

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Stockausschläge.

Von

OTTO SCHÜEPP, Basel.

(Als Manuskript eingegangen am 6. Oktober 1917.)

Während die meisten Sprosse unserer Waldbäume ein mehr oder weniger stossweises, von Ruheperioden unterbrochenes Wachstum

zeigen, nähern sich die Stockausschläge in hohem Masse dem Typus der ständig fortwachsenden Sprosse. Wir dürfen also für die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung voraussetzen, dass von Plastochron zu Plastochron ein innerer Teil einer Knospe gleich dem Ganzen wird und können daraus auf die Veränderung der einzelnen Teile schliessen.¹⁾

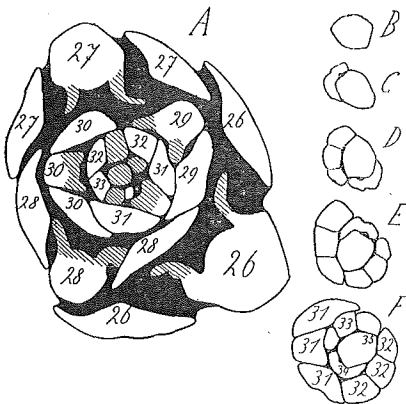


Fig. 1. *Quercus Robur*, 25:1.

A = Querschnitt durch die Endknospe in der Höhe des Vegetationspunktes, Meristem schraffiert; F = Querschnitt durch die Basis des Vegetationspunktes; B bis F = Zerlegung der Figur F zur Veranschaulichung des Formwechsels.

(Vergl. Schüepf 1916, Fig. 5, S. 53.)

*Quercus Robur*²⁾ (einzeln Stockausschlag aus einem starken Baumstumpf; sonniger Standort; 10. VI 1916). Die Organe am Hauptspross und einigen Seitensprossen wurden ausgemessen (Tabelle I); die Endknospe wurde in eine Mikrotomserie zerlegt (Fig. 1 und 2). Internodien, Blätter und Seitensprosse der Hauptachse

sind von der Basis her numeriert. Für die Numerierung der Organe an den Achsel sprossen betrachte ich dieselben als schwächere Gabeläste in einem dichotomen Verzweigungssystem, zähle wieder

¹⁾ Schüepf. Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. (Jahrb. f. wiss. Bot. LVII, 1916, p. 31.)

²⁾ Man vergleiche die Angaben von Späth, H. Der Johannistrieb. Berlin 1912.

Tabelle I. *Quercus Robur.*

J = Internodienlänge. Bl = Blattlänge. S = Länge der Seitensprosse (in mm).
Z = Zahl der Blattzipfel.

Hauptspross					Bemerkungen	Seitenspross I				Seitenspross II				
Nr.	J	Bl	Z	S		Nr.	J	Bl	Z	Nr.	J	Bl	Z	
1	—	—	—	225	Hauptspross total 515 Internodien rund Internodien kantig Internodien mit fünf Haupttrippen	2	15	—	—	3	21,7	—	—	
2	9	35	1	255		3	8	—	—	4	5	—	—	
3	20	40	5	220		4	4,2	59	7	5	67	62	8	
4	31,5	72	7	215		5	38	59	7	6	23	46	7	
5	32	98	8	130		6	14,5	37	6	7	71	43	9	
6	58	136	10	150		7	35	70	8	8	18	34	10	
7	49	145	13	95		8	23,2	59,5	10	9	14,2	26	10	
8	40	137	13	36		9	27,2	50	10	10	12	23	10	
9	60	134	11	26,5		10	34	43,5	10	11	3,5	13,3	11	
10	31,2	99	12	4,5		11	9	28,5	8	12	6	17	10	
11	51	89	11	5,2		12	3	26	11	13	2,9	12,6	11	
12	40,5	68	12	8,7		13	3,2	21	11	14	2,2	9,5	11	
13	14	53	12	5		14	5,2	—	—	15	1,6	8,9	11	
14	13	49	11	3,7		15	2,3	14,1	11	16	1	6,4	11	
15	11	35	13	3		16	1,2	9,2	11	17	1	6,2	10	
16	8	29,5	12	3,4						18	0,5	5	12	
17	5,4	23,5	10	3						19	—	4	12	
18	4,8	18,5	13	2,2						20	—	2,7	12	
19	3	16,1	11	2,4						Seitenspross V				
20	2	12,1	12	1,9			6	11,5	—	—	Seitenspross VIII			
21	2,3	10,5	12	1,2			7	6	—	—	9	5,3	2	1
22	2	9,7	12	1,2			8	56	27,5	7	10	16,5	6,2	3
23	1,8	8,2	11	1			9	6	20	7	11	1,8	—	—
24	0,8	5,9	—	—			10	32,8	21,8	8	12	3,8	10	8
25	0,8	5,2	11	—			11	5	20	10	13	1	4,5	—
						12	4	8	8	14	—	4,3	—	
						13	5	14,7	11	15	—	4,2	—	
						14	1,5	10,3	10	16	—	3,7	—	
						15	1,7	9	11					
						16	1,2	7,8	12					
						17	0,7	5	11					
						18	0,4	5,7	11					
						19	—	3	11					
						20	—	2,2	11					
						21	—	2	11					

von der Basis des ganzen Sprosssystemes aus und gehe einfach bei der Verzweigungsstelle vom Hauptspross auf den Seitenspross über. Der Achsel spross von Blatt 20 beginnt also mit Blatt 21, der Achsel spross 30 mit Blatt 31 usw.

Jeder Spross beginnt mit 2—3 ungeteilten Primärblättern. Darauf folgen — gelegentlich erst nach einer Übergangsform — die Folgeblätter mit gelappter Spreite und zwei Nebenblättern. Die Zahl der

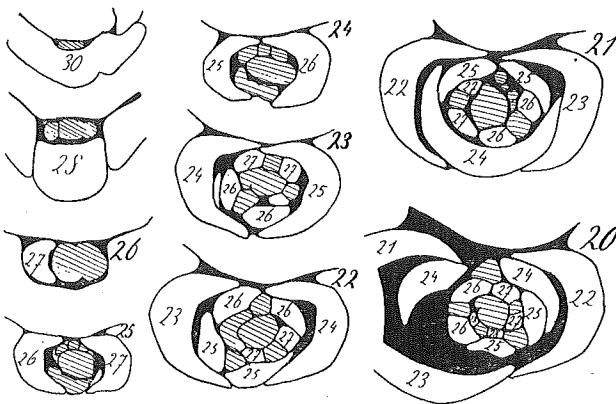


Fig. 2. *Quercus Robur*, 25 : 1. Schnitte durch die Achselknospen der Blätter 30, 28, 26 bis 20. Meristem schraffiert. Bei 20 wurde das Spiegelbild gezeichnet, weil die Grundspirale umgekehrt verlief, wie in den andern Fällen.

Blattzipfel steigt von 3—5 bis zu 11—13. Wenn einmal die volle Zahl der Blattzipfel erreicht ist, dürfen wir die aufeinanderfolgenden Blätter einer und derselben Achse als Darstellung der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien eines und desselben Blattes auffassen.¹⁾

Am Hauptspross sind die ersten 10—12 Internodien und die ersten 8—9 Blätter ausgewachsen; Sprossglied 35 wird eben vom Vegetationspunkt abgegliedert. Vom 12. Internodium und vom 9. Blatt an nehmen die Organe an Grösse ab; die Regelmässigkeit der Abnahme beweist, dass der Spross zur Zeit der Untersuchung tatsächlich als Ganzes im gleichmässigen Fortwachsen begriffen war. Dabei beträgt die Entwicklungsdauer der Blätter 26 Plastochron, diejenige der Internodien 23 Plastochron. Bei der Bildung des jüngsten Sprossgliedes ist das Teilverhältnis Vegetationspunkt:

¹⁾ Schüepp 1916, S. 19

Sprossglied ungefähr 3:1. Die Knospe gehört also zum Elodea-
typus¹⁾.

Sämtliche Seitensprosse haben ausgetrieben; sie nehmen von der Basis gegen die Spitze hin gleichmässig an Länge ab (Tabelle I Hauptspross unter S). Jeder Seitenspross ist eine vollständige Wiederholung des Hauptsprosses (Tabelle I: I, II, V, VIII). In Tabelle II A sind die Blattlängen zusammengestellt in der Weise, dass immer gleich grosse Blätter auf derselben Zeile stehen. Blatt 21 am Hauptspross ist vergleichbar mit den Blättern 16, 14, 16 und 12 der Seitensprosse. Das heisst der Hauptspross (der stärkere Gabelast) eilt dem Seitenspross (dem schwächeren Gabelast) um 5, 7, 5 und 9 Plastochron in der Entwicklung voraus. Zu demselben Resultat gelangen wir, wenn wir die Nummern der jüngsten, eben in Anlage begriffenen Blätter vergleichen (Tabelle II B, Figur II). Blatt 35 am

Tabelle II A. *Quercus Robur*.

Tab. II B. *Quercus Robur*.

Hauptspross		I		II		V		VIII	
Nr.	Bl	Nr.	Bl	Nr.	Bl	Nr.	Bl	Nr.	Bl
10	99	—	—	—	—	—	—	—	—
11	89	—	—	—	—	—	—	—	—
12	68	7	70	5	62	—	—	—	—
13	53	8	59	6	46	—	—	—	—
14	49	9	50	7	43	—	—	—	—
15	35	10	43,5	8	34	10	27,5	—	—
16	24,5	11	23,5	9	26	11	20	—	—
17	23,5	12	26	10	23	12	21,8	—	—
18	18,5	13	21	11	13,3	13	20	—	—
19	16,1	14	—	12	17	14	8	—	—
20	12,7	15	14,1	13	12,6	15	14,7	11	—
21	10,5	16	9,2	14	9,5	16	10,3	12	10
22	9,7	17	—	15	8,9	17	9	13	4,5
23	8,2	—	—	16	6,4	18	7,8	14	4,3
24	5,9	—	—	17	6,2	19	5	15	4,2
25	5,2	—	—	18	5	20	5,7	16	3,7
—	—	—	—	19	4	21	3	—	—
—	—	—	—	20	2,7	22	2,2	—	—

Nr.	Jüngstes Blatt
Hauptspross	35
Seitenspross 20	29
" 21	30
" 22	29
" 23	30
" 24	29
" 25	29
" 26	29
" 27	—
" 28	30
" 29	—
" 30	30

Hauptspross entsteht gleichzeitig mit den Blättern 29 oder 30 der
obern Seitensprosse; der Vorsprung des Hauptsprosses beträgt
5—6 Plastochron.

¹⁾ Schüpp 1916, S. 42.

Tabelle III. *Juglans nigra*.

Blattlängen (Bl) und Zahl der Blättfiedern (F); Anlage bedeutet das jüngste Sprossglied am Vegetationspunkt.

Hauptspross			Seitensprosse																																		
			I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X		XI		XII		XIII		XIV		XV		XVI		XVII		XVIII
Nr.	Bl	F	Nr.	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F	Bl	F
1	—																																				
2	180	4																																			
3	135	8																																			
4	295	4																																			
5	230	5																																			
6	315	5																																			
7	290	5																																			
8	300	7	2	—																																	
9	240	7	3	33,5	1	32,5	1																														
10	270	7	4	87	3	30	2	5,5	1																												
11	202	7	5	115	5	100	4	5,5	1	12	1																										
12	121	8	6	58	7	75,3	5	—		11	2	—																									
13	73	7	7	58,5	7	42	5	—		—		—																									
14	67	7	8	26	7	27,3	7	—		—		17	4	30	1	6,5	1																				
15	—	—	9	15,2	7	10,3	7	—		—		9,5	5	31	1	7,4	1	17	1																		
16	16,6	8	10	6,8		6,9	7	—		—		3,8	5	40	5	4		31	1	6,5	1																
17	11	9	11	5		4	7	—		—		3		16,6	6	—		14,5	3	6,8	1	10	1														
18	5	9	12	—		—	7	—		—		2,8		9	7	—		8,8	4	—		12	1	—													
19	4,5	9	13	—		—	—	—		—		—		4,8	—	—		4	7	—		—		—													
20	3,5		14	—		—	—	—		Anlage		—		3,7	—	—		3,5	—	—		—		—													
21	—		15	—		—	—	—		Anlage		—		—	—	—		—	—	—		—		—													
22	—		16	—		—	—	—		—		—		—	—	—		—	—	—		—		—													
23	—		17	—		—	—	—		—		—		—	—	—		—	—	—		—		—													
24	—		18	—		—	—	—		—		—		—	—	—		—	—	—		—		—													
25	—		19	—		Anlage	—	—		—		—		—	—	—		—	—	—		—		—													
26	Anlage		20	—		—	—	—		—		—		—	—	—		—	—	—		—		—													
			21	—		—	—	—		—		—		—	—	—		—	—	—		—		—													Veg. p.

Die Vegetationspunkte der Seitensprosse entstehen nachträglich in den Blattachsen in bestimmtem Abstände vom Hauptvegetationspunkt (Fig. 1 F, Fig. 2. 30). Nach Abgliederung der Vorblätter erreichen sie ganz die Grösse und Struktur des Hauptvegetationspunktes und entwickeln sich im gleichen Tempo wie dieser fort.

Unser Stockausschlag nähert sich stark dem Idealtypus der „vollständigen Entwicklung eines Sprosssystems“.¹⁾ Zur Vervollständigung des Bildes sollen noch einige andere Fälle angeführt werden.

Juglans nigra (Stockausschlag an sonnigem Standort 17. VI 1916).

Entwicklungsdauer der Blätter: 16 Plastochron.²⁾

Teilverhältnis Vegetationspunkt: Sprossglied 1 : 1.²⁾

Verspätung der Seitensprosse: ca. 6 Plastochron.³⁾

Die Vegetationspunkte der Seitensprosse entstehen nachträglich in den Blattachsen. Sie gliedern die ersten Primärblätter ab, lange bevor sie die Grösse des Hauptvegetationspunktes erreicht haben; sie wachsen allmählich heran, während zugleich der Übergang von Primärblättern zu Folgeblättern und von der dekussierten Blattstellung zur Spiralstellung vor sich geht.

Fraxinus excelsior. Entwicklungsdauer der Blätter: 10 Plastochron.⁴⁾

Teilverhältnis Vegetationspunkt: Sprossglied 1 : 3.⁴⁾

Verspätung der Seitensprosse: 2 Plastochron.

Die Vegetationspunkte der Seitensprosse entstehen, wie Figur 3 zeigt, sehr nahe am Hauptvegetationspunkt; daher rührt die geringe Verspätung von 2 Plastochron. Die ersten Blätter des Seitensprosses zeigen nur 3—5 Fiederblätter statt 11 wie die typischen Folgeblätter; die Vegetationspunkte der Seitensprosse sind auch bei der Abgliederung der ersten Blätter noch schwächer als der Hauptvegetationspunkt (Fig. 3 F).

Fagus silvatica (Adventivspross an jungem Stämmchen; sonniger Standort 16. VI 1916).

Entwicklungsdauer der Blätter: 10 Plastochron.⁵⁾

Teilverhältnis Vegetationspunkt: Sprossglied: $\frac{1}{2}$: 1.⁵⁾

Verspätung der Seitensprosse: 2 Plastochron.

¹⁾ „Vollständige Prolepsis“; „Syllepsis“ nach Späth.

²⁾ Lathyrustypus: Schüepp 1916, S. 42.

³⁾ Grössere Verspätungen bei den Seitensprossen III, IV, VII, IX; siehe Tabelle II.

⁴⁾ Übergang vom Lathyrustypus zum Mesembryanthemumtypus. Schüepp 1916, S. 42.

⁵⁾ Mesembryanthemumtypus. Schüepp 1916, S. 42.

Mit dem frühzeitigen Entstehen der Achselsprosse (Fig. 4) und der geringen Verspätung derselben gegenüber dem Hauptspross hängt

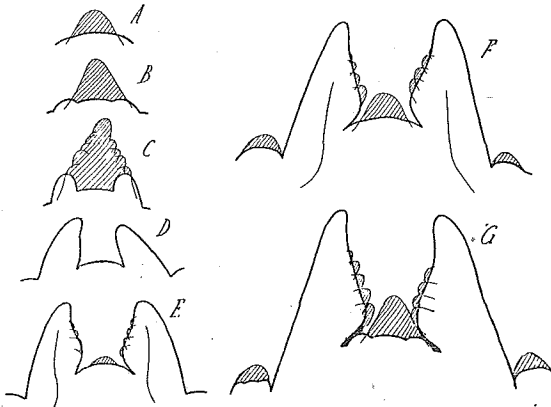


Fig. 3. *Fraxinus excelsior*, 25:1. Wachstum und Formwechsel des Vegetationspunktes. Medianschnitt. Hinter der Schnittebene liegende Teile schraffiert. Vergl. Schüepp 1916, Fig. 7, S. 36.

es zusammen, dass man bei der Buche leicht Sprosssysteme finden kann, in denen Seitensprosse zweiter und selbst dritter Ordnung ebenfalls ausgetrieben haben. In einem solchen Sprossystem wurden soweit als möglich die Nummern aller jüngsten Blätter bestimmt; gezählt wurde wieder von der Basis des ganzen Systems aus (Tabelle IV). Die untersten Seitensprosse erster Ordnung sind um 6 Plastochron, die späteren nur noch um 1—2 Plastochron verspätet. Die Achsen II. und III. Ordnung folgen denjenigen I. und II. Ordnung wieder mit 1—2 Plastochron Verspätung.

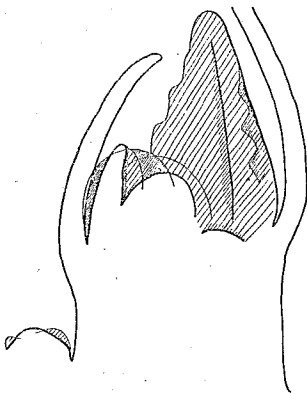


Fig. 4. *Fagus sylvatica*, 50:1. Übersichtsbild vom Vegetationspunkt.

Andere Fälle. Stockausschläge mit vollständiger Entwicklung der Seitensprosse sind jedenfalls bei allen Baumarten möglich. Ich führe ein par Beispiele an; die Verspätung der Seitensprosse habe ich nach dem Verhalten der halberwachsenen Blätter geschätzt *Alnus incana* u. *glutinosa* (2 Pl.; Seitensprosse II. Ord.). *Corylus Avellana* (2 Pl.). *Tilia platyphyllos* (2 Pl.). *Carpinus Betulus* (2 Pl.). *Cornus mas* (2 Pl.). *Acer campestre* (2 Pl.). *Acer Pseudoplatanus* (2 Pl., Zweige II. Ordn.). *Populus nigra* (3 Pl.). *Betula verrucosa* (4 Pl., Zweige II. Ordn.). *Prunus spinosa* u. *avium* (8—10 Pl.). *Robinia Pseudacacia*

(8—10 Pl.). In vielen Fällen sind die Organe am Hauptspross bedeutend grösser als an den Seitensprossen (*Alnus glutinosa*, *Tilia*, *Corylus*).

Das gleichmässige Fortwachsen eines ganzen Sprosssystemes, wie wir es oben in einigen Fällen kennen gelernt haben, ist — entwicklungsgeschichtlich betrachtet — der einfachste Fall, den wir uns denken können. Die ganze Gesetzmässigkeit beruht auf dem streng periodischen Formwechsel des Vegetationspunktes und der Tatsache, dass die gleichnamigen Organe alle genau den gleichen Entwicklungsgang durchmachen und dass speziell

Tabellé IV. *Fagus silvatica*.

Haupt-spross	Jüngstes Blatt	Seitensprosse I. Ordnung		Seitensprosse II. Ordnung		Seitensprosse III. Ordnung	
		Spross	Jüngstes Blatt	Spross	Jüngstes Blatt	Spross	Jüngstes Blatt
	16	I	8		2	6	
		II	8	II	3	6	III; 1
		III	—		4	7	2
		IV	12		1	9	IV; 1
		V	11	III	2	9	2
		VI	—		3	8	IV; 2
		VII	—		1	11	1
		VIII	14		2	10	2
		IX	14	IV	3	10	
		X	15		4	9	
		XI	14		5	10	
		XII	14	V	1	12	
		XIII	14		2	12	
				VIII	2	13	
					3	13	
				IX; 1	1	13	
				X; 1	1	13	

die Vegetationspunkte der Seitensprosse nach raschem Durchlaufen einiger Jugendstadien genau das Verhalten des Hauptvegetationspunktes wiederholen. Das ganze System muss also auch — physiologisch betrachtet — unter besonders gleichmässigen Bedingungen stehen.

Die Stockausschläge übertreffen ferner in bezug auf Zahl und auf Grösse der gebildeten Organe alle andern Sprosse. Aus ihrer optimalen Wachstumsleistung müssen wir auch auf optimale Wachstumsbedingungen schliessen.

Auf Grund der experimentellen Arbeiten von Klebs¹⁾ kommen wir zu folgender Auffassung. Gleichmässiges Fortwachsen eines Sprosssystems und vollständige Ausbildung aller angelegten Organe tritt ein, wenn die äusseren Bedingungen für die wachsende Endknospe dauernd optimal sind. Zur Konstanz der äusseren Bedingungen für die Knospe gehört die Bedingung, dass durch einen Querschnitt, der in konstanter Entfernung hinter dem Vegetationspunkt herwandert, immer der gleiche Nährstoffstrom passiert. In der Natur und im Experiment werden sich diese Bedingungen nie auf die Dauer erfüllen lassen; die Wachstumsleistung muss eingeschränkt werden; wir fragen nach den Gesetzmässigkeiten, die sich dabei geltend machen.

Auch bei vollkommener Ausbildung der Seitenachsen sind doch alle Organe derselben kleiner als an der Hauptachse; der Unterschied ist oft gering, oft sehr auffällig. Ferner wächst oft die Endknospe längere Zeit gleichmässig fort, während die Seitenknospen immer mehr zurückbleiben und bald zur Ruhe übergehen. Beim Austreiben eines Sprosssystems im Frühling wachsen die Knospen an der Spitze intensiver und länger als an der Basis. Nach den umfassenden Untersuchungen von Vöchting müssen alle diese Erscheinungen als Folge der Polarität aufgefasst werden. Vöchting vermeidet es grundsätzlich, die Wirkungen der Polarität mit der Säftebewegung in Zusammenhang zu bringen²⁾; nach Klebs sind die Konzentrationsverhältnisse der Nährstoffe entscheidend für Art und Intensität des Wachstums. Die beiden Standpunkte lassen sich vielleicht versöhnen auf Grund folgender Annahme: Die polare Struktur der Leitungsbahnen bewirkt eine polare Verteilung der Nährstoffe und dadurch eine Förderung der Spitze gegenüber der Basis.

Wenn bei schlechten Wachstumsbedingungen eine einzelne Knospe zur Ruhe übergeht, so finden wir nicht nur eine Verlangsamung und einen schliesslichen Stillstand des Wachstums, sondern auch eine Veränderung und namentlich eine Abkürzung des ganzen Entwicklungsganges der Organe. Aus Laubblattanlagen entstehen Knospenschuppen als Hemmungsbildungen.³⁾

¹⁾ Literatur bei Lakon, G. Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen (Biol. Zentralbl. XXXV 1915, p. 401) und Klebs: Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche (Abh. Akad. Heidelberg, math.-nat. Klasse, 3. Abh., 1914).

²⁾ Z. B. Vöchting: Über Organbildung im Pflanzenreich, II. Bonn 1884, S. 157.

³⁾ Göbel, Allgemeine Organographie, II. Auflage, Jena 1913, S. 313.

Es ist eine sehr häufige Erscheinung, dass Seitensprosse mit Primärblättern beginnen.¹⁾ In den oben betrachteten Fällen entstehen Primärblätter unter optimalen Wachstumsbedingungen; im Gegensatz zu den Knospenschuppen können sie also keine Hemmungsbildungen sein. Die Entwicklungsgeschichte führt zu einem andern Erklärungsversuch. Der Vegetationspunkt der Seitensprosse entsteht als kleiner Meristemkomplex; er beginnt mit der Blattbildung lange bevor er Masse und Struktur des Muttervegetationspunktes erreicht hat. Die ersten Blattanlagen sind von Anfang an von den Anlagen der Folgeblätter verschieden (Fig. 2, Nr. 30—25). Typische Primärblätter treten namentlich auf, wenn der Vegetationspunkt stark verspätet aus einer kleinen Meristemgruppe entsteht (*Quercus*, *Juglans*); sie fallen weg, wenn der Vegetationspunkt frühzeitig und als umfangreicher Zellkomplex abgegliedert wird (*Fraxinus*, *Fagus*).

Die Primärblätter gehören der Jugendform der Pflanze an. Diese tritt nur als rasch vorübergehende Erscheinung auf, wenn die Wachstumsbedingungen für die Folgeform günstig sind; sie kann sich dauernd erhalten, wenn besondere, für die Jugendform günstige Wachstumsbedingungen herrschen.²⁾

¹⁾ Göbel, Allgemeine Organographie, S. 356.

²⁾ Man vergleiche z. B. Göbels Versuche mit *Campanula rotundifolia*, Allgemeine Organographie, S. 407, 408.