

Zur Periodizität des Internodienwachstums

Herrn Prof. Dr. ANDREAS SPEISER ehrerbietig zum
60. Geburtstag gewidmet

Von

HANSJAKOB SCHAEPPI

(Mit 3 Abbildungen im Text)

Inhaltsübersicht		Seite
Einleitung		92
I. Die typische Längenkurve		94
II. Die Längenperiode bei etagiert beblätterten Sprossen		94
III. Zur longitudinalen Symmetrie der Scheinsprosse		97
Zusammenfassung und Vergleich		97
Literaturverzeichnis		98

Einleitung

Die Stengel der höheren Pflanzen sind in die Ansatzstellen der Blätter, die *Knoten*, und in die dazwischen liegenden Stücke, die *Internodien*, gegliedert. Die Knoten tragen bei zerstreuter Blattstellung ein einziges, bei wirteliger zwei bis mehrere Blätter. Der Ausdruck «Knoten» rührt daher, dass sie vielfach, wenn auch nicht immer, gegenüber den Internodien verdickt sind. Ferner unterscheiden sich beide Stengelteile in anatomischer Hinsicht.

An der wachsenden Stengelspitze entstehen die Blattanlagen unmittelbar übereinander, d. h. die Internodien sind kurz. Bei der Entfaltung tritt, neben der Differenzierung der Gewebe, ein mehr oder weniger starkes Längenwachstum der Zwischenknotenstücke ein. Die Art und Weise, wie dies geschieht, ist für den Habitus und die Wuchsform der Pflanzen von ganz entscheidender Bedeutung. Bleiben die Internodien kurz, so kommt es zur Bildung von *Blattrosetten*, die im Bereiche der Laubblätter am bekanntesten sind (Wegerich, Löwenzahn usw.). Niederblattrosetten liegen bei manchen Zwiebeln vor, und Hochblattrosetten sind z. B. für viele Doldengewächse charakteristisch. Wachsen demgegenüber die Internodien aus, so entstehen *lange beblätterte Sprosse*.

Die genaue Untersuchung und Messung der Internodien ergab, dass auch darin typische, immer wiederkehrende Verhältnisse auftreten. Man spricht von der *Längenperiode der Internodien*. So wurde an langen, beblätterten Sprossen beobachtet, dass die ersten Zwischenknotenstücke kurz sind. Ihre Länge nimmt nach oben zu, um dann nach einem Maximum wieder abzusinken. P. GROOM (1908), der eingehende und umfangreiche Untersuchungen dieser Art durchführte, hat als erster diese Verhältnisse graphisch dargestellt. Man erhält in dem erwähnten Fall eine *eingipflige Längenkurve*.

In der Gestaltung der Internodien herrscht also ein ganz bestimmter *Rhythmus*. Er ist ein Ausdruck für die *longitudinale Symme-*

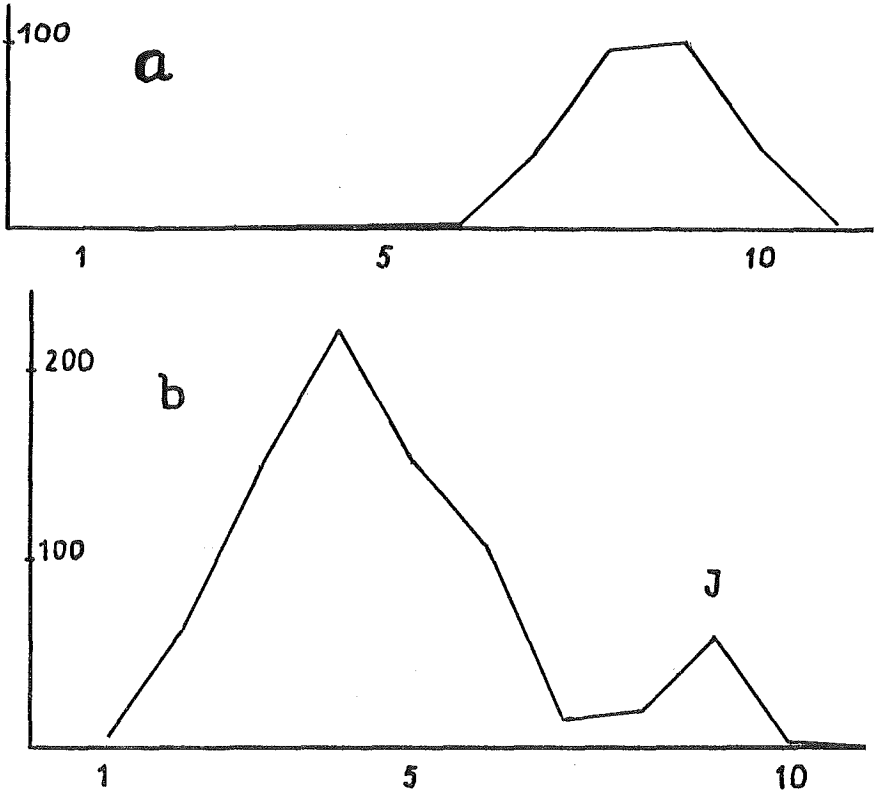


Abb. 1

Internodienkurven *a* des Jahrestriebes von *Aesculus Hippocastanum*, *b* des Luftsprösses von *Angelica silvestris*. In der Abszisse die Nummern der Internodien, in der Ordinate ihre Länge in mm. Das die Infloreszenz tragende Zwischenknotenstück ist mit I bezeichnet. Näheres im Text.

trie des Sprosses, die sich auch in der Blattgestaltung, in der Entwicklung von Seitensprossen und in anderen Erscheinungen manifestiert. (Vergl. vor allem K. GOEBEL 1928 und W. TROLL 1937.)

Von den gestaltbildenden Elementen der höheren Pflanzen gehört die Internodienlänge zweifellos zu jenen, die stark von Aussenbedingungen beeinflusst werden. Trotzdem wäre es unrichtig, in der Längenperiode lediglich das unmittelbare Ergebnis exogener Faktoren zu sehen. Jede Pflanze zeigt vielmehr eine bestimmte Art des Internodienwachstums, wobei allerdings Einflüsse der Umwelt, vor allem das Licht, modifizierend wirken können.

Rosettenbildung einerseits und Sprosse mit eingipfligen Internodienkurven andererseits trifft man sehr häufig. Indessen treten auch andere Erscheinungen auf, worunter die etagiert beblätterten Sprosse zu nennen sind. Hier wechseln lange Internodien mit mehreren kurzen ab, so dass die Blätter scheinbar zu Wirteln vereinigt sind. K. GOEBEL hat der-

artige Sprosse von *Euphorbia Schlechtendalii* untersucht und festgestellt, dass die langgestreckten Internodien eine eingipflige Kurve ergeben, «wenigstens in den wenigen untersuchten Fällen», wie er hinzufügt (1928, S. 233). Es musste daher von grossem Interesse sein, diese Erscheinungen eingehender zu studieren. Wir untersuchten *Lilium Martagon* und *Polygonatum verticillatum*, die durch stockwerkartige Beblätterung ausgezeichnet sind. Darüber hinaus haben wir die Frage geprüft, wie die Blattspreiten längs der Scheinsprosse von *Veratrum album* angeordnet sind. — Wir bitten, diese Ausführungen als vorläufige Mitteilung zu betrachten, weitere Untersuchungen sind im Gange.

I. Die typische Längenkurve der Internodien

Als Grundlage und zum Vergleich mit den nachfolgenden Untersuchungen seien zunächst zwei Pflanzen mit typischen Internodienkurven dargestellt. Als 1. Beispiel untersuchen wir den Jahrestrieb von *Aesculus Hippocastanum* L. Die Blätter stehen bei der Rosskastanie gegenständig und gekreuzt. Der Zweig beginnt mit mehreren, unmittelbar übereinanderliegenden Paaren von Knospenschuppen. Die folgenden Laubblätter sind durch lange Internodien getrennt. Ihre Länge nimmt allmählich zu, um dann wieder abzusinken. Man erhält somit eine eingipflige Internodienkurve (Abb. 1a).

Dieselbe Erscheinung kann man auch an den Jahrestrieben zahlreicher anderer Bäume beobachten. Eingipflige Kurven zeigen auch die Sprosse vieler einjähriger Pflanzen, ebenso die Luftsprosse mancher Stauden (K. GOEBEL 1928 und W. TROLL 1937.)

Als 2. Beispiel ziehen wir *Angelica silvestris* L. heran. Diese *Umbellifere* ist meistens zweijährig. Der im 2. Jahr gebildete Luftspross trägt unten und in der Mitte Laubblätter. Nach oben gehen diese in Hochblätter über. Der Stengel endet mit einer reich verzweigten Dolde. Die Untersuchung der Internodien ergab das folgende Bild: Ihre Länge nimmt von unten nach oben zunächst zu und dann wieder ab. Es zeigt sich also zunächst das typische Verhalten. Nun aber kommt eine Besonderheit hinzu: Das Internodium vor dem Blütenstand, oft auch deren zwei, ist wieder länger. So kommt eine zweigipflige Internodienkurve zustande (Abb. 1b).

Gleiche Beobachtungen hat M. HAUSER (1932) an *Agrimonia odorata* gemacht, wo ebenfalls die die Infloreszenz tragenden Internodien verlängert sind. Diese Erscheinung kann biologisch wichtig sein, indem dadurch der Blütenstand aus der vegetativen Region emporgehoben wird.

II. Die Längenperiode bei etagiert beblätterten Sprossen

Im Gegensatz zu den zahlreichen Pflanzen, deren Blätter in echten Wirteln stehen, trägt bei etagiert beblätterten Sprossen jeder Knoten nur ein Blatt. Die Internodien sind aber gruppenweise gestaucht, so dass die Blätter zu Scheinwirteln zusammengerückt sind, die ihrerseits durch mehr oder weniger lange Zwischenknotenstücke getrennt sind.

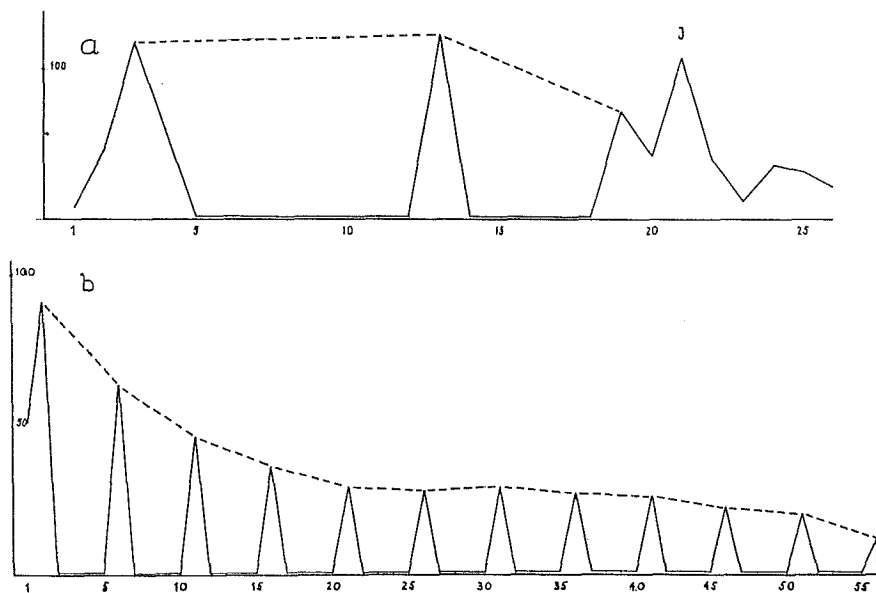


Abb. 2

Internodienkurven der Luftsprosse *a* von *Lilium Martagon*, *b* von *Polygonatum verticillatum*. Erklärung wie in Abb. 1, übriges im Text.

In unserer Flora finden sich vor allem zwei Pflanzen, die durch eine stockwerkartige Beblätterung ausgezeichnet sind, nämlich *Lilium Martagon* L. und *Polygonatum verticillatum* (L.) All., beide aus der Familie *Liliaceae*.

Wir untersuchen zunächst *Lilium Martagon*. An der Basis des Sprosses findet man Übergangsformen von Nieder- und Laubblättern, die grösstenteils bald abfallen. Sie sind durch immer länger werdende Internodien getrennt. Nun folgt der erste Scheinwirtel. Oft, aber nicht immer, ist das ihn tragende Internodium etwas kürzer als das vorangehende. Die zwei bis drei Scheinwirtel enthalten eine stark wechselnde Zahl von Laubblättern, sie schwankt zwischen 2 und 12. Die Quirle sind durch lange Internodien voneinander geschieden, vielfach sind es überhaupt die längsten Zwischenknotenstücke des Sprosses. Oberhalb des letzten Scheinwirtels gehen die Laubblätter allmählich in Hochblätter über, und die Internodienlänge nimmt rasch ab. Durchwegs ist aber das die Infloreszenz tragende Zwischenknotenstück wieder viel länger, so dass der Blütenstand aus der vegetativen Zone emporragt. Die Internodien im Bereiche der Infloreszenz nehmen, wenn auch nicht immer regelmässig, an Länge ab. In der Abb. 2a ist die Internodienkurve eines solchen Sprosses dargestellt. Wir haben aber hinzuzufügen, dass bei der Türkenbundlilie häufig kleine Abweichungen vorkommen.

Auch *Polygonatum verticillatum* besitzt, wie die Speziesbezeichnung zum Ausdruck bringt, Blattwirtel. Es handelt sich aber um Scheinwirtel, die durch Internodienstauchung zustande kommen. (Über die Blattstellung dieser Pflanze vergleiche man die Untersuchungen von K. GOEBEL 1913.) Nur die

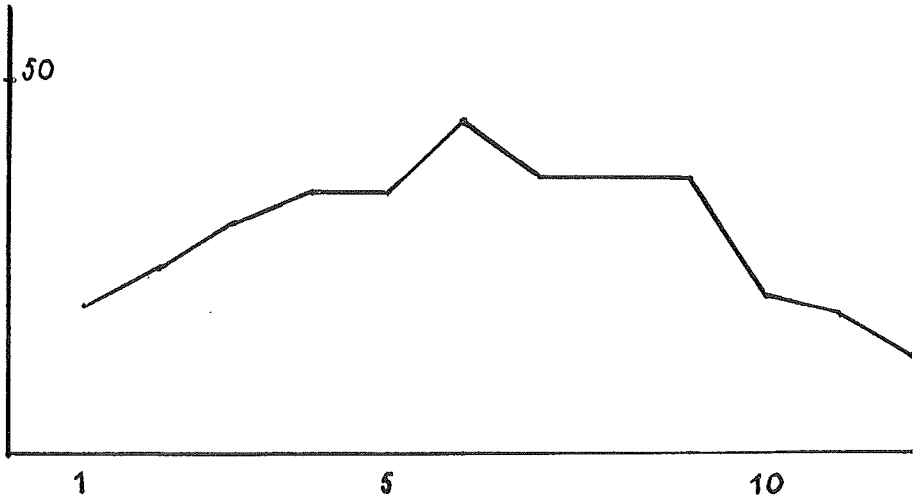


Abb. 3

Graphische Darstellung der Distanz der Spreitenansätze an den Scheinsprossen von *Veratrum album*. In der Abszisse die Nummern der Blattspreiten, in der Ordinate ihr Abstand in mm. Weiteres im Text.

untersten 2 oder 3 Blätter stehen einzeln. Sie sind, wenn der Spross voll entwickelt ist, schon abgefallen. Die sie trennenden Internodien werden von unten nach oben rasch länger. Nun folgen die Scheinquirle. Die Anzahl der darin vereinigten Blätter schwankt zwischen 3 und 8. Bei einem und demselben Spross ist die Anzahl annähernd konstant, kräftige Sprosse enthalten mehr, schwächere weniger Blätter im Wirtel. Das den untersten Scheinwirtel tragende Zwischenknotenstück ist meistens das längste. Die Internodien zwischen den Wirteln werden ganz langsam kürzer. Der Spross endet mit einem oder mit einer Gruppe von Blättern. Die Messung eines Sprosses ergab die in der Abb. 2b dargestellte Kurve. Wie bei *Lilium Martagon* treten auch beim wirtelblättrigen Salomonssiegel häufig Abweichungen auf. Meistens zeigt sich dann, dass Unregelmässigkeiten in den Internodienlängen mit Änderungen in der Blattzahl im Sammelknoten verbunden sind. Zukünftige Untersuchungen werden zeigen, ob auch die Bildung der Blüten von Einfluss ist, die bei *Polygonatum verticillatum* nicht in einer terminalen Infloreszenz, sondern in den Blattachseln zu wenigblütigen Trauben vereinigt stehen.

Die genauere Betrachtung der Internodienkurven in der Abb. 2 ergibt folgendes: Berücksichtigt man nur die langen Internodien und lässt die kurzen der Scheinwirtel ausser Betracht, so erhält man — in der Abb. 2 durch gestrichelte Linien angedeutet — bei *Polygonatum verticillatum* eine eingipflige Kurve. Das aber sind Verhältnisse, wie sie für zahlreiche typische Sprosse charakteristisch sind. Beim Salomonssiegel ist allerdings der Gipfel ganz am Anfang der Kurve. Etwas regelmässiger würde sie, wenn man auch die Internodien zwischen den unterirdischen Niederblättern mit

berücksichtigen würde. — Dieselbe Betrachtungsweise führt auch bei *Lilium Martagon* zu einer eingipfligen Kurve. (Auf eine Unstimmigkeit beim Internodium 4, die aber nicht bei allen Sprossen vorhanden ist, kann hier nicht eingegangen werden.) Nun kommt bei der Türkenbundlilie aber noch ein zweites Maximum vor der Infloreszenz dazu, d. h. im grossen betrachtet liegt eine zweigipflige Kurve vor. Dies stimmt mit dem überein, was wir bei *Angelica silvestris* zeigen konnten.

III. Zur longitudinalen Symmetrie der Scheinsprosse

Veratrum album bildet neben den blühenden Sprossen auch sterile. Diese Laubtriebe gleichen äusserlich in hohem Masse beblätterten Stengeln. Wie die genauere Untersuchung aber zeigt, liegen Scheinsprosse vor. Ihre Stengel sind ganz kurz und unterirdisch. Über die Erdoberfläche erheben sich nur die Blätter. Die ineinandergeschachtelten Blattscheiden täuschen einen oberirdischen Stengel vor, und das, was auf den ersten Blick wie Laubblätter aussieht, sind die an die Scheiden anschliessenden Blattspreiten.

Selbstverständlich kann es sich hier nicht darum handeln, die Internodien der unterirdischen Achse zu messen. Diese sind alle kurz, und von diesem Gesichtspunkt aus liegen eigentlich Rosettensprosse vor. Dagegen interessiert, wie die Blattspreiten längs des Scheinstengels verteilt sind. Die Messung ergab, dass die Distanz der aufeinanderfolgenden Spreitenansätze von unten nach oben allmählich zunimmt und dann wieder absinkt. Graphisch dargestellt erhält man eine eingipflige Kurve (Abb. 3), die allerdings nicht immer so regelmässig verläuft.

Wir sehen also, dass die Laubtriebe des weissen Germers auf Grund der kurzen Stengelinternodien Rosetten bilden müssten. Durch Verlängerung der Blattscheiden aber ahmt der Trieb einen beblätterten Stengel nach, wobei die Verteilung der Spreitenansätze gleich wie die Anordnung der Blätter längs eines typischen Stengels ist.

Zusammenfassung und Vergleich

1. An Hand von zwei Beispielen wurde die charakteristische Längenperiode der Internodien dargestellt. Im typischen Fall zeigt sich eine eingipflige Kurve (Jahrestrieb von *Aesculus Hippocastanum*). Zu dieser Mesotonie des Internodienwachstums kann im Zusammenhang mit der Blütenbildung eine acrotone Förderung kommen, wodurch die Kurve zweigipflig wird (Luftspross von *Angelica silvestris*).

2. Die Untersuchung der etagiert beblätterten Luftsprosse von *Polygonatum verticillatum* zeigte, dass die langen, Scheinwirtel trennenden Internodien eine eingipflige Kurve ergeben. Der Gesamtrhythmus im Internodienwachstum bleibt also erhalten, wird aber durch die Blattschopfbildung immer wieder unterbrochen. Gleiche Beobachtungen hat K. GOEBEL (1928) an den

Sprossen von *Euphorbia Schlechtendalii* gemacht. Auch bei *Lilium Martagon* liegt prinzipiell dasselbe vor, doch weisen hier die Zwischenknotenstücke ein 2. Maximum vor der Infloreszenz auf, so dass im ganzen eine zweigipflige Kurve resultiert. Diese stimmt, von den Scheinwirteln abgesehen, mit derjenigen von *Angelica* überein.

3. Die Messung der Distanz zwischen den Ansatzstellen der Blattspreiten an den Scheinstengeln von *Veratrum album* ergab ebenfalls eine eingipflige Kurve. Wir sehen also, dass auch hier der gleiche Rhythmus herrscht, der aber beim Germer nicht durch das Wachstum der Internodien, sondern der Blattscheiden zustandekommt.

4. Aus all dem geht hervor, dass die longitudinale Symmetrie im wesentlichen dieselbe bleibt, gleichgültig ob ein langer, beblätterter Spross, ein Stengel mit Scheinwirteln oder ein Scheinspross vorliegt.

(Institut für allgemeine Botanik an der Universität Zürich, April 1945)

Literaturverzeichnis

- GOEBEL, K.: Morphologische und biologische Bemerkungen, 21. Scheinwirtel. Flora N. F. 5, 71, 1913.
 — Organographie der Pflanzen I. Teil, 3. Aufl., Jena 1928.
 GROOM, P.: Longitudinal symmetry in Phanerogamia, Phil. transact. of the Royal Soc. London B. 200, 57, 1908.
 HAUSER, M.: Polarität und Blütenverteilung, Bot. Abh. Heft 21, Jena 1932.
 TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, I. Band, 1. Teil, Berlin 1937.

Sauerstoffdiffusion als begrenzender Faktor der Atmung von Pflanzenwurzeln

Von

H. WANNER (Zürich)

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich)

(Mit 10 Abbildungen im Text)

Einleitung

Die Wirksamkeit der Zellatmung beruht auf ihrer Erhaltung auf einem annähernd konstanten Niveau. Dies wird dadurch erreicht, dass sie innerhalb weiter Grenzen unabhängig von der Sauerstoffkonzentration (WARBURG und KUBOWITZ 1929), wie auch von der Substratkonzentration ist (WARBURG 1934). Die Unabhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration ist bedingt durch die sehr rasche Reoxydation des Atmungsfermentes (Cytochromoxydase), wodurch dieses immer beinahe vollständig in der autoxydablen Eisen-III-form vorliegt. Die Einschaltung weiterer Redoxasen zwischen Atmungsferment und Substrat (Cytochrome usw.) ermöglicht die praktische Unabhängigkeit von der Substratkonzentration.