Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 67 (1916)

Heft: 5-6

Artikel: Was wissen wir vom Dickenwachstum der Bäume? [Schluss]

Autor: Jaccard, P.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-768270

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 14.07.2025

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

Diese Darlegungen möchte der Verfasser, der nun das aushilfsweise übernommene Amt des Redaktors demnächst in berufenere Hände wird zurücklegen können, mit dem Wunsche schließen, daß unsere Zeitschrift auch fernerhin an der Ausgestaltung der Grundsätze naturgemäßer Waldwirtschaft zu einem ausgesprochen schweizerischen Prinzip nach Kräften weiterarbeitet. W. Ammon.

Was wissen wir vom Dickenwachstum der Bäume?

Von Prof. Dr. P. Jaccard, Zürich.

Übersetzung eines Aufsatzes im „Journal forestier suisse“ Nr. 11/12, 1915, 1/2 und 3/4 1916.

(Schluß.)

Physiologische Ursachen des Winterschlafes.

Die Umbildung der dem Boden und der Luft entnommenen organischen Nährstoffe bildet das Wesen der Lebenstätigkeit der Pflanze. Dieser chemische Vorgang kann nur unter Mitwirkung des Lichtes und verschiedener Fermente vor sich gehen und ist außerdem teilweise umkehrbar. Der größere Teil der verarbeiteten Nährstoffe lagert sich als Zellulose ab und bildet ein für jede Gattung charakteristisch aufgebautes Skelett; ein anderer Teil, dessen Molekularstruktur nicht in gleichem Maße festgebunden ist, wandelt sich periodisch in einfachere Verbindungen um, die bei den Dauerpflanzen einen neuen Zyklus chemischer Vorgänge veranlassen. Eine andere Eigenschaft des Pflanzenchemismus besteht darin (wie überhaupt in jedem chemischen Vorgang), daß dessen Dauer vom Abtransport der produzierten Substanzen oder von deren Bindung in unlösbarer Form abhängt. Sobald diese Ableitung nicht mehr normal vor sich geht oder ganz aufhört, nimmt das Wachstum an Intensität ab und stockt schließlich vollständig.

In diesem Vorgang, wie in allen Ernährungsprozessen der Pflanze, kommt der Wasserzirkulation wieder die Hauptrolle zu. Doch unterscheiden sich hierin die Pflanzen mit perennierender Belaubung stark von denjenigen, die ihr Laub alljährlich verlieren. Bei den erstern, dank ihrer derben, dickhäutigen Blätter mit wenigen Spaltöffnungen, ist die Verdunstung weit geringer als bei den letztern; die osmotische

Tätigkeit geht auch langsamer von statten; somit sind diese Pflanzen gegen die äußern Einwirkungen weniger empfindlich.[1]

Krautartige Pflanzen können unter Umständen ihre Ernährung durch langsamen osmotischen Austausch bewerkstelligen. Bei großen Pflanzenarten hingegen, wie bei den Bäumen, benötigt das Wachstum einen relativ raschen Transport der mineralischen Nährstoffe und der Assimilate, was nur durch eine lebhafte Wasserzirkulation, welche die osmotischen Vorgänge beschleunigt, möglich ist.

Wenngleich die Mineralstoffe in der Trockensubstanz der Pflanzen nur in geringen Mengen (1—2 %) vertreten sind, so dürfen wir sie nicht als nebensächlich betrachten und etwa meinen, daß jeder erste beste Boden deren so viel liefern könne, als es die assimilatorische Tätigkeit der Pflanze erfordert. Dies trifft durchaus nicht zu. Im Gegenteil, jede intensive Kultur erschöpft die mineralischen Nährstoffe des Bodens, die sich nicht so rasch neubilden können, als sie von den Wurzeln aufgenommen werden. Diesem Umstande schreiben verschiedene Naturforscher das herbstliche Vergilben des Laubes zu, in einer Jahreszeit, wo Licht, Wärme und Feuchtigkeit noch öfters in genügendem Maße vorhanden wären, um die Fortdauer des Wachstums zu ermöglichen.

In dieser Hinsicht geben die Versuche Klebs' befriedigenden Aufschluß. Für eine Reihe tropischer Topfpflanzen gelang es ihm, nach längerem Schwemmen der Erde, wodurch die mineralischen Lösungen weggeführt wurden, zu jeder Zeit künstlich eine längere Vegetationsruhe zu erzielen. Umgekehrt genügte es, die erschöpfte Erde durch frischen Mullboden zu ersetzen, um sogar mitten im Winter, bei vermindertem Beleuchtungsgrad nach wenigen Tagen ein Erwachen der Vegetationstätigkeit zu verursachen, bei Pflanzen, die kurz vorher wegen ungenügender Ernährung ihr Laub eingebüßt hatten. Es ist Klebs gelungen, fast nach Gutdünken der gleichen Pflanzengattung entweder ein andauerndes Wachstum oder aber eine von Ruhepausen unter-

[1] Diese beiden Pflanzengruppen der gemäßigten Zone unterscheiden sich in dieser Hinsicht, ähnlich wie die kaltblütigen Wirbeltiere sich von den Säugetieren und Vögeln unterscheiden. Bei letztern ist der Ernährungsvorgang viel intensiver; aber sie erweisen sich auch viel empfindlicher gegen die Variationen der äußern Verhältnisse.

brochene Wuchstätigkeit zu verleihen, je nach den Nährsalzmengen und der Lichtintensität, die er den Pflanzen zur Verfügung stellte.

Die Mineralsalze ernähren nicht nur die Pflanze, sie beeinflussen ebenfalls die Fermentwirkung und beteiligen sich an der Umformung der Pflanzensubstanz. Die Alkalien (Aluminium, Kalzium, Kalium) haben bekanntlich auflösende Eigenschaften; ihr Vorkommen im Zellsaft kann je nach ihrer Konzentration die chemischen Umwandlungen, die von den Fermenten katalytisch eingeleitet sind, beschleunigen, oder im Gegenteil eine Verlangsamung der chemischen Reaktionen hervorrufen. Wenngleich es noch nicht klargelegt wurde, in welcher Weise die Mineralsalze an der Auslösung der Reservestoffe beteiligt sind, so darf man doch annehmen, daß ihre Mitwirkung notwendig ist, wie auch diejenige der Wasserzirkulation.

Hansteen[1] hat sich in letzter Zeit mit wertvollen Untersuchungen über den Einfluß der Mineralsalze auf die Bildung der Zellwandungen bei den Pflanzen befaßt und dabei die Durchlässigkeit der Zellen und die Wasseraufnahme durch die Pflanzen behandelt. Dank denselben läßt sich die Mitwirkung der Kalzium-, Kalium- und Aluminiumsalze bei der Absorptionstätigkeit der Wurzeln leicht erkennen. Den erstern fällt die Hauptrolle bei der Bildung der Zellwandung zu; aber um derselben die nötige Permeabilität zu verschaffen, müssen den Kalziumsalzen Kalium- und Magnesiumsalze in bestimmten Mengen beigemischt werden.

Das Verhältnis des Kalkes zu den andern Alkalien, also der Kalkfaktor, ändert sich mit jeder Pflanzengattung. Zudem hat Hansteen festgestellt, daß sich die alkalischen Bodensalze mit den Fettsalzen der Wurzelzellen zu einer Lauge von spezifischer Beschaffenheit verbinden, welche Lauge das Aufnahmevermögen der Wurzeln den Mineralstoffen gegenüber vermittelt. Denn es ist nun erwiesen, daß die Aufnahme der Bodensalze nicht, wie man es früher annahm, einfach durch Osmose erfolgt, sondern mittels einer verwickelten, schwer zu erfassenden chemischen Reaktion. Durch diese Erkenntnis treten die Untersuchungen

[1] Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik, 1910.

über die Bodeneigenschaften in bezug auf die Ernährung der Pflanzen, und ganz besonders auf die Forstwirtschaft, in ein neues Stadium.

Wir können hier nicht die außerordentlich reichhaltige Literatur über das Verhältnis der verschiedenen Bodensalze zur Pflanzenernährung anführen. Doch möchten wir auf die Untersuchungen W. Siebers, über das physiologische Verhalten des Kalziums, des Magnesiums und der Phosphorsäure im Kambium[1] hinweisen, welche die Versuche von Hansteen ergänzen. Man ersieht daraus, wie unterschiedlich, je nach den Jahreszeiten, die Aufnahmefähigkeit und der Gehalt der Kambialschicht sind. Im Frühjahr hat das Treiben der Knospen ein rasches Schwinden des Kalkes zur Folge, dagegen nimmt der Gehalt an Potasche zu. In der Regel läßt sich erkennen, daß die Variationen des Kalkgehaltes mit denjenigen der Intensität der Holzbildung übereinstimmen, womit sich die Vermutung Hansteens bestätigt, daß dem Kalzium bei der Bildung der Zellwände eine Hauptaufgabe zukomme. Dieses Element dringt in anorganischer Form in das Kambium ein und wird dort meistenteils organisch gebunden.

* * *

Wir müssen noch auf das Verhalten der Wasserzirkulation zur Pflanzenernährung zurückkommen.

Es ist erwiesen, daß nicht nur die Trockenheit des Bodens einen Stillstand in der Wasserzirkulation bewirkt, sondern es genügt hierzu schon eine Abnahme der Wärme und der Belichtungsdauer.[2] Diese Verminderung des Wasserumlaufes geschieht während der Vegetationszeit jede Nacht, ohne dem Wachstum, das auf Kosten der bei Tage aufgenommenen Nährstoffe erfolgt, Eintrag zu tun. Anders aber ist es im Herbst, wo die allmähliche Abnahme der Lichtintensität und der Temperatur eine gleichzeitige Verlangsamung der Wasserzirkulation und des Ernährungsvorganges bedingt. Somit ist es

[1] Würzburg 1912.

[2] Während Mitte Oktober, bei hellem Wetter, die wirksame Belichtung nur 9 Stunden beträgt, die Dauer der Nacht und der Dämmerung aber 15 Stunden, zählt man Ende April ungefähr 13 Tages- gegen 11 Nachtstunden, und die Tageslänge nimmt stets zu.

Im Gebirge allerdings ist das herbstliche Vergilben der Blätter vor allem den kalten Nächten zuzuschreiben.

nicht ein Ruhebedürfnis, welches im Herbst das Fallen des Laubes, sowie das Aufhören des Wachstums veranlaßt; ebensowenig läßt sich die Vegetationsruhe damit erklären, die Pflanzen seien mit Reservestoffen übersättigt, oder die Wurzeln und Blätter seien nach längerer Arbeitsleistung ersatzbedürftig. Das Einstellen der Wachstumstätigkeit erfolgt eher aus dem Grunde, weil die äußern Umstände die normalen Lebensfunktionen der übrigens unveränderten Pflanzenorgane nicht mehr gestatten.

Einzig die Arten mit lederigen, dickhäutigen Blättern vermögen ihre Lebenstätigkeit zu jeder Zeit[1] einzustellen und wieder aufzunehmen, ohne daß sich ihre äußere Gestalt verändert, weil deren Blätter eben auf eine geringe Wasserzirkulation[2] eingerichtet sind.

Ganz anders verhalten sich die wasserbedürftigen Arten. Bei denselben wird jede längere Einschränkung der Wasserdurchfuhr nach und nach das Absterben der Assimilationsorgane zur Folge haben. Umgekehrt bedarf es einer Änderung der äußern Verhältnisse, namentlich einer Verlängerung der Sonnenwirkung, um in der Pflanze neues Leben und namentlich den Laubausbruch zu veranlassen. Das neue Laub wiederum kann nur dann seine Funktionen voll entwickeln, wenn die äußern Umstände sich in bestimmten, ziemlich engen Schranken halten.

Verwirklicht man aber diese günstigen äußern Umstände auf künstlichem Wege und sichert man der Pflanze fortdauernd nebst den Mineralstoffen und der Belichtung auch genügend Feuchtigkeit und Wärme, so gelingt es zu jeder Jahreszeit, und mit Ausschaltung einer etwaigen Ruhepause, ein sozusagen ununterbrochenes Wachstum zu erzielen, bei solchen Pflanzen, die unter gewöhnlichen Umständen ein periodisches Ruhestadium durchlaufen.

Es scheint weit weniger berechtigt, bei den Pflanzen von „Abnutzung der Organe“ und von „Ruhebedürfnis“ zu sprechen als bei den Tieren, weil die Dauerpflanzen durch Bildung neuer Organe, sich stets erneuern, während die alten verschwinden (trockene

[1] Kirschlorbeer und Spindelbaum z. B. weisen noch eine schwache Assimilationstätigkeit auf, sogar wenn bei hellem Wetter, die Temperatur am Schatten — 6° beträgt.

[2] Unsere Nadelhölzer verbrauchen in unserem Klima im Mittel zehnmal weniger Wasser als die Laubbäume.

Blätter, alte Rinde), oder den neuentstandenen doch nur als Skelett, als Unterlage dienen (Holz des Schaftes, der Wurzeln und der Äste).

Stirbt ein Tier an Altersschwäche, so geschieht das, weil seine Lebensorgane abgenutzt und durch die Ablagerung von Abfallstoffen verstopft sind, zu deren Verarbeitung ihm die Kraft gebricht. Ein großer Baum aber stirbt meist vor Hunger und Durst: vorerst weil die Zufuhr genügender Nährstoffe aus dem Boden zur Bildung eines stets sich erweiternden Jahrringes je länger je schwieriger wird; des fernern, weil die physikalischen Bedingungen der Wasseraufnahme und der -zirkulation sich stets verschlechtern; dadurch verlangsamt sich der osmotische Austausch, sowie auch die Chlorophylltätigkeit, dem Verbrauch durch den Atmungsprozeß steht eine ungenügende Stoffaufnahme durch die Blätter gegenüber, das Gleichgewicht ist gestört, die Pflanze leidet an ungenügender Ernährung; sie hungert.

Die Baumform als Endprodukt des Dickenwachstums.

Bei oberflächlicher Betrachtung scheint die beim Dickenwachstum entstandene Form des Baumes von dem anatomischen Aufbau unabhängig zu sein.

Der Versuch, die spezifische Form der Bäume und ihrer Organe als Resultat der natürlichen Zuchtwahl aufzufassen, findet am meisten Anklang: Wenn das Verhältnis zwischen Gefäßen und Holzparenchym in hohem Grade durch die Ernährungs- und Transpirationsverhältnisse bedingt ist, so wäre nach dieser Auffassung die Verteilung des Holzstoffes, besonders diejenige der Holzfasern, im Hinblick auf mechanische Beanspruchung erfolgt.

Die natürliche Zuchtwahl hätte schließlich den Bäumen diejenige Form zugewiesen, die eine maximale Widerstandskraft gegen den Wind mit einem Minimalaufwand an Grundstoffen verwirklichte. Nach dieser Hypothese würde der Stamm, dessen Richtung mit derjenigen der Schwerkraft übereinstimmt, vom Winde auf Zug und Druck in Anspruch genommen, und er sähe sich veranlaßt, die Angriffsstellen durch entsprechend erhöhte Ernährung zu verstärken. Daraus ergäbe sich die geometrische Figur eines Schaftes gleicher Widerstände unter einem Minimalaufwand an Baumaterialien.

Diese Auffassung ist allgemein anerkannt worden, insbesondere auch durch die Forstleute, und wurde durch K. Metzger in einer Abhandlung: „Der Wind als maßgebender Faktor für das Wachstum der Bäume“[1] auseinandergesetzt.

Metzger stellte die Behauptung auf, daß alle hauptsächlichen Wuchsformen, seien es einzelstehende, bis zum Boden beastete Bäume, oder solche, die, weil im Bestande gewachsen, nur eine kurze Krone auf einem langen, nackten Schaft aufweisen, stets diejenige Struktur besäßen, die den größten Widerstand mit geringstem Materialaufwand verwirkliche.

Ich meinerseits habe in einer 1912 im „Journal forestier suisse“ erschienenen Abhandlung über die Frage „Ist die Baumform wirklich durch den Einfluß des Windes bedingt?“ gezeigt, daß die Abweichungen in der Vollholzigkeit des Baumstammes auch ohne Rücksicht auf die Wirkungen des Windes durch die Form und die Veränderungen durch die Ernährungs- und Transpirationsverhältnisse der Krone erklärt werden können.

Die Unzulänglichkeit der Metzgerschen Auffassung glaube ich in meinen letzten Arbeiten[2] dargetan zu haben, und ich habe zugleich die Ansicht ausgesprochen, daß es vor allem physiologische Faktoren sind, nämlich die Anforderungen der Wasserzirkulation, welche die Gestalt des regelmäßig und konzentrisch wachsenden Stammes bedingen. Ich glaube erwiesen zu haben, daß der Stamm einer großen Fichte im Hochwald, an welcher das Absterben der Kronenbasis gleichzeitig mit dem Wachstum des Gipfels stattfindet, ziemlich genau einem Schaft gleicher Leitungskapazität für das Wasser entspricht, nicht aber einem solchen gleicher Widerstände in seiner ganzen Länge. Die gemachten Berechnungen an Fichten haben gezeigt, daß sich an jedem Stamm wenige Meter über dem Boden eine

---

[1] Münchener forstliche Hefte, 1893.

[2] Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume. „Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft“, München 1913. Und in der gleichen Zeitschrift im August/September 1915: Neue Untersuchungen über die Ursachen des Dickenwachstums. Siehe auch in der „Revue générale de botanique“, Paris N° Septembre-Décembre 1915: *Sur les causes déterminant la forme des arbres.*

Stelle finden läßt, wo der Widerstand bedeutend schwächer ist als weiter oben, nahe der Krone, und daß überhaupt jeder Stamm verschiedene Biegungswiderstände aufweist. Nähere Untersuchungen lassen auch erkennen, daß die Biegungsleistungen des Stammes gegenüber einer konstanten Kraft mit der wachsenden Stammstärke abnehmen. Die großen, gesund gebliebenen Bäume, namentlich solche im Freistand, weisen im Verhältnis zu ihrer Kronenentwicklung einen weit größeren Biegungswiderstand auf als jüngere, dünnere Stämme.

Demgemäß läßt sich die Ansicht, die Bäume besorgten ihren Aufbau mit dem mindesten Materialaufwand, nicht länger verfechten; es zeigt sich im Gegenteil, daß sie mit Überschüssen arbeiten und weit mehr Stoffe auf ihre Stammbildung verwenden, als es der Widerstand gegen die gewöhnliche Windwirkung erforderte. Anderseits aber sind die gleichen Bäume trotzdem unfähig, außerordentlicher Inanspruchnahme ihrer Widerstandskraft, etwa bei Sturmwind, Schneedruck usw., zu genügen, so daß man nicht leicht ersieht, welche Vorteile die Bäume der natürlichen Zuchtwahl zu verdanken haben.

Die Metzgerschen Theorien hätten weniger Anhänger gefunden, wenn sich nicht eine scheinbare Übereinstimmung derselben mit den physiologischen Studien R. Hartigs über die formbildende Wirkung des Windes und der Schwerkraft ergeben hätte.

Diese scheinbaren Beweise der mechanischen Ursache der Baumform lieferte Hartig, wenn er experimentell nachwies, daß ein Schaft, der einer konstanten Biegung in derselben Richtung unterworfen ist, an der konkaven Druckseite einen höhern Zuwachs aufweist, als an der gegenüberliegenden konvexen Seite, und daß das Holz dieser Druckpartie einen besondern anatomischen Bau besitzt (Rotholz).

Angenommen also, der Druck auf die Längsseite eines Schaftes bewirke eine Erhöhung der Wuchsenergie, so schien es ebenso gerechtfertigt, dem Einfluß des Windes im allgemeinen eine formbildende Wirkung zuzuschreiben, indem jede Partie des Schaftes sich im Verhältnis zu der mechanischen Inanspruchnahme durch den Winddruck verstärke.

In Wirklichkeit jedoch stellt sich der Fall viel komplizierter:

1. Ich habe vorerst durch zahlreiche Versuche bewiesen, daß zwischen

der Druckwirkung auf Biegung und der Erhöhung der Wuchsenergie kein konstantes Verhältnis besteht. Eine biegende Kraft ruft je nach ihrer Intensität ganz verschiedene Rückwirkungen hervor;

2. auch da, wo keine Biegung durch äußern Druck vorhanden ist, beobachtet man gleichwohl einen erhöhten Zuwachs an allen konkaven Stellen eines Schaftes, eines Astes oder einer krummen Wurzel;[1]

3. wäre der Schaft das Produkt der Windwirkung, so müßte logischerweise die Baumform von einer Gegend zur andern variieren, gleich wie die lokalen Winde; Bäume mit konzentrischem Wuchs und regelmäßiger Struktur wären Ausnahmen;

4. hieraus ergibt sich das Dilemma: entweder ist die Baumform das mechanische Produkt der gegenwärtigen Windwirkung, dann aber kann von Zuchtwahl nicht die Rede sein; oder aber, die heutige Form ist das Ergebnis der natürlichen Zuchtwahl, die durch allmähliche Ausschaltung alles Unpassenden die organische Charakterform der Art ausgebildet hat; diese mechanisch vollendete Form wäre nur durch Vererbung auf uns gelangt, und demgemäß den heutigen Einwirkungen des Windes nicht mehr unterworfen.

Die Metzgersche Theorie ist im Widerspruch mit sich selber, und dieser Widerspruch haftet allen Versuchen an, die zur Erklärung der Baumform die Anpassungstheorie heranziehen.

* * *

Verschiedene Einwirkungen bedingen das Wachstum der Pflanze, die ihre charakteristische Form stets dem Vorherrschen des einen oder andern dieser Faktoren zu verdanken hat. Und nicht nur ihre äußere Form, sondern auch ihr physiologisches Verhalten wird hierdurch bedingt, sowie die Ausbildung eines jeden Organes.

Da die Luft und das Licht, welche die Atmung und die Assimi-

[1] Wir müssen zudem bemerken, daß nach dem Stand der neuen Untersuchungen (durch Janka) erwiesen ist, daß bei den Nadelhölzern das Rotholz der Druckpartien des Schaftes und der Äste weniger druckfest ist, als das durch Zug beanspruchte Weißholz.

lation bedingen, die Krone[1] gleichmäßig und symmetrisch umgeben, so muß der Schaft notgedrungen eine symmetrisch-radiale Struktur annehmen.[2]

Bei den wagrecht abstehenden Ästen verhält es sich anders: hier wirken andere Kräfte, im besondern die Schwerkraft, die sich bald als Zug, bald als Druck fühlbar macht und durch ihren nachhaltigen Einfluß auf das Kambium die exzentrische, zweiseitige Bildung der Zweige veranlaßt.

Versuchen wir nun, die Ursachen der mit der Höhe über dem Boden vorkommenden Variationen in der Breite der Jahrringe zu erforschen. Ich bin der Ansicht, daß dabei die Hauptrolle der Wasserzirkulation zukommt.

Man darf annehmen, daß zur Bewältigung des ununterbrochenen Wassertransportes in einem Baume das Vorhandensein einer Leitungsschicht[3] erforderlich sei, deren Entwicklung mit derjenigen der Verdunstungsorgane in Einklang stehen muß. Daraus ergibt sich für eine vollholzige Tanne oder Fichte ein rascheres Dickenwachstum derjenigen Stammpartien, die der Krone am nächsten liegen, im Vergleich zu den untern Schaftabschnitten, und zwar deshalb, weil der zuletztgebildete Jahrring in welchem der größte Teil des Wassertransportes stattfindet, nur dann eine gleichmäßige Leitungskapazität haben kann, wenn er im oberen, engeren Teil des Schaftes eine größere Breite erreicht als unten, wo der Stammdurchmesser größer ist. Von der Annahme ausgehend, die durch einen bestimmten Ring gebildete Leitungsschicht sei in den verschiedenen Höhen des Stammes nahezu proportional der Ringfläche, habe ich versucht, auf rechnerischem Wege die Form zu bestimmen, die

---

[1] Es handelt sich hier um das diffuse Licht, dessen Vollwirkung vom Zenith ausgeübt wird, und welches bei den Bäumen der gemäßigten Zone zur Assimilation und Transpiration mehr beiträgt als das direkte Sonnenlicht.

[2] Ähnliche Verhältnisse bewirken die Formbildung bei den „Pflanzentieren" des Meeresgrundes, wie bei Seeanemonen, Korallen, ja selbst bei Seesternen und Seeigeln. Weil die Ernährungsgelegenheiten ringsherum gleichmäßig vorhanden sind, ergibt sich daraus eine radiale Anordnung ihrer Organe, die sich im Nährmilieu regelmäßig entfalten.

[3] Als Leitungsschicht bezeichne ich die Fläche, die im Querschnitt des Stammes aus der Zusammenstellung aller Gefäße und Leitungstracheiden der 3 bis 4 letzten Jahrringe hervorgeht.

ein Fichtenstamm annehmen muß, um als Schaft gleicher Leitungskapazität angesprochen zu werden. Die bei Fichten berechnete theoretische Form des Schaftes zeigt eine sehr befriedigende Übereinstimmung mit der wirklichen Gestalt von Bäumen, die in gleichen Verhältnissen aufgewachsen sind, im besondern in bezug auf den Formquotienten.

Die Richtigkeit der obigen Annahme wurde außerdem durch Messungen der Ringflächen in verschiedenen Höhen des Schaftes geprüft, wozu ich einige Fichten und Tannen auswählte. Die mikroskopischen Untersuchungen der letzten Jahrringe ergaben im allgemeinen das Vorhandensein eines Minimums in der Größe der Ringfläche, bei einer Höhe von einigen Metern über dem Boden: von diesem Punkte an nehmen die Ringflächen zu, sowohl in der Richtung gegen die Krone als gegen die Wurzeln.

Dieses Verhalten der Bäume, in bezug auf ihr Dickenwachstum, tritt sehr deutlich in nebenstehender Fig. 1 zutage, wo wir die wirkliche Form des Schaftes derjenigen gegenübergestellt haben, die ein Fichtenstamm theoretisch annehmen müßte, um einen Schaft vom gleichen Widerstand darzustellen. Dank dem mir von Herrn Professor Engler, Vorstand der schweizerischen Zentralanstalt für das forstliche Versuchswesen, und von seinem Adjunkten Herrn Ph. Flury zur Verfügung gestellten Untersuchungsmaterial konnte ich feststellen, daß die in der Fig. 1 sichtbare relative Verdickung des Schaftes oberhalb der untersten Trockenäste als ein allgemeines Vorkommnis zu betrachten ist. Daraus darf man wohl schließen, diese Zunahme des Durchmessers, resp. der Ringfläche, an erwähnter Stelle sei notwendig, um die Verminderung der Leitungsfläche durch das Überdauern der Trockenäste auszugleichen. Es ist mir übrigens gelungen, auf künstlichem Wege das Dickenwachstum zu erhöhen, indem ich in den Schaft verschiedener Bäume kleine Glasstäbchen einbohrte, womit die Leitungsfläche der lebendigen Holzschicht eine Verminderung erfuhr, gerade wie dies durch die Trockenäste der Fall ist.

Die Erhöhung des Dickenwachstums an der Stammbasis erheischt ebenfalls eine Erklärung. Allgemein herrscht die Ansicht, diese Verdickung habe den Zweck, den Baum fester an den Boden zu binden und verdanke ihre Entstehung der Anpassung an mechanische Einflüsse.

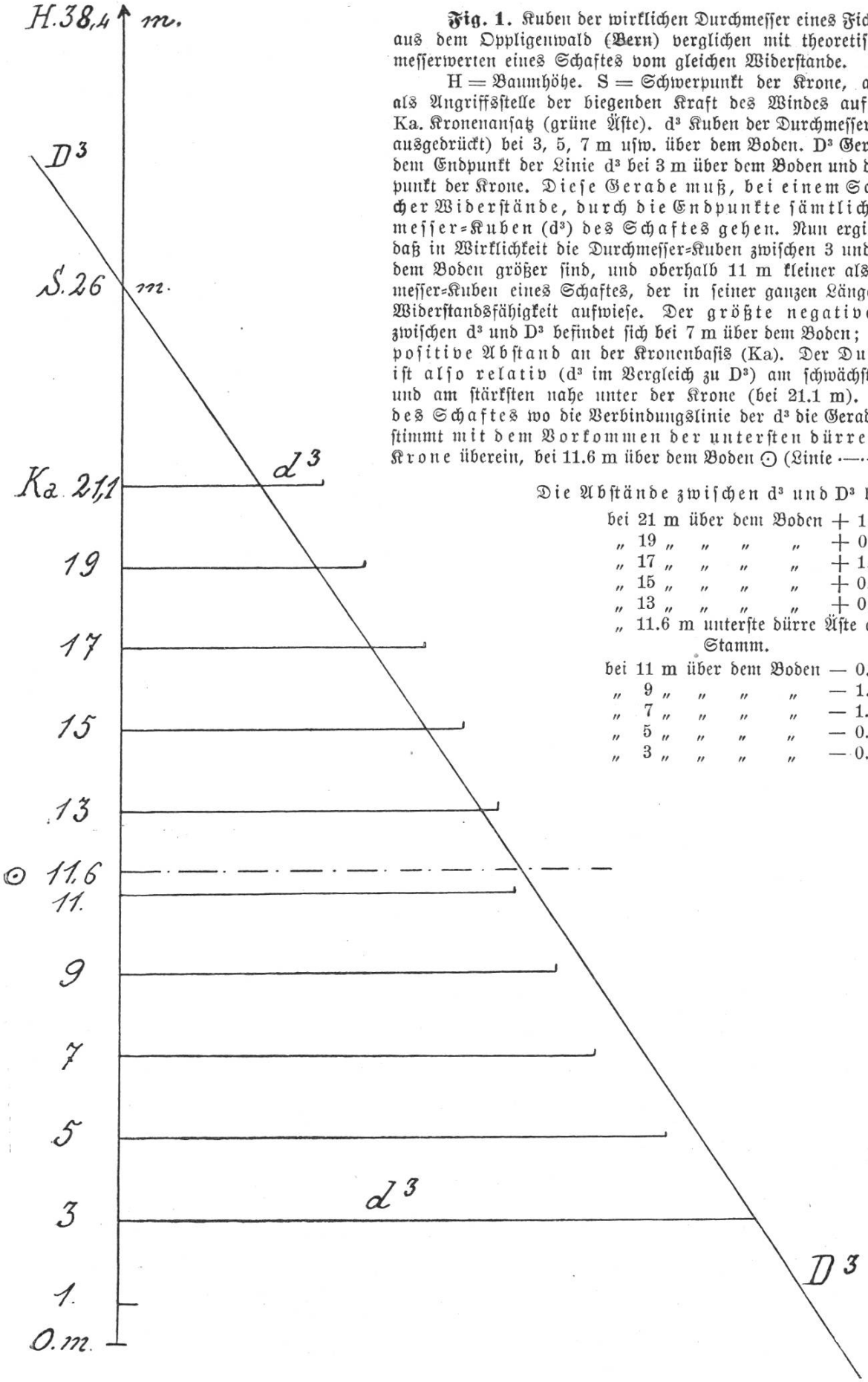

Fig. 1. Kuben der wirklichen Durchmesser eines Fichtenstammes aus dem Oppligenwald (Bern) verglichen mit theoretischen Durchmesserwerten eines Schaftes vom gleichen Widerstande.

H = Baumhöhe. S = Schwerpunkt der Krone, angenommen als Angriffsstelle der biegenden Kraft des Windes auf die Krone. Ka. Kronenansatz (grüne Äste). d^3 Kuben der Durchmesser (in Längen ausgedrückt) bei 3, 5, 7 m usw. über dem Boden. D^3 Gerade zwischen dem Endpunkt der Linie d^3 bei 3 m über dem Boden und dem Schwerpunkt der Krone. Diese Gerade muß, bei einem Schaft gleicher Widerstände, durch die Endpunkte sämtlicher Durchmesser-Kuben (d^3) des Schaftes gehen. Nun ergibt sich aber, daß in Wirklichkeit die Durchmesser-Kuben zwischen 3 und 11 m über dem Boden größer sind, und oberhalb 11 m kleiner als die Durchmesser-Kuben eines Schaftes, der in seiner ganzen Länge die gleiche Widerstandsfähigkeit aufwiese. Der größte negative Abstand zwischen d^3 und D^3 befindet sich bei 7 m über dem Boden; der größte positive Abstand an der Kronenbasis (Ka). Der Durchmesser ist also relativ (d^3 im Vergleich zu D^3) am schwächsten bei 7 m und am stärksten nahe unter der Krone (bei 21.1 m). Die Höhe des Schaftes wo die Verbindungslinie der d^3 die Gerade D^3 kreuzt, stimmt mit dem Vorkommen der untersten dürren Äste der Krone überein, bei 11.6 m über dem Boden ⊙ (Linie —·—·—·—·—).

Die Abstände zwischen d^3 und D^3 betragen:

bei 21 m über dem Boden	+ 1.20
„ 19 „ „ „ „	+ 0 92
„ 17 „ „ „ „	+ 1.12
„ 15 „ „ „ „	+ 0.70
„ 13 „ „ „ „	+ 0.20
„ 11.6 m unterste dürre Äste am Stamm.	
bei 11 m über dem Boden	— 0.76
„ 9 „ „ „ „	— 1.01
„ 7 „ „ „ „	— 1.42
„ 5 „ „ „ „	— 0.90
„ 3 „ „ „ „	— 0.00

Dem widerspricht die Tatsache, daß in sandigen oder in felsigen Böden, Bäume, deren Wurzeln sich, um eine genügende Wasserversorgung zu sichern, weit ausdehnen, trotz der entsprechenden Ausbreitung des Wurzelanlaufes, vom Sturme dennoch umgeworfen werden.

In der Tat kommt dieser Ausbreitung der Stammbasis eher eine physiologische Rolle zu; seine mechanische Leistung tritt dieser gegenüber zurück: Zunächst werden mit der Zunahme des Durchmessers die Schwingungen der Baumkrone immer weniger wahrnehmbar. Ihre Zug- oder Druckwirkungen kommen an der Basis von großen Bäumen nur ausnahmsweise zur Geltung, deswegen versteht man nicht, wie sie die Dickenzunahme des Wurzelanlaufes mechanisch beeinflussen könnten.

Meines Erachtens läßt sich diese Ausbreitung, bei der Fichte z. B., mit Leichtigkeit aus der Verlangsamung des Wasserstromes, infolge der Richtungsänderung ableiten, wodurch eine Verlängerung des zu durchlaufenden Weges entsteht. Die Ausbreitung der Stammbasis erscheint vor allem als eine physiologische Reaktion, durch welche diese Verlangsamung der Wasserzirkulation mittelst einer vermehrten Bildung von Leitungsbahnen ausgeglichen wird.

* * *

Es soll nicht gesagt sein, die Wasserzirkulation sei der einzige Beweggrund der Stammbildung; gewiß wirken mechanische Einflüsse ebenfalls mit, doch sind dieselben, wie aus meinen neuesten experimentellen Untersuchungen hervorgeht, viel verwickelter, als man bisher anzunehmen pflegte.

Es ist mir z. B. gelungen, die Wirkung von Zug- und Druckspannungen auf dem Dickenwachstum bei Nachtzeit von derjenigen bei den Tagesstunden zu unterscheiden. Auch konnte ich nachweisen, daß die Reaktion auf Biegung bei den verschiedenen Bäumen verschieden ist. Die bei diesen Untersuchungen angewandte Methode wurde in Genf und in den Akten der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 1915 dargelegt.

Ich kann hier nicht auf die Einzelheiten der Reaktion eingehen. Es mag nur angeführt werden, daß je nach der Intensität der ausgeübten Zug- und Druckwirkungen eine Verdickung des Stammes in

der Richtung der Biegung oder aber in einer dazu senkrechten Richtung eintritt. Der anatomische Aufbau des Holzes ist stets in der Druckpartie von derjenigen, die auf Zug beansprucht wird, verschieden. Diese mechanischen Einwirkungen verunmöglichen manchmal beinahe vollständig die Bildung der Gefäße, außerdem wird die Verholzung der durch die Biegung stark in Anspruch genommenen Schaftteile in auffallendem Grad beeinträchtigt; das Kambium bildet dann beinahe nur parenchymatische Zellen.

Dank der Untersuchungen über die Wirkungen der abwechselnden Biegungen sind wir jetzt auch besser über das Dickenwachstum zur Nachtzeit, wie auch über die Bildung des Rotholzes bei den Nadelhölzern orientiert, welche Erscheinungen nicht immer, wie man annahm, mit der erhöhten Kambialtätigkeit parallel gehen, sondern von verschiedenen Ursachen abhängen.

Wir erkennen im besondern, daß die bisher als Anpassungserscheinungen angesprochenen Vorgänge im Pflanzenleben, meistens als unmittelbare Reaktionsbildungen gegen jetzige Einwirkungen zu betrachten sind.[1]

Statt die Erscheinungen im Reiche der Pflanzen als abgeschlossen zu betrachten, als das unabänderliche Ergebnis der Anpassung und der Zuchtwahl, erkennen wir nun, dank der physiologischen Versuche, wie sehr die Pflanzen den unmittelbaren Einwirkungen der jeweiligen Verhältnisse unterworfen sind. So dürfen wir hoffen, die Ursachen immer mehr zu erfassen, die dem spezifischen wie dem individuellen Aufbau der Pflanzenorganismen zugrunde liegen.

Zürich, Oktober 1915.

Pflanzenphysiologisches Institut der
Eidg. Technischen Hochschule.

[1] Gewiß sind die Einrichtungen der Blüten, die Beziehungen zwischen Blüten und Insekten, die Verbreitungsorgane der Samen, sowie manche Vorgänge bei der Entwicklungsgeschichte des Keimlings kaum anders denn als erworbene Anpassungen aufzufassen; in dem vorliegenden Aufsatze wurden nur die Struktur und der Bau von vegetativen Organen betrachtet, die in viel höherem Maße von den Ernährungsverhältnissen direkt abhängig sind.