Experimentell-morphologische Beobachtungen.

Von **Henrik Lundegårdh.**

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

1. Die Polarität bei Coleus Hybridus.

In einer vorhergehenden Arbeit habe ich die Polaritätserscheinungen bei der in der Überschrift genannten Pflanze diskutiert[1]). Ich hatte auch Versuche angestellt, die aber keine echte Umkehrung der Polarität bewiesen. Jetzt kann ich einige Ergebnisse mitteilen, die sich auf diese Fragen beziehen.

Ich pflanzte im August 1913 eine Anzahl Stecklinge umgekehrt in Erde ein. Die Pflanzen gedeihen in ihrer umgekehrten Lage erst wenn man schon vorher Wurzelbildung an den jüngeren Internodien hervorgerufen hat, und diese erzielt man nur an umgebogenen Sproßenden, denn gerade Sprosse, mit der Spitze in Wasser oder Erde gesteckt, bringen hier keine Wurzeln hervor (vgl. hierüber meine eben zitierte Abhandlung).

Die vorher an den oberen Internodien bewurzelten, umgekehrt eingepflanzten Stecklinge gediehen meistens gut. Die ursprünglichen Blätter fielen an den basalen Teilen allmählich ab, die Achselsprosse entwickelten sich aber und bogen sich nach einiger Zeit nach oben (siehe Fig. 1). Die unteren Sprosse werden, wie man aus der Fig.1 sieht, kräftiger als die oberen; also umgekehrt wie in normalen Fällen, wo die Sprosse um so kleiner werden, je näher sie der Spitze stehen.

Hier liegt also eine Art Reversion vor, die aber darauf zurückgeführt werden könnte, daß die Stärke des inneren Nahrungsstromes der Länge der durchgelaufenen Strecke umgekehrt proportional war. Unser Versuch lehrt, daß das Verhältnis, daß die morphologisch unteren (erdständigen) Sprosse kräftiger wie die oberen (luftständigen) sind, nicht nur darauf beruht, daß die ersteren ontogenetisch älter sind und folglich einen Vorsprung haben, sondern daß auch andere physikalische Verhältnisse mit hineinspielen. Denn sonst wäre es nicht zu verstehen, warum an der umgekehrt eingepflanzten Sproßachse die erdständigen,

---

1) H. Lundegårdh, Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von Coleus hybridus. Arch. f. Entwicklungsmech. 1913, Bd. XXXVII, pag. 566.

folglich hier ontogenetisch jüngeren Sprosse, kräftiger wie die luftständigen, aber hier älteren Seitensprosse, werden.

Es liegt hier offenbar eine umgekehrte Induktion seitens der Schwerkraft vor. Man kann sich die Sache in einfacher Weise so vorstellen, daß die „Säfte", d. h. die inneren Nahrungsströme von der Schwere beeinflußt werden, so daß der Kreislauf mit der Länge der in vertikaler Richtung durchgelaufenen Strecke schwächer wird. An diesen inneren



Fig. 1.

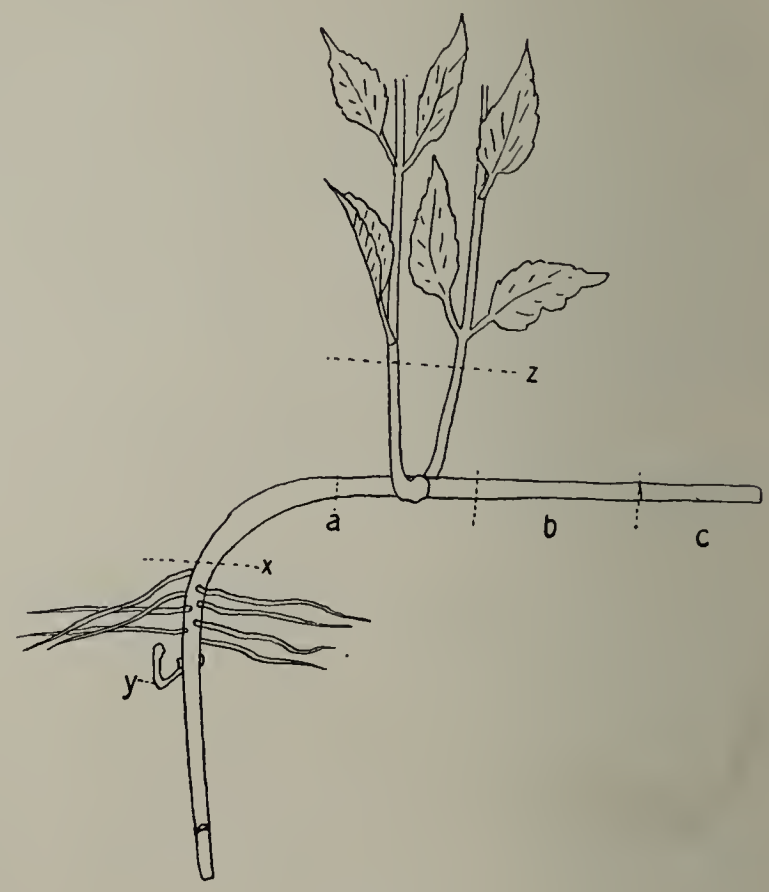


Fig. 2.

Fig. 1. Steckling von Coleus hybridus, umgekehrt in Erde eingepflanzt. Die Größe der Seitensprosse nimmt von unten nach oben ab. An dem untersten Seitensproß sind die beiden ersten Blattwirtel dreizählig, während in normalen Fällen die Blätter dekussiert sitzen.

Fig. 2. Umgekehrt eingepflanzter Steckling von Coleus. Schematisiert. Weitere Erklärung im Text.

Saftstrom nimmt offenbar das von den Wurzeln aufgenommene Wasser (nebst den Salzen) einen bedeutenden Anteil, denn diese Stoffe sind die wesentlichen Bestandteile des aufsteigenden Saftstromes. Aber es wäre nicht undenkbar, daß auch andere wichtige Stoffe in den Wurzeln zubereitet würden. Man weiß ja, welch eine große Rolle die Korrelationen spielen.

Diese durch unseren geschilderten Umkehrungsversuch bewiesene Schwerkraftwirkung auf die Saftströme im Inneren der Pflanze, darf

nicht mit der schon früher bekannten Schwerkraftinduktion bei der Sproßbildung und Wurzelbildung (daß nämlich neue Sprosse auf den oberen Teilen, neue Wurzeln auf den unteren Teilen eines Sproßstückes angelegt werden) verwechselt werden. Denn diese Induktion ist sicher von speziellerer Art wie die oben erwähnte, und kann sich übrigens in entgegengesetzter Weise wie diese äußern.

Die Schwäche der (physikalisch) oberen Sprosse an den umgekehrt eingepflanzten Exemplaren von Coleus kann soweit gehen, daß sie beinahe verkümmern, so daß nur ein erdständiger Sproß, alle Nahrung an sich raffend, kräftig emporschiebt. Dabei gehen die außer Funktion gesetzten Internodien allmählich ein, sie welken und vertrocknen. Dies ist immer der Fall mit dem obersten, blind endigenden Internodium (Fig. 1). In den ersten Wochen bilden sich hier kleine Wurzelanlagen, die auch zu kurzen Wurzeln auswachsen können (vgl. Fig. 40 in meiner zitierten Abhandlung, Fig. 1 hier).

Die „umgekehrten" Pflanzen gedeihen — wie man sieht — gut, und die Säfte bewegen sich ohne größere Schwierigkeiten in den umgekehrten Richtungen. Derartige Fälle sind betreffs holziger Pflanzen seit langem bekannt. Ich verweise auf die Literaturzusammenstellung bei Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich, Bd. I, 1878. — Liegt hier auch eine echte Umkehrung der Polarität vor?

In meiner erwähnten Abhandlung habe ich zwischen „innerer Disposition" und „echter Polarität" eines Sprosses unterschieden. Die „innere Disposition" läßt sich weitgehend beeinflussen. Es gelingt sehr leicht, Wurzelbildung an der Spitze, statt an der Basis hervorzurufen. Derartige Dispositionsveränderungen sind aber temporär: Sie können rückgängig gemacht und wieder in anderer Weise verändert werden.

Die echte Polarität ist aber viel schwieriger umzukehren. Sie ist nämlich ontogenetisch erworben und folglich an der speziellen Struktur der Pflanze (wahrscheinlich der leitenden Gewebe) gebunden.

Auch bei den geschilderten Pflanzen könnte es sich nur um (temporäre) Dispositionsänderungen handeln. Eine echte Umkehrung der Polarität wäre erst bewiesen, wenn der Achselsproß einer dergleichen Pflanze bei Regeneration Sprosse an der früheren Basis, Wurzeln an der früheren Spitze lieber als umgekehrt und normal bildete. Ich habe einige meiner Pflanzen auf ihre Wurzelbildung hin untersucht.

Ein Sproß wurde am 28. Juli 1913 invers gestellt. Es entwickelten sich zwei kräftige Seitensprosse auf derselben Höhe und die ursprüngliche Sproßachse bog horizontal um (siehe Fig. 2). Am 24. September wurde die Pflanze aus der Erde genommen; Wurzeln waren dann nur an der

Strecke $x—y$ (siehe Fig. 2) vorhanden, also auf dem dritten Internodium von der Spitze (x bezeichnet die Grenze zwischen Erde und Luft). Dann wurde der Stengel bei x abgeschnitten und das untere Ende $a—x$ des oberirdischen Teils in Wasser gesetzt. Dabei behielt der die beiden Seitensprosse tragende Teil seine horizontale Lage und befand sich folglich in geringer Entfernung von der Wasserfläche.



Fig. 3. Ursprünglich umgekehrt gewachsner Steckling, jetzt abgeschnitten und mit dem unteren (Spitzen-)Teil in Wasser gesetzt. Wurzeln sind hier gebildet worden, doch erst nachdem solche an dem oberen (basalen) Internodium hervorgekommen waren.

Nach 3 Wochen hatten sich sieben Wurzeln und zahlreiche Wurzelanlagen auf der Strecke b gebildet, dagegen keine auf der Strecke $x—y$. Das Stück c war trocken und tot.

Wir sehen folglich, daß die Polarität nicht umgekehrt war. Denn die ursprüngliche Neigung, Wurzeln an basalen Teilen früher als an den apikalen Teilen zu bilden, war noch ungeschwächt da. Und dieses, obwohl der Stengel für die Wasseraufnahme auf eben die Strecke $x—a$ hingewiesen war; wenn diese aus dem Wasser gehoben wurde, trat nämlich Welken ein.

Ein anderer Versuch ist in Fig. 3 abgebildet. Auch hier handelt es sich um einen invers eingepflanzten (in diesem Falle vertikalgerichteten) Stengel mit zwei kräftigen Seitensprossen, der bei Erdhöhe abgeschnitten und mit seinem unteren Teil in Wasser gesetzt wurde. Anfangs bildeten sich, wie im vorigen Versuch, eine Anzahl Wurzeln auf dem oberen, ursprünglich basalen Stück. Diese konnten doch nicht in der Luft hinreichend lang werden, um das Wasser zu erreichen, sondern welkten

(vgl. Fig. 3). Das funktionslos gewordene Stengelstück ging auch allmählich ein. Erst nachdem die basalen Wurzeln gewelkt waren, kamen solche an dem unteren, im Wasser stehenden, ursprünglich apikalen Stengelstück hervor. Also keine echte Umkehrung der Polarität.

Das Dickenwachstum des invers gestellten Stengels meiner Versuchspflanzen schien eingestellt zu sein. Die Seitensprosse tragenden Knoten schwollen dagegen mächtig an.

Wenn kleine Seitensprosse an dem in der Erde eingegrabenen apikalen Stück vorhanden sind, geschieht manchmal eine Entwicklung derselben. Sie wachsen über die Erdfläche empor und wetteifern mit denjenigen Sprossen, die ihre Nahrung durch das invers gestellte Stengelstück beziehen müssen. In Fig. 4 sind die unteren Teile eines solchen Sproßsystems abgebildet. Der vertikale Seitensproß rechts ist der neu herangewachsene. Man sieht aus der Figur auch, daß die meisten Wurzeln dicht hinter diesem Sproß stehen. Dies ist wahrscheinlich eine Äußerung der normalen Polarität. Aus meiner vorigen Abhandlung ging hervor, daß bei komplizierten Sproß- und Umbiegungsverhältnissen die Hauptachse sich in mehrere Lebenseinheiten aufspaltet, die die normalen Lageverhältnisse von Sprossen und Wurzeln aufweisen.



Fig. 4. Unterer Teil eines umgekehrt eingepflanzten Stecklings. Links ist der Basalteil mit zwei Seitensprossen. Rechts ein nachher entwickelter Sproß, der fast so kräftig wie die anderen wurde. Über die Verteilung der Wurzeln vgl. den Text.

In dem in Fig. 4 dargestellten Fall befindet sich die „neutrale Zone", der „Nodus", offenbar bei der Umbiegungsstelle der Hauptachse. Das System rechts vom Nodus ist, wie erwähnt, normal, die Wurzeln stehen basal, der Sproß apikal (vgl. die Pfeile).

Das links vom Nodus befindliche System ist invers. Doch wurde seitens der Pflanze eine Umkehrung zu normalen Verhältnissen versucht,

wie man aus den kleinen Wurzelhöckern auf dem obersten (morphologisch untersten) Internodium ersieht.

Meine Versuche zeigen, daß es nicht gelingt, die echte, ontogenetisch erworbene und in der speziellen Struktur befestigte Polarität umzukehren. Außer dieser in der Längsrichtung des Organs bestehenden Polarität, könnte es wohl auch eine Polarität in der Querrichtung geben. Hierüber ist nichts bekannt; meistens manifestiert sich die Symmetrie in der Querrichtung einer Sproßachse (die Blätter sitzen in Quirlen oder Spirale usw.).

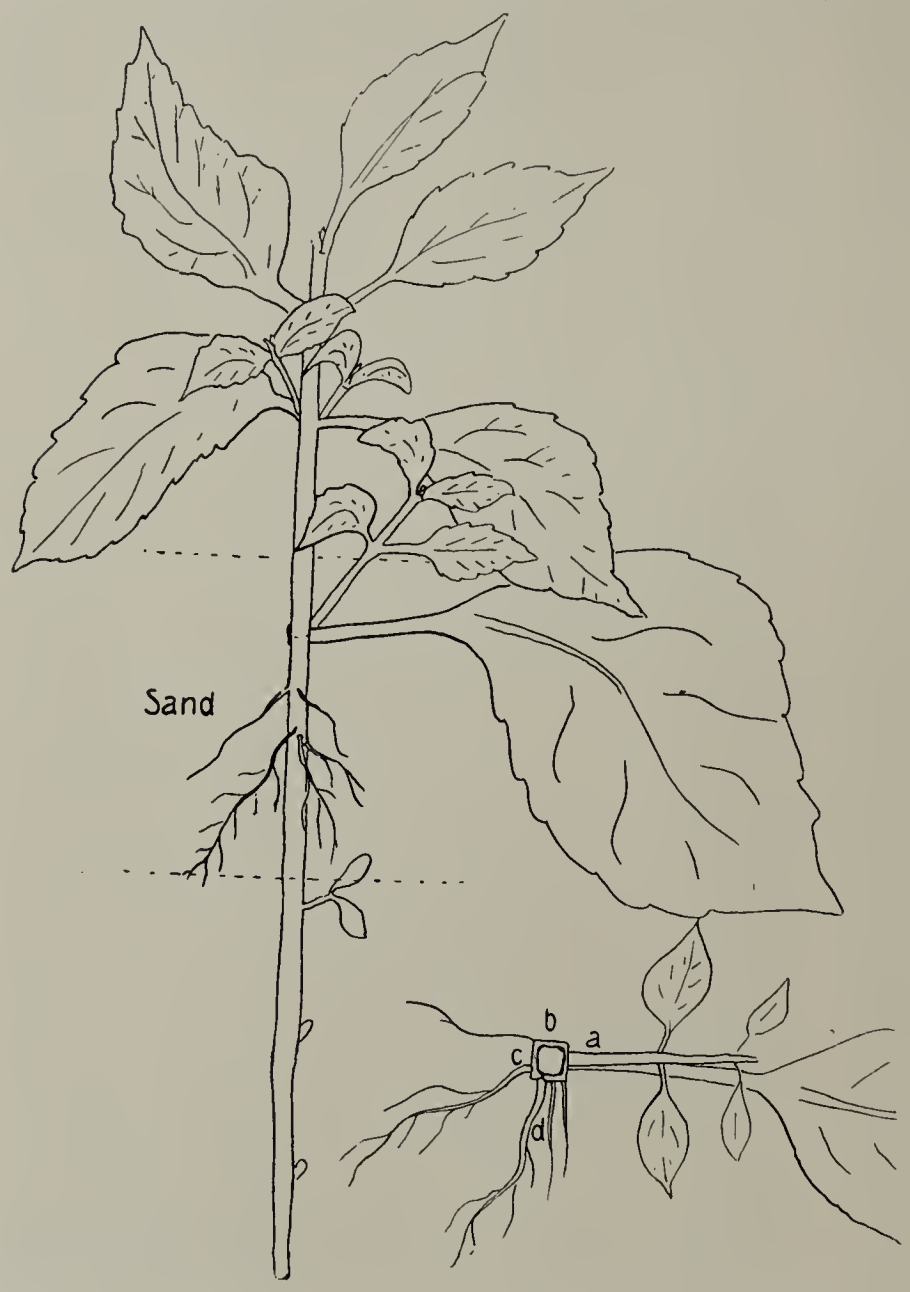


Fig. 5. Versuch über die Induktion von Polarität in der Querrichtung eines Sprosses von Coleus. Schematisiert. Links das Mittelstück des Sprosses von oben gesehen.

Bei Regeneration werden nun merkwürdige Fälle beobachtet, die anscheinend dafür sprechen, daß in der Querrichtung eines alten Sprosses eine Polarität jedenfalls induziert werden kann. Goebel hat einen derartigen Fall beschrieben[1]). Er legte ein älteres Stammstück von Cordyline terminalis horizontal in feuchten Sand. An der Oberseite der apikalen Ende entwickelte sich ein aufrecht wachsender Seitensproß. An der Unterseite bildeten sich Wurzeln. Der neue Laubsproß — sagt Goebel — bezieht sozusagen ein Stück des alten Sprosses in seine Basis ein. Etwas Ähnliches habe ich bei Coleus beobachtet.

Ein längeres beblättertes Stammstück wurde an der Mitte mit feuchtem Sand umgeben; die beiden Enden ragten frei in der Luft hervor

1) Goebel, Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, pag. 228.

und das Ganze war in einem Terrarium aufgehängt. Vorher waren an einigen mittleren Internodien die auf der einen Seite stehenden Blätter und Seitensproßanlagen entfernt worden (vgl. Fig. 5). Auf einer Länge von vier bis fünf Internodien waren also Blätter und Seitensproßanlagen nur auf einer (der rechten) Seite vorhanden.

Nach einem Monat oder länger wurde der Sand entfernt. Es waren dann einige kräftige Wurzeln auf dem eingebetteten Internodium vorhanden, außerdem, wie man aus den Polaritätsverhältnissen erwarten konnte, der Seitensproß an dem oberen Knoten des Internodiums ausgetrieben (vgl. Fig. 5).

Die Wurzeln waren aber nicht gleichmäßig verteilt, sondern standen vorwiegend auf der blätterlosen Seite des Stammes (vgl. den Querschnitt in Fig. 5), in folgender Weise:

Kante	*a*	*b*	*c*	*d*
Zahl	1	1	4	4

Die auf Kante *c* und *d* stehenden Wurzeln waren außerdem viel kräftiger wie die anderen.

Hier liegt offenbar eine Art von polarer Induktion vor. Diese Induktion würde unter dem Begriff Morphästhesie (Noll) fallen, denn äußere Ursachen lassen sich hier nicht aufspüren. Kausal ist diese merkwürdige Induktion fast unbegreiflich, denn die Seiten, auf welchen die meisten Wurzeln stehen, sind ja die am schlechtesten ernährten. Die Assimilate müssen sich vorwiegend auf derselben Seite wie den Sproß und das große Blatt bewegen. Als Erklärungsversuch könnte man annehmen, daß die Wurzelbildung anregenden Stoffe (es liegt kein Grund vor, diese hypothetischen Stoffe mit dem „Strom der Assimilate“ zu vermengen) vorwiegend an den Stellen des Stammes ausgebildet werden, die von den grünen Sproßteilen am entferntesten liegen.

In Analogie mit dem zitierten Versuch Goebels und mit unseren früheren Erfahrungen könnte man sagen, daß der neue Seitensproß zusammen mit einem Stück des Hauptstengels ein neues „System“ bildet, in welchem System dann die Wurzeln basal auftreten. Die wirkliche Lage der neuen Wurzeln geht hervor als Resultante zwischen der normalen (ursprünglichen) und neu induzierten Polarität des Internodiums.

2. Die Blattheteromorphie bei Ipomoea Leari.

Ipomoea Leari besitzt einfache, herzförmige Blätter (Primärblätter) (Fig. 6*a*) und dreigeteilte Folgeblätter (Fig. 6*b*), deren drei

Lappen in der vegetativen Region etwas schmätiger sind wie in der Blütenregion (Fig. 6*c*).

Das große Exemplar in unserem Gewächshaus hat keine Primärblätter mehr, doch treten diese unter Umtsänden an bei der Basis hervorsprossenden Ausläufern hervor. Übrigens bestehen keine morphologischen Verschiedenheiten zwischen den Blättern der nicht windenden Ausläufer und denjenigen der hinaufstrebenden Sprosse.

Wenn man einen dergleichen kurzen Ausläufer als Steckling benutzt, treiben die in den Blattachseln stehenden Knospen bald aus. Die von mir untersuchten Ausläufer hatten Blätter vom Typus *b* (siehe Fig. 6). Die Achselsprosse bekamen *a*-Blätter oder aber *b*-Blätter. Wir

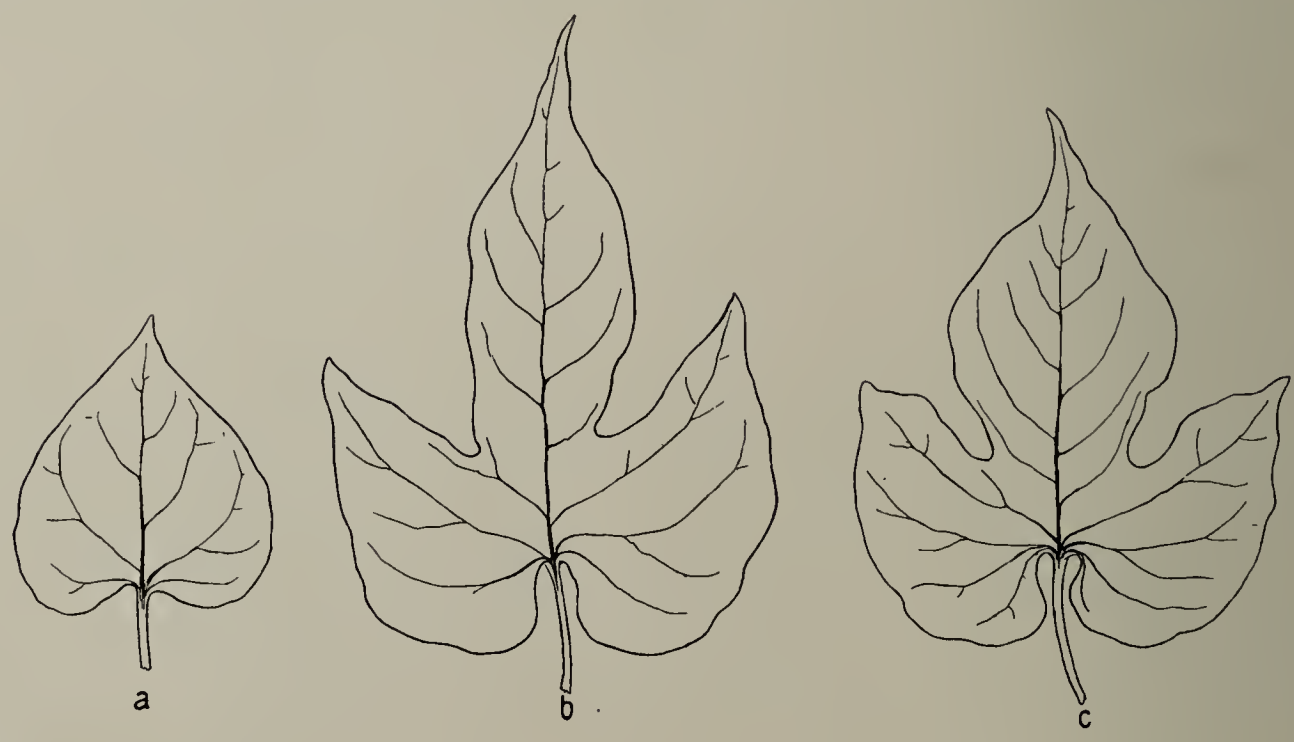


Fig. 6. Die Blattformen von Ipomoea Leari. *a* Primärblatt, *b* Folgeblatt, *c* Folgeblatt in der Blütenregien.

wollen nunmehr die Bedingungen für diese beiden Blattypen untersuchen.

Zuerst sei erwähnt, daß ein Achselsproß mit *a*-Blättern früher oder später zur *b*-Blattbildung schreitet (vgl. Fig. 7). Dabei sind einige Blätter in der Übergangsregion immer Mittelbildungen (*a b*).

Was die ursprünglich vorhandenen Achselsprosse anbelangt, so haben sie, wenn sie zum Austreiben gebracht werden, im allgemeinen recht große Neigung, *b*-Blätter zu bilden. In der Regel gehen sie nach der Hervorbringung von einigen *a*-Blättern allmählich zur Bildung der typischen Folgeblätter über. Dieser allmähliche Übergang mit Mittelbildungen (Blätter mit Ansatz zur Lappenbildung auf der einen Seite usw.) ist ein Zeichen dafür, daß der Wechsel aus inneren Gründen erfolgt.

Wenn man die (ausgetriebenen) Achselsprosse „erster Ordnung“ wegschneidet, zeigen sie bald neue, von „zweiter Ordnung“. Ob diese schon angelegt waren oder ganz neugeboren sind, kann ich nicht sagen. An diesen Seitensprossen zweiter Ordnung ist die Neigung zur Bildung von *a*-Blättern viel größer wie an den ursprünglichen Knospen. Erst nach einer ganzen Reihe von *a*-Blättern werden Folgeblätter gebildet.

In Anlehnung an die Betrachtungsart Goebel's (Exper. Morph.; Organogr. u. a.) kann man sich dieses Verhalten so vorstellen, daß die Seitenknospen erster Ordnung schon am Mutterindividuum angelegt waren, folglich unter besonders günstigen inneren Ernährungsbedingungen. Die am Vegetationspunkt vorhandenen Anlagen sind daher größtenteils schon zu Folgeblättern prädestiniert. Die Erfahrung hat ja gelehrt, daß Folgeblätter etwas mit „vorzüglicher Nahrung“, „vorgeschrittener ontogenetischer Entwicklung“ zu tun haben. Die regenerativen Seitenknospen zweiter Ordnung sind dagegen am Steckling gebildet, folglich unter bedeutend schwächeren inneren Nahrungsverhältnissen und hieraus ließen sich die vielen Primärblätter verstehen.



Fig. 7. Steckling von Ipomoea Leari mit Übergang von Primärblättern zu Folgeblättern an dem emporwachsenden, windenden Stengel.

Durch Wegschneiden der Seitenknospen zweiter Ordnung gelingt es sogar, solche von dritter Ordnung hervorzurufen, die ebenfalls zunächst nur Primärblätter bilden. Über diese Sprosse soll unten berichtet werden.

Außer der Quantität der „inneren Nahrung“ kommen nun — wie ich glaube — andere Verhältnisse für die Bildung von *a*- oder *b*-Blättern in Betracht.

In Fig. 8 ist ein als Steckling benutzter Ausläufer (*A*) vom Gewächshausexemplar abgebildet. Er hat an der Basis Wurzeln getrieben. Nur ein Blatt ist geblieben, ein Primärblatt (*Ab*). Der Steckling wurde in Erde verpflanzt und trieb nach einiger Zeit zwei Seitensprosse erster Ordnung hervor, einen an der Basis (S_1) und einen an der Spitze (S_2). Das erstgenannte Sproß brachte zunächst vier Primärblätter hervor. dann einige Mittelbildungen zwischen *a*- und *b*-Form, mit nur einem

kleinen Seitenlappen. Der Sproß an der Spitze des Stecklings bildete sogleich Blätter vom *b*-Typus.

Eine auf innere Nahrungsverschiedenheiten bauende Erklärung dieses bemerkenswerten Unterschieds zwischen dem basalen und dem apikalen Sproß taugt hier nicht. Denn der basale Sproß empfängt Wasser und Salze früher wie der apikale, der zwar in dem Achsel eines kleinen Laubblattes sitzt, aber deshalb nicht vorausbestimmt sein muß, *b*-Blätter zu bilden, wie ein Vergleich mit anderen Fällen lehrt.

Meiner Meinung nach haben wir es hier mit einem Einfluß des „morphologischen Ortes" zu tun.

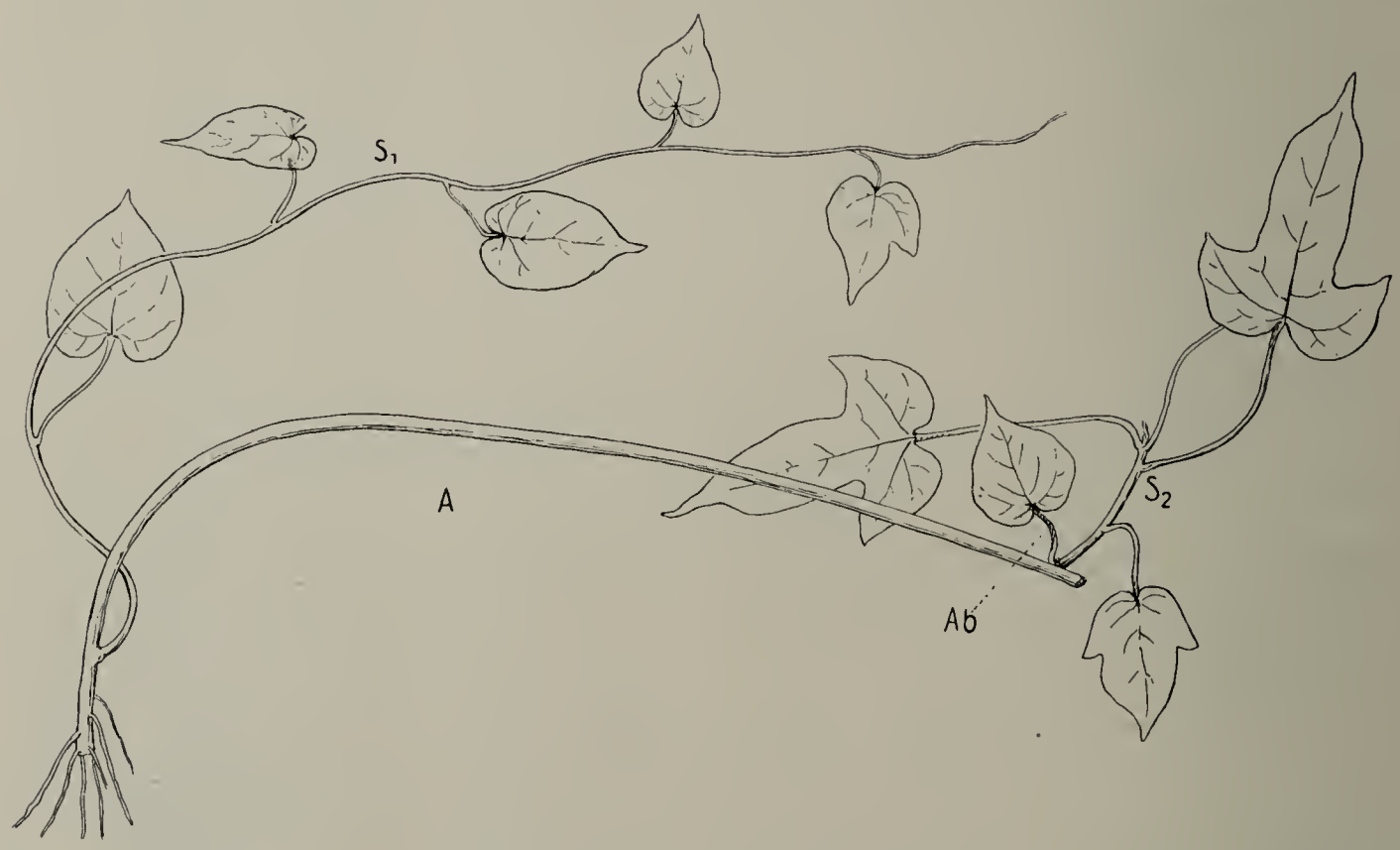


Fig. 8. *A* Steckling von Ipomoea, links aus der Erde genommen. S_1 basaler Seitensproß mit *a*-Blattbildung, S_2 apikaler Seitensproß mit *b*-Blattbildung von Anfang an. *Ab* einziges Blatt des Stecklings. Etwas schematisiert.

Es ist wohl Vöchting gewesen, der diesen Begriff in kausaler Fassung in die Wissenschaft eingeführt hat[1]). Seine Versuche über die Polarität leiteten ihn zu dem Satz, daß die Beschaffenheit eines Organs, bzw. eines Zellkomplexes eine mathematische Funktion von seiner Lage im ganzen ist. In der Botanik scheint dieser Satz nicht viel Anwendung bekommen zu haben, in der Zoologie ist er namentlich durch die analytische Theorie Hans Drieschs[2]) weiter ausgebaut worden, was

1) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich, 1878, Bd. I.
2) H. Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwicklung, 1894.

auch wohl damit zusammenhängen kann, daß derartige örtliche Beziehungen in der tierischen Embryonalentwicklung eine größere Rolle spielen wie in der Ontogenie des Pflanzenkörpers.

Doch erkennt man auch an der Pflanze vielfach den Einfluß des morphologischen Ortes. Am deutlichsten sind natürlich die Polaritätserscheinungen, dazu kommen aber Symmetrieverhältnisse, ferner die Erscheinungen, welche Noll unter dem Begriff Morphästhesie zusammenfaßte usw., kurz, eine Reihe von Tatsachen, die noch ihrer kausalen Auflösung harren, aber alle in Verbindung mit dem Prinzip von „Beziehungen zwischen Lage und Beschaffenheit" gebracht werden können.

Als ein neues Beispiel auf dieses Prinzip will ich den vorhin erwähnten Versuch aufführen. Dasselbe Ergebnis wurde mehrmals erhalten, und wir können somit den Satz aufstellen, daß die Neigung der Seitenknospen erster Ordnung, Folgeblätter zu bilden, mit der Entfernung von der Basis der Hauptachse zunimmt.

Dieser Satz steht natürlich nicht in Widerspruch mit den Erfahrungen Goebel's u. a., daß die Folgeform bessere „Ernährung" als Vorbedingung verlangt. Wir haben ja oben auch bei Ipomoea Belege dafür bekommen, daß die Betrachtungsweise Goebel's ein richtiges Erklärungsprinzip enthält. Doch sind „Ernährung", „günstige Bedingungen" sehr dehnbare Begriffe. Die soeben angeführten Ergebnisse ermöglichen nun eine etwas mehr differenzierte Aussage über die Ursachen der Blattdimorphie.

Meiner Meinung nach ist es nicht ein bloß quantitatives Mehr, das die Bildung von Folgeblättern veranlaßt. Qualitäten sind hier mit im Spiel. Man könnte das Phänomen auf ein anderes, nämlich die Polarität, zurückführen, damit wäre aber keine Erklärung erzielt, denn wir wissen sehr wenig Bestimmtes über die Ursachen der Polarität. Man könnte hier an die Hypothese von „Wuchsenzymen" (Beyerinck) denken, besonders da diese durch Untersuchungen Vöchting's[1]) und Doposcheg-Uhlár's[2]) tatsächliche Stützen erhalten hat.

Wenn man diese Hypothesen aufnimmt und von „rhizogenen", „kaulogenen" Stoffen spricht, so scheint in einem Stamm oder in einer Wurzel eine Repulsion zwischen ihnen zu bestehen. Dies könnte auf die

---

1) Vöchting erwähnt an einer Stelle in seiner Arbeit über Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 1900), daß er einmal eine Knolle entstehen sah, ohne daß in ihr Stärke aufgespeichert wurde. Hier liegt also eine selbstbewirkte Trennung eines „morphogenen Stoffes" von dem „inneren Nahrungsstrom" vor.

2) J. Doposcheg-Uhlár, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 1911, Bd. CII, pag. 1.

Beschaffenehit der Leitungsbahnen beruhen, indem sie die rhizogenen Stoffe besser in der einen, die kaulogenen in der anderen Richtung fortleiten[1]). Man könnte sich auch vorstellen, daß die Stoffe während der Fortleitung allmählich verändert werden. Der Strom der von den Blättern kommenden Assimilate ist ohne Zweifel chemisch sehr kompliziert. Es finden fortwährend innere Verschiebungen und Austauschvorgänge in dem chemischen Material statt, außerdem ist daran zu denken, daß die Stoffe in lebenden Zellen wandern. Deshalb ist höchstwahrscheinlich die chemische Qualität der Assimilate eine andere, wenn sie eine Strecke im Stamme gewandert haben, als wenn sie eben aus dem Stiel des Blattes heraustreten. Wenn wir diese Betrachtungsweise für unseren Zweck verwenden wollen, so können wir uns vorstellen, daß z. B. die rhizogenen (Wurzelbildung anreizenden) Stoffe bei diesen chemischen Umwandlungen im herunterfließenden Nahrungsstrom allmählich in immer größeren Mengen produziert werden, so daß sie an der Basis die stärkste Wirkung entfalten. Oder man kann sich natürlich die Sache auch so zurechtlegen, daß die „inneren Bedingungen" durch die sich allmählich verändernde Qualität des „Nahrungsstromes" für die aktive Wirkung der Reizstoffe immer günstiger werden.

Kehren wir nunmehr zu unserem speziellen Fall zurück, so können wir, da es sich um eine Äußerung der Polarität handelt, auf denselben eine von den erwähnten Erklärungsmöglichkeiten anbringen. Wurzeln und Sprosse wirken zusammen, sie beziehen Stoffe voneinander, die Wurzeln liefern Salze und Wasser, die Sprosse produzieren Assimilate und es bestehen im Stamm immer zwei entgegengesetzte Strömungen. Unter Bezugnahme auf die soeben erwähnte Hypothese können wir annehmen, daß diese transitorischen Stoffe bei der Wanderung im Stamm von Ipomoea Veränderungen erfahren, so daß die Beschaffenheit derselben an der Basis und an der Spitze verschieden ist. Damit wäre eine gewisse Erklärung unserer obigen Befunde erzielt.

Selbstverständlich spielen für die Bildung von Jugendblättern oder Folgeblättern auch andere Faktoren mit hinein. Die Qualität der im Innern sich bewegenden transitorischen Stoffe hängt von dem ontogenetischen Zustand der Pflanze ab. Außerdem üben die äußeren Bedingungen Einfluß. Goebel faßt ja auch die Jugendblätter als Hemmungsbildungen auf. Doch können, wie ich gefunden habe, die Folgeblätter schon an den Keimpflanzen sehr bald auftreten, viel früher wie an basalen Achselknospen mancher Stecklinge und dies wäre dann darauf

---

1) Vgl. Lundegårdh, a. a. O. 1913, pag. 573.

zurückzuführen, daß die Samen verschiedene Stoffe gespeichert haben, die erst in einer vollentwickelten Pflanze zubereitet werden können[1]).



Fig. 9. Zwei Keimpflanzen von Ipomoea Leari, die das zweite Laubblatt als Folgeblatt ausbilden.

In Fig. 9 sehen wir zwei Keimpflanzen von Ipomoea Leari, die schon das zweite Laubblatt als Folgeblatt ausgebildet haben. Doch kommt merkwürdigerweise unter Umständen ein Rückschlag an die Jugendform vor, wie man aus Fig. 10 ersieht. Goebel hat durch Variation der äußeren Bedingungen ein ähnliches Herunterdrücken auf die Primärblattstufe an Keimpflanzen von Doodya caudata erzielt[2]).



Fig. 10. Keimpflanze von Ipomoea Leari, die zuerst ein Folgeblatt, dann ein Primärblatt hervorgebracht hat.

Ein ähnliches Verhalten wie die Keimpflanze Fig. 10 zeigte ein Basalsproß eines in Fig. 11 abgebildeten Stecklings. Ein gleichzeitig gebildeter, zwei Internodien höher sitzender Achselsproß ging dagegen

1) Vgl. Heilbronn, Apogamie bei einigen Farnen. Flora 1910, Bd. CI. — Goebel, Organographie, 1913, pag. 379.

2) Goebel, a. a. O. pag. 379.

definitiv nach dem ersten Blatt zur Folgeblattbildung über (siehe die Fig. 11). Dieses spricht wohl dafür, daß außer der Variation der äußeren Bedingungen, innere „Dispositionsverhältnisse" mitgewirkt haben können. Durch seine Lage ist ja — wie wir vorher gefunden haben — der näher an die Spitze sitzende Sproß zur Folgeblattbildung mehr disponiert wie der Basalsproß. Ebenso dürften nach übrigen Erfahrungen Keimpflanzen eine überhaupt geringe Disposition zur Bildung von Folgeblättern besitzen. Dieses würde als zweiter Faktor neben den äußeren Bedingungen die Beschaffenheit der Blätter bestimmen.



Fig. 11. Unterer Teil eines Stecklings von Ipomoea mit zwei Seitensprossen. Der basale Seitensproß bildet abwechselnd Primär- und Folgeblätter, der höhersitzende Sproß zuerst ein Primärblatt, dann Folgeblätter.

3. Experimentell hervorgerufene Blattasymmetrie bei Ipomoea Leari.

Oben wurde erwähnt, daß wenn die Achselsprosse entfernt werden, Regenerationssprosse leicht entstehen, und daß man sogar Bildung von Achselsprossen „dritter Ordnung" erzielen kann.

Die neuen Knospen sitzen außerhalb einander, wie man aus Fig. 12 ersieht. Die dritte Sproßachse wird folglich unter sehr ungünstigen Raumverhältnissen angelegt, indem sich die Knospe zwischen dem (abgeschnittenen) zweiten Sproßstamm und dem Blattstiel Platz machen muß. Dies ist offenbar der Grund dazu, daß die ersten Blätter dieser Sproßachse dritter Ordnung unter Umständen asymmetrisch werden.

Fig. 13 stellt einen Steckling vor, wo in dem Achsel des einzigen Blattes eine Knospe von dritter Ordnung erzeugt wurde. Es wurden aus dieser Knospe nach einiger Zeit zwei Blätter vom *a*-Typus entfaltet.

Diese Blätter waren asymmetrisch, die eine Hälfte war größer als die andere und lief flügelartig längs dem Stiel herunter. Das dritte Blatt war in anderer Weise abnorm gestaltet, nämlich an der Spitze in zwei Zungen gespaltet. Das vierte Blatt und die weiteren kleinen Blätter hatten den normalen Primärtypus. — Die Asymmetrie der beiden ersten Blätter dürfte in folgender Weise entstanden sein.



Fig. 12.



Fig. 13.

Fig. 12. Partieller Längsschnitt durch die Hauptachse und drei auseinandersitzenden Seitensprossen, von welchen die zwei äußeren Regenerationssprosse sind. *sp* Blattspur, *w* Wurzel. (Vgl. Text und Fig. 13.)

Fig. 13. Steckling mit *b*-Blatt, in dessen Achsel ein Sproß dritter Ordnung erzeugt wurde. Die beiden ersten Blätter dieses Sprosses sind asymmetrisch, das dritte Blatt gespalten, das vierte ein normales Primärblatt.

Der neugebildete Stammscheitel der dritten Knospe wird — wie gesagt — einem Druck von zwei Seiten her ausgesetzt. Dieser Druck ist viel stärker wie derjenige, der gegen die normale Knospe erster Ordnung ausgeübt wird. Denn diese Knospe bildet sich schon, wenn das Blatt sehr jung ist, und der Blattgrund und diejenige Partie der Hauptachse, zwischen welchen die Knospe sitzt, folglich eine recht plastische

Konsistenz besitzen. Zum Zeitpunkt der Bildung der dritten (Regenerations-) Knospe sind dagegen das Blatt und der Hauptstamm ausgewachsen und fest gebaut (vgl. Fig. 12). Die Blätter bei Ipomoea Leari sind an der Basis fast halbumfassend und der Stiel hat an der Innenseite eine Rinne (Fig. 14 *a*, *b*, *c*).

Man kann sich nun vorstellen, daß wegen der ungünstigen Raum- und Druckverhältnisse eine partielle Beeinflussung der jungen Blattanlage erfolgt, so daß die eine Hälfte sich kräftiger entwickelt wie die andere. Eine Verschiebung der Blattinsertion in schräger Richtung,

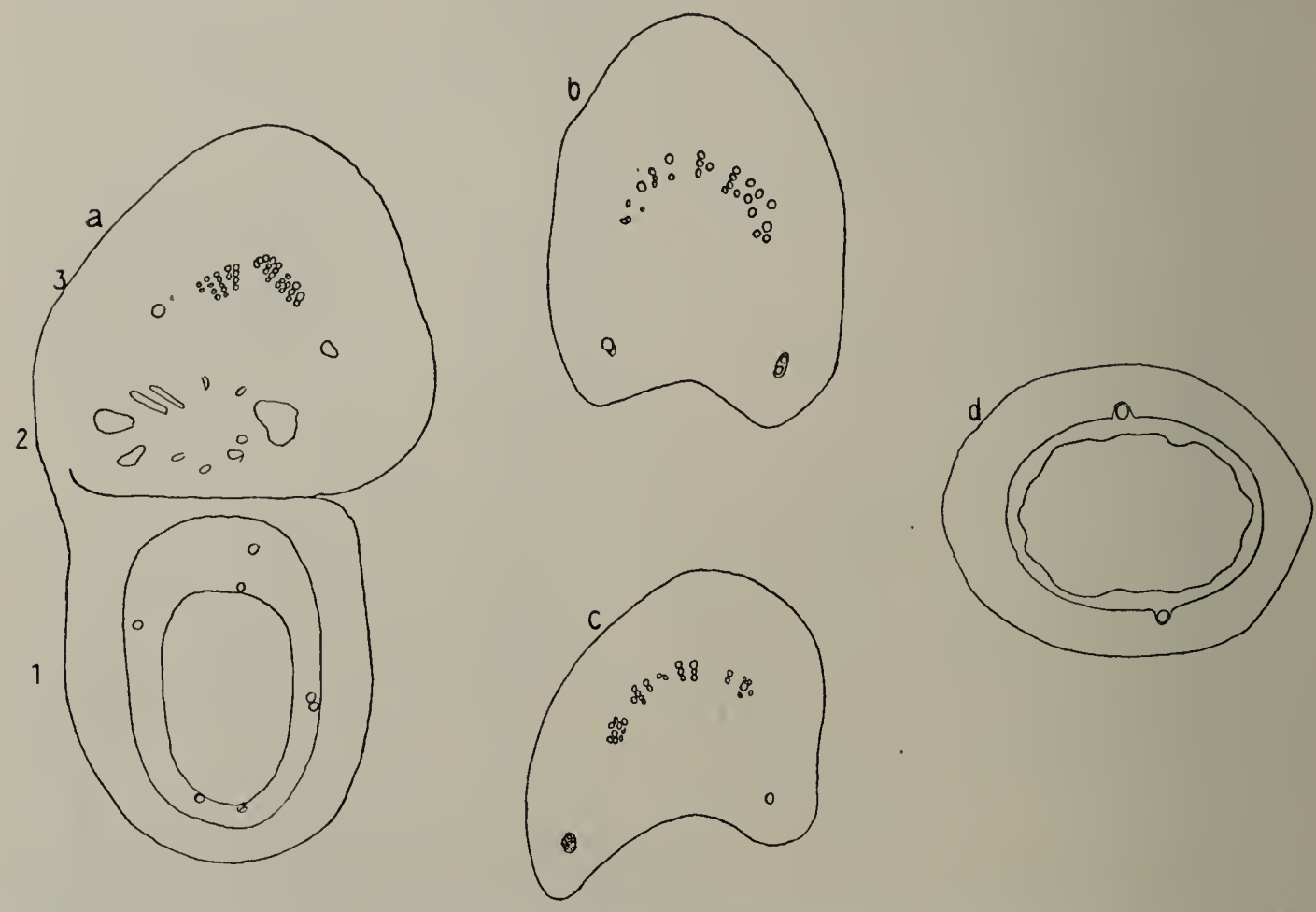


Fig. 14. Schematisch wiedergegebene Querschnitte durch Stengel und Blattstiel des in Fig. 13 dargestellten Achselsprosses „dritter Ordnung“ (nur die Gefäßbündel sind angedeutet). *a* durch Stengel (*1*), junge Knospe (*2*) in der Achsel des ersten asymmetrischen Blattes (*3*). *b* und *c* durch den Blattstiel des zweiten asymmetrischen Blattstiels; *b* in der Mitte des Stiels, *c* gleich unter der Spreite. *d* durch den Stengel zwischen den beiden asymmetrischen Blättern.

ähnlich wie bei Begonia[1]), ist nicht eingetreten. Dagegen sitzen die Blätter auf derselben Seite des Stengels, was offenbar mit partiellen Hemmungen und mechanischen Verschiebungen zusammenhängen kann.

Man kann das Phänomen auch so deuten, daß die größeren Blatthälften im Embryonalstadium besser ernährt werden. Tatsächlich befinden sie sich an der dem Stützblatt zugekehrten Seite des Sprosses.

1) Vgl. Gentner, Untersuchungen über Anisophylie und Blattasymmetrie. Flora 1909, Bd. XCIX, pag. 289.

Das ursprüngliche Blatt des Stecklings (Fig. 13) hatte alle Nahrung für die junge Knospe zu bereiten. Diese fließt durch den Blattspur (Fig. 12 *sp*) in den Hauptstengel. Die Leitbündel der Achselsprosse gehen ebenfalls vom Leitbündel des Hauptstengels aus. Im jugendlichen Stadium der Knospe 3 (Fig. 13) könnte wohl auch Nahrung direkt vom Blatt bezogen werden, so daß die eine Hälfte des jungen Vegetationspunkts besser ernährt und die hier befindlichen Teile der Blattanlagen größer wurden.

Die Asymmetrie hört jedenfalls mit dem dritten Blatte auf, so daß hier keine „Nachwirkung" vorliegt.

Bei asymmetrischen Blättern pflegen die Blattstiele asymmetrisch gebaut zu sein, namentlich die Leitbündel verraten eine verschiedene Ausbildung[1]). Die Leitbündel werden sekundär angelegt, daher kann auch ihre asymmetrische Ausbildung durch eine schon vorhandene Asymmetrie der Blattanlage hervorgerufen sein. Wenigstens in dem beschriebenen Fall bei Ipomoea scheint mir eine kausale Erklärung durch diese Annahme greiflicher zu sein. Die anatomischen Tatsachen stimmen auch überein mit ihr. Die Asymmetrie des Stieles ist am stärksten gleich unter der Spreite (Fig. 14 *c*). In der Mitte des Stiels ist die Asymmetrie geringer (Fig. 14 *b*) und an der Basis ist sie kaum bemerkbar (Fig. 14 *a*). Wäre die Verteilung der Leitbündel die Ursache der Blattasymmetrie, so müßte der basale Querschnitt am schiefsten gebaut sein, was hier nicht zutrifft. In diesem Zusammenhang ist auch zu erwähnen, daß der Querschnitt des Stammes nicht asymmetrisch ist (Fig. 14 *d*), obwohl die ersten Blätter auf derselben Seite stehen.

In dem beschriebenen Fall scheint also die Asymmetrie der Spreite direkt durch mechanische oder stoffliche Einflüsse auf die Anlage der Spreite entstanden zu sein. Der Blattgrund ist symmetrisch und der später entstandene Stiel nimmt eine Mittelstellung zwischen diesem und dem bedeutend asymmetrischen Spitzenteil des Stiels ein.

---

1) Gentner, a. a. O. 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: 107

Autor(en)/Author(s): Lundegardh Henrik Gunnar

Artikel/Article: Experimentell-morphologische Beobachtungen 383-449