materials durch die Assimilation wenig ins Gewicht fällt. Die eigene Assimilation kommt erst später zur Geltung, wenn eine Erschöpfung des aufgespeicherten organischen Materials sich bemerkbar zu machen anfängt. Die Herabsetzung der Assimilation durch Lichtverminderung erwies sich in der Tat bei der späteren Entwicklung im 2. Jahre als sehr wirksam. Zu dieser Zeit konnte verminderte Lichtintensität, hohe Bodenfeuchtigkeit und Düngung das volle Zurückhalten der Pflanze in der Jugendform herbeiführen.

Der hartnäckige Widerstand, den die Petersilie im Anfang des 2. Entwicklungsjahres gegen jeden Versuch zum völligen Zurückhalten in der Jugendform zeigt, muß demnach auf dem Umstand beruhen, daß die Pflanze infolge der Aufspeicherung organischer Substanz im 1. Lebensjahre schon mit dem zur Ausbildung der Folgeform nötigen Überschuß an organischer Substanz in das 2. Lebensjahr übergeht. Die Richtigkeit dieser Annahme konnte ich durch folgenden Versuch beweisen: Einige Petersilienpflanzen wurden im Anfang des 2. Lebensjahres ihres Blattwerks vollständig beraubt; sie entwickelten — obwohl bei ihnen eine Neubildung organischer Substanz durch die eigene Assimilation ganz unmöglich war — unmittelbar aus der Erde Blätter, die Übergänge zu der höheren Blattform darstellten. Besonders deutlich war dieser Erfolg, wenn die Wurzelstöcke bei der Entblätterung aus der Erde genommen wurden, um dann wieder eingepflanzt zu werden. Der Vorteil dieser Behandlung lag anscheinend darin, daß beim Ausgraben der Pflanzen die Wurzeln verletzt werden, so daß zuerst die Nährsalzversorgung ungenügend war, was das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze förderte. Solche unmittelbar aus

dem Wurzelstock hervorgebrachten Übergänge zur höheren Blattform zeigt Fig. 6.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß die Petersilie schon beim Übertritt in das 2. Lebensjahr mit den für die Hervorbringung der Folgeform maßgebenden inneren Bedingungen ausgerüstet ist. Daraus folgt, daß wenn wir die Entwicklung dieser Pflanze vollkommen beherrschen und den Übertritt in die Folgeform ausschalten wollen, das Zustandekommen der maßgebenden inneren Bedingungen verhindern müssen: die Pflanze muß demnach schon während des 1. Lebensjahres der veränderten Kultur unterworfen werden.

Bei den Versuchen, die ich nunmehr anstellte, wurden die Pflanzen sofort nach erfolgter Keimung den Kulturbedingungen unterworfen, welche geeignet sind, den Eintritt der die Folgeform bestimmenden inneren Bedingungen zu verhindern. Hier war die schwache Beleuchtung von vornherein von ausschlaggebender Bedeutung. Pflanzen, welche während des 1. Entwicklungsjahres in gedämpftem Licht bei hoher Feuchtigkeit kultiviert wurden, machten auch im Anfang des 2. Jahres keine Anstalten, in die Folgeform überzugehen. Die Blätter solcher Individuen waren ungewöhnlich langstielig und sehr zart, der unterirdische Teil blieb schwach und unentwickelt.

Fig. 6. Unmittelbar aus dem Wurzelstock hervorgebrachte Petersilienblätter als Übergangsformen zur Folgeform. (Ca. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.)

Bei Anwendung von veränderten Kulturbedingungen ist es keinesfalls leicht, die richtige Kombination zu treffen; viele Versuchspflanzen gingen infolge extremer Behandlung zugrunde. Die Pflanzen sind insbesondere gegen nachträgliche Trockenheit äußerst empfindlich. Viele Pflanzen überwinterten schlecht, trieben im darauf folgenden Frühjahr entweder überhaupt nicht oder nur äußerst kümmerlich aus und gingen schließlich zugrunde; es hatte den Anschein, als ob diese Pflanzen während der Überwinterung stark gelitten hätten. Um diesen Schwierigkeiten auszuweichen, unterwarf ich einige Pflanzen einer anderen, viel bequemerem Behandlung. Dieselbe bestand darin, daß die Verhinderung des Überhandnehmens der organischen Substanz über die Nährsalze

nur durch andauernde Entfernung der älteren ausgewachsenen Blätter angestrebt wurde, so daß die Pflanzen — abgesehen von einer reichlichen Wasserzufuhr und Düngung — den natürlichen äußeren Bedingungen, insbesondere der ungeschwächten natürlichen Beleuchtung überlassen werden konnten. Die Blätter wurden abgenommen, sobald sie ein gewisses Alter erreicht hatten. Diese Behandlung hatte in den meisten Fällen vollen Erfolg. Die Versuchspflanzen trieben im 2. Lebensjahre rein vegetativ aus und bildeten ausschließlich Blätter von der Jugendform.

Dieser letztere Versuch bestätigt somit die theoretischen Voraussetzungen aufs beste und zeigt in unzweideutiger Weise, daß die Entwicklung und morphologische Ausgestaltung der Pflanze von gewissen inneren Bedingungen abhängt; es liegt in unserer Hand, durch Einwirkung bestimmter äußerer Faktoren die Herstellung dieser inneren Bedingungen herbeizuführen. Der Versuch gibt aber ferner Auskunft über die Ursache einiger Unregelmäßigkeiten, die vielfach die in Gemüsegärten gezogenen Petersilienpflanzen zeigen. Letztere weisen nämlich öfters, insbesondere im 2. Lebensjahre, eine ungleichmäßige Entwicklung auf; viele von ihnen gehen sofort zur reichlichen, andere erst später und dann nur zur kümmerlichen Blütenbildung über. Die Herstellung der die Folgeform bestimmenden inneren Bedingungen ist demnach bei benachbarten und denselben äußeren Wachstumsbedingungen unterworfenen Exemplaren verschieden weit gediehen. Dieser Umstand erscheint beim ersten Blick befremdlich und erweckt den Eindruck eines Widerspruches gegen die Annahme von der Beeinflussung der Entwicklung durch die Außenwelt; die einzelnen Exemplare zeigen „individuelle“ Verschiedenheiten, die den Anschein von „erblich fixierten“ Eigenschaften bieten. Die Erscheinung hat indes mit irgendwelchen erheblich fixierten Eigenschaften nichts zu tun; sie ist allein auf den Umstand zurückzuführen, daß die einzelnen Petersilienpflanzen in den Gemüsegärten im 1. Entwicklungsjahre zufälligerweise in verschiedenem Maße ihrer Blätter beraubt werden! Bei wiederholter, starker Verstümmelung gehen die auf guter Gartenerde wachsenden Petersilien überhaupt nicht zur Folgeform über. Aus demselben Grunde kommen hier am meisten abnorme Formen vor. Diese Abnormitäten bei Gartenkultur sind äußerst lehrreich, sie werden aber viel zu wenig beachtet. Eine einzige Angabe über abnorme Petersilienblätter fand ich bei Masters¹⁾, worin ein Blatt beschrieben wird, welches Ähnlich-

1) Pflanzenteratologie. Übersetzung von Dammer. Leipzig 1886, pag. 494, Fig. 230.

keit mit den eingangs erwähnten Übergangsformen hat. Dieses Blatt unterscheidet sich von jenen Formen dadurch, daß bei ihm nicht die Endlappen, sondern die Seitenfieder den Übergang zu der Folgeform zeigen. Es besteht wohl kein Zweifel, daß wir auch in diesem Falle die Neigung zum Übergang in die Folgeform zu erblicken, die infolge gewisser Ernährungsstörungen entstanden ist.

Die verschiedene Ausgestaltung der inneren Bedingungen infolge der ungleichen Entblätterung erklärt auch den verschiedenen Grad des Widerstandes, den die aus den Gemüsegärten entnommenen Petersilienpflanzen den äußeren Eingriffen zur Unterdrückung der Folgeform im Anfang des 2. Lebensjahres entgegenstellen.

Bei den mitgeteilten Untersuchungen sind wir von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Annahme Goebels von der Bedeutung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen für die Heterophyllie zutrifft. Wir haben die Pflanze denjenigen äußeren Bedingungen und Eingriffen unterworfen, welche geeignet sind, dieses Verhältnis in bestimmte Bahnen zu lenken. Der positive Ausfall der Versuche bildet den Beweis für die prinzipielle Richtigkeit der hypothetischen Voraussetzung. Zu ähnlichen Schlüssen ist in allerneuester Zeit W. Vischer¹⁾ gelangt auf Grund von experimentellen Untersuchungen über die Bedingungen der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Die zahlreichen untersuchten xerophilen Arten zeigten kein inneres „Bedürfnis“ zum Übergang in die Folgeform; dieselbe wird vielmehr infolge der Herstellung bestimmter innerer Bedingungen, und zwar eines Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze herbeigeführt. Sobald diese inneren Bedingungen durch die früheren, d. h. diejenigen der Jugendform, — welche in einem Überwiegen der Nährsalze bestehen — ersetzt werden, findet ein Rückschlag in die Jugendform statt. Es ist dabei gleichgültig, durch welche äußere Faktoren oder Eingriffe die maßgebenden inneren Bedingungen, d. i. das bestimmte Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen, hergestellt werden. Um die Rückkehr in die Jugendform zu erzielen, wendete Vischer folgende äußere Faktoren an: Verdunkelung, Einsetzen in Nährlösung, Zurückschneiden, hohe Luftfeuchtigkeit. Alle diese Behandlungen hatten die Herbeiführung der Jugendform zur Folge, und die Aschenanalysen zeigten, daß hierbei das Verhältnis des Aschen-

1) Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen (Flora 1915, Bd. CVIII, pag. 1—72).

gehaltenes zur Trockensubstanz zugunsten der ersteren verschoben wurde. Bezüglich der Frage, wie das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen durch die erwähnten äußeren Faktoren beeinflusst wird, hebt Vischer mit Recht hervor, daß bezüglich der ersten drei Punkte keine Zweifel bestehen können. Was den Einfluß der Luftfeuchtigkeit betrifft, so kommt Vischer auf Grund eingehender Erörterungen zu dem Schluß, daß dieselbe nicht direkt durch Herabsetzen eines etwaigen Transpirationsreizes, sondern ebenfalls nur durch Beeinflussung des Stoffwechsels zu ungunsten der Assimilate zu wirken scheine, eine Ansicht, der auch ich vollkommen beistimme. In welcher Weise aber diese Beeinflussung stattfindet, konnte Vischer nicht feststellen. Auf Grund von Erwägungen, die ich bei einer späteren Gelegenheit eingehend darzulegen gedenke, bin ich zu der Ansicht gekommen, daß die für die Jugendform günstige Wirkung der Luftfeuchtigkeit in einer Förderung der Wachstumstätigkeit, insbesondere der Streckung besteht, wodurch ein rascher Verbrauch, und in Zusammenhang damit ein relativer Mangel von Assimilaten herbeigeführt wird. Durch die hohe Luftfeuchtigkeit erlangen die wachstumsfähigen Zellen denjenigen Grad von Turgeszenz, welcher für das Wachstum den höchsten Wert besitzt. Bei relativ trockener Luft kann das Wachstum nicht gleichen Schritt mit der Assimilation halten, und die Folge davon ist eine Anhäufung organischer Substanz; hat dieses Mißverhältnis zwischen der Produktion von organischer Substanz und der Wachstumstätigkeit seinen Höhenpunkt erreicht, so erfolgt eine Ablagerung der Assimilate in Form von Reservestoffen.

Die Bedeutung der Ernährung für die Heterophyllie kommt auch in dem Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern der Buche (*Fagus silvatica*) zur Geltung. Das Auftreten von Schattenblättern ist als ein Rückschlag in die Jugendform aufzufassen¹⁾. „Die Schattenblätter sind“ — sagt Goebel an dieser Stelle — „der Hauptsache nach Hemmungsbildungen, welche auftreten, wenn die Assimilationsbedingungen des betreffenden Sprosses im Vorjahre ungünstiger waren als die für das Auftreten der Sonnenblätter erforderlichen.“ Schon Herbst²⁾ kam, gestützt auf die älteren Untersuchungen von Dufour³⁾, zu der Annahme, daß hier der Einfluß des Lichtes nur in der Förde-

1) Goebel, Organographie, 2. Aufl., 1. Teil, pag. 495.

2) Über die Bedeutung der Reizphysiologie usw. Biol. Zentralbl. 1895, XV, pag. 729.

3) Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Ann. sc. natur. Bot. 1887, T. VII.

rung der Assimilation zu erblicken sei. In seinen neuen umfangreichen Untersuchungen über die Entwicklung der Buche konnte Klebs¹⁾ diesen Einfluß der Assimilation durch eigene Untersuchungen nachweisen: Bei kontinuierlicher elektrischer Beleuchtung entwickelten die Buchen Blätter vom Schattentypus, weil eben die Assimilation gering war. Klebs kommt zu dem Schluß, daß für die Bildung von Blättern des Sonnentypus ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze maßgebend ist.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, kommt die Bedeutung des relativen Überwiegens der organischen Substanz über die Nährsalze bei den verschiedensten Fällen der Heterophyllie zur Geltung. Durch die Anerkennung dieses Zusammenhanges können wir das Verhalten der in Frage kommenden Pflanzen im großen und ganzen verstehen, wenn auch das vorliegende Tatsachenmaterial keine sicheren Anhaltspunkte zur Beurteilung der Einzelvorgänge bietet. Für das Verständnis der Heterophyllie muß vor allen Dingen die Tatsache anerkannt werden, daß die von der spezifischen Struktur vorgeschriebene äußere Form (und der innere Aufbau) der Blätter bei den heterophyllen Pflanzen innerhalb weiter Grenzen sich bewegt. Der Artcharakter besteht in den bestimmten, von der spezifischen Struktur gezogenen Grenzen, die nicht überschritten werden können²⁾. Für den Vegetationspunkt besteht in keinem Falle ein inneres, etwa „erblich fixiertes“ Bedürfnis zur Bevorzugung dieser oder jener zulässigen Blattform. Derselbe ist vielmehr stets befähigt, jede innerhalb der von der erblichen spezifischen Struktur gesteckten Grenzen befindliche Blattform hervorzubringen; die Entscheidung, welche Form jeweils tatsächlich gebildet wird, liegt bei den inneren Bedingungen, die wiederum von den äußeren Bedingungen abhängen. In prinzipieller Hinsicht sind alle von der spezifischen Struktur zulässigen Formen als gleichwertig anzusehen. Wenn bei der Keimung der heterophyllen Pflanzen zunächst stets die Jugendform gebildet wird, so ist dies nur darauf zurückzuführen, daß die Herstellung der für die Folgeform maßgebenden inneren Bedingungen — nämlich des Überwiegens der organischen Substanz über die Nähr-

1) Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche. Sitzber. Heidelb. 1914, Ak. Wiss., Math.-nat. Kl., 3. Abh.

2) Um nachzuweisen, wo die von der spezifischen Struktur gezogene Grenze liegt, müssen wir die betreffende Art dem Einfluß der verschiedensten äußeren Bedingungen unterwerfen. Da indessen dabei eine Erschöpfung der möglichen Kombinationen praktisch unmöglich ist, so ist auch eine genaue Kenntnis des Verlaufs dieser Grenze in Wirklichkeit nicht zu erlangen.

salze — eben erst später, nachdem die eigene Assimilation tätig gewesen ist, möglich gemacht wird.

Gestützt auf die oben gewonnenen Ergebnisse und theoretischen Schlüsse will ich im folgenden den Versuch machen, ein hypothetisches Bild von der Entwicklung der Petersilie in der Natur zu entwerfen. Es ist selbstverständlich, daß ich damit keinesfalls den Zweck verfolge, all die Einzelprozesse zu präzisieren oder ihr kompliziertes Ineinandergreifen zu analysieren. Das Bild soll vielmehr dazu dienen, unsere Anschauung an diesem bestimmten Beispiel klarzulegen. Es kommt daher dabei auch nicht darauf an, ob jeder Einzelvorgang in Wirklichkeit in der dargestellten Weise sich abspielt; die Hauptsache ist die prinzipielle Grundlage, auf der die ganze Betrachtungsweise beruht. Wird dann diese Grundlage auch bei der Betrachtung der Entwicklung anderer Pflanzenarten angewendet, so kann sie die für die experimentelle Erforschung jener Arten notwendige Richtlinie abgeben. Die Verbesserung und Vervollständigung dieses Entwurfes muß der Zukunft überlassen werden.

Die Form, in welcher der Vegetationspunkt der Petersilie austreibt, hängt von der Art der Ernährung desselben ab. Die dem Vegetationspunkt zur Verfügung stehende Nahrung ist in ihrer Zusammensetzung im wesentlichen quantitativen Verschiedenheiten unterworfen. Fassen wir die beiden großen Kategorien von Nährstoffen, nämlich die organischen und anorganischen ins Auge, so können wir die jeweilige besondere quantitative Zusammensetzung der Nährstoffe durch das Verhältnis (organische Substanz): (Nährsalze) ausdrücken. Bleibt dieses Verhältnis innerhalb bestimmter Grenzen, und zwar derart, daß man von einem relativen Überwiegen der Nährsalze über die organische Substanz sprechen kann, so wächst die Pflanze rein vegetativ und die Blätter verharren in der ursprünglichen Form: die Pflanze verharret in der Jugendform. Verschiebt sich dagegen das Verhältnis der Nährstoffe zueinander derart, daß man von einem relativen Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze sprechen kann, so geht die Pflanze in die Folgeform über. In gleicher Weise wie die Verschiebung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen zugunsten der ersteren eine allmählich zunehmende ist, so ist auch der Übergang der Pflanze von der Jugendform in die Folgeform ein allmählicher. Jedem Verhältnis der überwiegenden organischen Substanz zu den Nährsalzen entspricht eine besondere Blattform. Hat das Überhandnehmen der organischen Substanz über die Nährsalze den höchsten Grad erreicht, so erfolgt an Stelle von Blättern Blüten-

bildung. Unter diesen Voraussetzungen wäre die normale Entwicklung der Petersilie etwa folgendermaßen zu verstehen: Nach erfolgter Keimung stehen zunächst der jungen Keimpflanze — was organische Substanz betrifft — nur die im Samen abgelagerten Reservestoffe zur Verfügung. Wir wollen die Frage, ob in diesem allerersten Stadium der Entwicklung ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze überhaupt möglich ist, dahingestellt sein lassen. Solange die ersten Organe der Pflanze, nämlich die ersten Wurzeln und die ersten Blätter ausschließlich auf Kosten der Reservestoffe gebildet werden, findet auch eine Verschiebung in dem Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen statt, und zwar immer mehr zugunsten der letzteren, denn einerseits werden die verfügbaren Mengen der organischen Substanz immer kleiner, andererseits wird die Nährsalzzufuhr infolge der Vergrößerung des Wurzelsystems immer größer. Mit dem Einsetzen der eigenen Assimilationstätigkeit tritt die Bildung von organischer Substanz ein. Die Pflanze verfügt dann über neue Mengen organischer Stoffe, welche mit der fortschreitenden Vergrößerung der Blattfläche — absolut genommen — immer größer werden. Aber auch die Nährsalzaufnahme nimmt allmählich an Intensität zu. Die infolge der sehr günstigen äußeren Bedingungen sehr hohe Wachstumsfähigkeit läßt eine Zunahme der organischen Substanz nicht zu, sondern sie führt einen lebhaften Verbrauch derselben herbei; der Verbrauch der Stoffe findet sofort statt, d. h. sobald ihr Konzentrationsverhältnis den für das Wachstum zulässigen niedrigsten Grad erreicht hat. Wir können wohl annehmen, daß im allgemeinen bei sehr günstiger Temperatur und Bodenfeuchtigkeit — unter Voraussetzung eines unerschöpflichen Nährsalzgehaltes des Bodens — die Nährsalzaufnahme eine sehr hohe ist. Unter diesen Umständen ist in diesem Stadium der Entwicklung das Verhältnis der von den Vegetationspunkten als Nahrung aufgenommenen Nährstoffe durch das Überwiegen der Nährsalze über die organische Substanz gekennzeichnet. Solange diese Verhältnisse bestehen bleiben, fährt die Pflanze beständig fort, neue Blätter der ursprünglichen Form zu bilden, sie verharret im Jugendstadium. Aber schon im Hochsommer werden diese Verhältnisse mehr oder minder tiefgreifend gestört. Denn zu dieser Zeit, wo die Assimilation ihren Höhepunkt erreicht, wird in der Natur einerseits die Nährsalzaufnahme infolge der großen Bodentrockenheit herabgesetzt, andererseits der Verbrauch der organischen Nährstoffe infolge der durch die hohe relative Lufttrockenheit verminderten Wachstumstätigkeit eingeschränkt. So fangen allmählich die organischen Stoffe an, die Überhand zu ge-

winnen. Bevor dieses Überhandnehmen der organischen Substanz die für den Eintritt der Folgeform notwendige Höhe erreicht hat, findet gegen Ende der Vegetationsperiode im Spätsommer und im Herbst eine Änderung der äußeren Bedingungen, vor allem der Temperatur statt, und zwar derart, daß ihre Kombination ein Wachstum überhaupt nicht mehr zuläßt; insbesondere werden die Nächte kalt, so daß die Bildung von neuen Organen bzw. ihre Streckung immer mehr eingeschränkt und schließlich ganz eingestellt wird. Zu jener Zeit ist aber die Assimilation des reichen Blattwerkes bei noch hoher Lichtintensität sehr lebhaft. Die gebildeten organischen Substanzen können nicht mehr restlos verkonsumiert werden, so daß ein Überschuß an organischer Substanz eintritt, der bis Ende der Vegetationsperiode zu Anfang des Winters fortbesteht. Die überschüssigen organischen Substanzen werden in den Wurzeln abgelagert, so daß die Pflanze mit einem großen Vorrat an Reservestoffen in die Winterruhe übergeht. Die Vorgänge im Winter, welche im wesentlichen in einem geringen Verbrauch von Reservestoffen infolge der Atmung bestehen, können hier übergangen werden. Die Pflanze geht im nächsten Frühjahr mit größeren Vorräten in die neue Vegetationsperiode über. Treten nunmehr günstige Wachstumsbedingungen ein, so stehen dem Vegetationspunkte Nährstoffe zur Verfügung, welche durch das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze gekennzeichnet sind. Unter diesen Umständen geht die Pflanze in die Folgeform über und die Blätter weisen nunmehr die ersten Merkmale der höheren Form auf. Das Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze nimmt mit dem Eintritt des trockenen Sommerwetters zu und erreicht im Hochsommer seinen Kulminationspunkt. Hand in Hand mit diesem relativen Anwachsen der organischen Substanz geht die Verstärkung des höheren Charakters der Blätter; schließlich werden Blüten gebildet. Die stark überschüssigen organischen Stoffe im Herbst, die infolge der starken Abkühlung insbesondere nachts nicht mehr zur Bildung neuer Organe verwendet werden können, strömen zu den Samenanlagen zu und werden dort als Reservestoffe abgelagert. Die völlige Inanspruchnahme der organischen Nährstoffe durch die Samenbildung verhindert offenbar die Verwendung eines Teiles der ersteren zur Ernährung der Pflanze selbst, besonders des unterirdischen Teiles derselben, so daß schließlich die Pflanze an Erschöpfung abstirbt.

Entsprechend dieser Vorstellung von der normalen Entwicklung der Petersilie können wir die Umstände, welche zur Bildung von Abnormitäten mit Rückschlägen zur Jugendform (wie z. B. das eingangs

erwähnte Individuum) führen, im großen und ganzen etwa folgendermaßen verstehen: Es ist erstens möglich, daß die Pflanze schon beim Eintritt in das 2. Lebensjahr nicht mit dem üblichen Überschuß an organischen Reservestoffen übergeht, was entweder infolge Blattverlustes, oder infolge von ungenügendem Licht bzw. von zu starker Nährsalzzufuhr durch große Bodenfeuchtigkeit im Sommer, oder von beiden zugleich der Fall sein kann. Geht dann die Pflanze zu Anfang des 2. Jahres in die Folgeform über, so kann der Fall eintreten, daß die organischen Reservestoffe frühzeitig erschöpft werden, und zwar bevor die äußeren Bedingungen an und für sich befähigt sind, ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze herbeizuführen. Auf diese Weise tritt eine Stockung in der Entwicklung der Folgeform ein und es entstehen Rückschläge zur Jugendform. Ist dann im Sommer durch das Zustandekommen der für das Überwiegen der organischen Substanz maßgebenden Bedingungen die Störung beseitigt, so kann die Pflanze wieder in die Folgeform übergehen. Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß zwar die Pflanze nach normaler Entwicklung im 1. Lebensjahre mit den üblichen Reservestoffmengen in das 2. Lebensjahr übergeht, aber in diesem letzteren die Bedingungen für die Aufrechterhaltung und Verstärkung des Übergewichts der organischen Substanz über die Nährsalze fehlen, was auch hier sowohl infolge Blattverlustes, wie infolge geringer Lichtintensität und ungewöhnlich hoher Bodenfeuchtigkeit der Fall sein kann. — In der Natur sind wohl meistens die während der beiden Entwicklungsjahre wirksamen äußeren Faktoren für den abnormen Wuchs verantwortlich: Diejenigen Individuen, welche aus irgendeinem Grund im 1. Entwicklungsjahre ungenügende Mengen von Nährstoffen aufgespeichert haben, sind der ungenügenden Intensität der für die Folgeform günstigen Bedingungen gegenüber am meisten empfindlich und fallen ihr am leichtesten zum Opfer.

Zum Schluß sei noch die Frage kurz berührt, ob auf Grund unserer Auffassung die Heterophyllie unbedingt mit der Blühreife gleichen Schritt halten muß, oder ob eine heterophylle Pflanze auch ohne aus der Jugendform hervorzutreten bzw. ohne die endgültige höhere Form zu erreichen zur Blütenbildung schreiten kann. Wir haben oben angenommen, daß die verschiedenen Blattformen und schließlich auch die Blütenbildung dem jeweiligen Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen entsprechen. In der Natur finden meist die Veränderungen in dem Verhältnis der besagten Stoffgruppen nur allmählich statt, so daß das für die Blütenbildung maßgebende Verhältnis erst nach dem Zustandekommen der Zwischenstadien, welche

die höheren Blattformen bedingen, auftreten kann. Theoretisch ist es aber nicht ausgeschlossen, daß durch besondere Umstände derartige Umwälzungen in den inneren Bedingungen herbeigeführt werden können, daß in dem Vegetationspunkt einer im Jugendstadium befindlichen Pflanze plötzlich und ohne vermittelnde Übergänge das hochgradige Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze, welches für die Blütenbildung und nur für diese maßgebend ist, zustandegebracht wird. Aber auch ohne derartige außergewöhnliche Umwälzungen der inneren Bedingungen ist eine Blütenbildung vor der Ausbildung der Endform der Folgeblätter denkbar, so z. B. wenn der normale Verlauf der Vegetationsperiode jähe Wechsel aufweist, die zur plötzlichen Herbeiführung der für die Blütenbildung maßgebenden inneren Bedingungen führt und zwar zu einer Zeit, wo die vollständige Entfaltung der üblichen Blattformreihe noch nicht erreicht worden war. Unsere Auffassung läßt also theoretisch die Möglichkeit der Blütenbildung innerhalb des Jugendstadiums zu. Bei der Petersilie gelang es mir nicht, solche Formen zu erzielen. Ein in dieser Hinsicht sehr bemerkenswerter Fall wurde von Goebel¹⁾ bei *Campanula rotundifolia* beobachtet. Im übrigen sei auf das bekannte Werk von Diels²⁾ verwiesen.

1) Flora 1905, Bd. XCV, S. 232—234.

2) Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [110](#)

Autor(en)/Author(s): Lakon Georg

Artikel/Article: [Über die Bedingungen der Heterophyllie bei Petroselinum sativum Hoffm. 34-51](#)