

Das statische Wuchsgesetz bei Nadel- und Laubbäumen

Von

Dr. Franz Hartmann

o. Professor an der Hochschule für Bodenkultur, Wien

Mit 88 Abbildungen im Text



Wien • Springer-Verlag • 1942

Das statische Wuchsgesetz bei Nadel- und Laubbäumen

Neue Erkenntnis über Ursache, Gesetzmäßigkeit
und Sinn des Reaktionsholzes

Von

Dr. Franz Hartmann

o. Professor an der Hochschule für Bodenkultur, Wien

Mit 88 Abbildungen im Text



Wien
Springer-Verlag
1942

ISBN 978-3-7091-5887-6 ISBN 978-3-7091-5937-8 (eBook)
DOI 10.1007/978-3-7091-5937-8

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Vorwort.

In der vorliegenden Arbeit wird eine Wuchsreaktion behandelt, die für die Wuchsstellung und Körpergestaltung unserer Bäume und damit für die Linienführung unserer Wälder von größter Bedeutung ist. Gäbe es doch ohne diese Wuchsreaktion keinen aufrechten und geraden Baum im Walde!

Hier steht also eine Frage zur Diskussion, die nicht nur von größtem botanischen Interesse ist, sondern auch eine besondere forstwirtschaftliche und gartenbautechnische Bedeutung hat.

Mit diesem Problem haben sich schon seit vielen Jahrzehnten zahlreiche Forscher des In- und Auslandes beschäftigt. In der Schweiz wurde von der Stiftung Schnyder von Wartensee für die Lösung dieser wichtigen pflanzenphysiologischen Frage im Jahre 1913 ein Preis ausgeschrieben, der zwei schweizerischen Forschern für die damals als gültig angesehenen Lösungen zuerkannt wurde.

Beim Studium dieser beiden preisgekrönten Arbeiten¹ konnte ich feststellen, daß einige wesentliche in diesen Arbeiten gezogenen Schlußfolgerungen in bestimmten Fällen dem bezüglichen Verhalten der Bäume grundsätzlich widersprachen. Im Zuge der nun von mir eingeleiteten Untersuchungen fand ich diese Feststellung mehrfach bestätigt. Die Wichtigkeit des hier in Frage stehenden Problems und meine enge Verbundenheit mit dem Walde veranlaßten mich, meine Untersuchungen in systematischer Weise fortzusetzen, um Ursache, Gesetzmäßigkeit und Sinn dieser Wuchsreaktion zu ergründen.

Im Jahre 1932 veröffentlichte ich im Forstwissenschaftlichen Centralblatt die Ergebnisse meiner damals zehnjährigen Versuchsführung in der Abhandlung über Ursachen und Gesetzmäßigkeit exzentrischen Dickenwachstums bei Nadel- und Laubbäumen. Das große Interesse, welches diese Arbeit erweckte, veranlaßte mich, meine Untersuchungen weiter auszubauen und die Richtigkeit meiner damaligen Feststellungen mit neuem Tatsachenmaterial zu belegen. Die nunmehr zwanzigjährige Versuchstätigkeit auf diesem Gebiete hat eine vollständige Klärung der Gesetzmäßigkeit dieser Wuchsreaktion in allen bisher bekannten Fällen erbracht.

Der Reichsforschungsrat hat die Wichtigkeit der Fortsetzung dieser Untersuchungen anerkannt und finanziell gefördert. Es obliegt mir die angenehme Pflicht, dem Reichsforschungsrat an dieser Stelle meinen Dank abzustatten. Im besonderen bin ich dem Leiter der Fachgliederung Forst- und Holzforschung im Reichsforschungsrat, Herrn Ministerialdirektor Professor Heinrich Eberts, für die weitgehende Förderung meiner Arbeit sehr verbunden.

Wien, im Anfang 1942.

Der Verfasser.

¹ A. Engler, Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume. Beer und Co. Zürich 1918. — P. Jaccard, Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbes. Librairie Payot et Cie. Lausanne-Genève, 1919.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	1
A. Untersuchungen über die Reaktionsholzbildung bei Nadelbäumen	3
1. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene	3
a) Bei Sprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung	3
b) Bei Nadelholzästen, deren innere Wuchsrichtung schräg-aufwärts orientiert ist	14
c) Bei Nadelholzschäften mit schräg-aufwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung	21
d) Bei Nadelholzsprossen, deren innere Wuchsrichtung schräg-abwärts gerichtet ist	27
e) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen von Schäften und Ästen innerhalb einer Vertikalebene	32
2. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene	34
a) Bei Schäften mit aufrecht-senkrechtlicher innerer Wuchsrichtung	34
b) Bei Ästen und Schaftquirlen	39
c) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Reaktionsholzanordnung bei Sproßlageveränderungen in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene	49
3. Untersuchungen über den physiologischen Sinn der eben aufgedeckten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung	50
4. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei vorausgegangener Veränderung in der inneren Wuchsrichtung des Sprosses durch Korrelationsverschiebungen (Ersatzgipfelbildung)	58
5. Untersuchungen über den Einfluß der Fliehkraft auf die Reaktionsholzbildung beim Nadelholz	76
B. Die Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen	78
1. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene	79
a) Bei Laubholzsprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung	79
b) Bei Laubholzsprossen mit geneigter innerer Wuchsrichtung	80
2. Die Reaktionsholzbildung bei Laubholzsprossen als Folge von Korrelationsverschiebungen im Sproßsystem (Ersatzgipfelbildung)	84
3. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen	89
C. Geotropismus, Plagiotropismus, Epinastie und mechanisches Konstruktionsprinzip oder statische Wuchsreaktion	92
D. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse	105

Einleitung.¹

Die im Jahre 1932 im Forstwissenschaftlichen Centralblatt¹ veröffentlichten Ergebnisse meiner damals zehnjährigen Versuchsführung beziehen sich auf die Ursachen und auf die Gesetzmäßigkeit der Bildung von Rotholz (sogenanntem Druckholz) bei Nadelbäumen und von Weißholz (sogenanntem Zugholz) bei Laubbäumen. Ich bezeichnete diese charakteristischen Holzgewebe als *Reaktionsholz*. Meine Untersuchungen, Feststellungen und Folgerungen beziehen sich also auf dieses, für die Baumgestaltung außerordentlich wichtige Reaktionsholz, nicht aber auf exzentrisches Dickenwachstum anderer Art.

Bei grundsätzlichem Ausschluß mehr oder weniger hypothetischer Annahmen, also bei Ausschluß von Vermutungen und kombinatorischen Erwägungen, habe ich schon damals aus den eindeutigen Ergebnissen von mehreren hundert Krümmungs- und Neigungsversuchen die Gesetzmäßigkeit dieser Reaktionsholzbildung an Schäften und Ästen von Nadel- und Laubholz bei Sproßlageveränderungen, die sich innerhalb *einer Vertikalebene* bewegen, nachgewiesen.

Die in den folgenden zehn Jahren von mir fortgesetzten Untersuchungen haben nicht nur neue Beweise für die Richtigkeit meines damals empirisch abgeleiteten Reaktionsholzbildungsgesetzes gebracht, ich befinde mich vielmehr heute in der angenehmen Lage, die Gültigkeit dieses Gesetzes für jede beliebige Abweichung der Sproßachse von der jeweils gegebenen inneren Wuchsrichtung des Sprosses an Hand von Tatsachenmaterial nachweisen zu können. Hierbei ist das Wesentliche an diesem Reaktionsholzbildungsgesetz, daß es einen großen Komplex physiologischer Eigenart unserer Holzgewächse auf die einfachste und deshalb auch eindeutigste Weise in eine in sich geschlossene gesetzmäßige Form bringt, während man bisher, wie das umfassende einschlägige Schrifttum beweist, diese alltäglichen Wucherscheinungen unserer Baumwelt nach mehr oder weniger auseinandergehenden, teils sich widersprechenden Prinzipien mit Hilfe von Hypothesen und Verlegenheitsannahmen verschiedenster Art auf oft komplizierteste Weise zu erklären versuchte.

Ich darf mich hier auf die in meiner vorgenannten Arbeit angeführten, im Schrifttum aufscheinenden Theorien über die Ursachen exzentrischen Dickenwachstums berufen, also auf die Theorien nach dem mechanischen Festigkeitsprinzip, nach dem Prinzipie gleicher Wasserleitungsfähigkeit, auf die Annahme von Geotropismus, Plagiotropismus, Epinastismus, Autotropismus, Geotrophismus. In neuerer Zeit werden in diesem Zusammenhange von JACCARD² auch die anderen Arten von Tropismen genannt, wie Photo-

¹ F. HARTMANN: Untersuchungen über Ursachen und Gesetzmäßigkeit exzentrischen Dickenwachstums bei Nadel- und Laubbäumen. Forstw. Centralbl., 54 Jahrg.

² P. JACCARD: Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft, 48 (1938).

Thermo-, Chemo-, Hydro- und Galvanotropismus. Es kann also niemand behaupten, daß die bisher versuchten Erklärungen des Reaktionsholzproblems einfach, einhellig, klar, empirisch bewiesen und vollständig gewesen wären. Denn trotz der Heranziehung so vieler Theorien, Hypothesen und unbelegter Verlegenheitsannahmen war die Wissenschaft bisher nicht in der Lage, Ursachen, Gesetzmäßigkeit und Sinn der Reaktionsholzbildung in einer eindeutigen, in sich geschlossenen Weise zu erklären. Dazu kommt noch, daß ich neue, bisher noch nicht bekannte Reaktionsholzvorkommen im folgenden aufzeigen kann, die auch mit Hilfe der vielen, hier ins Treffen geschickten Theorien und Annahmen nicht erklärt werden könnten, die vielmehr den bisherigen Auffassungen über das Reaktionsholzproblem direkt entgegenstehen und dieselben daher ins Wanken bringen.

Diesen komplizierten und unzulänglichen Erklärungsversuchen stelle ich hiermit das *statische Wuchsgesetz der Nadel- und Laubbäume* gegenüber, das die Reaktionsholzbildung nach Ursache und Gesetzmäßigkeit, ausnahmslos auf empirisch ermittelten Tatsachen aufbauend, erklärt.

Wie alles in der Natur letzten Endes auf einfachen Grundsätzen aufgebaut ist, so trifft dies auch beim Reaktionsholze in vollkommener Weise zu. Je klarer die Erkenntnis, desto einfacher die Erklärung, je größer die Unklarheit, desto komplizierter die versuchte Erklärung. Dieser alte Erfahrungssatz bestätigt sich im vorliegenden Falle in besonderer Weise.

In allen bisher bekanntgewesenen und in den von mir neu aufgezeigten Fällen von Reaktionsholzbildung und bei beliebiger Abweichung der Sproßachse von der jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses konnte ich eine klare Beziehung zwischen Reaktionsholzanordnung und innerer Wuchsrichtung feststellen. Das Reaktionsholz registriert hierbei die Wirkungsrichtung und Intensität dieser Wuchsreaktion als unmittelbares Ergebnis einer vorausgehenden Reizwirkung. Das hierbei klar zum Ausdruck kommende Reaktionssystem gehorcht in allen Fällen den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre in vollkommener Weise. Im Abschnitt C dieser Arbeit wird die Frage: „Geotropismus, Plagiotropismus, Epinastismus und mechanisches Konstruktionsprinzip — oder statische Wuchsreaktion?“ kritisch betrachtet und hierauf das statische Wuchsgesetz bei Nadel- und Laubbäumen als Ergebnis der vorher an Tatsachen abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten in der Reaktionsholzbildung kurz zusammengefaßt.

Es sei mir nun gestattet, vorerst die schon veröffentlichten Ergebnisse meiner Untersuchungen auf diesem Gebiete in kurzer Zusammenfassung vorauszuschicken, um dann neue, bisher unbekannte Gesetzmäßigkeiten in der Reaktionsholzbildung aufzuzeigen.

A. Untersuchungen über die Reaktionsholzbildung bei Nadelbäumen.

Das Reaktionsholz bei Nadelbäumen zeichnet sich durch folgende spezifische Eigenschaften aus: Die Tracheiden sind kürzer, dickwandig und von rundem Querschnitt; die Wände zeigen charakteristische Spiralstreifung, innenseitig fehlt die sonst stark ausgebildete nichtverholzte Schicht. Das Rotholz ist wasserarm, hat hohes spezifisches Trockengewicht, ist bedeutend härter und ligninreicher als das normale, weiße Holz, dafür aber weniger zugfest. Bezüglich der Druckfestigkeit gehen die Auffassungen noch auseinander. In technischer Hinsicht ist von besonderer Bedeutung, daß das Schwindeprozent, auf das Volumen bezogen, gering ist, dagegen schwindet und quillt das Rotholz in der Richtung der Längsachse sehr stark. Das auffallendste Unterscheidungsmerkmal zwischen Reaktionsholz und gewöhnlichem Holz ist in der rotbraunen Farbe des ersteren gegeben. Es wird deshalb auch als Rotholz bezeichnet.¹

Das Reaktionsholzgewebe der Nadelbäume steht unter einer stärkeren Gewebespannung als das gewöhnliche Holz. Der Längsdruck der in die Länge wachsenden Druckholzfasern verschiedener Nadelhölzer führt infolge der inneren und äußeren Widerstände in vielen Fällen zu Knickungen, Stauchungen und Verbiegungen, weil sich hier die streckenden Kambiumzellen nicht, wie in gewissen anderen Fällen, durch gleitendes Wachstum ineinanderschieben. Das Reaktionsholz ist so die Ursache von mechanischem Druck innerhalb der betreffenden Holzgewebe. Hierbei kommt dem schraubigen Bau der Zellwände eine besondere Rolle zu.²

Durch den aktiven dynamischen Druck des Reaktionsholzes werden bei Überwindung des Biegungswiderstandes im betreffenden Sproßquerschnitt sekundäre Richtungsbewegungen verholzter Sprosse erzielt. Auf dieser Tatsache beruht die Mechanik der im folgenden behandelten statischen Wuchsbewegungen bei Nadelbäumen.

1. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene.

a) Bei Sprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung.

Zur Feststellung der Reaktionsholz- (Rotholz-) Anordnung in Sproßlagen von 0 bis 360° habe ich eine große Zahl von Sproßneigungs- und Sproßkrümmungsversuchen an *Pinus silvestris*, *Picea excelsa*, *Abies pectinata* und *Larix europea* ausgeführt. Hierbei zeigten sämtliche Holzarten vollkommene Übereinstimmung in der Wuchsreaktion.

Zur Illustration der Versuchsergebnisse folgt eine kleine Auswahl aus dieser Versuchsreihe.

¹ R. HARTIG: Holzuntersuchungen. Berlin 1901; Sonntag, Jahrb. wiss. Bot. 1904. — A. CIESLAR: Rotholz der Fichte. Österr. Zbl. f. d. ges. Forstw., April 1896.

² E. MÜNCH: Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand, besonders des Zug- und Druckholzes. Flora 32 (1938). — Weitere Untersuchungen über Druck- und Zugholz. Flora 34 (1939).

Versuch I (Abb. 1) stellt eine siebenjährige Kübelpflanze von *Pinus silvestris* dar, die in die horizontale Lage gebracht wurde. Hier bildete sich bei vollkommener Ausschaltung von Druck- und Zugwirkung starke Reaktionsholzhypertrophie auf der Sproßunterseite.

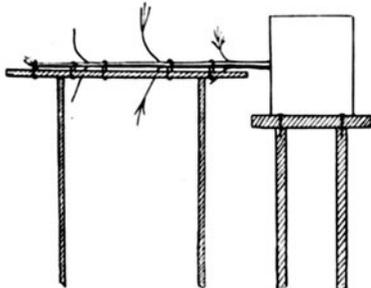


Abb. 1. Versuch I. Eine siebenjährige Kübelpflanze von *Pinus silvestris* wurde, auf einem Lattengerüst aufliegend, bei Ausschluß von Zug und Druck in der Horizontallage festgehalten.

Versuch 21 a (Abb. 2) und *Versuch 21 c* (Abb. 3) führen Kübelpflanzen derselben Holzart vor, deren Schaftachsen in eine nach abwärts geneigte Stellung gebracht wurden, wobei bei *Versuch 21 a* Druck- und Zugwirkungen ausgeschaltet waren, während bei *Versuch 21 c* auf der Reaktionsholzseite des Sprosses nur starke Zugwirkungen im Holzgewebe auftraten. In beiden Fällen ordnete sich Rotholz unterseitig an.

Versuch 21 b (Abb. 4) bringt ebenfalls eine Kübelpflanze von *Pinus silvestris*, die in der senkrechten Inverslage bei Ausschaltung von Zug- und Druckspannungen an eine Holzplatte fixiert wurde. Hier bleibt auffallenderweise Reaktionsholzbildung aus. Also bei einer Sproßneigung von 180° tritt kein Rotholz auf.

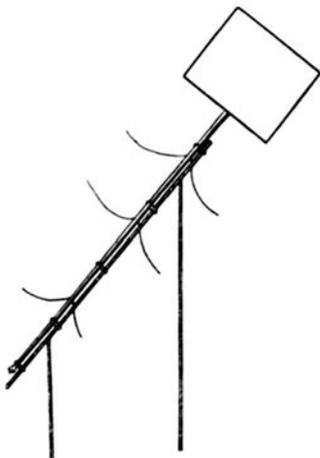


Abb. 2. Versuch 21a. Schräg abwärts gestellte Kübelpflanze von *Pinus silvestris*, die in ihrer neuen Lage zur Vermeidung von Zug- und Druckspannungen auf einer Holzplatte aufliegt und an dieser mit Draht festgehalten wird.

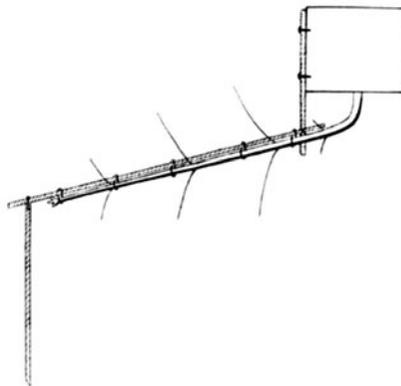


Abb. 3. Versuch 21c. Eine Kübelpflanze von *Pinus silvestris* in inverser Stellung schräg abgebogen und an einer Holzplatte mit Draht fixiert.

Versuch 8 b/28 (Abb. 5) mit *Pinus silvestris* und *Versuch 36* (Abb. 6) mit *Picea excelsa* als Versuchspflanzen zeigen endlich die Reaktionsholzanordnung in allen Sproßneigungen von 0 bis 360° , und zwar sowohl innerhalb der Längsdruck- als auch der Längszugzone. Es bildet sich also hier Rotholz, ganz unabhängig von dem Vorwalten von Zug oder Druck, nur auf der Unterseite jener Schaftteile, deren Achsrichtung von der Senkrechten, also von der inneren Wuchsrichtung des Sprosses, abweicht, während in den Querschnitten mit nach aufwärts oder nach abwärts orientierter senkrechter

Achsrichtung, in vollkommener Übereinstimmung mit *Versuch 21 b*, Rotholz regelmäßig unterbleibt.

Weiter ist aus beiden Versuchen ersichtlich, daß die Rotholzbildung in den Querschnitten mit horizontaler Achsrichtung ein Maximum erreicht, mit

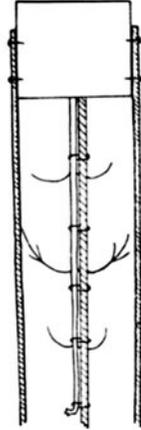


Abb. 4. Versuch 21 b. Eine sechsjährige Kübelpflanze von *Pinus silvestris* wurde in die senkrechte Inverslage gebracht und an eine Holzlatte festgebunden.

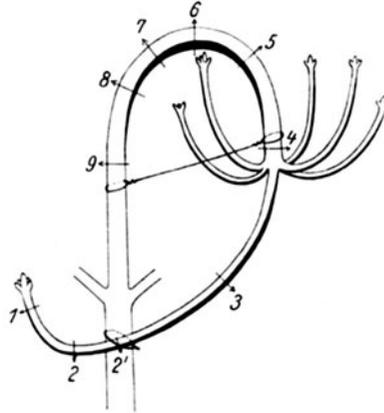


Abb. 5. Versuch 8 b/28. Reaktionsholzanordnung bei einem Schaftgipfel von *Pinus silvestris*, der über die Senkrechte nach abwärts gekrümmt und in dieser Lage durch Draht festgehalten wurde.

zunehmender Annäherung der Sproßachsenlage sowohl an die aufwärts-senkrechte als auch an die abwärts-senkrechte Richtung abnimmt, um beim Einspielen in diese senkrechten Achsstellungen vollkommen aufzuhören.

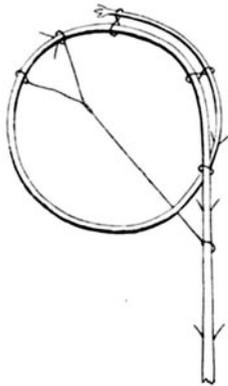


Abb. 6. Versuch 36. Reaktionsholzanordnung bei einem im Kreis gebogenen Schaft von *Picea excelsa*.

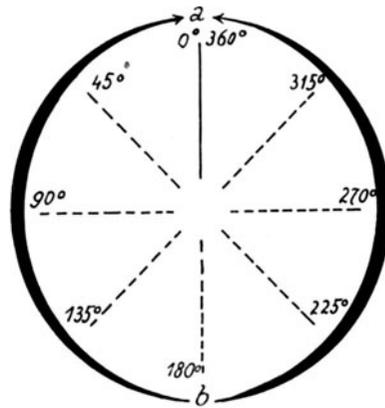


Abb. 7. Gesetzmäßige Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes an Nadel- und Laubholzsprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene.

Schon aus diesen wenigen, ausgewählten Versuchen geht demnach die Reaktionsholzanordnung mit einer Klarheit und Lückenlosigkeit hervor, die eine schematische Darstellung des Reaktionsholzbildungsgesetzes gestattet. Abb. 7 bringt dieses Schema für Sprosse mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung.

Die Rotholzanzordnung ist hier durch die von *b* nach *a* gehenden Pfeile schematisch zur Darstellung gebracht, wobei die mechanische Wirkungsrichtung (Druckwirkung) des Reaktionsholzes durch die Pfeilrichtung und die Stärke der Rotholz hypertrophie durch die Pfeildicke angedeutet ist.

Bei entsprechender Einzeichnung der vorgenannten Versuchsergebnisse bleiben demnach die ursprüngliche Sproßstellung (Achsneigung 0 bzw. 360°) und die nach abwärts gekehrte, senkrechte Achsstellung (Achsneigung 180°) rotholzfrei. In allen übrigen Achsstellungen tritt Rotholz unterseitig auf, wobei die Rotholz hypertrophie bei 90 und 270° Achsneigung, also in der Horizontalen, je ein Maximum erreicht. Hierbei ist nicht die absolute Größe der Rotholz hypertrophie, sondern nur das Verhältnis zwischen den Jahr-

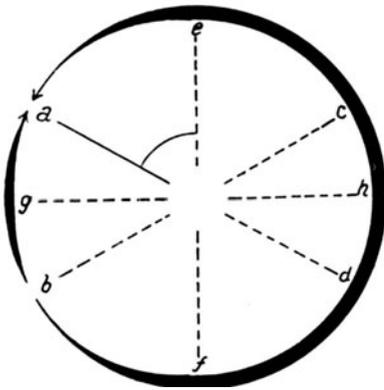


Abb. 8. Gesetzmäßige Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes an Nadel- und Laubholzsprossen mit *schräg-aufwärts* gerichteter innerer Wuchsrichtung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene.

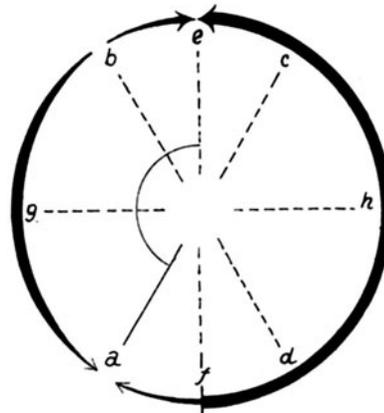


Abb. 9. Gesetzmäßige Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes an Nadelholzsprossen mit *schräg-abwärts* gerichteter innerer Wuchsrichtung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene.

ringbreiten in der Rotholzzone einerseits und im zugehörigen antagonistischen Jahrringteil andererseits bei den einzelnen Querschnitten in Vergleich zu ziehen. Man kann demnach hier besser vom Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung sprechen.

Aus der empirisch festgestellten Intensitätsverteilung in der Reaktionsholzbildung ergibt sich die sichtbare und meßbare Tatsache, daß das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung in derselben Beziehung zur Abweichung der Sproßachse steht, wie dies von der Größe der zur Sproßachse normal stehenden Schwerkraftkomponente im gleichen Falle bekannt ist. Es handelt sich also hier um eine Wuchsreaktion, die den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre gehorcht, daher in der Senkrechten eine stabile und labile reaktionsholzfremde Gleichgewichtslage aufweist, während in allen übrigen Sproßlagen das Reaktionsholz gemäß seiner Wirkungsrichtung so angeordnet ist, daß es den Sproß von der labilen Gleichgewichtslage in die stabile Gleichgewichtslage zu bringen trachtet, wobei das Intensitätsverhältnis bei der Reaktionsholzbildung nach dem Sinusgesetz abgewandelt ist.

Diese Analogie zwischen Reaktionsholz und Schwerkraft einerseits und die abermals aus dem vorliegenden Tatsachenmaterial direkt ableitbare Tatsache andererseits, daß sowohl die Orientierung der stabilen und der labilen Gleichgewichtslage als auch die Orientierung der Wirkungsrichtung beim Reaktionsholze zur Orientierung der bezüglichen Gesetzmäßigkeiten bei der

Schwerkraftwirkung gerade entgegengesetzt verläuft, besagen, daß es sich hier um eine Wuchsreaktion der Nadelbäume handelt, die sich als eine unter gleicher Gesetzmäßigkeit stehende Gegenwirkung des Organismus gegen den Einfluß der Massenbeschleunigung darstellt.

Es liegt demnach eine Reaktion der Bäume vor, die dem statischen Grundgesetz gehorcht und die Erhaltung der aufrechten Stellung des Baumes im Raume bezweckt, also jener Stellung, die sich aus der inneren Wuchsrichtung des Sprosses unbeeinflußt von asymmetrischen Einwirkungen mechanischer, chemischer und physikalischer Art im Wege des embryonalen und Streckungswachstums im Schwerfeld unseres Planeten ergibt.



Abb. 10. Statische Bewegungen von Fichtenschäften als Reaktion auf sekundäre Schaftneigungen, verursacht durch Bodenrutschung (*Säbelwuchs*).

Wie sehr das Reaktionsholz der Wiedergewinnung der ursprünglich aufrechten Wuchsstellung der Bäume dient, ist auf den Abb. 10, 11, 12 und 13 an einigen charakteristischen Fällen ersichtlich.

Abb. 10 zeigt einen Fichtenbestand, der im Stangenholzalter einer Bodenbewegung ausgesetzt war. Durch Rutschung des Hanges kam es zur weitgehenden Verwerfung des Oberbodens, also der Standfläche der Fichtenstämme. Dadurch entstanden sekundäre Schaftneigungen nach verschiedensten Richtungen. Auf diese Störungen aus der Gleichgewichtslage reagierten die betreffenden Fichtenstämme mit statischen Wuchsbewegungen, bedingt durch die Bildung von Reaktionsholz, das ausnahmslos im Sinne Schema Abb. 7 angeordnet war. Die Folge dieses unterseitig angeordneten Reaktionsholzes waren Schaftaufkrümmungen, die zur bekannten Säbelwuchsform führten.

Junge und wuchsenergetische Stämme reagieren auf starke sekundäre Schaftneigungen mit entsprechend starken statischen Wuchsbewegungen. Abb. 11 bringt einen solchen Fall an einer *Pinus silvestris*, deren Schaft durch Schneedruck stark geneigt wurde. Die hierauf einsetzende Reaktionsholzbildung war hier so stark, daß es, vermöge der mechanischen Wirkung dieses Reaktionsholzes, zur Überkrümmung des oberen Schaftteiles über die

aufrecht-senkrechte Lage kam. Auf diese Überkrümmung reagierte nun der betreffende Schaftteil mit der Bildung von Reaktionsholz auf der Überkrümmungsseite des Schaftes. Dieses Reaktionsholz war also zu jenem Reaktionsholz antagonistisch angeordnet, das vorher die Schaftüberkrümmung herbeiführte. Dieses antagonistisch angeordnete Reaktionsholz verursachte nunmehr eine Rückkrümmung des überkrümmten oberen Schaftteiles. Diese Rückkrümmung war aber im vorliegenden Falle so energisch, daß der



Abb. 11. In einer gesetzmäßigen Wellenbewegung allmählich ausklingende statische Wuchsreaktion eines Kiefern-schaftes nach vorausgegangener Schaftneigung durch Schneedruck.



Abb. 12. Statische Wuchsbewegungen (*Posthornbildung*) eines Kiefern-terminaltriebes nach vorausgegangener starker sekundärer Sproßneigung, verursacht durch Insektenfraß.

oberste Schaftteil eine neuerliche Überkrümmung über die Vertikale, und zwar in zur ersten Überkrümmung entgegengesetzten Richtung, erfuhr. Dieser neuerlichen Überkrümmung folgte abermals Reaktionsholz auf der Überkrümmungsseite, das zur Aufrichtung des Schaftgipfels führte. Die Summenwirkung dieser antagonistisch angeordneten Rotholzbildungen in den einzelnen überkrümmten Schaftzonen zeichnet sich in einer wellenförmigen statischen Wuchsreaktion des Schaftes ab, die allmählich in die aufrecht-senkrechte Wuchsrichtung des Baumes ausklingt. Mit diesen sekundären Wuchsreaktionen des Schaftes vollführen auch die zugehörigen Äste entsprechende statische Bewegungen, deren Gesetzmäßigkeit in den folgenden Abschnitten dieser Arbeit zur Ableitung gelangt. Der Sinn aller dieser stati-

schen Wuchsbewegungen liegt in der Wiederherstellung der arteiligen Wuchsstellung des gesamten Baumkörpers im Schwerfeld der Erde.

Abb. 12 bringt eine ähnliche statische Wuchsbewegung an einem Terminaltrieb von *Pinus silvestris* nach vorausgegangener starker sekundärer Sproßneigung, die hier durch Insektenfraß verursacht worden ist. Man spricht in solchen Fällen von sogenannten Posthornbildungen.

Erfahren ältere Bäume sekundäre Schaftneigungen und vermag das Reaktionsholz solche Stämme infolge zu großen Biegungswiderstandes nicht mehr aufzurichten, dann entwickelt der Baum, bei günstiger Belichtung



Abb. 13a. Sekundäre Schaftneigung an einer Tanne führt zur Ausbildung der sogenannten *Harfenform*, weil hier die statische Wuchsreaktion die starke Schaftneigung nicht mehr ganz zu beheben vermochte. Aus dem noch immer stark geneigten Schafte entwickeln sich neue Schäfte, die selbst wieder einer statischen Wuchsbewegung unterliegen als Reaktion auf die fortschreitende Aufkrümmung des alten geneigten Schaftes.

seiner Schaftoberseite, auf derselben sekundäre Schäfte. Es kommt in solchen Fällen zur Bildung der sogenannten Harfenbäume. Solchen außergewöhnlichen Baumformen kann man bei den verschiedensten Holzarten begegnen. Abb. 13 a bringt eine solche Harfenform an einer *Abies pectinata*. Wir sehen hier auf dem noch stark geneigten Schafte neue Schäfte entwickeln, die selbst wieder statischen Wuchsbewegungen unterliegen, und zwar als Reaktion auf die langsam fortschreitende Aufkrümmung des alten geneigten Baumschaftes.

Abb. 13 b und 13 c bringen einen besonderen Fall von Reaktionsholzbildung an Nadelholzschäften mit aufrechter innerer Wuchsrichtung. Es handelt sich hierbei um die charakteristische *spiralförmige oder schneckenbandartige Rothholzanordnung*. Dieselbe wurde als seltener Fall im Norden

Europas und in den Hochlagen unserer Alpen an mehr schwächlichen, gegen Schaftneigung wenig widerstandsfähigen Bäumen beobachtet.¹

Abb. 13 b, die mir von Prof. L. FABRICIUS in lebenswürdiger Weise zugemittelt wurde, bringt eine Fichtenstammscheibe aus Schweden und Abb. 13 b zeigt Querschnitte mehrerer Schäfte von *Juniperus communis*, die ich auf der Stubalpe in zirka 1800 m ü. d. M. erworben habe. Die spiralförmige Rotholzanordnung ist sowohl bei der Fichtenstammscheibe auf Abb. 13 b, als auch bei den Wacholderstammquerschnitten 3, 4 und 6 auf Abb. 13 c deutlich sichtbar.

BIRGER BERG² gibt für diese seltene Art der Rotholzanordnung wörtlich folgende Erklärung in Übersetzung aus dem Englischen: „Der Baum könnte



Abb. 13b. Fichtenstammscheibe aus Schweden mit spiralförmiger Rotholzanordnung.
Nach Prof. FABRICIUS.

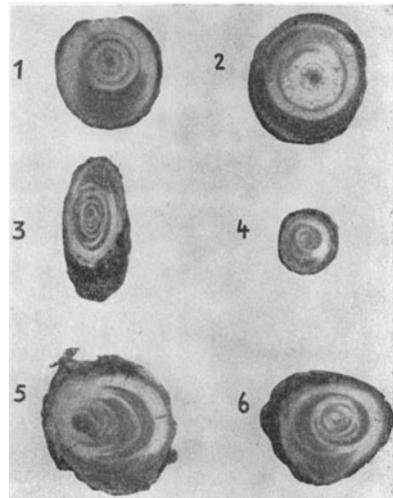


Abb. 13c. Stammquerschnitte von *Juniperus communis*. Bei Querschnitt 3, 4 und 6 spiralförmige Rotholzanordnung als statische Auswirkung eines Systems von Sproßneigungs- und Sproßaufrichtungsbewegungen, deren Richtungsfolge im Sinne des Gesetzes des kleinsten Widerstandes orientiert ist.

dem in einer Richtung vorherrschenden Winde ausgesetzt gewesen sein. Es bildet sich folglich Druckholz an der entgegengesetzten Seite, um dem Beugen (Neigung) des Baumes zu widerstehen. Aber dieses Druckholz hat den Baum aus seiner natürlichen Lage gezwungen, infolgedessen bildet sich Druckholz an der entgegengesetzten Seite, um dem Effekt der ersten Bildung entgegenzuwirken. Diese ersten anormalen Stellungen des Baumes reizen das Cambium zur Bildung von Druckholzzellen an verschiedenen Seiten des Baumes, und schließlich bildet sich das Druckholz in einer Spirale. Diese Spirale muß notwendigerweise fortgesetzt werden, wenn der Baum in einer

¹ FABRICIUS: Ein merkwürdiger Fall von Rotholzbildung. Forstw. Centralbl., 1932, S. 422. E. MORK: Om Tennar, Gröhndahl u. Søn, Oslo, 1928. BIRGER BERG: Compression Wood by Elias Mork, synopsis and translation. F. HARTMANN: Zu „Ein merkwürdiger Fall von Rotholzbildung“. Forstw. Centralbl., 1932, Heft 14. Drei Grundformen in der Rotholzanordnung beim Nadelholze. Forstw. Centralbl., 1933, Heft 9.

² a. a. O.

dem geotropischen Bedürfnis entsprechenden Lage gehalten werden soll. Das Druckholz hat also in diesem Falle neuerliche Druckholzbildung zur Folge.“

Zu diesem Erklärungsversuch MORKS ist zu bemerken: Die Annahme MORKS, daß der Baum Druckholz bildet, um dem Beugen des Baumes widerstehen zu können, steht zu den Forschungsergebnissen über Rotholz in Widerspruch, denn der Baum bildet erst dann Rotholz, wenn er durch Wind u. a. bereits in eine anhaltend geneigte Stellung gebracht worden ist. Das Rotholz ist kein Vorbeugungsmittel gegen Stammbeugungen, sondern eine Reaktion auf bereits erfolgte und anhaltende Änderung in der Schaft-richtung des Baumes. Auch die Angabe MORKS, daß ein Baum, der dem Winde ausgesetzt ist, im Wege der Bildung des vorerwähnten angeblichen Vorbeugungsrtholzes eine erste Stammneigung gegen die herrschende Windrichtung ausführt, kann wohl niemals beobachtet werden. Im übrigen erledigt sich diese Annahme MORKS schon damit, daß gerade an Bäumen, die dem Winde stark ausgesetzt sind, regelmäßig einseitige und teilweise auch antagonistische Rotholzordnung festzustellen ist, niemals aber spiralförmige Rotholzbildung. Die Behauptung MORKS, daß im besprochenen Falle das Cambium zur Bildung von Druckholz an verschiedenen Seiten des Baumes und schließlich zur Bildung spiralförmig angeordneten Rotholzes veranlaßt wird, geht über den Rahmen einer Annahme nicht hinaus. Diese Behauptung MORKS läßt sich auch nicht nach mechanischen Gesichtspunkten erklären.

Hingegen sind wir in der Lage, die spiralförmige Rotholzordnung un schwer als statische Wuchsreaktion zu erkennen. Die statischen Wuchsbewegungen solcher Bäume werden durch die spiralförmige Rotholzordnung in klarer Weise registriert.

Im Sinne der früher abgeleiteten Gesetzmäßigkeit in der Rotholzordnung bei Nadelholzsprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung, also gemäß Schema Abb. 7, vollführten diese Sprosse in geneigter Lage eine kreisende wellenförmige Bewegung um ihre ursprünglich aufrecht-senkrechte Wuchsstellung. Für diese Bewegung kann nachstehende Erklärung gegeben werden:

Der ursprünglich aufrechtstehende, schwächliche Stamm wurde durch vermehrtes Eigengewicht, Schnee, Eis, Rauhreif u. a. geneigt. Als Reaktion auf diese Schaftneigung bildete sich Rotholz auf der Neigungsseite des Schaftes. Dieses Rotholz führte im Wege vermehrter Druckspannung zur teilweisen Aufrichtung des Baumes. Der Stamm konnte aber, infolge noch immer etwas geneigter Stellung, der in der Folgezeit abermals auftretenden Beanspruchung durch Eigengewicht, Schnee u. a. nicht standhalten. Er sank abermals in eine stärker geneigte Lage zurück, wobei sich die Richtung der neuerlichen Schaftneigung im Sinne des Gesetzes vom kleinsten Widerstand verschoben hat. Diese abermalige Schaftneigung verursachte neues Rotholz, dessen örtliche Verteilung im betreffenden Jahresringe gegenüber der Rotholzordnung im vorhergehenden Jahresringe, im Sinne der geänderten Schaftneigungsrichtung, verschoben war. Die Vermehrung des Rotholzes in den betreffenden Querschnitten, bzw. im Schaft, bewirkte abermals eine Aufrichtung des Schaftes, die notwendigerweise in der Richtung der Resultierenden aus den Druckkräften der vorhandenen Rotholz-zonen erfolgte. Sie führte also an der ursprünglichen, aufrecht-senkrechten Sproßstellung seitlich vorbei. Neuerliche Überbelastung des Stammes verursachte in der Folge abermals ein Abgleiten desselben von der aufrichtenden Bewegung. Hierbei war die Gleitrichtung wieder im Sinne des Gesetzes

des geringsten Widerstandes, also von dem Biegungswiderstande des in den einzelnen Stammquerschnitten vorhandenen Rotholzes, bestimmt. Die neuerliche Schaftneigung löste abermals Rotholz aus, das der neuen Schaftneigung entsprechend angeordnet war. Es hat sich also zur vorhergehenden Rotholzanzordnung nach der gleichen Richtung hin verschoben, wie wir es vordem bei den inneren Jahresringen gesehen haben. Diesem neuen Rotholz folgte wieder eine teilweise Schaftaufrichtung usw. So stellten sich bei Wiederholung dieses Vorganges von Vegetationsperiode zu Vegetationsperiode gesetzmäßig fortschreitende Schaftneignungsveränderungen ein, die wieder entsprechend angeordnete Rotholzbildungen auslösten und so zwangsläufig zur schneckenbandartigen, bzw. spiralförmigen Rotholzanzordnung führen mußten.

Der hier zur Wirkung kommende Einfluß des Rotholzes auf die Richtung sekundärer Schaftneigungen beschränkt sich naturgemäß auf jene Spezialfälle, wo bei periodisch auftretender Überbelastung des Stammes zwischen Schaftneigung, Biegungswiderstand des Schaftes und Rotholzintensität ein Verhältnis besteht, das eine periodische Wiederaufrichtung des Schaftes gestattet. Es ergeben sich demnach Voraussetzungen, die nur selten zutreffen, womit sich das seltene Vorkommen dieser an sich charakteristischen Reaktionsholzanzordnung erklärt. Übersteigt die Überbelastung, oder der Biegungswiderstand des Schaftes, oder beides die aufrichtende Kraft des Rotholzes, so bleibt, von diesem Zeitpunkt an, die Schaftneigungsrichtung und damit auch die Anordnung des nun folgenden Rotholzes unverändert. Dieser Zustand kommt dann in den Stammquerschnitten abermals klar zum Ausdruck, indem auf die vorher spiralförmige Rotholzanzordnung nunmehr eine einseitige Rotholzanzordnung folgt (siehe Querschnitt 5 und 6 auf Abb. 13 c). Beim Querschnitt 1 (Abb. 13 c) kam es überhaupt zu keiner spiralförmigen Rotholzanzordnung, weil hier die statische Reaktionsfähigkeit des Sprosses für die früher beschriebene, teilweise Sproßaufrichtung nicht ausreichte. Die Neigungsrichtung des Sprosses blieb deshalb unverändert, daher gleichgerichtete, einseitige Reaktionsholzanzordnung.

In diesem Sinne erklärt sich die spiralförmige Rotholzanzordnung als eine statische Wuchsreaktion bei Nadelholzsprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung, die einem System von Sproßneigungs- und Sproßaufrichtungsbewegungen unterworfen sind, welche Bewegungen sich als Ausfluß periodisch wiederkehrender Überbelastungen des Stammes einerseits und gesetzmäßiger Rotholzbildungen andererseits in Wirkung und Gegenwirkung ergeben. Die Orientierung dieses Systems von Sproßneigungs- und Sproßaufrichtungsbewegungen erfolgt hierbei im Sinne des Gesetzes des kleinsten Widerstandes.

Die im Schema Abb. 7 zum Ausdruck gebrachte Gesetzmäßigkeit in der Anordnung, Intensitätsverteilung und Wirkungsrichtung des Rotholzes bei Sprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung wird hierbei vom Rotholze selbst mit einer nicht zu überbietenden Klarheit und Genauigkeit registriert.

Das Rotholz bestätigt das zuerst von SACHS aufgestellte Sinusgesetz mit einer Eindeutigkeit, wie man sie auf den bisher eingeschlagenen Wegen niemals erreichen konnte. Hatte man doch bisher dieses Gesetz aus Reaktionskrümmungen abzuleiten versucht. Nun sind aber Eintritt und Größe dieser sekundären Sproßkrümmungen in hohem Maße abhängig von der Überwindung des im betreffenden Sproßteil jeweils gegebenen Biegemomentes. Es

kann aus diesem Grunde die Größe der fallweise auftretenden Reizintensität aus der Wuchskrümmung nicht klar abgelesen werden. Nun nimmt das Sinusgesetz lediglich Bezug auf die Reizintensität. Es kann daher dieses Gesetz durch die Wuchskrümmung selbst niemals klar zum Ausdruck kommen.

Dieser Mangel in der bisherigen Versuchsführung machte es notwendig, bei der Beurteilung von Neigungs- und Rotationsversuchen¹ einmal mit RUTTEN-PEKELHARING den Faktor „Präsentationszeit“ (d. i. die Zeit, die vergeht, bis das Reaktionsgewebe den Biegungswiderstand im betreffenden Sproßquerschnitt überwindet und so erst die Reizung in Form einer sekundären Sproßkrümmung sichtbar macht) in Rechnung zu stellen. MAILLEFER und PEKELHARING sehen sich weiter veranlaßt, das sogenannte Reizmengen- oder Produktgesetz einzuschalten, nach welchem es für die Pflanze darauf ankommt, eine bestimmte „Reizmenge“, d. i. Reizdauer mal Reizintensität, zu erhalten, wobei es ganz gleichgültig ist, ob letztere durch hohe Intensität bei kurzer Dauer, oder durch geringe Intensität bei langer Dauer erzielt wird. Dieses Reizmengengesetz konnte aber nur für die ersten Partialvorgänge im Reizprozeß näherungsweise bestätigt werden, denn auch in dieser Phase des Reizprozesses kam eine gesetzmäßige Wirkung des Schwerreizes nicht restlos zum Ausdruck. Hierbei wird auch auf die Tatsache verwiesen, daß das sogenannte WEBERSche Gesetz bei antagonistischer Einwirkung der Schwerkraft unter verschiedenen Winkeln nicht bestätigt werden konnte.² Angesichts dieser Unzulänglichkeit in der Beweisführung hat man endlich noch die sogenannte Längskraft, d. i. jene Komponente der Schwerkraft, die in die Organachse fällt, zur Überbrückung der hier vorliegenden Unstimmigkeit zwischen Theorie und Versuchsergebnis herangezogen. Man schrieb dieser Längskraft einen hemmenden Einfluß auf die sogenannte geotropische Krümmung zu.³ Diese Auffassung hat TRÄNDLE in seinen Studien widerlegt.⁴ Im übrigen beruht die Annahme einer hemmenden Wirkung der Längskraft auf einer irrigen Auslegung der Schleuderversuche von M. M. RISS. Wir werden später noch auf diese Frage zurückkommen.

Es steht außer jedem Zweifel, daß die bisherige Versuchsführung auf diesem Gebiete zu keinem exakten Ergebnis kommen konnte, weil sie, ausschließlich mit krautigen Sprossen arbeitend, nur die sekundären Sproßkrümmungen als sichtbaren Maßstab für die Intensität der Reaktion heranzog, ohne den in weitesten Grenzen variierenden Faktor „Überwindung des Biegungswiderstandes im untersuchten Sproßquerschnitt“, der zur Reizintensität in keiner unmittelbaren gesetzmäßigen Beziehung steht, versuchstechnisch zu erfassen und zu berücksichtigen.

Demgegenüber spiegelt sich die Intensität der hier vorwaltenden Reizwirkung im Intensitätsverhältnis der Rotholzbildung in vollkommen klarer und meßbarer Weise wieder. Hier ist der soviel Unklarheit hineintragende Faktor „Überwindung des Biegungswiderstandes“ ausgeschaltet. Der von mir hier eingeschlagene Weg, jenes Holzgewebe, das sich als unmittelbare Folge der Reizwirkung einstellt, als sichtbaren und jederzeit genau meßbaren

¹ RUTTEN-PEKELHARING: *Rec. trav. bot. néerl.* (1910). — MAILLEFER: *Processus Soc. Vaid. sc. nat.* (1909). — PEKELHARING: *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.* (1909). — FITTING: *Jahrb. wiss. Bot.* (1905). — JOST: *Pflanzenphysiologie*, S. 270 bis 272.

² JOST: *Pflanzenphysiologie*, S. 270.

³ M. M. RISS: *Jahrb. wiss. Bot.* (1914).

⁴ TRÄNDLE: *Jahrb. wiss. Bot.* (1921).

Maßstab für die hier in Frage stehende Wuchsreaktion zu verwenden, ermöglicht also einen Einblick in den vorliegenden Fragenkomplex in einem Maße, das aus vorgenannten Gründen bisher nicht erreicht werden konnte.

Es ist uns im Reaktionsholze ein Mittel in die Hand gegeben, die statische Wuchsreaktion der Bäume in ihrer Gesamtheit und für alle Lebenslagen unserer Holzgewächse in der klarsten und vollkommensten Weise zu erfassen.

b) Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen in einer Vertikalebene und bei Ausschluß von Drehungen um die Sproßachse an Nadelholzstäben, deren innere Wuchsrichtung schräg-aufwärts orientiert ist.

Hier kompliziert sich die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung dadurch, daß bei Sprossen mit geneigter Wuchsrichtung eine morphologische Sproßober- und eine Sproßunterseite zu unterscheiden ist, so daß sich bei Sproßdrehungen um die Sproßachse wesentliche Veränderungen in der räumlichen Lage eines jeden betroffenen Querschnittes ergeben.

Gleichwie bei den aufrechten Sprossen wollen wir auch hier die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzanordnung in den charakteristischen Sproßlagen aus vorhandenem Tatsachenmaterial ablesen und diese Ergebnisse abermals in einem Schema zusammenfassen.

Hierzu wähle ich aus meinen Versuchen folgende aus:

Versuch 2 b a₂ (Abb. 14) zeigt sowohl innerhalb der basalen Druckspannungszone als auch innerhalb der anschließenden Zugspannungszone, *Versuch 22 e* (Abb. 15) teilweise bei Druckspannung und teilweise bei Ausschluß von Druck- und Zugspannungen und *Versuch 3 b₂* (Abb. 16) bei Ausschluß von Druck- und Zugspannung Rotholz auf der Sproßoberseite angeordnet. eine Erscheinung, die vor meiner Versuchsführung völlig unbekannt war. Wir registrieren also an Hand des Schemas Abb. 8: In den zwischen der inneren Wuchsrichtung des Sprosses (die mit *a* bezeichnet ist) und der Senkrechten (die mit *e* bezeichnet ist) ge-

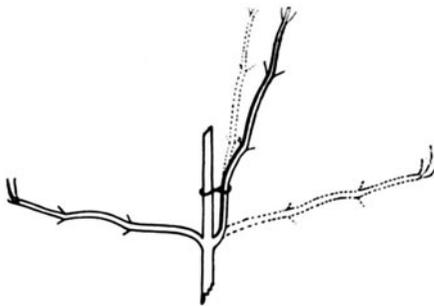


Abb. 14. Versuch 2b α_2 . Ein dreijähriger Ast von *Pinus silvestris* wurde aufgebogen und in der untersten Quirlzone lose an den Schaft gebunden. Der Schaft selbst blieb unverletzt. Reaktionsholz ist oberseitig angeordnet.



Abb. 15. Versuch 22e. Ein vierjähriger Kiefernast wurde schräg aufgebogen und in seiner neuen Stellung an eine Holzlatte fixiert. Reaktionsholz bildete sich bei Ausschluß von Zug und Druck oberseitig.

legenen steil-schrägen Sproßstellungen bildet sich Rotholz trotz normaler einseitiger Schwerkraftwirkung (also im geraden Gegensatz zur sogenannten

„Geotropie“) und unabhängig von Druck- und Zugwirkung, ja selbst bei Ausschluß von Zug und Druck, ausschließlich auf der Aufkrümmungsseite, also oberseitig.

Versuch 4 a (Abb. 17) zeigt die Rotholzanordnung an Nadelholzästen bei Aufrichtung derselben in die Senkrechte und bei Ausschluß von Druck- und Zugbeanspruchung. Auch diese Erscheinung war bis jetzt nicht bekannt und kann weder durch Anwendung des sogenannten mechanischen Prinzips noch im Sinne des Geotrophismus erklärt werden. Wir registrieren also wieder:

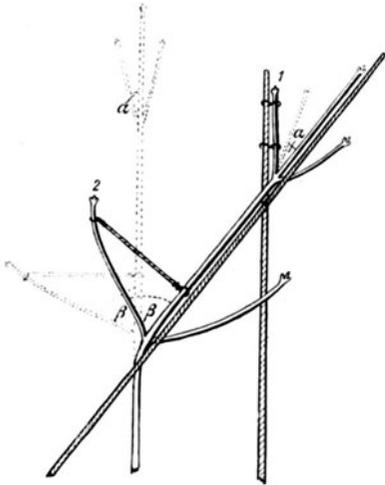


Abb. 16. Versuch 3b. Die obersten zwei Quirlzonen einer Kiefer wurden seitlich geneigt und der Schaft in der Versuchsstellung an einer Latte festgehalten. Ast 1 wurde aus seiner neuen Stellung in die Senkrechte aufgebogen und in dieser Lage ebenfalls fixiert. Reaktionsholz ist schaftseitig angeordnet trotz senkrechter Lage und bei Ausschluß von Druck. — Ast 2 wurde bei unverändertem Ablaufwinkel im Wege der Schaftneigung gehoben. Reaktionsholz ist auch hier oberseitig angeordnet, und zwar bei Ausschluß von Druck und Zug.

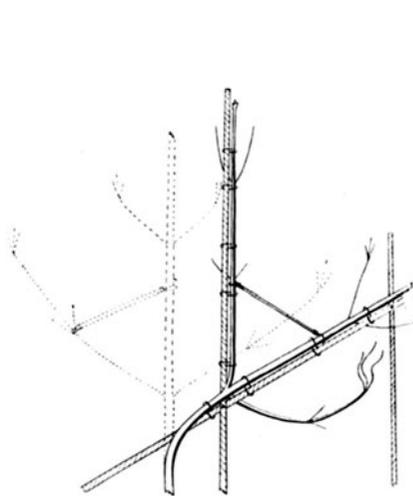


Abb. 17. Versuch 4a. Ein dreijähriger Kiefernast wurde bei unverändertem Ablaufwinkel im Wege entsprechender Schaftneigung in die aufrecht-senkrechte Stellung gebracht. Ast und Schaft wurden in der Versuchsstellung an Holzplatten befestigt. Trotz senkrechter Lage und bei Ausschluß von Zug und Druck bildete sich am Versuchsaste Reaktionsholz schaftseitig.

In der aufrecht-senkrechten Sproßstellung (Stellung *e*) ist Rotholz ebenfalls auf der Aufrichtungsseite angeordnet, also mit der Wirkungsrichtung (Druckwirkung des Rotholzes) zur Stellung *a* orientiert.

Versuch III/40 (Abb. 18 und 19) bringt die Rotholzanordnung an einer Tanne, bei Ast 1 in einer steil-schrägen Stellung der Zone *e* bis *h*, bei Ast 2 in der nach abwärts gerichteten senkrechten Sproßlage, und zwar im ersten Falle innerhalb der Druckspannungszone, im zweiten Falle bei Ausschluß von Druck- und Zugbeanspruchung. Beim Aste 1, der in eine steil-schräge Stellung der Zone *e* bis *h* gebracht wurde, ordnete sich Rotholz mit der Wirkungsrichtung zur inneren Wuchsrichtung *a* an, also entsprechend der im Schema Abb. 8 angedeuteten Pfeilrichtung. Der in die abwärts-senkrechte Sproßlage gebrachte Ast 2 zeigte Rotholz zur Sproßneigungsrichtung entgegengesetzt angeordnet, also mit einer Wirkungsrichtung, die ebenfalls mit der im Schema Abb. 8 für die Sproßstellung *f* angedeuteten Pfeilrichtung übereinstimmt.

Versuch 8 b/28 (Abb. 5) bringt die Rotholzordnung an Ästen, die in schräg-abwärts gerichtete Stellungen der Zone *hf* gebracht worden sind. In

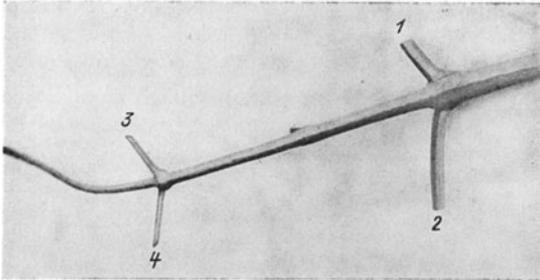


Abb. 18. Versuch *III/40*. Der in Abb. 45 dargestellte Tannengipfel zeigt im entrindeten Zustande die Reaktionsholzanordnung als Folge der Schaft- und Astneigung. Ast 1 hat Reaktionsholz auf der Neigungsseite, Ast 2 trotz senkrechter Lage auf der morphologischen Oberseite.

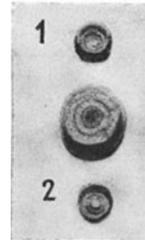


Abb. 19. Versuch *III/40*. Reaktionsholzanordnung in den Querschnitten des Schaftes und der Äste 1 und 2 des in Abb. 18 dargestellten Versuchsobjektes.

allen Fällen ordnete sich Rotholz unterseitig, also auf der morphologischen Astoberseite an. Auch hier ist die Wirkungsrichtung des Rotholzes übereinstimmend mit der Pfeilrichtung innerhalb der Zone *fh* in Schema Abb. 8. Die Wirkungsrichtung des Rotholzes ist also auch innerhalb dieser Sproßneigungszone zur Stellung *a* orientiert.

Versuch III/40 (Abb. 18) zeigt an dem schräg nach abwärts gerichteten Aste 4 des ersten Quirls die Rotholzordnung innerhalb der Zone *bf*. Hier ist das Rotholz auffallenderweise oberseitig angeordnet, also mit seiner Wir-

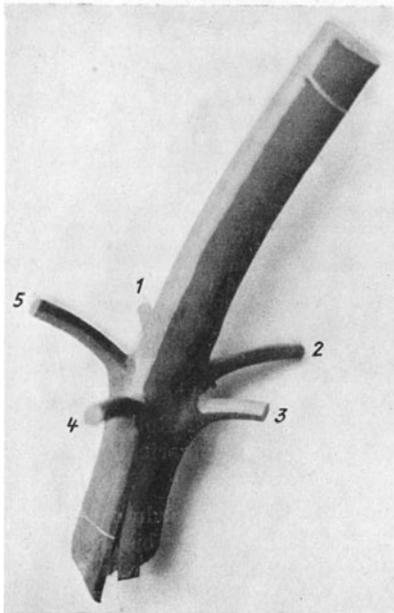


Abb. 20. Versuch *A₁/40*. Reaktionsholzanordnung an einem um zirka 20° geneigten Schaftquirl von *Picea excelsa*.

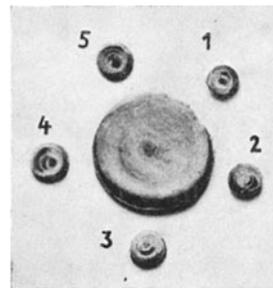


Abb. 21. Versuch *A₁/40*. Reaktionsholzanordnung in den Querschnitten des in Abb. 20 dargestellten Fichtenquirls.

kungsrichtung von der Stellung *a* abgekehrt. Eine Erscheinung, die bisher ebenfalls nicht bekannt war.

Versuch A₁/40 (Abb. 20 und 21) bestätigt endlich die Rotholzordnung bei Ästen, die einerseits in die Zone *ae* gehoben, andererseits in die Zone *ab* herab-

geneigt wurden. Im ersten Falle bildet sich Rotholz, wie wir schon bei den *Versuchen 2 b a₂, 22 e* und *3 b₂* gesehen haben, auf der Astoberseite, also mit der Wirkungsrichtung zur Stellung *a*, im zweiten Falle Rotholz unterseitig, also ebenfalls mit der Wirkungsrichtung zur Stellung *a*. Nachdem aber die Stellung *a* zwischen den vorgenannten Aststellungen gelegen ist, so sind die Wirkungsrichtungen des Rotholzes in diesen Fällen einander entgegen gerichtet, was auch mit den Pfeilrichtungen in den Zonen *ba* und *ea* des Schemas Abb. 8 übereinstimmt.



Abb. 22. Versuch *A₁/40*. Statische Wuchsbewegungen der Äste eines um zirka 20° geneigten Fichtengipfels. Der Ast auf der Schaftneigungsseite wurde durch unterseitig angeordnetes Reaktionsholz deutlich gehoben, der Ast auf der Gegenseite hingegen durch oberseitig gebildetes Reaktionsholz entsprechend gesenkt.

Ich habe diesen Fall nochmals besonders herausgegriffen, weil JACCARD¹ gerade diese von mir schon 1932 festgestellte Gesetzmäßigkeit in der Rotholz-anordnung anzufechten versucht hat. Wir werden auf diesen Fall später noch zurückkommen. Es sei mir aber schon jetzt gestattet, zur Dokumentierung der Richtigkeit der im Schema Abb. 8 zum Ausdruck gebrachten Gesetzmäßigkeit in der Rotholz-anordnung das Lichtbild jener Fichte zu bringen, von welcher der früher besprochene Quirl des *Versuches A₁/40* stammt. Auf Abb. 22 ist die von JACCARD angezweifelte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung aus der sekundären Veränderung der Stellung der fraglichen Äste als Folge der Mechanik des Rotholzes klar ersichtlich. Der im Wege der schwachen Schaftneigung etwas aufgerichtete Ast (Zone *ae*) wurde durch das oberseitig angeordnete Rotholz nachträglich herabgekrümmt und der durch die Schaftneigung in die Zone *ab* gebrachte Ast durch unterseitig angeordnetes Rotholz nachträglich deutlich sichtbar aufgekrümmt. Dieser klare Beweis für die Richtigkeit der von mir hier festgestellten Gesetzmäßigkeit dürfte wohl genügen, um weitere Zweifel in diesem Belange auszuschließen.

So könnte ich noch eine Fülle weiteren Tatsachenmaterials bringen, um die Richtigkeit der in Schema Abb. 8 zum Ausdruck gebrachten Gesetz-

¹ P. JACCARD: a. a. O.

mäßigkeit zu bestätigen. Nachdem ich aber bereits für jede charakteristische Sproßneigungszone (*ae*, *eh*, *hf*, *fb* und *ba*) typische Beispiele gebracht habe, so glaube ich, von der Anführung weiterer Sproßneigungsversuche absehen zu können. —

Zur Feststellung der reaktionsholzf freien Sproßachsenstellungen und des Ablaufes des Intensitätsverhältnisses der Reaktionsholzbildung bei Nadelholzsprossen mit geneigter innerer Wuchsrichtung sind auch hier Sproß-

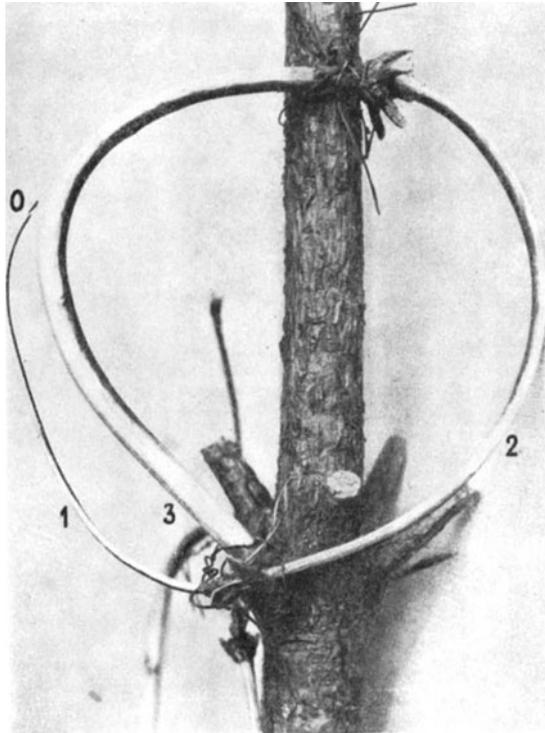


Abb. 23. Versuch *K*₇. Ast von *Pinus silvestris* um 360° nach aufwärts überkrümmt. Nach Entrindung des Versuchsastes kommt die gesetzmäßige Reaktionsholzanordnung klar zum Ausdruck. Die Sproßachsenrichtung bei 1 und 3 entspricht der rotholzf freien stabilen Ruhelage, die Sproßachsenrichtung bei 2 der rotholzf freien labilen Ruhelage des Versuchsastes. In den Sproßachsenlagen von 0 bis 1 und von 3 bis 2 bildete sich Reaktionsholz auf der morphologischen Sproßoberseite, in den Sproßachsenlagen von 1 bis 2 auf der morphologischen Sproßunterseite.

krümmungsversuche am besten geeignet, doch darf die Krümmung grundsätzlich nur in eine Vertikalebene fallen und es dürfen keine Sproßdrehungen um die Sproßachse (Torsionen) erfolgen.

Versuch *K*₇ bringt solche Versuche an Kiefernästen, wobei ein Ast nach aufwärts überkrümmt (Abb. 23) und ein Ast nach abwärts überkrümmt wurde (Abb. 24). Hierbei fällt die Sproßachsenrichtung in den einzelnen Querschnitten mit der Tangente zur Sproßkrümmung im betreffenden Achspunkt zusammen.

Bei dem nach aufwärts überkrümmt Ast (Abb. 23) ist der schräg-aufwärts gerichtete basale Astteil rotholzf frei. Diese Aststellung ist im Schema Abb. 8 mit *a* bezeichnet. Der folgende Astteil zeigt in allen Astachsenrichtun-

gen, die in die Neigungszonen ae , eh , hf und fb fallen, Rotholz auf der morphologischen Astoberseite angeordnet. Die Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes ist also von b über f , h , e nach a orientiert. In der schräg nach abwärts gerichteten Achsstellung b hört Rotholz auf, um in den Achsstellungen der Zone ba wieder auf der morphologischen Astunterseite aufzutreten. Die Wirkungsrichtung des Rotholzes in der Zone ba ist also zur Wirkungs-

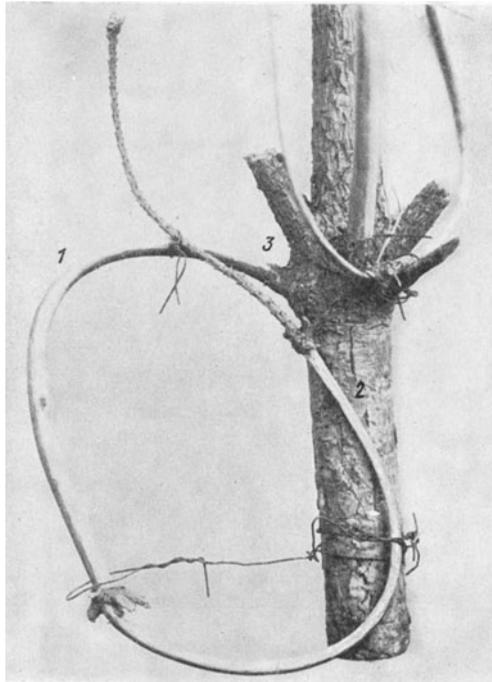


Abb. 24. Versuch K7. Ast von *Pinus silvestris* nach abwärts überkrümmt. Die Sproßachsenrichtung bei 1 entspricht der reaktionsholzfreien labilen Ruhelage und die Sproßachsenstellung bei 2 der reaktionsholzfreien stabilen Ruhelage des Versuchsastes. In den Sproßachsenlagen von 1 bis 3 bildete sich Reaktionsholz auf der morphologischen Sproßunterseite und in den Sproßachsenlagen von 1 bis 2 auf der morphologischen Sproßoberseite.

richtung in der Zone $bfhea$ entgegengesetzt. Das bezügliche Verhalten des nach aufwärts überkrümmten Kiefernastes stimmt demnach mit Schema Abb. 8 überein.

Zur Kontrolle soll noch das analoge Verhalten des nach abwärts überkrümmten Astes überprüft werden (Abb. 24). Hier wird die Stellung a nicht erreicht, weil der Ast infolge der Krümmung sofort Achsrichtungen der Zone ab einnimmt. Demgemäß tritt hier Rotholz schon im basalen Astteil auf der morphologischen Astunterseite auf, also mit Schema Abb. 8 abermals übereinstimmend. In einer schräg nach abwärts gerichteten Achslage hört Rotholz auf. Dieser Querschnitt entspricht der Stellung b im Schema Abb. 8. Alle übrigen Astquerschnitte mit Achsneigungen, die in die Zone $bfhe$ fallen, weisen Rotholz auf der morphologischen Astoberseite auf, also mit der Wirkungsrichtung von b über fhe nach a .

Die im Schema Abb. 8 aufgestellte Gesetzmäßigkeit in der Anordnung und Wirkungsrichtung des Rotholzes wird also auch durch den nach abwärts überkrümmten Ast bestätigt.

Wenn wir weiter bedenken, daß in allen jenen Sproßachsenstellungen, in denen beim nach aufwärts überkrümmten Ast Druckspannungen auftreten, beim nach abwärts überkrümmten Ast Zugspannungen obwalten und umgekehrt, so ist durch diese beiden Versuche wohl eindeutig nachgewiesen, daß die Reaktionsholzbildung in keiner ursächlichen Beziehung zu mechanischen Druck- und Zugbeanspruchungen des Sprosses steht.



Abb. 25. Bei älteren Fichtenästen, die infolge großen Biegungswiderstandes keine wesentlichen statischen Wuchsbewegungen ausführen können, übernehmen jüngere Äste höherer Ordnung die gesetzmäßige statische Wuchsbewegung.

Weiters geht aus diesen beiden Versuchen mit meßbarer Klarheit hervor, daß das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung in den horizontalen Sproßstellungen g und h je ein Maximum erreicht, um in beiden Fällen beiderseitig gegen die reaktionsholzf freien Stellungen a und b allmählich abzuklingen. Auch diese Tatsache ist in Schema Abb. 8 durch den Ablauf in der Pfeilstärke zum Ausdruck gebracht. —

Damit ist die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung bei Nadelholzsprossen mit schräg-aufwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung bei Sproßneigungen und Sproßkrümmungen in einer Vertikalebene und bei Ausschluß von Torsionen ebenfalls durch entsprechend ausgewähltes Tatsachenmaterial klargestellt und in Schema Abb. 8 zum Ausdruck gebracht.

Abschließend bringt Abb. 25 noch den bei Altfichten vielfach zu beobachtenden Fall, bei dem die älteren Fichtenäste infolge großen Biegungswiderstandes keine wesentliche Wuchsbewegungen mehr auszuführen vermögen. An ihrer Stelle übernehmen dann die zugehörigen Äste höherer Ordnung die gesetzmäßigen statischen Wuchsbewegungen.

c) Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene und bei Ausschluß von Sproßdrehungen um die Sproßachse an Nadelholzschäften, deren innere Wuchsrichtung schräg-aufwärts gerichtet ist.

Während die in den Abschnitten *a* und *b* dieser Arbeit an Tatsachen abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten, von einigen Versuchen abgesehen, bereits in meiner eingangs erwähnten Arbeit aufscheinen, haben wir es in der Folge mit durchwegs neuen Versuchen und mit der Feststellung neuer, bisher nicht bekannter Gesetzmäßigkeiten zu tun. Dies trifft im besonderen auch für den folgenden Fall zu.



Abb. 26. *Picea excelsa* mit geneigter innerer Wuchsrichtung des Schaftes (sog. Sumpffichte).



Abb. 27 Nickform an einer *Picea pungens*.

Es ist wohl bekannt, daß bei verschiedenen Nadelholzarten, so im besonderen bei Fichten, Lärchen und Kiefern, der Schafttrieb nach anfänglich aufrechtem Wuchs eine mehr oder weniger geneigte Wuchsrichtung einnimmt. Man bezeichnet diese Baumformen dann als Nick- bzw. Kippformen. Die Abb. 26, 27 und 28 bringen solche Baumformen an *Picea excelsa*, *Picea pungens* und *Pinus nigra*.

Im allgemeinen wird die Auffassung vertreten, daß es sich hier um phänotypische Auswirkungen handelt. Wenn dies auch in den meisten Fällen zutreffen dürfte, dann bleibt noch die Frage offen, ob die hier formgebenden Außenweltfaktoren unmittelbar auf die Schafttrichtung Einfluß nehmen, wie z. B. bei Heliotropismus und bei mechanischen Einwirkungen durch Wind, Schnee, Rauhreif, Eis u. dgl., oder ob es sich um eine durch Außenwelteinflüsse ausgelöste Umstimmung genotypischer Wuchseigenart, also in unserem Falle um eine Umstimmung der inneren Wuchsrichtung handelt. In

letzterem Falle kommt dann der inneren Disposition für solche Umstimmungen aus wirtschaftlichen Gründen eine noch größere Bedeutung zu als in Fällen unmittelbarer Modifikation. Es ist deshalb für die Erblichkeitsforschung, die in letzter Zeit gerade auf dem Gebiete der Forstwissenschaft allergrößte Bedeutung gewann, von besonderer praktischer Wichtigkeit, ein Mittel zu haben, zwischen den vorgenannten zwei Arten von Schaftneigungen mit absoluter Sicherheit und innerhalb von kurzer Zeit unterscheiden zu



Abb. 28. Nickform an einer *Pinus nigra*.

können. Dieses Mittel ist nun, wie wir im folgenden sehen werden, im Reaktionsholz gegeben.

Bei Schaftneigungen und Schaftkrümmungen, die unmittelbar auf tropistische oder mechanische Einwirkungen zurückzuführen sind, finden wir, wie ich mich an Hunderten von Bäumen und Nadelholzpflanzen überzeugen konnte, das Reaktionsholz ausnahmslos nach Schema Abb. 7 angeordnet. Das Reaktionsholz ist also in jedem Falle auf der Schaftneigungs- bzw. Schaftkrümmungsseite angeordnet. Die Wirkungsrichtung des Rotholzes ist daher der tropistischen oder mechanischen Einflußnahme entgegengerichtet. Wir erkennen daraus in unangreifbarer Klarheit, daß die Pflanze in der statischen Wuchsreaktion eine Einrichtung besitzt, die sie befähigt, ihre aufrechte Stellung im Raume gegen einseitige mechanische Einwirkungen und einseitige chemisch-physikalische Einflüsse im Gleichgewicht zu erhalten.

Nachdem in der Literatur vielfach die irrige Auffassung vertreten wird, daß dem Reaktionsholz bei heliotropischen Krümmungen verholzter Sprosse eine positive Rolle zukommt, daß also Heliotropismus und Reaktionsholzbildung in positiv-kausaler Beziehung zueinander stehen, so sei mir an

dieser Stelle gestattet festzustellen, daß das Reaktionsholz bei Nadelholzschäften mit heliotropischen Wuchsabweichungen ausnahmslos so angeordnet ist, daß es der heliotropischen Wuchsbeeinflussung direkt entgegenarbeitet. Diese Feststellung habe ich an Hunderten von natürlichen Anwuchspflanzen von Lärchen, Kiefern, Fichten und auch Tannen festgestellt, die an Schlagrändern oder im Bestandsaume deutliche heliotropische Schaftneigungen aufwiesen. Abb. 29 zeigt solche Pflanzen. Weiter habe ich diese Feststellung auch an Schwarzkiefern-Topfpflanzen gemacht, die in meinem Arbeitszimmer durch zwei Jahre einer einseitigen Belichtung ausgesetzt waren.



Abb. 29. Heliotropisch geneigte Pflanzen von *Picea excelsa*, *Pinus silvestris* und *Abies pectinata*, deren Reaktionsholz der heliotropischen Reizrichtung entgegenwirkt. Reaktionsholz ist ausnahmslos auf der Neigungsseite der Schaftspitze angeordnet.

Wenn es sich aber um Schaftneigungen oder Schaftkrümmungen handelt, die auf eine Umstimmung der inneren Wuchsrichtung, sei es durch rein erbliche Momente, sei es durch solche in Verbindung mit Außenwelteinflüssen, zurückzuführen sind, dann ordnet sich das Reaktionsholz folgend an:

Abb. 26 bringt eine *Picea excelsa*, deren Schaft in einer bestimmten Höhe plötzlich abgelenkt, bzw. abgelenkt ist, wobei sich die Wuchsrichtung des Terminaltriebes in diese Abweichung von der Senkrechten einstellt. Diese Art von Nickfichten ist häufig auf stark vernässten Standorten anzutreffen, und zwar mitten zwischen normal geformten Fichten. SCHRÖTER¹ bezeichnet sie als Sumpffichten. Nach Angabe dieses Forschers sollen solche Sumpffichten, auf normale Standorte überpflanzt, nach einiger Zeit wieder den ursprünglichen aufrechten Wuchs annehmen. Die Tatsache, daß neben solchen Sumpffichten auf versumpften Standorten in unmittelbarer Nachbar-

¹ C. SCHRÖTER: Übersicht über die Modifikation der Fichte. Schweiz. Z. f. Forstw., 85. Jahrg., Nr. 2.

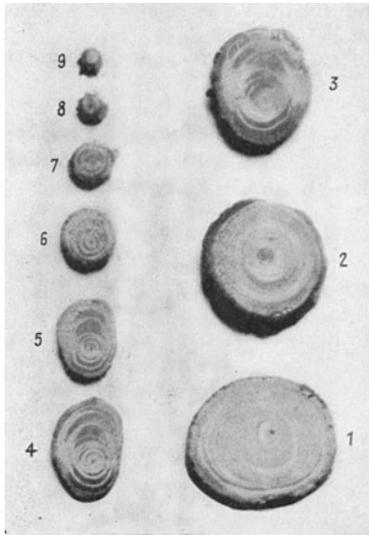


Abb. 30. Schaftquerschnitte einer Sumpffichte mit charakteristischer antagonistischer Reaktionsholzanordnung im geneigten Schaftteil (Querschnitte 3 bis 9).

schnitt 2, daß dieser Schaftteil eine Neigung nach jener Richtung erfahren hat, auf der sich das Rotholz im Querschnitt angeordnet hat, also in der

schaft normalwüchsige Fichten vorkommen, läßt aber auf einen bedeutenden Einfluß innerer Disposition schließen, der bei der Zuchtwahl aus wirtschaftlichen Gründen nicht vernachlässigt werden darf.

Abb. 30 bringt die Querschnitte an charakteristischen Stellen des Schaftes einer solchen Sumpffichte.

Hier von entstammen die zwei großen Querschnitte der aufrechten basalen Schaftzone. Querschnitt 1 ist rotholzfri. Beim Querschnitt 2 ordnet sich Rotholz auf jener Schaftseite an, nach welcher der obere Schaftteil geneigt war.

Auf Grund des früher für Nadelholzschäfte mit aufrecht-senkrechter Wachstumsrichtung, also nach Schema Abb. 7, entwickelten Reaktionsholzbildungsgesetzes können wir aus den Querschnitten 1 und 2 folgendes ablesen:

Der unterste Schaftteil war bisher aus seiner aufrecht-senkrechten Stellung nicht gestört worden, daher fehlt hier das Rotholz. Hingegen beweist das einseitig vorkommende Rotholz im Quer-



Abb. 31. Natürlich verjüngte Pflanzen von *Picea excelsa*, deren Äste trotz gleichartiger Standortsbedingungen verschieden große Ablaufwinkel aufweisen.

Richtung der folgenden Schaftkrümmung. Diese Abweichung des Schaftteiles um Querschnitt 2 ist zweifelsohne auf die seitliche Schwerpunktverschiebung zurückzuführen, die durch den fortan schiefen Wuchs des folgenden oberen Schaftteiles verursacht worden ist.

Alle übrigen Querschnitte, also sämtliche Querschnitte der geneigt stehenden Schaftzone, weisen in den einzelnen Jahresringen auffallenderweise abwechselnd Rotholz auf der Neigungsseite und auf der Gegenseite auf. Diese in der Schaftneigungsrichtung orientierte antagonistische Rotholzanzordnung besagt eindeutig, daß dieser Schaftteil in der Neigungsebene abwechselnd gehoben und gesenkt wurde. Diese pendelnde Bewegung wurde einerseits durch das unterseitig angeordnete Rotholz bei der Aufrichtung des Schaftteiles und andererseits durch das oberseitig angeordnete Rotholz im Verein mit der Schwere bei der folgenden Senkung des Schaftteiles bewirkt. Hierbei erfolgte diese pendelnde Bewegung des geneigten Schaftteiles um die Grenzstellung zweier Sproßneigungszone mit entgegengesetzt angeordnetem Reaktionsholz. Diese reaktionsholzfremde Grenzstellung fällt aber im Sinne unserer früheren Feststellungen mit der inneren Wuchsrichtung des Sprosses, also nach Schema Abb. 8 mit der Stellung *a*, zusammen. Tatsächlich stimmen die Neigung der reaktionsholzfremden Grenzstellung und die Wuchsrichtung des Terminaltriebes überein!

In einem anderen Falle habe ich an einer *Picea pungens*, die ebenfalls neben normalwüchsigen Individuen der gleichen Art eine ausgesprochene Nickform aufwies, durch drei Jahre versucht, den geneigten Schaftgipfel durch Befestigung an eine Stange gewaltsam in die senkrechte Wuchsrichtung zu lenken. Der Erfolg war starke Rotholzbildung auf der Aufrichtungsseite des Schaftes trotz zwangsweiser senkrechter Schaftstellung. Nach Lösung des Schaftes von der Stange schnellte der Schaftgipfel im Herbst des dritten Jahres wieder in die geneigte Stellung zurück. Der jüngste Terminaltrieb, der nicht an der Stange festgehalten war, wies die charakteristische geneigte Wuchsrichtung auf. Auch dieses Beispiel beweist, daß die Reaktionsholzanzordnung nicht zur Schwerkraftichtung, sondern zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses in einer gesetzmäßigen Beziehung steht!



Abb. 32. *Picea excelsa*, deren Äste erster Ordnung nahezu aufrecht-senkrechte innere Wuchsrichtung aufweisen (Vertikalform).

Die in den vorstehenden Fällen aufgezeigte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanzordnung gestattet uns demnach folgende Feststellungen:

1. Die hier erstmalig festgestellte Gesetzmäßigkeit in der Rotholzanzordnung ist in Belangen der Zuchtwahl von großem Interesse, weil hier der

Forschung und Praxis ein Weg aufgezeigt wird, um bei Schaftneigungen und Schaftkrümmungen binnen kürzester Zeit und mit größter Sicherheit zu unterscheiden, ob man es mit äußerlich modifizierten Formen oder mit Umstimmungen in der inneren Wuchsrichtung zu tun hat.

2. *Die Reaktionsholzanordnung steht auch in diesem Falle in einer klaren Gesetzmäßigkeit zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses, also nicht zur Schwerkraft-richtung.* Wenn man also bei Schäften mit aufrecht-senkrechter



Abb. 33. Fichtenast mit schräg-abwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung (*Trauerform*).

Wuchsrichtung, weil dieselbe in die Senkrechte einspielt, annehmen könnte, daß es sich beim Reaktionsholz um eine Wuchsreaktion handelt, die zur Wirkungsrichtung der Massenbeschleunigung in einer statischen Gesetzmäßigkeit steht, so muß man diese Annahme angesichts der im vorstehenden Falle festgestellten Gesetzmäßigkeit revidieren. Wenn eine Wuchsreaktion sowohl bei Schäften als auch bei Ästen, die aus innerem Wuchsbestreben des Baumes eine geneigte Stellung haben, zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses in klarer Gesetzmäßigkeit steht und nicht zur Schwerkraft-richtung, so kann man doch nicht behaupten, daß die gleiche Wuchsreaktion bei Schäften mit aufrechter innerer Wuchsrichtung grundsätzlich nicht zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses, sondern zur Schwerkraft-richtung in gesetzmäßiger Beziehung steht, weil hier Wuchsrichtung und Schwerkraft-richtung entgegengesetzt gleich sind.

3. *Es ist ein neuer Beweis dafür erbracht, daß wir es beim Reaktionsholze mit einer statischen Wuchsreaktion zu tun haben, die es der Pflanze er-*

möglichst, die aus innerem Wuchsbestreben ausgerichtete Körperstellung im Schwerfeld der Erde gegen die Einwirkung der Massenbeschleunigung im Gleichgewicht zu erhalten, und zwar gleichgültig, ob die individuell ausgerichtete Körperstellung im Raume eine aufrecht-senkrechte oder eine von der Senkrechten abweichende ist.

4. Das im geneigten Schaftteil durch das Rotholz registrierte Kräftespiel dokumentiert den statischen Charakter dieser Wuchsreaktion in einer solch wunderbaren Klarheit, daß es müßig ist, diese Wuchsreaktion irgendwie



Abb. 34. Trauerast an einer *Pinus nigra*.

mit den mehr oder weniger hypothetischen Begriffen von Plagiotropismus, Geotropismus, Epinastie, Längskraftwirkung u. dgl. in kausale Verbindung zu bringen. Wir werden auf diese Frage im letzten Abschnitt dieser Arbeit noch eingehender zurückkommen.

d) Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderung innerhalb einer Vertikalebene und bei Ausschluß von Sproßdrehungen um die Sproßachse an Nadelholzsprossen, deren innere Wuchsrichtung schräg-abwärts gerichtet ist.

Es ist eine wohlbekannte Tatsache, daß der Ablaufwinkel der Äste vom Schaft innerhalb einer Holzart individuell verschieden ist. Abb. 31 zeigt an *Picea excelsa* bei ungefähr gleich alten Pflanzen, die sich in benachbarter Stellung, also unter möglichst gleichartigen Standortsbedingungen befinden, wie groß der Unterschied im Ablaufwinkel bei normal geformten Pflanzen sein kann. Es besteht kein Zweifel, daß es sich hier um erbliche Auswirkun-

gen handelt. In Grenzfällen kommt es direkt zur Bildung anormaler Kronenformen, die nach beiden Extremen hin als Mutationen bekannt sind. Bei außergewöhnlich kleinem Ablaufwinkel spricht man von sogenannten Vertikalformen (Abb. 32) und bei mehr oder weniger stumpfen Ablaufwinkeln von den bekannten Trauerformen. Auch bei diesen Trauerformen gibt es solche mit kleinerem (Abb. 33 bei Fichte und Abb. 34 bei Kiefer) und größerem Ablaufwinkel (Abb. 35 bei Fichte). Im Falle Abb. 35 bewegt sich der natürliche Ablaufwinkel, also die Ab-



Abb. 35. Ast einer *Trauerfichte*, dessen Ablaufwinkel nahezu 180° beträgt.

weicheung der inneren Wuchsrichtung des Astes von der aufrecht-senkrechten Richtung, nahe um 180° .

Die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung steht in allen diesen Fällen, also sowohl bei den Vertikalformen als auch bei den Trauerformen, in klarer Beziehung zur jeweiligen Wuchsrichtung des betreffenden Sprosses.

Bei den Vertikalformen fügt sich diese Gesetzmäßigkeit ganz in das Schema Abb. 8 ein, wobei oft eine so starke Annäherung an Schema Abb. 7, also an die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzanordnung für Sprosse mit aufrecht-senkrechter Wuchsrichtung, erfolgt, daß praktisch eine Abgrenzung nicht mehr möglich ist.

Auch diese Tatsache ist ein neuer Beweis dafür, daß die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzanordnung *nicht zur Schwerkraftrichtung, sondern zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung* des Sprosses in Beziehung steht.

Für uns besonders interessant ist aber die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzsprossen mit schräg nach abwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung. Zu diesem Zwecke habe ich Äste von Trauerfichten bis in eine steil-schräge Lage nach aufwärts gebogen und während der Vegetationszeit 1940 in dieser Lage fixiert.

Abb. 36 zeigt die Lage eines solchen Versuchsastes (*Versuch W 2*) vor und nach der Versuchsanstellung. Abb. 37 bringt die Reaktionsholzanordnung in den Querschnitten der charakteristischen Astzonen dieses Versuchsobjektes.

Der untersuchte Ast hat in den Querschnitten 1, 2 und 3 im Wege der Versuchsanstellung eine schwache Hebung erfahren. Die Sproßachsenrichtung war aber dabei noch immer deutlich schräg-abwärts orientiert. In allen diesen Querschnitten war der Jahresring 1940 rotholzfri. Nachdem das Rotholz in denselben Querschnitten vor der Versuchsanstellung auf der Astunterseite, also mit der Wirkungsrichtung zur neuen, rotholzfrienen Sproßlage, angeordnet war, so erkennen wir auf Grund unserer bisherigen Versuchserfahrung in der neuen Sproßachsenlage der Zone 1, 2 und 3 die Stellung *a*. Wir wollen diese rotholzfriene Stellung *a* in Schema Abb. 9 festhalten.

Vor der Versuchsanstellung, also bei noch stärker nach abwärts gerichteter Astlage, war das Rotholz, wie aus dem Jahresringe von 1939 deutlich zu ersehen ist, daselbst unterseitig angeordnet, also mit der Wirkungsrichtung nach *a* orientiert. Auch diese Feststellung wollen wir in Abb. 9 für die fragliche Zone *af* durch den eingezeichneten Pfeil kennzeichnen.

In den Querschnitten 4 und 5, also in der nach Versuchsanstellung mäßig schräg-aufwärts gerichteten Astzone, ordnete sich im Jahresringe 1940 Rot-

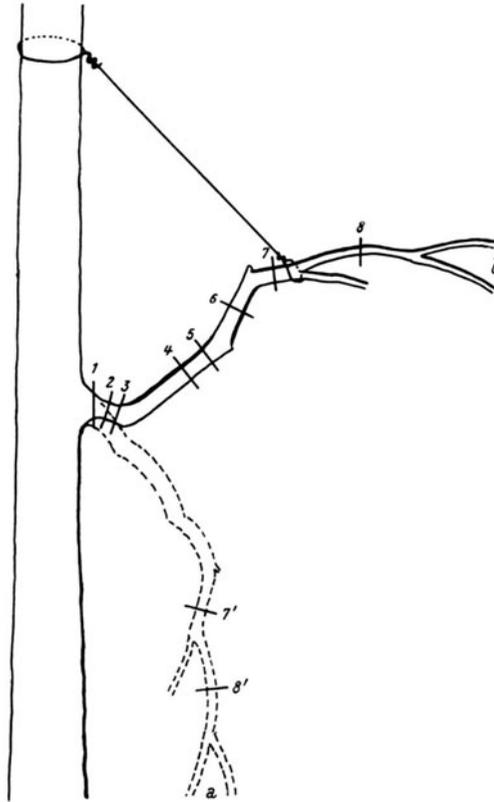


Abb. 36. Versuch *W*₂. Ast einer Trauerfichte. *a* ist die Lage des Versuchsastes vor der Versuchsanstellung, *b* gibt die Lage des Astes in der Versuchsanstellung an.

holz oberseitig an, also mit der Wirkungsrichtung zu *a*. In dem Querschnitte 6 der folgenden noch steiler aufgerichteten Astzone bildete sich hingegen im Jahresringe 1940 auffallenderweise Rotholz unterseitig. Das besagt, daß zwischen den Achsrichtungen der Astzone 4, 5 und der Astzone bei 6 eine Grenzstellung liegen muß, an der sich die Sproßneigungszonen mit entgegengesetzt angeordnetem und in der Wirkungsrichtung voneinanderstrebendem Rotholz berühren müssen. Es liegt also die mit *b* bezeichnete, rotholzfremde Sproßstellung zwischen den Sproßachsenrichtungen der Astzone 4 bis 5 und der Astzone um 6. Auch diese Feststellung wollen wir in Schema Abb. 9 festhalten, wobei schon aus den Stellungen der fraglichen Zonen des Ver-

suchsastes klar abzulesen war, daß die Sproßachsenrichtung b zur Richtung a im Symmetriefeld der Horizontalen g korrespondierend war.

Wir wiederholen also: Die Rotholzanordnung in den Querschnitten 4 und 5 beweist, daß das Rotholz in der über a hinausgehenden, schwach aufwärts geneigten Lage, also entsprechend den Sproßlagen innerhalb der Zone ab , auf der Sproßoberseite angeordnet ist, daher mit der Wirkungsrichtung zu a . Die Rotholzanordnung im Querschnitt 6 beweist, daß das Rotholz in den schräg-steilen Sproßlagen, also entsprechend den Sproßlagen innerhalb der Zone be , wieder unterseitig, also mit der Wirkungsrichtung von b weg,

auftritt. Diese Gesetzmäßigkeit in der Wirkungsrichtung des Rotholzes ist für die Zonen ab und be in Abb. 9 ebenfalls durch entsprechende Pfeile eingezeichnet.

In den Querschnitten 7 und 8, also in den wieder flacher werdenden Aststellungen (die Achslage im Querschnitt 8 entsprach ungefähr der Horizontalen) ordnet sich das Rotholz im Jahresringe 1940 wieder auf der Astoberseite an, also entsprechend der früher für die Zone ab gefundenen Gesetzmäßigkeit. Es bestätigt sich daher die Richtigkeit der früheren Feststellungen. Sehr interessant ist aber bei den vorgenannten Querschnitten das Rotholzvorkommen in den früheren Jahresringen.

Im Querschnitt 7 hat sich Rotholz vor Versuchsanstellung auf der morphologischen Astoberseite und im Querschnitt 8 abwechselnd auf der Astoberseite und Astunterseite gebildet. Wenn wir aus der Skizze Abb. 36 die bezüglichen Stellungen

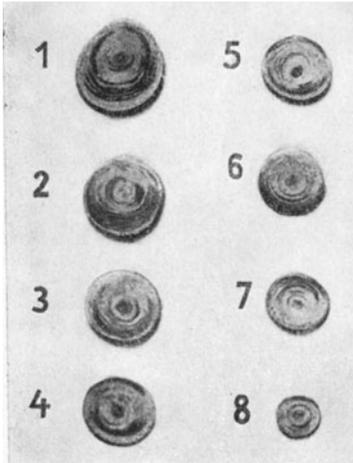


Abb. 37. Versuch W_2 . Die auf Abb. 36 bezeichneten Querschnitte des aufgebogenen Astes einer Trauerfichte.

gen der fraglichen Astzonen, die mit 7' und 8' bezeichnet sind, also die Stellungen vor der Versuchsanstellung beachten, so sehen wir, daß der Ast seinerzeit bei 7' die Senkrechte überschritten hatte, also nach Abb. 9 in die Zone fh fiel, und daß sich die Achsrichtung des Astes bei 8' nahe um die Senkrechte, also nach Schema Abb. 9, nahe um die mit f bezeichnete Stellung bewegte.

Aus den so festgehaltenen Stellungen, welche die fraglichen Astzonen unmittelbar vor der Versuchsanstellung einnahmen, und aus der Rotholzanordnung im Jahresring 1939 können wir die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholz-anordnung auch für diese Fälle mit vollkommener Klarheit ablesen.

Innerhalb der Astzone um 7' kam die morphologische Astoberseite nach unten zu liegen. Es erfolgte also praktisch eine Astdrehung um 180° . Wir begegnen demnach hier derselben Voraussetzung für Reaktionsholzbildung, wie wir sie in Abb. 8 für die Sproßneigungszone fhe kennengelernt haben. In solchem Falle ordnet sich das Rotholz, wie wir schon im Abschnitt b dieser Arbeit an Hand von Tatsachenmaterial feststellen konnten und im folgenden Abschnitt noch einmal bewiesen sehen werden, ausnahmslos auf der morphologischen Astoberseite an. Diese Voraussetzung für Rotholzbildung trifft nun auch im vorstehenden Falle für alle Stellungen der Zone fhe zu. Das im Querschnitt 7 im Jahresring 1939 auf der morphologi-

schen Astoberseite angeordnete Rotholz beweist demnach, daß betreffend die Rotholzordnung in Zone *fhe* im vorliegenden Falle dieselbe Gesetzmäßigkeit besteht wie bei Ästen, deren innere Wuchsrichtung schräg-aufwärts gerichtet ist. Die schematische Darstellung der Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes in Abb. 9 muß demnach für die Zone *fhe* mit der bezüglichen Darstellung in Abb. 8 übereinstimmen.

Damit ist auch in Abb. 9 die Gesetzmäßigkeit in der Rotholzordnung bei Nadelholzsprossen mit schräg-abwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung für alle charakteristischen Sproßneigungszonen festgehalten und eine bisher unbekannte Gesetzmäßigkeit in der morphologischen Ausformung von Nadelholzästen, abermals an Hand von Tatsachenmaterial, abgeleitet worden.

Die antagonistische Rotholzordnung in den älteren Jahresringen bei Querschnitt 8 bestätigt die für die Sproßneigungszonen *af* und *fhe* gefundene Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung. Wie wir früher aus der Stellung des Astes, die derselbe unmittelbar vor der Versuchsanstellung eingenommen hatte, festgestellt haben, bewegte sich die Achsrichtung bei 8 nahe um die Senkrechte, also um die in Abb. 9 mit *f* bezeichnete Stellung. Nun haben wir diese Sproßneigungslage als eine Grenzstellung zwischen zwei Rotholzonen mit entgegengesetzt wirkendem Rotholze kennengelernt. Gemäß der hier festgestellten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bildet sich Neigungsrotholz bei Überschreiten der Stellung gegen *a* auf der morphologischen Sproßunterseite, während sich bei Überschreiten der Stellung *f* gegen *h* Drehungsrotholz auf der morphologischen Sproßoberseite anordnet. Die antagonistische Rotholzordnung im Querschnitt 8 entspricht demnach vollkommen dieser Gesetzmäßigkeit.

Ich habe obigen Fall deshalb besonders hervorgehoben, weil es sich hier um eine für Äste von Trauerformen charakteristische, häufig auftretende Wuchsreaktion handelt, die in der Kronenarchitektur solcher Mutationen immer wieder zum Ausdruck kommt.

Gleichwie bei den früher behandelten Fällen wollen wir auch hier aus der soeben festgestellten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung einige Erkenntnisse hervorheben, die Wesen und Sinn der hier behandelten Wuchsreaktion besonders klar herausstellen. Hier sind anzuführen:

1. Die an Ästen von Trauerfichten durchgeführten Versuche klärten eine *neue, bisher unbekannte Gesetzmäßigkeit* in der Reaktionsholzanordnung auf.

2. Haben wir schon aus der Gesetzmäßigkeit in der Rotholzordnung bei Nadelholzästen mit schräg-aufwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung (Abb. 8) und noch eindringlicher aus der gleichen Gesetzmäßigkeit bei Nadelholzschäften mit schräg-aufwärts geneigter innerer Wuchsrichtung ablesen können, daß es sich hier um eine Wuchsreaktion handelt, die zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung des betreffenden Sprosses und nicht zur Schwerkraftrichtung in einer klaren gesetzmäßigen Beziehung steht, so wird die Richtigkeit dieser Feststellung durch die in Abb. 9 schematisch dargestellte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzästen mit schräg-abwärts gerichteter innerer Wuchsrichtung neuerdings bestätigt.

3. Die in Abb. 9 zum Ausdruck gebrachte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung ist weder nach dem sogenannten „mechanischen Prinzip“, noch im Sinne der Hypothese vom sogenannten „geotropen Holz“, noch als geotropische oder epinastische Wuchsreaktion zu erklären. Die Reaktionsholzanordnung in der Sproßneigungszone *agb* steht sogar im *Gegensatz zu*

den vorgenannten Auffassungen und ermöglicht, wie wir im letzten Abschnitt dieser Arbeit sehen werden, die Widerlegung der Auffassung vom Geotropismus und Epinastismus auf Grund mathematischer Folgerungen.

e) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen von Schäften und Ästen innerhalb einer Vertikalebene.

In allen hier untersuchten Fällen, also bei Nadelholzsprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung, bei Nadelholzschäften und Nadelholzästen mit nach aufwärts geneigter innerer Wuchsrichtung und bei Nadelholzsprossen mit nach abwärts geneigter innerer Wuchsrichtung, steht die Reaktionsholzbildung in einer für alle drei Fälle grundsätzlich übereinstimmenden Gesetzmäßigkeit zur jeweils gegebenen inneren Wuchsrichtung des betreffenden Sprosses. In allen drei Fällen sind die in die innere Wuchsrichtung einspielende Sproßlage und die zu dieser jenseits der Horizontalen korrespondierend gelegene, entgegengesetzt gleiches Neigungsverhältnis aufweisende Sproßlage rotholzfrei. Alle übrigen Sproßstellungen weisen Reaktionsholz auf.

Hierbei ist die Anordnung des Reaktionsholzes, wie aus den schematischen Darstellungen in Abb. 7, 8 und 9 ersichtlich ist, ausnahmslos so geregelt, daß die Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes zu jener rotholzfremen Sproßlage orientiert ist, die der inneren Wuchsrichtung des Sprosses entspricht. Das Reaktionsholz trachtet also den Sproß bei Sproßlagestörungen in die Lage seiner jeweiligen inneren Wuchsrichtung zurückzubringen.

Hierbei ordnet sich die Intensitätsverteilung in der Reaktionsholzbildung nach den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre an. Am klarsten geht dies aus dem bezüglichen Verhalten von Sprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung hervor. Hier steht das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung zur Abweichung der Sproßachse von der mit der aufrecht-senkrechten Richtung zusammenfallenden inneren Wuchsrichtung des Sprosses in derselben Gesetzmäßigkeit, wie die Größe der zur betreffenden Sproßachse normal stehenden Schwerkraftkomponente zur Abweichung dieser Sproßachse von der nach abwärts orientierten senkrechten Richtung, also der Wirkungsrichtung der Erdschwere. Daraus geht mit meßbarer Klarheit die Tatsache hervor, daß es sich hier um eine Wuchsreaktion handelt, die den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre gehorcht. Es ist deshalb wohlbegründet, wenn die Reaktionsholzbildung als eine statische Wuchsreaktion bezeichnet wird.

Gemäß den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre erreicht das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung in allen hier besprochenen Fällen in den Mittelstellungen zwischen den zwei rotholzfremen Sproßlagen ein Maximum innerhalb der betreffenden Sproßneigungszone. Von diesen Mittelstellungen nimmt die Reaktionsholzintensität nach beiden Richtungen im Maße einer Funktion jenes Winkels ab, der von der jeweiligen Sproßlage einerseits und der inneren Wuchsrichtung des Sprosses andererseits eingeschlossen wird. Die reaktionsholzfremde, in die innere Wuchsrichtung des Sprosses einspielende Sproßlage (α) entspricht im Sinne der Gleichgewichtslehre nach Anordnung, Wirkungsrichtung und Intensität der zu dieser Sproßlage in klarer Gesetzmäßigkeit stehenden Rotholzbildung der stabilen Gleich-

gewichtslage. Die hierzu korrespondierende, ebenfalls reaktionsholzfreie Sproßlage (*b*) stellt sich hingegen als labile Gleichgewichtslage dar.

Es handelt sich also in jedem Falle und bei jedem Sprosse um eine Wachstumsreaktion, die dem statischen Grundgesetz gehorcht und die Erhaltung bzw. Wiedergewinnung jener Sproßstellung bezweckt, die wir als stabile Gleichgewichtslage bezeichneten, die also von der jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses bestimmt wird.

Hierbei ist die innere Wuchsrichtung eines jeden Sprosses nach innerem Wuchsgesetz im Schwerfeld der Erde orientiert.

Nun wollen wir noch kurz auf Schema Abb. 8 und 9 zurückkommen, um hier eine Merkwürdigkeit in der Reaktionsholzanordnung aufzuklären.

Aus dem Verlauf der Reaktionsholzanordnung und im Sinne der Gleichgewichtslehre erkennen wir in beiden Fällen in der Stellung *a* die stabile Gleichgewichtslage und in der Stellung *b* die labile Gleichgewichtslage. Nun wirft sich aus der Betrachtung der beiden Figuren die begründete Frage auf, warum sind nicht auch die jenseits der Senkrechten korrespondierend gelegenen Sproßstellungen, also die Stellungen *c* und *d*, reaktionsholzfrei?

Hierzu ist festzustellen: In diesen Stellungen wird bei Fortsetzung der Sproßneigung bzw. Sproßkrümmung über *e* nach *c* und *d* oder über *f* nach *d* und *c* die morphologische Sproßoberseite ihrer neuen Lage nach zur Sproßunterseite. Es erfolgt also damit eine Veränderung der Lage des Sprosses im Raume, die praktisch einer Sproßdrehung von 180° um die Sproßachse gleichkommt. Ich habe schon vor neun Jahren in meiner eingangs erwähnten Arbeit darauf hingewiesen, daß Nadelholzäste auf Drehungen um die Sproßachse ausnahmslos mit einer Rotholzbildung auf jener Sproßseite antworten, nach der die morphologische Astoberseite gedreht wurde. Es bildet sich also Rotholz auf der morphologischen Astoberseite. Weiter werden wir im Zuge der Besprechung der nun folgenden Astdrehungs- und Torsionsversuche feststellen, daß der zur Wirkung gelangende Drehungsreiz den Einfluß einer etwa vorhandenen Abweichung des Sprosses vom Neigungsverhältnis der inneren Wuchsrichtung, also vom Neigungsverhältnis der Stellungen *a*, *b*, *c* und *d*, übertönt. Damit erklärt sich abermals an Hand entsprechenden Tatsachenmaterials das Auftreten von Reaktionsholz in allen Stellungen der Zone *e c h d f* auf die einfachste Weise.

Ich habe in meiner früheren Arbeit im Schema Abb. 8 für die Bezeichnung des durch Sproßdrehung verursachten Reaktionsholzes einen besonders schraffierten Pfeil gewählt. Weil man aber einwendete, daß sich die von mir gegebene Erklärung der Reaktionsholzanordnung bei Ästen durch die Heranziehung des Drehungsholzes kompliziere, so habe ich nunmehr in den Abb. 8 und 9 von dieser Darstellungsweise Abstand genommen und mich lediglich auf die Einzeichnung einfacher Pfeile, die den tatsächlich festgestellten Rotholzvorkommen entsprechen, beschränkt. Dies ändert aber nichts an der Tatsache, daß das Reaktionsholz in der fraglichen Zone entsprechend der Umkehrung der Sproßseiten angeordnet ist. Besonders deutlich kommt diese Tatsache bei Abb. 9 zum Ausdruck, wo bei *e* und *f* mit dem Momente des Auftretens der Sproßseitenumkehrung auch eine Umkehrung in der Rotholzanzordnung einsetzt. Versuchstechnisch konnten wir diese Erscheinung bei *Versuch W 2* (Abb. 37) in den Querschnitten 7 und 8 aus der Anordnung jenes Rotholzes ablesen, das sich vor der Versuchsanstellung gebildet hat. Weitere Beweise für die Richtigkeit obiger Feststellung finden wir bei den später zur Besprechung gelangenden Schaftquirl-Neigungsversuchen. Ich habe

hier zum Teil schon vorgegriffen, um die Besprechung der in Abb. 8 und 9 zum Ausdruck gebrachten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung in einem Zuge zu erledigen.

Wenn wir also die in den Abb. 8 und 9 schematisch dargestellte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung nochmals kurz überblicken, so ergibt sich hierbei folgendes Bild: Die Reaktionsholzbildungen in den Zonen *ea*, *ab* und *bf* stehen in unmittelbarer kausaler und streng gesetzmäßiger Beziehung zur Abweichung der jeweiligen Sproßlage von der inneren Wuchsrichtung des betreffenden Sprosses, während die Reaktionsholzanordnung in der Zone *echdf* auf der Umkehrung der Sproßseiten beruht.

Über die ursächlichen Zusammenhänge dieses durch Umkehrung der Sproßseiten entstehenden Reaktionsholzes zu jenem Reaktionsholze, das sich bei Sproßneigung einstellt, sowie über die physiologische Bedeutung und mechanische Auswirkung dieses Umkehrungs- oder Drehungsrotholzes werden wir bei der Besprechung der nun folgenden Astdrehungs-, Torsions- und Quirlneigungsversuche interessanten Einblick gewinnen und damit erst begreifen, warum die Äste auch auf Drehungen bzw. Umkehrungen mit Reaktionsholz reagieren.

2. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderung in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene.

a) Bei Schäften mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung.

Zum Zwecke der Feststellung der Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzschaften, die eine Veränderung ihrer Lage nach beliebiger Richtung bzw. nach verschiedenen beliebigen Richtungen erfahren haben, führte ich folgenden Versuch aus:

Der Gipfel einer jungen Fichte (*Versuch C₃*) wurde in der auf Abb. 38 und Abb. 39 ersichtlichen Weise derart gebogen und mit Draht fixiert, daß der Gipfeltrieb am älteren, von der Krümmung nicht erfaßten Schaftteil rechts vorbeiführte. Der Gipfel wurde also in diesem Falle nicht mehr in einer Vertikalebene, sondern in einer von dieser nur sehr wenig abweichenden Ebene gebogen. Nach Ablauf von fünf Wochen zeigte sich bereits eine deutliche Reaktionsholzbildung in sämtlichen Querschnitten der von der Lageveränderung betroffenen Gipfelzone.

Man kann derartige, im jüngsten Jahrringteil auftretende Rotholzbildungen sehr gut im frischen Zustande des Holzes unmittelbar nach erfolgter Entrindung des Sprosses an der deutlich rötlichen Farbe, gegenüber dem normalen hellen Holze, erkennen. Im trockenen Zustande tritt diese charakteristische Farbtonung des Reaktionsholzes ziemlich zurück. Durch Befeuchtung mit Wasser wird aber die Farbe des Rotholzes wieder so lebhaft, daß die Rotholzanordnung am entrindeten Sprosse mit unbewaffnetem Auge klar ausgenommen werden kann. Um die so festgestellten Rotholzzonen im Lichtbilde besser zur Geltung zu bringen, habe ich dieselben vor der Lichtbildaufnahme mit einem roten Farbstift etwas betont. Es ist selbstverständlich, daß ich hierbei mit der größtmöglichen Exaktheit vorgegangen bin, wovon man sich auch bei allen folgenden Versuchen an den in Aufbewahrung genommenen Versuchsobjekten jederzeit überzeugen kann.

Um den Verlauf des Reaktionsholzes aus dem Lichtbilde in möglichst vollständiger Weise entnehmen zu können, habe ich das Versuchsobjekt beider-

seitig normal zur Krümmungsebene aufgenommen und in Abb. 38 und Abb. 39 zur Darstellung gebracht.

Wie aus diesen Abbildungen zu ersehen ist, bildete sich Rotholz in allen Querschnitten der von der Lageveränderung betroffenen Schaftzone. Hierbei

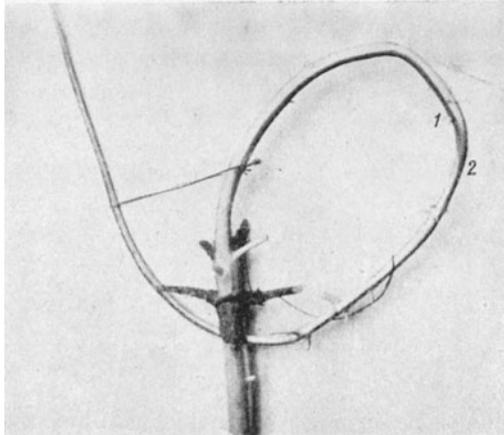


Abb. 38. Versuch C_2 . Krümmung eines Fichtenschaftes in geneigter Krümmungsebene (Rückansicht).

war das Rotholz ausnahmslos auf der durch die Schaftachsenneigung bedingten Schaftunterseite angeordnet. Diese Schaftachsenneigung war einerseits durch die Schaftkrümmung und anderseits von der Neigung der Krüm-

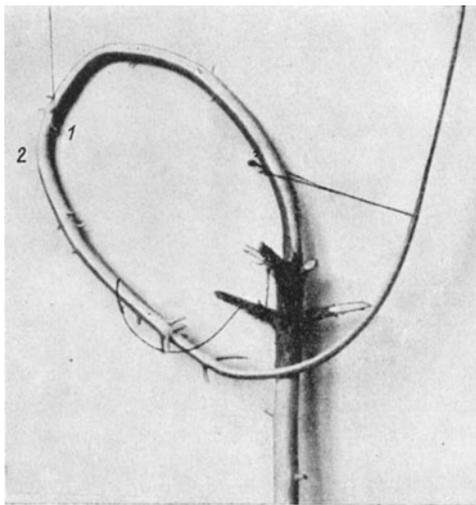


Abb. 39. Versuch C_3 . Krümmung eines Fichtenschaftes in geneigter Krümmungsebene (Vorderansicht).

mungsebene bestimmt. In allen Schaftzonen, wo die Sproßachsenneigung hauptsächlich durch die Schaftkrümmung bedingt war, ordnete sich das Rotholz auf der Krümmungsunterseite an, in jener Schaftzone, wo die Schaft-

achsenneigung hauptsächlich oder ganz durch die Neigung der Krümmungsebene bestimmt war, also in der Zone 1 bis 2 (Abb. 38) bildete sich Rotholz auf der Schaftneigungsseite, also zur Schaftkrümmung seitlich angeordnet. Hierbei verlief das Rotholz an der Grenze zwischen der auf der Krümmungsunterseite angeordneten Rotholzzone und der auf der Schaftneigungsseite

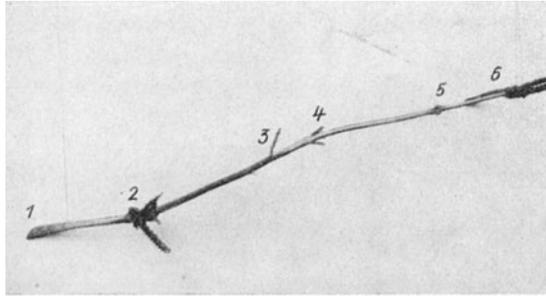


Abb. 40. Versuch $M_3/40$. Reaktionsholzanordnung an einem Fichtenast als Folge einer Sproßdrehung um die Sproßachse (Torsion).

angeordneten Rotholzzone in einem allmählichen Übergang von der Krümmungsunterseite zur Neigungsunterseite und umgekehrt. Es besitzt also hier infolge der Neigung der Schaftkrümmungsebene auch jener Querschnitt Rotholz, der im Übergange zwischen oberer und unterer Krümmung, also inner-

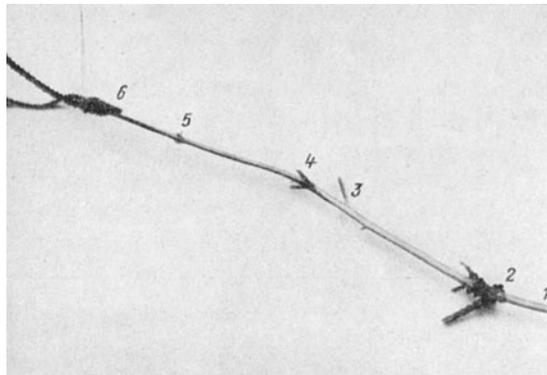


Abb. 41. Versuch $M_3/40$. Rückansicht zu Abb. 40.

halb der Zone 1 bis 2 liegt, während dieser Querschnitt bei Schaftkrümmungen, die in einer Vertikalebene erfolgen, wie wir früher im Abschnitt 1 a feststellen konnten, rotholzfrei ist.

Damit ist bewiesen, daß sich das Reaktionsholz bei Nadelholzsprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung auch bei Sproßlageveränderungen, die in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene erfolgen, in allen Querschnitten mit geneigter Sproßachsenrichtung auf der durch diese Neigung bestimmten Sproßunterseite anordnet.

Wenn bei derartigen Schaftkrümmungen die Krümmungsebenen wechseln, dann treten ebenfalls in jedem Querschnitt sowohl die durch die Schaftkrümmung bedingte Abweichung der Sproßachse als auch die im betreffenden

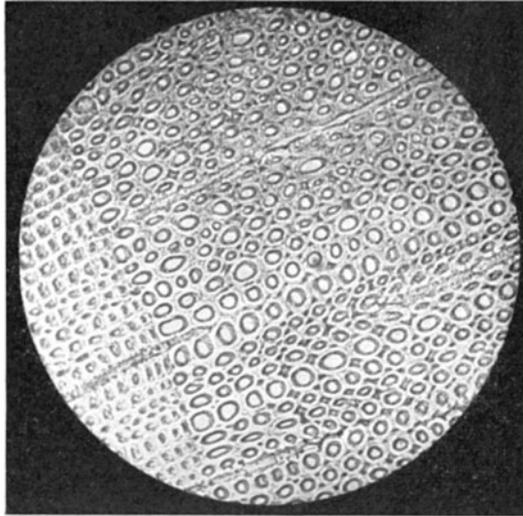


Abb. 42. Tracheidenquerschnitt eines Reaktionsholzes von *Picea excelsa*, das durch Sproßneigung entstanden ist.

Querschnitt auftretende Neigung der Krümmungsebene als auslösende Momente für Rotholzbildung in Wirkung. Es kann dann in diesen Fällen zum mehrmaligen Wechsel in der Rotholzanzordnung kommen, also wechselnd

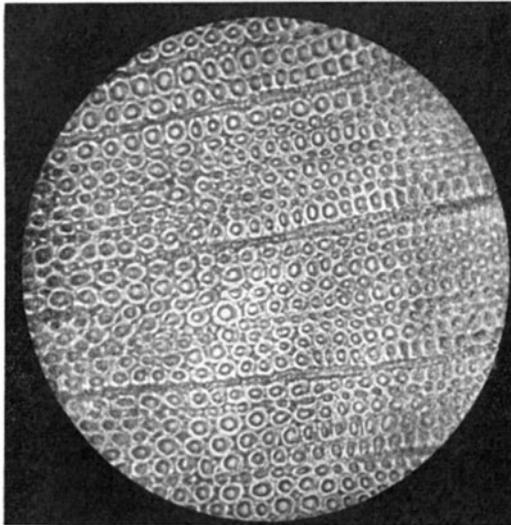


Abb. 43. Tracheidenquerschnitt eines Reaktionsholzes von *Picea excelsa*, das durch radiäre Verlagerung (Drehung um die Sproßachse) des Sprosses entstanden ist.

auf der Krümmungsunterseite und auf den durch die Krümmungsebenen bestimmten Neigungsseiten. Dieser Fall tritt ausnahmslos bei Schaftschlingen auf, wie sie z. B. JACCARD bei seinen „Triebschleifenversuchen“ anwendete.

die der genannte Forscher zur vermeintlichen Überprüfung meiner seinerzeitigen Krümmungs- und Neigungsversuche ausführte.¹ JACCARD hat dabei scheinbar übersehen, daß ich bei meinen Versuchen ausnahmslos Sproßlageveränderungen in der Vertikalebene vornahm, während bei seinen Versuchen die mannigfaltigsten Krümmungsebenen zur Wirkung gelangten. JACCARDS Triebschleifenversuche waren aus diesem Grunde ungeeignet für eine Überprüfung meiner Ergebnisse.



Abb. 44. Gesetzmäßige statische Wuchsbewegungen von Ästen eines Kiefern­gipfels (*Pinus silvestris*) als Reaktion auf die Lageveränderung der Äste, verursacht durch starke Schaftneigung und nachträgliche Schaftaufkrümmung.

Bei derartigen Verschlingungen an Schäften kann es nur dann zu rotholzfreien Querschnitten kommen, wenn die Verschlingung durch Zufall einen Schaftquerschnitt in die Horizontale bringt, wenn also die Sproßachse in diesem Schaftquerschnitt eine senkrechte Lage einnimmt, was wieder nur dann eintritt, wenn sowohl die Krümmungsebene als auch die Tangente zur Sproßkrümmung in diesem Querschnitt senkrechte Richtung besitzen. Daß das Eintreffen dieser Voraussetzungen bei Sproßverschlingungen einem nur äußerst selten auftretenden Zufall überlassen bleibt, braucht wohl nicht weiter begründet zu werden. In der Regel werden bei Sproßschlingen rotholzfreie Querschnitte überhaupt nicht auftreten. Die Anordnung des Rotholzes in den einzelnen Schlingenquerschnitten erfolgt aber ausnahmslos im Sinne der früher abgeleiteten Gesetzmäßigkeit.

¹ P. JACCARD: a. a. O.

Nun treten bei komplizierten Sproßkrümmungen und im besonderen bei Sproßschlingen und Sproßknoten ausnahmslos Torsionen auf. Es war deshalb zu untersuchen, ob Torsionen auf die Reaktionsholzbildung von Einfluß sind. Zu diesem Zwecke führte ich folgende Versuche aus:

Am 7. Juli 1940 habe ich an den vorjährigen Schafttrieben von zehn besonders wüchsigen Fichten Torsionen um 90 bis 360° bei vorsichtiger Beibehaltung der ursprünglichen aufrecht-senkrechten Sproßachsenrichtung vorgenommen und die Sprosse in dieser Zwangslage fixiert. Am 28. August desselben Jahres untersuchte ich die Versuchsobjekte nach etwaigem Rotholzvorkommen im jüngsten Teil des Jahresringes, und zwar mit folgendem Ergebnis: An acht Versuchsobjekten war trotz starker Torsion nicht die geringste Spur von Rotholz vorhanden. An zwei Sprossen trat Rotholz innerhalb einer begrenzten Schaftzone auf. Bei genauer Betrachtung dieser Stellen konnte nach Entrindung der in ihrer Zwangslage belassenen Sprosse einwandfrei festgestellt werden, daß hier durch die starke Torsion kleine Sproßkrümmungen verursacht worden sind. Das Rotholz war hier, unabhängig von dem allseitig wirkenden mechanischen Einfluß der Torsion, nur auf der Schaftneigungsseite der betreffenden Schaftzone angeordnet. Es handelte sich also in diesen zwei Fällen um die vollkommen gesetzmäßige Bildung von Neigungsrotholz. Innerhalb der in aufrechter Stellung verbliebenen Sproßteile war auch hier trotz starker Torsion kein Rotholz gebildet.

Durch diese Versuche wurde demnach nachgewiesen, daß Torsionen im Wege mechanischer Wirkung keinen Einfluß auf die Reaktionsholzbildung ausüben.

Damit ist die früher gefundene Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung bei aufrechten Nadelholzsprossen, die einer Sproßlageveränderung innerhalb beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebenen ausgesetzt sind, auch nach dieser Richtung hin überprüft und bestätigt.



Abb. 45. Versuch III/40. Neigung eines Tannengipfels (*Abies pectinata*) bis zum Einspielen des im zweiten Quirl auf der Schaftneigungsseite angeordneten Astes in die Senkrechte.

b) Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene erfolgter Lageveränderung von Ästen und Schaftquirlen.

Im Abschnitt 1 d dieser Arbeit haben wir bei der Erklärung der in den Abb. 8 und 9 in den Sproßneigungszonen *fdhce* schematisch zum Ausdruck gebrachten Reaktionsholzbildungen auf Astdrehungsversuche verwiesen, die

ich bereits vor etwa zehn Jahren anstellte und deren Ergebnis ich damals in meiner eingangs erwähnten Arbeit veröffentlichte.¹ Demnach haben die von mir an Kiefern- und Fichtenästen ausgeführten Versuche ergeben, daß Drehungen um die Sproßachse Rotholzbildung auf jener Seite verursachen, nach welcher die Neigung der ursprünglichen Oberseite erfolgt ist.

Weil nun bei Ästen jede beliebige Lageveränderung, die nicht in der Vertikalebene erfolgt, und jede in der Vertikalebene über die in den Abb. 8 und 9 bezeichneten Stellungen *e* und *f* hinausgehende Lageveränderung eine mehr oder weniger starke Verlagerung der räumlichen Stellung der morphologischen Astoberseite bedingt, und weil bei Astquirlneigungen obige Voraussetzungen in allen möglichen Abwandlungen gegeben sind, so wollen wir zunächst die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung an einem Asttorsionsversuch ablesen.

Ich wähle hierzu den an einer *Picea pungens* ausgeführten Versuch *M₃/40* (Abb. 40 und 41), weil bei diesem neben Astdrehungen (Torsionen) auch verschiedene Astneignungsverhältnisse zur Wirkung gelangten.

Der Versuchsast wurde in Zone 1 bis 2 in seinem ursprünglichen Neignungsverhältnis belassen, in Zone 2 bis 4 deutlich steiler gestellt und in der folgenden Zone wieder in die ursprüngliche Astachsenneigung zurückgebracht. Die Torsion erfolgte, vom basalen Astende aus gesehen, von links nach rechts, und zwar betrug die Torsion im Querschnitt 2 zirka 30 bis 40°, im Querschnitt 3 zirka 90°, im Querschnitt 4 bis 5 zirka 180° und im Querschnitt 6 um 300 bis 320°. Die Größe der Torsion wurde aus dem Neignungsverhältnis jener Ebenen angeschätzt, in die sich die bezüglichen Äste zweiter Ordnung nach Versuchsanstellung einspielten.

Nach fünfwöchiger Versuchsdauer stellte sich im jüngsten Teil des Jahresringes Rotholz in einer vollkommen gesetzmäßigen Anordnung ein, die in den Abb. 40 und 41 ersichtlich ist. Der Versuchsast wurde in seiner Zwangslage, in die er durch die Versuchsanordnung gebracht wurde, zunächst belassen, damit die Reaktionsholzanordnung an dem frisch ent-rindeten Ast mit Sicherheit festgestellt werden konnte, denn durch vorherige Befreiung des Astes aus seiner Zwangslage hätten Rückkrümmungen stattfinden können, die das Versuchsergebnis unklar gestaltet hätten. Die Rotholzanordnung war folgende:

Am basalen Ende des Astes war Reaktionsholz unterseitig angeordnet. Es trat also hier keine Verschiebung in der Rotholzbildung ein, weil in dieser Astzone weder eine Veränderung in der Sproßachsenneigung noch eine Torsion voranging. Bei Querschnitt 2 setzt die Torsion, also die Drehung der morphologischen Astoberseite, nach rechts ein. Entsprechend der Drehung um 30 bis 40° fand trotz zunächst gleichbleibender Sproßachsenneigung eine starke Verschiebung der Rotholzanordnung zur morphologischen Astoberseite, also entgegen die Drehungsrichtung, statt. Bei Querschnitt 3 erreichte die Torsion bereits zirka 90° bei gleichzeitiger, merklicher Aufrichtung der Astachse in eine steilere Lage. Aus letzterem Grunde hörte die Reaktionsholzbildung auf der Astunterseite auf. Dafür ordnete sich Reaktionsholz entsprechend der Drehung des Sprosses seitlich, also auf der ursprünglichen Sproßoberseite, an. Dieses rechtsseitig auftretende Rotholz ist in Abb. 40 deutlich sichtbar. Im Querschnitt 4 erreichte die Torsion zirka 180°. Hier und in der folgenden Astzone 4 bis 5 kam also die morphologische Astoberseite unterseitig zu liegen. Die Folge war gesetzmäßige Reaktionsholz-

¹ a. a. O., S. 555.

bildung auf der neuen Astunterseite, die von der morphologischen Astoberseite eingenommen wurde. Daß hier tatsächlich Drehungsrotholz vorliegt und nicht Neigungsrotholz, geht aus der mit Absicht gewählten steileren Aststellung in der Zone vor Querschnitt 4 hervor. Denn wir haben früher festgestellt, daß in der Astzone 2 bis 3, also bei gleich großer Astachsenneigung, kein Neigungsrotholz auftrat. Es kann sich deshalb auch im folgenden Teil dieser Astneigungszone grundsätzlich nicht um Neigungsrotholz handeln. Geändert wurde hier nur die Lage der morphologischen Astoberseite und dieser entsprechend bildete sich dann Reaktionsholz unterseitig. In der Astzone 4 bis 5 bleibt Reaktionsholz unterseitig, weil hier kein merklicher Fortschritt in der Torsion auftrat, also die morphologische Astoberseite auf der neuen Astunterseite verblieb. In der folgenden Astzone 5 bis 6 setzte wieder starke Torsion ein. Entsprechend der sich daraus ergebenden seitlichen Verlagerung der morphologischen Astoberseite, verschiebt sich das Reaktionsholz, diesmal im Sinne der Sproßdrehung, nach derselben Seite, wohin die morphologische Astoberseite gedreht wurde. Dies ist deshalb besonders bemerkenswert, weil hier dem Sprosse wieder jene Achsenneigung gegeben wurde, die er ursprünglich hatte, also dieselbe Neigung, wie bei Querschnitt 1, in welchem durch diese Astneigung Reaktionsholz entstand. Die starke seitliche Verschiebung des Reaktionsholzes im Querschnitt 6 beweist demnach, daß hier der Neigungsreiz vom Drehungsreiz übertönt wurde, eine Feststellung, die ich schon in meiner früheren Arbeit¹ auf Grund seinerzeitiger Versuche machte.

Durch weitere Parallelversuche gestützt, konnte ich damit die bei Drehung von Nadelholzästen auftretende Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung nochmals aufzeigen und damit den Beweis dafür erbringen, daß die von mir gegebene Erklärung für das in den Abb. 8 und 9 für die Zone *fdhce* schematisch dargestellte Reaktionsholzvorkommen restlos auf Tatsachen beruht.

Diese Asttorsionsversuche beweisen aber auch weiter neuerlich, daß es sich im Falle Abb. 8 und 9, Zone *fdhce*, nicht um die Auswirkung des sogenannten Epinastismus handelt. Die seitliche Verschiebung des Reaktionsholzes in Zone 2 bis 3 ohne gleichzeitiges Auftreten von unterseitigem Rotholz (geotropem Holz) ist aus der angeblichen Wechselwirkung zwischen Geotropismus und Epinastismus nicht zu erklären. Damit fällt diese Annahme als solche.

Endlich bestätigt vorstehender Torsionsversuch die bereits bei den Schafttorsionsversuchen gemachte Feststellung, daß die mechanische Auswirkung von Torsionen keinen Einfluß auf die Reaktionsholzbildung ausübt.

Weiter ist unbestreitbar, daß hier die Reaktionsholzanordnung mit der jeweiligen Lage der morphologischen Astoberseite in einer gesetzmäßigen Beziehung steht. Die Astdrehungen bzw. die Umkehrung der räumlichen Lage von Astoberseite und Astunterseite nehmen wir ebenso klar mit unseren Augen wahr, wie die zu dieser Lageänderung in einfacher Gesetzmäßigkeit stehende Reaktionsholzbildung. Wir haben es deshalb nicht mehr notwendig, hier irgendwelche Annahmen und mehr oder weniger hypothetische Begriffe zur Erklärung dieser Gesetzmäßigkeit heranzuziehen.

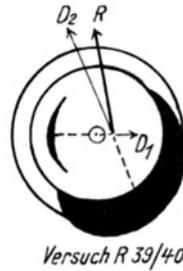
Wir können demnach aus vorstehendem Torsionsversuch folgende Feststellung ablesen: *Jede Veränderung der räumlichen Lage der morphologischen Astoberseite durch Drehung des Astes um seine Achse bedingt Reaktionsholz-*

¹ a. a. O., S. 557.

bildung auf jener Seite des Astes, nach welcher die morphologische Astoberseite gebracht wurde. In der Folge wollen wir der Einfachheit halber dieses durch Astdrehung verursachte Reaktionsholz als Drehungsreaktionsholz (Drehungsrotholz) bezeichnen zum Unterschied von Neigungsreaktionsholz (Neigungsrotholz), das auf einer Veränderung des Sproßneigungsverhältnisses beruht.



Abb. 46. Versuch R 39/40. Torsion an einem Fichtenast als statische Wuchsreaktion auf eine Astdrehung um 90° bei gleichzeitiger Astsenkung in die Horizontale.



Versuch R 39/40.



Versuch S 38/40.

Abb. 47. Reaktionsholzanordnung in den basalen Querschnitten der Versuchsäste Versuch R 39/40 und S 38/40 an *Picea excelsa*.

Anatomisch besteht zwischen diesen beiden Reaktionsholzarten kein Unterschied. Abb. 42 zeigt Neigungsrotholz und Abb. 43 bringt Drehungsrotholz von demselben Versuchsobjekt. In beiden Fällen handelt es sich um charakteristische Drucktracheiden. Es liegen demnach Holzgewebe gleicher Art vor. Mit der unterschiedlichen Bezeichnung soll daher nur die Verschiedenartigkeit des auslösenden Momentes hervorgehoben werden.

Der vorbesprochene Asttorsionsversuch hat uns also die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei radiärer Lageveränderung von Nadelholzästen mit einer Klarheit und Eindeutigkeit aufgezeigt, die wohl nichts mehr zu wünschen übrig läßt. Diese Eindeutigkeit wurde hierbei durch die wohlbedachte Versuchsordnung erreicht, indem eine absolute Trennung von Neigungs- und Drehungsursache, also von Neigungs- und Drehungsrotholz, ermöglicht wurde.

Die Kenntnis dieser Gesetzmäßigkeit, die abermals aus Tatsachenmaterial abgeleitet wurde, versetzt uns nun erstmalig in die Lage, die an Astquirlen bei Schaftneigungen auftretenden Reaktionsholzbildungen in ihrer Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Ich muß annehmen, daß diese außerordentlich interessante und für die Formgebung unserer Bäume so wichtige Wucherschei-

nung bisher überhaupt nicht eingehend untersucht wurde, bzw. vermutlich überhaupt nicht beachtet wurde, denn sonst hätte man an der bisherigen Einstellung zum Rotholzproblem (Geotropismus, Geotrophismus, Epinastismus, Phototropismus und sogenanntes mechanisches Prinzip) nicht festhalten können. Die Begründung für diese Behauptung wolle man aus dem Inhalt der nun folgenden Untersuchungen, bzw. aus den nun folgenden Tatsachen, entnehmen.



Abb. 48. Versuch S 38/40. Gesetzmäßige sekundäre Wuchskrümmungen an Ästen einer *Picea excelsa* als statische Wuchsreaktion auf Astlageveränderungen, bedingt durch starke Schaftneigung und nachträgliche starke Schaftaufkrümmung. Diese statischen Wuchsbewegungen führen in solchen Fällen zur charakteristischen Scheitelfung in der Anordnung der Äste innerhalb der von der Schaftaufkrümmung erfaßten Kronenzone.

Weil man in diesen Fällen die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung nicht kannte, so war es noch weniger möglich, sich über Ursache und Gesetzmäßigkeit der aus diesen Reaktionsholzbildungen resultierenden sekundären Wuchsreaktionen klar zu werden. Ich verweise hier nur auf die sehr bescheidene Auswahl von Lichtbildern, wie Abb. 22, 44, 45, 46, 47 und 48, die charakteristische, gesetzmäßige sekundäre Wuchskrümmungen an Ästen als Folge von Schaftneigungen festhalten. Es muß doch zugegeben werden, daß man mit dieser Art von Wuchskrümmungen verholzter Sprosse bisher nichts anzufangen wußte, sofern man hier das Vorwalten einer Gesetzmäßigkeit überhaupt zur Diskussion stellte. Wir wollen nun im folgenden die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei geneigten Astquirlen abermals an eindeutigem Versuchsmaterial ablesen. Hierzu wähle ich aus meinem umfangreichen Tatsachenmaterial folgende vier Versuche aus:

Versuch A₁/40 (Abb. 20 und 21) zeigt einen Fichtenquirl, dessen zugehöriger, ursprünglich aufrecht-senkrechter Schaftteil eine Neigung von zirka 20° erfahren hat. Die Laufzeit des Versuches war 21. Juli bis 28. August 1940. Abb. 20 zeigt die Rotholzanzordnung am entrindeten Quirl und Abb. 21 bringt die Rotholzanzordnung in den zugehörigen Sproßquerschnitten. Aus beiden Darstellungen geht die räumliche Anordnung des Reaktionsholzes mit der notwendigen Klarheit hervor. Hierbei interessiert uns nur das Rotholz-vorkommen im jüngsten Teil des letzten Jahresringes (1940), also jenes Rotholz, das nach Versuchsanstellung zur Entwicklung kam.

Wir sehen im Schaftte gesetzmäßiges Rotholz auf der Schaftneigungsseite. Dieses Rotholz gibt in Abb. 21 die Orientierung der übrigen Querschnitte an.

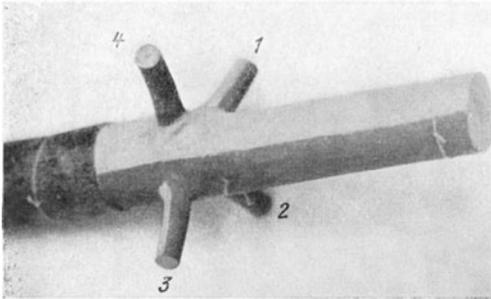


Abb. 49. Versuch I 39/40. Reaktionsholzanordnung an einem um zirka 80° geneigten Schaftquirl von *Abies pectinata*.

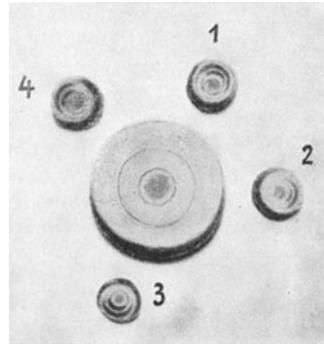


Abb. 50. Versuch I 39/40. Querschnitte des auf Abb. 49 dargestellten Schaftquirls von *Abies pectinata*.

Ast 1 erfuhr durch die Versuchsanstellung weder eine merkliche Veränderung seines Sproßneigungsverhältnisses noch eine wesentliche Verlagerung (Drehung) seiner morphologischen Astoberseite. Es blieb deshalb bei schwacher unterseitiger Rotholzbildung, also bei gleicher Orientierung des Rotholzes, wie vor der Versuchsanstellung.

Ast 2 wurde etwas über die Horizontale herabgeneigt und um etwa 45° in der Schaftneigungsrichtung radiär gedreht. Dem Sproßneigungsverhältnis nach fiel der Ast nach Schema Abb. 8 in die Sproßneigungszone *bg*. Dementsprechend ordnete sich das Rotholz auf der neuen Astunterseite an, wobei als Folge der radiären Verlagerung des Astes eine gleichzeitige, deutliche Ausbreitung des Rotholzes nach der seitlich verlagerten morphologischen Astoberseite hin wahrzunehmen war.

Ast 3 wurde etwas unter die Horizontale gesenkt, ohne daß dabei eine radiäre Verlagerung erfolgt wäre. Die neue Astlage fiel nach Schema Abb. 8 in die Zone *bg*. Das Rotholz blieb dementsprechend auf der Astunterseite angeordnet.

Ast 4 verhält sich analog wie Ast 3. Das Rotholz findet sich deshalb aus den gleichen Gründen auf der neuen Astunterseite mit deutlicher Ausdehnung in der Richtung zur morphologischen Astoberseite.

Ast 5 wurde bei unwesentlicher radiärer Verlagerung, gemäß dem Schema Abb. 8, in die Zone *ae* gehoben. Das Rotholz ordnete sich daher vollkommen gesetzmäßig auf der Astoberseite an.

Der vorstehende Versuch zeigt demnach die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzquirlen auf, deren zugehöriger Schaft eine nur so geringe Neigung erfahren hat, daß die auf der Neigungsseite angeordneten Quirläste die in Abb. 8 bezeichnete Aststellung *b* noch nicht erreicht haben.

Versuch I/39/40 (Abb. 49 und 50) bringt die Rotholzanordnung bei einem Tannenquirl, dessen zugehöriger Schaftteil eine Neigung von zirka 80° erfahren hat. Der Versuch wurde im September 1939 an einer durch Wind

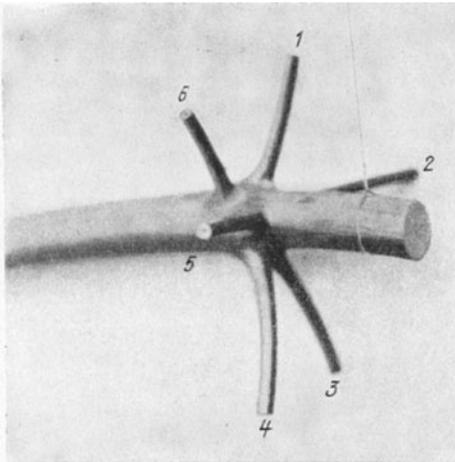


Abb. 51. Versuch *A₂/40*. Reaktionsholzanordnung an einem Schaftquirl von *Picea excelsa*, der aus seiner ursprünglich aufrechten Stellung in die Horizontale geneigt wurde.

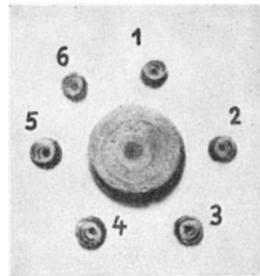


Abb. 52. Versuch *A₂/40*. Reaktionsholzanordnung in den Querschnitten des auf Abb. 51 dargestellten Schaftquirls von *Picea excelsa*.

geworfenen Tanne in Evidenz genommen und am 24. August 1940 zum Abschluß gebracht. Die Reaktionsholzanordnung ergab hier folgendes Bild:

Der Schaft weist starke Rotholzbildung auf der Schaftneigungsseite auf.

Ast 1 wurde gegenüber seinem ursprünglichen Astneigungsverhältnis etwas gehoben. Die neue Astlage entsprach jedenfalls einer Stellung in Schema Abb. 8, die sich nahe um *a* bewegte. Der Ast fiel also in eine Neigungszone mit nur sehr geringer Rotholzbildung. Dafür ergab die neue Stellung des Astes eine um 90° betragende seitliche Verlagerung der morphologischen Astoberseite. Diese starke Sproßdrehung bewirkte nun in klarer Gesetzmäßigkeit eine starke Rotholzbildung auf der seitlich zu liegenden morphologischen Astoberseite.

Ast 2 wurde einerseits in die Horizontale, also nach Schema Abb. 8 in die Stellung *g* oder zumindest in die Nähe dieser Stellung gebracht und andererseits um rund 90° radiär gedreht. Gemäß dieser starken radiären Verlagerung bildete sich starkes Rotholz auf der nun seitlich orientierten, morphologischen Astoberseite und gleichzeitig führte die Sproßneigung, gemäß der nach Schema Abb. 8 in Sproßlage *g* maximalen Rotholzbildung, zur deutlichen Ausbreitung des Rotholzes auf der neuen Astunterseite.

Ast 3 wurde in eine steil-schräg nach abwärts gerichtete Lage gebracht, die nach Schema Abb. 8 in die Sproßneigungszone *bf* fällt. In diesem Falle bildet sich gesetzmäßig Rotholz auf der Astoberseite. Nachdem hier keine

wesentliche radiäre Verlagerung des Astes erfolgt ist, so erscheint das Rotholz gemäß dem neuen Sproßneigungsverhältnis auf der morphologischen Astoberseite. Man vergleiche diese Rotholzordnung mit jener des Astes 3 bei *Versuch A₁/40*, Abb. 20 und 21. Beide Äste wurden über die Horizontale geneigt, aber bei letztgenanntem Versuch nur schwach, daher Rotholz unterseitig angeordnet, beim *Versuche I/39/40* hingegen stark, daher Rotholz oberseitig. Es ergibt sich also hier eine vollkommene Übereinstimmung mit der im Schema Abb. 8 zum Ausdruck gebrachten Gesetzmäßigkeit und damit ein neuer Beweis für die Richtigkeit meines Reaktionsholzbildungsgesetzes.

Ast 4 verhält sich betreffend Sproßlageveränderung und Rotholzbildung analog wie Ast 1, nur mit korrespondierender Orientierung.

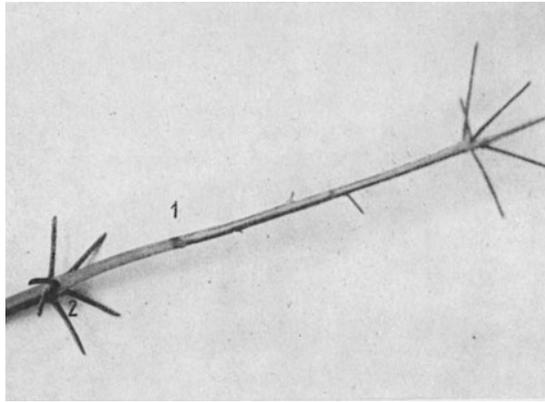


Abb. 53. Ein Gipfel von *Picea excelsa* wurde bei 1 bis auf den Holzkörper geringelt und einer starken Neigung ausgesetzt. In der Schaftzone 1 bis 2 unterblieb Reaktionsholzbildung, während sich in allen übrigen Teilen der Baumkrone gesetzmäßig angeordnetes Reaktionsholz einstellte.

Der eben besprochene *Versuch I/39/40* zeigt somit die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzquirlen auf, deren zugehöriger Schaft eine so starke Neigung erfahren hat, daß die auf der Schaftneigungsseite angeordneten Äste in die Sproßneigungszone *bf* des Schemas Abb. 8 fallen.

Der nun folgende *Versuch A₂/40* (Abb. 51 und 52) bringt die Reaktionsholzanordnung an einem Fichtenquirl, dessen zugehöriger Schaft in die Horizontale gebracht worden ist. Es handelt sich hierbei um den nächst höheren Quirl jener Fichte, von welcher auch der Quirl des *Versuches A₁/40* stammte.

Wie aus Abb. 51 entnommen werden kann, war die Neigung des Schaftes gleichwie bei *Versuch I/39/40* so groß gewählt, daß die auf der Schaftneigungsseite angeordneten Quirläste in Lagen gerieten, die nach Schema Abb. 8 innerhalb der Sproßneigungszone *bf* fallen. Es mußte deshalb auch die Reaktionsholzanordnung mit jener bei *Versuch I/39/40* im Prinzip übereinstimmen.

Der Schaft hat abermals Rotholz auf der Schaftneigungsseite angeordnet.

Ast 1 wurde nach Schema Abb. 8 in die Sproßneigungszone *ec* gebracht. Die morphologische Astoberseite kam also unterseitig zu liegen. Dies bedeutet nach Schema Abb. 8 Rotholzbildung auf dieser morphologischen Astoberseite, also auf der neuen Astunterseite. Abb. 51 und Abb. 52 zeigen diese gesetzmäßige Rotholzanordnung.

Ast 2 wurde ähnlich dem Aste 2 bei *Versuch I/39/40* einerseits in die

Horizontale geneigt und anderseits um rund 90° radiär gedreht. Das neue Sproßneigungsverhältnis entsprach also nach Schema Abb. 8 der Sproßlage *g*, die maximales unterseitiges Rotholz aufweist. Aus diesem Zusammenwirken von Sproßneigung und Sproßdrehung ergab sich auch hier, gleichwie bei Ast 2 des *Versuches I/39/40*, starke Rotholzbildung auf der seitlich angeordneten morphologischen Astoberseite mit deutlicher Ausdehnung auf die neue

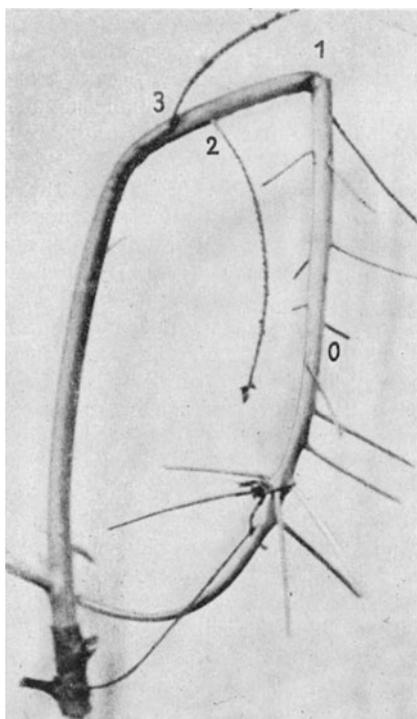


Abb. 54. Ein Fichtenzweig wurde bei Querschnitt 1 bis auf den Holzkörper geringelt und hierauf um 360° gebogen. Der terminale Kronentell bis zum Querschnitt 1 weist am Schaft und an den Ästen gesetzmäßig angeordnetes Rotholz auf, wobei in der Schaftzone 0 bis 1 infolge senkrechter Inverslage die Reaktionsholzbildung unterblieb. Von der Ringelstelle 1 bis zur Abzweigungsstelle des Astes 2 fehlt Rotholz trotz starker Schaftneigung. Von den Einmündungsstellen der Äste 2 und 3 ausgehend, tritt plötzlich gesetzmäßig angeordnetes Reaktionsholz auf der Schaftneigungsseite auf.

Astunterseite. Die Rotholzanordnung war also auch hier vollkommen gesetzmäßig.

Ast 3 wurde einerseits in eine steil-schräg nach abwärts gerichtete Lage gebracht, die nach Schema Abb. 8 in die Neigungszone *bf* fällt und die auch aus Abb. 51 klar entnommen werden kann, und anderseits erfuhr dieser Ast auch eine merkbare seitliche radiäre Verlagerung. Dieser zweifachen Wirkung der Lageveränderung des Astes entsprechend, finden wir hier Rotholzbildung auf der morphologischen Astoberseite mit deutlichem Übergreifen des Rotholzes auf die neue Sproßoberseite. Also abermals vollkommene Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung, die auf Abb. 51 und 52 ersichtlich ist.

Ast 4 verhält sich betreffend Lageveränderung und Rotholzanordnung korrespondierend zu Ast 3.

Ast 5 in denselben Belangen korrespondierend zu Ast 2.

Ast 6 stimmt betreffend Lageveränderung mit Ast 1 und 4 des *Versuches I/39/40* im Prinzip überein. Auch hier tritt die Bildung von Neigungsrotholz zurück, weil die neue Astneigungslage nach Schema Abb. 8 der Zone um *a* entspricht und hier kein oder nur sehr schwaches Rotholz auftritt. Dafür ergibt sich auch hier eine starke seitliche Verlagerung der morphologischen Astoberseite und damit eine deutliche Rotholzbildung auf dieser Sproßseite.

Wir entnehmen demnach aus Abb. 51 und 52, daß auch bei diesem charakteristischen Quirlneigungsversuch die Reaktionsholzanordnung in vollkommener Übereinstimmung mit dem früher abgeleiteten Reaktionsholzbildungsgesetz aus dem Zusammenwirken von Sproßneigung und Sproßdrehung erfolgt.

Der nächste *Versuch III/40* (Abb. 45, 18 und 19) bringt insofern einen Sonderfall, als hier ein Tannengipfel einer so starken Neigung ausgesetzt worden ist, daß ein auf der Schaftneigungsseite angeordneter Ast eine näherungsweise senkrechte Abwärtsstellung einnahm. Die Laufzeit des Versuches war 21. August 1939 bis 24. August 1940.

Die Reaktionsholzanordnung ist aus den Abb. 18 und 19 zu entnehmen.

Ast 1 wurde im Wege der Schaftneigung in eine Lage gebracht, die nach Schema Abb. 8 in die Neigungszone *ec* fällt. Hier ist Rotholz auf der Neigungsseite angeordnet infolge Verlagerung der morphologischen Astoberseite nach der neuen Astunterseite. Dieser Ast zeigt also das gleiche gesetzmäßige Verhalten wie Ast 1 bei *Versuch A₁/40*.

Ast 2 gelangte nach Schema Abb. 8 in die Astlage *f*, die nach diesem Schema Rotholz ebenfalls auf der morphologischen Astoberseite aufweist. Ast 1 bestätigt diese Gesetzmäßigkeit in klarer Weise. Auf die bei diesem Aste auftretende sekundäre Wuchsbewegung des zwei- und dreijährigen Triebes und auf die charakteristische Wuchsrichtung des Terminaltriebes werden wir später noch zurückkommen.

Als letzten Quirlneigungsversuch bringe ich den bereits im Jahre 1928 an einer Kiefer ausgeführten *Versuch 8b/28*. Hier wurde der zugehörige Schaftteil in die senkrechte Abwärtslage gebracht.

Wie aus Abb. 5 ersichtlich ist, war die fragliche Schaftzone in vollkommener Übereinstimmung mit Schema Abb. 7, Stellung *b*, rotholzfrei.

Durch diese Herabbiegung des Schaftes gerieten sämtliche Quirläste in eine Stellung, die nach Schema Abb. 8 der Sproßneigungslage um *d* entspricht. In allen diesen Aststellungen erfährt der Ast eine radiäre Verlagerung um 180°. Die morphologische Astoberseite kommt also nach unten zu liegen. Die Folge ist Rotholzbildung auf dieser nach unten verlagerten morphologischen Astoberseite. Wir sehen also auch hier eine vollkommene Übereinstimmung der Rotholzanordnung mit der früher abgeleiteten Gesetzmäßigkeit. —

Mit dieser kleinen Auswahl aus dem mir zur Verfügung stehenden Versuchsmaterial habe ich die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Nadelholzästen, die eine Lageveränderung in beliebiger Neigungsebene erfahren haben, für alle charakteristischen Fälle an Hand von Tatsachenmaterial aufgezeigt und im Sinne der früher ebenfalls ausnahmslos aus Tatsachenmaterial abgeleiteten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung erklärt.

In Hinblick auf die zweifelsohne bestehende Kompliziertheit der Materie wird gerade hier das Vorstellungsvermögen stark in Anspruch genom-

men. Ich hoffe aber, mit der hier gewählten bildlichen Unterma- lung die hier obwaltende Gesetzmäßigkeit so weit dargelegt zu haben, daß es möglich ist, dieselbe aus der Versuchsanordnung und Reaktionsholzverteilung mit der notwendigen Klarheit abzulesen.

e) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Reaktionsholz- anordnung bei Sproßlageveränderungen in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene.

Die einschlägigen Untersuchungen haben ergeben:

1. Nadelholzspresse mit aufrecht-senkrechtlicher innerer Wuchsrichtung bilden bei in beliebiger Neigungs- bzw. Krümmungsebene erfolgten Sproßlage- veränderungen in allen Querschnitten mit geneigten Sproßachsenrichtungen Reaktionsholz auf der jeweiligen Sproßunterseite.

2. Jede Veränderung der räumlichen Lage der morphologischen Astober- seite durch Drehung des Astes um seine Achse bedingt Reaktionsholzbildung auf jener Seite des Astes, nach welcher die morphologische Astoberseite ge- bracht wurde.

3. Die Reaktionsholzbildung bei Nadelholzästen und Astquirlen, die aus ihrer normalen wuchseigenen räumlichen Lage nach beliebigen Richtungen gebracht worden sind, ergibt sich aus dem Zusammenwirken etwa auftre- tender Veränderungen im Sproßneigungsverhältnis einerseits und etwa erfolgter radiärer Verlagerungen des Sprosses andererseits. Die Reaktionsholzanord- nung erfolgt hierbei in vollkommener Übereinstimmung mit der einerseits für Neigungsrotholz (Schema Abb. 8) an Astneigungs- bzw. Astkrümmungs- versuchen und andererseits für Drehungsrotholz an Asttorsions- bzw. Ast- drehungsversuchen gefundenen Gesetzmäßigkeit, wobei die Gesamtverteilung des Reaktionsholzes aus der Summenwirkung beider Wuchsreaktionen hervorgeht.

4. Sproßtorsionen üben im Wege mechanischer Wirkung keinen Einfluß auf die Reaktionsholzbildung aus. Hier führen nur etwa auftretende Verände- rungen in der Sproßachsenlage und bei Ästen auch radiäre Verlagerungen zur gesetzmäßigen Reaktionsholzbildung.

Damit haben wir die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Nadel- holzschäften und Nadelholzästen für alle hier möglichen Lageveränderungen der fraglichen Sprosse mit möglichster Gründlichkeit und nur auf Grund entsprechenden Tatsachenmaterials, also bei grundsätzlicher Ablehnung jeder mit unseren Sinnen nicht klar nachprüfbarer, daher mehr oder weniger hypo- thetischen Annahmen, dargelegt. Ich glaube weiter auch damit den Nachweis erbracht zu haben, daß hier eine Wuchsreaktion vorliegt, die mit den doch verhältnismäßig primitiven Annahmen tropistischer oder nastischer Natur oder gar mit einfachen mechanischen Druck- und Zugwirkungen nicht er- klärt werden kann.

Die genaue Kenntnis der Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung erklärt aber noch immer nicht den physiologischen Sinn dieser Gesetzmäßig- keit. So ist im besonderen die Zweckmäßigkeit der Reaktionsholzanordnung bei aus ihrer Normallage gebrachten Astquirlen keineswegs so einfach heraus- zulesen. Oft hat es sogar den Anschein, als ob das Reaktionsholz den physio- logischen Bedürfnissen des betreffenden Astes direkt entgegenarbeiten würde. Wir wollen deshalb dieser Frage im folgenden Abschnitt nähertreten.

3. Untersuchungen über den physiologischen Sinn der eben aufgedeckten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung.

Wir haben festgestellt, daß es sich bei Reaktionsholz (Rotholz) in allen Fällen um ein grundsätzlich gleichartiges Holzgewebe handelt. Deformation der Zellen, verursacht durch lokale Quetschungen, Zerrungen oder durch übermäßigen Raummangel während der Gewebebildung, ändert hierbei nichts an der Tatsache, daß es sich hier in allen Fällen um das charakteristisch gefärbte Rotholz handelt, dessen anatomischer Aufbau ausnahmslos auf die Auslösung eines gegenüber dem gewöhnlichen weißen Holze erhöhten mechanischen Längsdruckes abgestellt ist.

Wir haben es also mit einem grundsätzlich gleichartigen Gewebe zu tun, gleichgültig ob der Bildungsursache nach Drehungs- oder Neigungsrotholz vorliegt. Hierbei ist die Mechanik des Reaktionsholzes in allen Fällen dieselbe.

Wir können aus diesem Grunde erwarten, daß in der Reaktionsholzbildung eine Wuchsreaktion unserer Bäume vorliegt, die sich ihrem Wesen und ihrem physiologischen Zweck nach als eine Einheit darstellt. Drehungs- und Neigungsrotholz hätten dann im harmonischen Zusammenwirken der Erhaltung der Baumstatik zu dienen, die wieder in der räumlichen Stellung und in der Gestalt des Baumes zum Ausdruck kommt. Wenn wir nach dieser Richtung hin den notwendigen Einblick gewinnen, dann werden wir auch verstehen, warum hier bei Ästen plötzlich neben dem Sproßneigungsmoment auch ein Sproßdrehungsmoment in die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung eingreift. In demselben Maße werden wir dann vielleicht erkennen, daß das Reaktionsholz von einem Reiz ausgeht, der dem Wesen nach bei Drehungs- und Neigungsrotholz derselbe ist, nämlich ein statischer Reiz. In diesem Falle werden auch Reizausgangspunkt und Reizleitung bei Drehungs- und Neigungsrotholz vermutlich übereinstimmen.

Um diesem außerordentlich interessanten Fragenkomplex näherzukommen, ist es vorerst notwendig, den physiologischen Zusammenhang zwischen Neigungs- und Drehungsrotholz aufzuklären. Hierzu scheint mir folgender Versuch besonders geeignet:

Versuch R 39/40 (Abb. 46) bringt einen Fichtenast, der durch Neigung des Bäumchens in die Horizontale, bei seitlicher Stellung ebenfalls in eine horizontale Lage gebracht wurde. Durch diese Lageveränderung erfuhr der Ast naturnotwendig auch eine Drehung von 90° um seine Sproßachse.

Das Versuchsobjekt blieb in dieser Stellung durch zwei Vegetationsperioden, und zwar in den Jahren 1939 und 1940, sich selbst überlassen. Hierbei konnte ich folgende Beobachtungen bzw. Feststellungen machen:

Schon im Spätsommer des ersten Versuchsjahres war an dem Versuchsaeste eine derart starke Torsion aufgetreten, daß im terminalen Teile des Astes die morphologische Astoberseite bereits wieder oberseitig zu liegen kam. Diese im Wege der Torsion vor sich gegangene Aufdrehung des Astendes ist auf Abb. 46 deutlich sichtbar. Während des zweiten Versuchsjahres war eine weitere Zunahme der Torsion auffallenderweise nicht zu bemerken.

Im Herbst 1940 untersuchte ich daraufhin die Rotholzanordnung im Hauptaste und in den Nebenästen. Nachdem die Querschnitte für die Anfertigung instruktiver Lichtbilder zu klein waren, so habe ich den basalen Querschnitt des Versuchsastes mit möglichst getreuer Wiedergabe der Rotholzanordnung abgezeichnet und die durch das Rotholz zur Auslösung ge-

langenden Druckwirkungen durch entsprechende Pfeile schematisch angedeutet.

Wie aus Abb. 47, *Versuch R 39/40* entnommen werden kann, bildete sich im Jahre 1939; also unmittelbar nach der Drehung und gleichzeitigen Senkung des Astes, starkes Rotholz auf der morphologischen Astoberseite, wobei sich das Rotholz nach der neuen Astunterseite hin als Folge der Astsenkung deutlich ausdehnte. Hierbei erreichte das Rotholz in jener Astzone, in der ein gegenseitiges Übergreifen von Drehungs- und Neigungsreiz stattfand, die größte Mächtigkeit.

Aus dieser charakteristischen, mit der früher abgeleiteten Gesetzmäßigkeit vollkommen übereinstimmenden Rotholzanzordnung erklärt sich die im Jahre 1939 vor sich gegangene Asttorsion als Folge der mechanischen Wirkung des Rotholzes sehr einfach. Ich habe zu diesem Zwecke, wie bereits angegeben, die vom Rotholz ausgehenden Druckwirkungen auf Abb. 47 durch Pfeile graphisch angedeutet. Hierbei ist die Druckwirkung jenes Rotholzes, das sich vor der Versuchsanstellung auf der ursprünglichen Astunterseite gebildet hat, mit D_1 bezeichnet. Die Wirkungsrichtung dieses Rotholzes geht im allgemeinen durch den Querschnittsmittelpunkt. Die Druckwirkung des im Jahre 1939, also unmittelbar nach der Versuchsanstellung entstandenen Rotholzes ist mit D_2 bezeichnet. Infolge der deutlichen Verschiebung der maximalen Rotholzdicke dieses Jahresringes in der Richtung zur Astunterseite geht die resultierende Wirkungsrichtung dieses Rotholzes am Mittelpunkt des Querschnittes rechts vorbei. Es muß deshalb auch die Resultierende aus D_1 und D_2 , die mit R bezeichnet ist, am Querschnittsmittelpunkt rechts vorbeigehen. Daraus ergibt sich ein Drehungsmoment und damit die Erklärung für die in der Richtung zum Astende zunehmende Asttorsion.

Damit ist aber auch der physiologische Sinn des bei Ästen auftretenden Drehungsrotholzes aufgedeckt. *Das Drehungsrotholz dient demnach der Herbeiführung von Asttorsionen, die wieder die möglichst rasche Rückführung der aus ihrer normalen Lage herausgedrehten Äste in diese Lage bezwecken. Wir erkennen also auch im Drehungsrotholz eine gesetzmäßige Wuchsreaktion, deren physiologischer Sinn gleichwie beim Neigungsrotholz ein statischer ist.*

Wir sehen also auch im Drehungsrotholz eine Einrichtung der Nadelbäume, die letztere zur Behauptung der normalen Aststellung, also jener Stellung, die durch die innere Wuchsrichtung des Sprosses bestimmt ist, verwenden. Hierbei besteht zwischen dem Drehungsrotholz und dem Neigungsrotholz im Prinzip nur der eine Unterschied, daß das *Drehungsrotholz der Statik der radiären Normallage des Sprosses* und das *Neigungsrotholz der Statik der normalen Sproßneigungslage zu dienen hat.*

Vorstehender Versuch hat demnach den Beweis dafür erbracht, daß es sich beim gesamten Reaktionsholzproblem dem Wesen nach um *ein und dieselbe Wuchsreaktion* handelt, die aber nicht nur, wie früher festgestellt wurde, zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses, sondern auch zu dessen normalen radiären Lage in einer gesetzmäßigen Beziehung steht.

Aus dem *Versuch R 39/40* läßt sich aber noch eine weitere, sehr interessante Feststellung ablesen, die für das Verstehen von Sinn und Wesen dieser Wuchsreaktion von größter Bedeutung ist.

Betrachtet man die Rotholzanzordnung im Jahresringe von 1940 und zieht diese zur Anordnung des Rotholzes im Jahresringe von 1939 in Vergleich, so ergibt sich zwischen beiden Jahresringen in diesem Belange eine auffallende Unterschiedlichkeit. Während das Rotholz im Jahresringe 1939,

wie wir bereits früher festgestellt haben, gemäß der seitlichen Verlagerung der morphologischen Astoberseite in der Hauptsache auf dieser Astoberseite angeordnet ist, bildete sich im folgenden Jahre, also im zweiten Versuchsjahre, nur mehr Rotholz auf der neuen Astunterseite. Es kam demnach im zweiten Versuchsjahre, also zu einer Zeit, wo der terminale Astteil seine ursprüngliche radiäre Lage durch die Asttorsion bereits erreicht hatte, nur mehr zur Bildung von Neigungsrotholz, während die Bildung von Drehungsrotholz, trotz der im basalen Astquerschnitt noch immer bestehenden seitlichen Lage der morphologischen Astoberseite, unterblieb.

Von größtem Interesse ist in diesem Belange auch das Verhalten der zugehörigen Nebenäste. Auch bei diesen bildete sich im Jahre 1939 starkes Rotholz auf der morphologischen Astoberseite. Die Ursache hierfür ist ebenfalls in der durch die Versuchsanordnung erfolgten seitlichen Verlagerung der morphologischen Astoberseite gegeben. Im Jahre 1940 haben sämtliche Terminaltriebe dieser Äste die normale radiäre Lage, also die oberseitige Anordnung der morphologischen Sproßoberseite, im Wege des embryonalen Wachstums, also schon von der Knospenlage aus, erreicht. Es konnte also von da ab von den Jungtrieben kein Drehungsreiz mehr ausgehen. Tatsächlich hört auch mit Ende 1939 in allen Ästen zweiter Ordnung die früher starke Rotholzbildung auf den morphologischen Astoberseiten schlagartig auf, trotzdem die radiäre Lage der älteren Astpartien noch weit entfernt war von deren normaler radiärer Stellung. Dafür ordnet sich im Jahre 1940 bei allen Nebenästen ausnahmslos Rotholz auf der gegebenen Unterseite an, also im Sinne der Erhaltung der von den jüngsten Asttrieben eingenommenen Wuchsstellung.

Die bei diesem Versuch in ganz wunderbarer Weise zum Ausdruck kommende klassische Gesetzmäßigkeit in der Rotholzanordnung besagt, daß *die Bildung von Drehungsrotholz nur solange zur Auslösung gelangt, als der jüngste Jahrestrieb, vermutlich nur dessen terminales Bildungsgewebe, selbst vom Drehungsreiz erfaßt ist, also von seiner normalen radiären Lage abweicht*. Erreicht der Terminalsproß im Wege der Torsion des Astes oder im Wege des embryonalen Wachstums seine normale radiäre Lage wieder, dann unterbleibt naturgemäß ein Drehungsreiz und damit auch die Bildung von Drehungsrotholz im betreffenden Ast. Von da ab bildet sich im zugehörigen älteren Sproßteil Neigungsrotholz zur Behauptung der von den jüngsten Asttrieben eingenommenen Wuchsstellung. Das Neigungsrotholz löst also hier das Drehungsrotholz ab mit dem gemeinsamen Ziele „Wiedergewinnung und Behauptung der nach innerem Wuchsgesetz orientierten Wuchsstellung des wachsenden Sprosses“.

Diese Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung hat eine große physiologische Bedeutung, denn würde die Torsion des Astes, trotz der im Terminalsproß bereits erreichten normalen Lage der morphologischen Sproßoberseite, durch Bildung von weiterem Drehungsrotholz im älteren Astteil solange fortschreiten, bis auch im älteren Astteil eine Aufdrehung der morphologischen Astoberseite in die Normallage erfolgt ist, dann würde die hier vorliegende Wuchsreaktion der ihr zukommenden statischen Aufgabe direkt entgegenarbeiten, was widersinnig wäre. Es entspricht deshalb die früher festgestellte Gesetzmäßigkeit, daß das Drehungsrotholz nur dann in der versuchstechnisch nachgewiesenen Gesetzmäßigkeit zur Bildung gelangt, wenn ein entsprechender Drehungsreiz vom jüngsten zugehörigen Sproßteil ausgeht, vollkommen dem *physiologischen Sinn* dieser Wuchsreaktion. *Dieser geht dahin, jeden Schaft und jeden Ast bei Sproßlagestörungen auf kürzestem*

Wege in die sproßeigene Wuchsrichtung zu bringen. Daß hierbei gerade jenem Sproßteil die Führung zukommt, der sich zur Zeit im Zustande des nach innerem Wuchsgesetz orientierten embryonalen und Streckungswachstums befindet, ist mehr als einleuchtend.

Anschließend an den vorbesprochenen *Versuch R 39/40* bringen Abb. 47 und 48 einen ähnlichen, besonders interessanten Fall an einem Fichtenast, der im Wege starker Schaftneigung bei linksseitiger Anordnung am Schafte eine Drehung um zirka 70° bei nur wenig geändertem Astneigungsverhältnis erfahren hat. Die Laufzeit des Versuches dauerte drei Jahre. Im dritten Jahr wurde der dem Versuchsast zugehörige Schaftteil von einer starken Schaftaufkrümmung erfaßt. Diese Aufkrümmung hatte eine abermalige Drehung des Versuchsastes, und zwar in einer zur ersten Astdrehung rückläufigen Richtung zur Folge.

Die bezügliche Reaktionsholzanordnung ist in Abb. 47, *Versuch S 38/40* abgezeichnet. Entsprechend der mit der Schaftneigung vorsichgehenden Astdrehung ordnete sich in den ersten zwei Versuchsjahren Reaktionsholz auf der nunmehr rechtsseitig verlagerten morphologischen Astoberseite, also zum ursprünglichen unterseitigen Rotholz, antagonistisch an. Dieses Drehungsrotholz führte, wie auf Abb. 48 ersichtlich ist, im Sinne der vorhergehenden Ausführungen zur Asttorsion, die in eine radiäre Normallage des Astterminaltriebes ausklang. Mit dem Einspielen des Astendtriebes in die normale Radiärlage unterblieb die weitere Bildung von seitlich angeordnetem Drehungsrotholz. Nachdem aber die Asttorsion auch eine Verkleinerung der Astneigung nach sich zog, der Ast also nach Schema Abb. 8 in die Neigungszone *a* bis *b* geriet, so bildete sich in der Folge Reaktionsholz unterseitig. Mit dem Momente, wo die in basaler Richtung fortschreitende Schaftaufkrümmung die Abzweigungsstelle des Versuchsastes erfaßt hat, verursachte die folgende Schaftaufkrümmung eine Drehung des Versuchsastes in der Richtung zur ursprünglichen radiären Astlage. Diese zur ersten Astdrehung rückläufige Bewegung bewirkte neuerdings eine Störung des Astendtriebes aus der im Wege der früher beschriebenen Asttorsion und des embryonalen Wachstums erreichten normalen Radiärlage. Auf diese neuerliche Lagestörung antwortete der Ast abermals mit Reaktionsholz (Drehungsrotholz), das, entsprechend der zur ersten Astdrehung rückläufigen Drehungsrichtung, zur Anordnung des in den ersten zwei Versuchsjahren gebildeten Drehungsrotholzes antagonistisch angeordnet ist. Diese Anordnung in der Reaktionsholzbildung bleibt nun solange bestehen, als der zugehörige Schaftteil von der Schaftaufkrümmung erfaßt bleibt. Die Folge dieser Reaktionsholzbildung ist dann die an Schaftaufkrümmungsstellen allgemein zu beobachtende, charakteristische, der Schaftaufkrümmung entgegengerichtete, mehr oder weniger starke Abbiegung der Äste, wie sie auf Abb. 44 und 48 sehr klar zum Ausdruck kommt. Diese Art sekundärer Astkrümmungen ergibt dann die in solchen Fällen allgemein auftretende, mehr oder weniger ausgeprägte Scheitelung in der Anordnung der Äste des von der Aufkrümmung erfaßten Kronenteiles.

Die *Versuche R 39/40* und *S 38/40* haben uns also eine weitere, statisch vollkommen gesetzmäßige, sekundäre Wuchsbewegung beim Nadelholze aufgezeigt, der man bisher ohne Erklärung gegenüberstand. Wir haben damit in eine neue Gesetzmäßigkeit in der Kronengestaltung unserer Nadelbäume Einblick genommen, die für die Ausformung und Erhaltung der Baumarchitektur von allergrößter Bedeutung ist. Diese Fälle sind weiter eine neuerliche Bestätigung dafür, wie unvollkommen die bisherige Einstellung

zur Rotholzfrage war und mit welch unzulänglichen Mitteln man diese Wuchsreaktion zu erklären versuchte.

Trotzdem aus den Versuchen *R 39/40* und *S 38/40* mit größter Klarheit hervorgeht, daß bei Drehungs- und Neigungsrotholz ein gemeinsamer physiologischer Sinn vorwaltet, daß also Drehungs- und Neigungsrotholz im gesetzmäßigen Zusammenwirken eine gemeinsame physiologische Aufgabe zu erfüllen haben, nämlich die Behauptung der statischen Lage des Sprosses im Raume, daß es sich demnach um eine einheitliche statische Wuchsreaktion handelt, wollen wir doch noch die Frage prüfen, ob die für Drehungsrotholz soeben gemachte Feststellung der kausalen Beziehung zwischen Wuchsstellung des jüngsten Sproßteiles und Reaktionsholzbildung auch beim Neigungsrotholz zutrifft. Zu diesem Zwecke erlaube ich mir folgende tastende Versuche anzuführen:

Ich habe in Anlehnung an die sehr interessanten Entknospungs-, Entnadelungs- und Ringelungsversuche MÜNCHS¹ ebenfalls Ringelungsversuche an jungen Fichten und Tannen ausgeführt, wobei ich aber die Versuchsobjekte zur Beantwortung der Frage, inwieweit die Unterbrechung des Bastes auf die Reaktionsholzbildung von Einfluß ist, gleichzeitig auch einer mehr oder weniger starken Schaftneigung aussetzte. Hierbei konnte ich in allen Fällen die Beobachtung machen, daß durch Ringelung des Sprosses eine Unterbrechung in der Rotholzbildung eintrat. Abb. 53 zeigt einen solchen Fall an einem bei 1 geringelten geeigneten Fichtengipfel. Ober der Ringelstelle war Rotholz sowohl im Schaft als auch in den Ästen gesetzmäßig angeordnet. Dieses Rotholz war allerdings weniger intensiv rot gefärbt und weniger fest als jenes Rotholz, das sich vom zweiten Quirl an im älteren Schaftteil gebildet hat. Ungeachtet dessen war die Reaktionsholzbildung oberhalb der Ringelstelle in allen Fällen deutlich wahrnehmbar. Von der Ringelstelle abwärts bis zur nächsten Einmündungsstelle nicht geringelter und nicht entknospeter Äste war der Schaft auffallenderweise rotholzfrei. Von der Einmündungsstelle rotholzführender Äste angefangen, bildete sich dann wieder normales Rotholz in gesetzmäßiger Weise auf der Schaftneigungsseite.

Abb. 54 zeigt einen weiteren Ringelungsversuch an einem um 360° gebogenen Fichtengipfel. An der Ringelungsstelle knickte der Schaft einige Zeit nach der Versuchsanstellung ab, ohne zu brechen.

Die Rotholzanordnung war hier folgende: Im abgeringelten Schaftteil bildete sich Rotholz in gesetzmäßiger Anordnung entsprechend den durch Schaftkrümmung verursachten Abweichungen der Schaftachse von der ursprünglichen aufrechten Stellung. Hierbei war der senkrecht nach abwärts gerichtete Schaftteil im Sinne Schema Abb. 7 rotholzfrei, alle übrigen in Aufkrümmung befindlichen Schaftpartien bildeten Rotholz auf der Schaftunterseite. Desgleichen wiesen alle Äste, die oberhalb der Ringelungsstelle in den Schaftgipfel einmündeten, entsprechend ihrer Sproßlageveränderung (Neigung und Drehung), Rotholz in gesetzmäßiger Anordnung auf. Die stark schräg gestellte, an die Ringelungsstelle nach unten anschließende Schaftzone war trotz der nahezu maximalen Schaftneigung bis zur Einmündungsstelle des nächsten Astes auffallenderweise ohne Rotholz. Von der Einmündungsstelle des Astes beginnend, zeigte sich aber bereits deutliche Rotholzbildung auf der Schaftneigungsseite. Mit der Einmündungsstelle des nächsten, hier seitlich angeordneten Astes vermehrte sich dann die Rotholzbildung merklich,

¹ E. MÜNCH: Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt. Jahrb. f. wiss. Bot. 86, 4 (1938).

was im Lichtbilde klar zu sehen ist. Nach abwärts fortschreitend nimmt dann die Rotholzintensität auf der Schaftneigungsseite mit der Abnahme der Schaftneigung, also abermals vollkommen gesetzmäßig, wieder ab.

Aus den hier ausgewählten Versuchen können wir demnach folgende, für unseren Fall wichtige, Feststellungen ablesen:

1. Durch die Ringelung eines Sprosses wird die Rotholzbildung unterhalb der Bastunterbrechung selbst bei Sproßneigungslagen ausgeschaltet, die sonst zur starken Rotholzbildung Anlaß geben.

2. Betreffend die gesetzmäßige Rotholzbildung an Schäften geht auch von den zugehörigen Ästen eine auslösende Wirkung aus.

3. Die Leitung des Reizes bzw. der hier angenommenen Wuchsstoffe¹ erfolgt in der Bastzone des Sprosses.

4. Die Leitung ist hierbei, von den Vegetationspunkten des Sprosses ausgehend, ausnahmslos in basaler Richtung orientiert, wobei auch bei Übergreifen des Reizes bzw. des Wuchsstoffes von Ästen auf den Schaft diese Leitungsrichtung beibehalten bleibt.

Wenn wir auf unsere frühere Fragestellung zurückgreifen, die das Problem aufwirft, ob auch beim Neigungsrotholz eine kausale Beziehung zwischen Wuchsstellung des jüngsten Sprosses und der Reaktionsholzbildung besteht, so können wir auf Grund der vorstehenden Versuchsergebnisse bereits eine Teilantwort dahingehend abgeben, daß zwischen gesetzmäßiger Bildung von Neigungsrotholz im bereits ausgereiften, verholzten Sproßteil und dem jüngsten, noch in der ersten Entwicklung befindlichen Sproßteil, eine kausale Beziehung vorliegt. Dem jüngsten Sproßteil kommt hier zweifelsohne eine auslösende Wirkung zu.

Wir wollen nun noch versuchen, der Frage näherzukommen, inwieweit auch die Sproßlage des jüngsten Sproßteiles auf die Anordnung des Neigungsrotholzes im zugehörigen älteren Astteil von Einfluß ist, ob also zwischen Neigungsrotholz und Lage des Terminaltriebes eine ähnliche Beziehung besteht, wie wir sie früher zwischen Drehungsrotholz und radiärer Sproßlage des Jungtriebes kennengelernt haben.

Zu diesem Zwecke greifen wir nochmals auf *Versuch III/40* zurück. Hier wurde, wie das zugehörige Lichtbild Abb. 45 zeigt, ein Tannenast des dritten Quirls im Zuge der Schaftneigung in die Senkrechte oder nahe zur Senkrechten nach abwärts geneigt. Im kommenden Frühjahr bildete sich, der Astneigung entsprechend, Rotholz auf der morphologischen Astoberseite. Gleichzeitig entwickelte sich der neue Terminaltrieb des Astes im Wege des embryonalen Wachstums in normaler radiärer Orientierung. Daraus ergab sich die bei solchen Sproßlageveränderungen allgemein auftretende Erscheinung der unmittelbaren Umkehrung in der Lage der morphologischen Sproßober- und Sproßunterseite zwischen jüngstem Jahrestrieb und dem zugehörigen älteren Astteil. Es war also die morphologische Sproßoberseite im jüngsten Asttrieb oberseitig angeordnet. Bei genauer Ansicht des Lichtbildes Abb. 45 können wir auch bei den übrigen, in ähnliche Lage versetzten Ästen die vorbeschriebene Umkehrung in der radiären Stellung der Jungtriebe feststellen. Beim vorbesprochenen Tannenast wich hierbei die Wuchsrichtung des Terminaltriebes etwas seitlich ab. Sie lag also nicht mehr in der Neigungsebene des Astes.

Wir haben demnach im vorliegenden Falle folgende Voraussetzungen für

¹ E. MÜNCH: Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt, a. a. O.

Rotholzbildung: 1. der Jungtrieb befand sich infolge der im embryonalen Wachstum gelegenen normalen Lage der morphologischen Astoberseite in einer aus dem Lichtbilde zu entnehmenden Astlage, die nach Schema Abb. 8 der Zone *bg* entspricht. In dieser Zone ist das Rotholz auf der Astunterseite angeordnet. Im Jungtrieb war Rotholz tatsächlich unterseitig feststellbar. 2. Die Lage des anschließenden vorjährigen Asttriebes entsprach nach Abb. 8 der Sproßstellung *f*. In dieser Lage tritt Rotholz auf der morphologischen Astoberseite auf. In Wirklichkeit finden wir aber eine zur Wuchsrichtung des Jungtriebes korrespondierende seitliche Verschiebung in der Rotholzanordnung.

Die Anordnung des Rotholzes ist also im anschließenden älteren Astteil so orientiert, daß die mechanische Wirkung des Rotholzes im harmonischen Einklang zur Wirkungsrichtung des im Jungtrieb selbst gebildeten Rotholzes steht.

Wir erkennen also aus dieser Tatsache, daß auch beim Neigungsrotholz eine Beziehung zwischen der Reaktionsholzanordnung im Jungtrieb einerseits und jener im zugehörigen älteren Astteil andererseits besteht. Daraus können wir weiter auf eine Beziehung zwischen innerer Wuchsrichtung des Terminaltriebes und der Reaktionsholzanordnung im zugehörigen älteren Astteil schließen. Es zeigt sich also, daß die früher für Drehungsrotholz gefundene kausale Beziehung zwischen Wuchsstellung des Terminaltriebes einerseits und Reaktionsholzanordnung im zugehörigen älteren Sproßteil andererseits auch für das Neigungsrotholz besteht, daß also auch in diesem Belange Einheitlichkeit innerhalb dieser Wuchsreaktion vorliegt. Nach den bisherigen Feststellungen konnte auch ein anderes Ergebnis nicht erwartet werden.

Die Bestätigung dieser Gesetzmäßigkeit könnte an Astneigungs- und Astdrehungsversuchen bei Wahl entsprechend starker Lageveränderung und einer mindestens zweijährigen Versuchsdauer in beliebiger Zahl wiederholt werden. Wir begegnen solchen Fällen aber auch von Natur aus in jedem Nadelwalde, und zwar im besonderen an älteren Bäumen. An alten Kiefernästen treten hierbei Asttorsionen in den Vordergrund. Es wiederholt sich also hier im Prinzip der bei *Versuch R 39/40* gefundene Fall. Bei alten Fichten und Tannen begegnen wir hingegen der bei *Versuch III/40* festgestellten Gesetzmäßigkeit, und zwar bei allen unter dem Einfluß der Schwere stark herabgeneigten Ästen, deren Terminaltriebe aber unter dem Einfluß ihrer inneren Wuchsrichtung eine Wuchsstellung einnehmen, die sich nach Schema Abb. 8 innerhalb der Zone *a* bis *b* bewegt. In dieser Wuchsstellung weisen alle Jungtriebe Rotholz unterseitig auf. Gemäß der bei *Versuch III/40* gefundenen Beziehung zwischen der Reaktionsholzanordnung im Jungtrieb einerseits und jener im zugehörigen älteren Astteil andererseits, ordnet sich auch hier im Altaste das Rotholz so an, daß es die Behauptung der Wuchsstellung des zugehörigen Jungastes möglichst unterstützt. Das Rotholz ist demnach auch in jenem älteren Astteil unterseitig angeordnet, der infolge des Astgewichtes in eine Astachsenlage kam, die nach Abb. 8 der Neigungszone *bf* entspricht. Drückt man aber den Jungast gewaltsam in die Neigungszone *bf*, dann stellt sich das Rotholz auf die Astoberseite um, also dem Schema Abb. 8 vollkommen entsprechend. Es bestätigt sich abermals, die an den *Versuchen R 39/40*, *S 38/40* und *III/40* gemachte Feststellung, daß die in den Abschnitten 1 a, 1 b, 1 c, 1 d, 2 a und 2 b dieser Arbeit an verhältnismäßig jungen Sprossen festgestellte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung von dem jüngsten wachsenden Sproß ausgeht und sich im zugehörigen älteren

Sproßteil fortsetzt, daß aber der wachsende junge Sproß nach Wiedererlangung der normalen Wuchsstellung die Reaktionsholzanordnung im zugehörigen Altsproß im Sinne der möglichsten Behauptung dieser Wuchsstellung regelt.

Zusammenfassend läßt sich demnach aus den Untersuchungen dieses Abschnittes sagen:

1. Der physiologische Sinn des bei Nadelholzästen auftretenden Neigungsrotholzes beruht auf der Herbeiführung von Asttorsionen, die wieder die möglichst rasche Rückführung der aus ihrer normalen Lage herausgedrehten Äste in diese Lage bezwecken. Der physiologische Zweck des Drehungsrotholzes ist also gleichwie bei Neigungsrotholz ein statischer. Hierbei dient das Neigungsrotholz der Statik der normalen Sproßneigungslage und das Drehungsrotholz der Statik der radiären Normallage des Sprosses.

2. Hierbei handelt es sich bei der Bildung von Neigungsrotholz und Drehungsrotholz dem Wesen nach um ein und dieselbe Wuchsreaktion, die sowohl zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses als auch zu dessen normalen radiären Lage, also zu jenen Faktoren, die die räumliche Stellung des Sprosses bestimmen, in einer klaren gesetzmäßigen Beziehung steht.

3. Die in den Abschnitten 1 a, b, c, d und 2 a, b festgestellte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung geht vom wachsenden jüngsten Sproß aus und setzt sich im zugehörigen älteren Sproßteil fort. Wird dem jungen, wachsenden Sproß die normale Wuchsrichtung sowohl betreffend Sproßachsenneigung als auch der radiären Orientierung des Sprosses im Wege der embryonalen Entwicklung oder durch Asttorsion wiedergegeben, so wird die Reaktionsholzanordnung im zugehörigen älteren Sproß- bzw. Astteil, abermals vom wachsenden Terminaltrieb ausgehend, im Sinne der möglichsten Behauptung der normalen Wuchsstellung dieses Terminaltriebes, geregelt.

Die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung steht demnach in höchster Abhängigkeit zur jeweiligen Wuchsstellung des das Reaktionsholz auslösenden Terminaltriebes. Nachdem die normale Wuchsstellung des Terminaltriebes bei Ausschaltung irgendwelcher ablenkender Außenweltfaktoren von der inneren Wuchsrichtung des Sprosses bestimmt wird und mit dieser übereinstimmt, so ist damit ein weiterer Beweis für die Richtigkeit der früher wiederholt gemachten Feststellung gegeben, nach welcher die durch das Reaktionsholz in Erscheinung tretende Wuchsreaktion zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses in klarer Gesetzmäßigkeit steht.

4. Die Leitung des Reizes, bzw. der durch diesen Reiz zur Bildung gelangten hier angenommenen Wuchsstoffe, erfolgt in der Bastzone des Sprosses.

5. Die Leitungsrichtung verläuft hierbei ausnahmslos von den Vegetationspunkten des Sprosses ausgehend zum basalen Teil des Sprosses. Hierbei wurde ein Übergreifen dieses Reizes, bzw. des hier angenommenen Wuchsstoffes von Sprossen höherer Ordnung auf zugehörige Sprosse niedriger Ordnung, sowie vom Ast zum Schaft, aber auch hier nur in basaler Richtung fortschreitend, festgestellt.

6. Die vorstehende Feststellung erklärt die versuchstechnisch aufgezeigte Tatsache, daß die gesetzmäßige Rotholzbildung an Schäften auch von den zugehörigen Ästen zur Auslösung gebracht werden kann, sofern diese Äste selbst zur Rotholzbildung befähigt sind, also die für die Auslösung der statischen Reaktion notwendigen Meristeme besitzen.

Die hier aufgezeigte Beziehung der Sprosse untereinander ist bei der Beurteilung der Reaktionsholzanordnung im jeweils gegebenen Sprosse niedriger Ordnung wohl zu berücksichtigen.

4. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei vorausgegangener Veränderung in der inneren Wuchsrichtung des Sprosses durch Korrelationsverschiebungen (Ersatzgipfelbildung).

Einleitend darf ich hier auf Ausführungen in meiner eingangs zitierten Arbeit hinweisen, die auf den großen formenden Einfluß der Korrelativität auf die Pflanzengestaltung Bezug haben. Ich habe damals im Anschluß an den Hinweis auf MOGHs eingehende Untersuchungen über Korrelationen bei Knospen und Sprossen wörtlich ausgeführt:

„Der Baum stellt sich demnach im vorstehenden Sinne als ein Komplex organisch verbundener Einheiten dar, welche auf genotypischer Grundlage in ein gemeinsames inneres Spannungsverhältnis geraten sind. Hierbei wird das Wachstum jedes Kronenelementes durch die Nachbarschaft und das ganze Zweigsystem in bestimmten Grenzen gehalten, die dem inneren Spannungsverhältnis entsprechen. Es können aus diesem Grunde die einzelnen Kronenelemente ihre Lage nicht willkürlich verändern. Auf dieser Tatsache beruht der für jede Holzart charakteristische, durch innere Wuchskomponenten genotypisch geleitete Aufbau in der Kronenarchitektur. Das ganze Kronengebäude befindet sich demnach in einem Zustande labilen Spannungsgleichgewichts, das im Kräftesystem unseres Planeten orientiert ist. Im Rahmen dieses inneren Kronengleichgewichts besitzt jedes Kronenelement eine bestimmte innere Ruhelage (Gleichgewichtslage), die sich naturgemäß mit dem labilen Spannungsgleichgewicht verändert. Daß hier ein labiler Gleichgewichtszustand vorliegt, beweisen die innerhalb jeder Baumkrone auftretenden sekundären Wuchsbewegungen, welche durch Veränderungen im Korrelationsverhältnis als auch durch polare Verschiebungen und in diesem Zusammenhange auch durch Symmetrieveränderungen verursacht werden. Man spricht in solchen Fällen von ‚Umstimmungen‘ in der Reaktionsweise. JOST¹ sagt: ‚Neben dem Entwicklungszustand spielen in anderen Fällen vor allem Korrelationsverhältnisse eine Rolle bei der Veränderung der Reaktionsweise.‘

Verschiebungen im Korrelationsverhältnis der Baumkrone können unter anderem eintreten, wenn die Entwicklung eines oder mehrerer Kronenelemente, auf welche Weise immer, aus der normalen Bahn gebracht wird, oder wenn Sprosse im Wachstum gegenüber ihren Nachbarn zurückbleiben, absterben, abspringen oder gewaltsam entfernt werden, oder wenn einer oder mehrere Sprosse die benachbarten Triebe im Wachstum überholen und schließlich die Vorherrschaft erreichen usw. Es kann demnach eine Verschiebung des Korrelationsverhältnisses entweder zu Gunsten oder zu Ungunsten eines Sprosses erfolgen.

Mit *Versuch 5 b* (Abb. 55) brachte ich damals ein Beispiel für die Rotholz-anordnung bei Sprossen, deren Korrelation sich zu ihren Gunsten verschoben hat. Durch Entfernung des Gipfeltriebes an einer Kiefer wurde eine wesentliche Umstellung im Korrelationsverhältnis der verbliebenen Quirläste erreicht.

Über die in solchem Fall allgemein auftretende Rotholzreaktion, die bekanntlich bei wuchsenergetischen Sprossen in der Ersatzgipfelbildung aus-

¹ JOST: Pflanzenphysiologie, S. 292.

klingt, konnte man bis dahin keine exakte Erklärung geben. Man wußte nur, daß diese Wuchsreaktion durch die Entfernung bzw. Ausschaltung des Gipfels, ausgelöst wird. ENGLER¹ nimmt hier geotrophes Holz an, ohne hierfür einen exakten Beweis erbringen zu können. JOST² spricht von einer „Umstimmung“ der geotropischen Reaktionsweise, gibt aber zu, daß ein Einblick in die Ursachen der Reaktionsänderungen mit Sicherheit wohl noch in keinem Falle gegeben ist. MÜNCH³ versucht neuerdings die Ersatzgipfelbildung aus dem Widerstreit zwischen Gipfelwuchsstoff und Zweigwuchsstoff, bzw. aus dem Gegenspiel zwischen Epinastie und Geotropie, also zwischen „epinastischem und geotropem Druckholz“ zu erklären. Auch diese Auslegung könnte nur dann aufrecht erhalten bleiben, wenn es gelingen würde, jene hier früher aufgezeigten Tatsachen zu widerlegen, die in klarer Weise gegen das Bestehen eines kausalen Zusammenhanges zwischen Epinastie und Rotholzbildung sprechen. Ich erlaube mir diesbezüglich im besonderen auf die einschlägigen Ausführungen in den Abschnitten 1 c, 1 d und 2 b dieser Arbeit zu verweisen. Weiter steht der Auffassung MÜNCHS auch die im vorhergehenden Abschnitt gemachte Feststellung entgegen, die besagt, daß die Reizleitung, bzw. die Wuchsstoffleitung für Rotholzbildung immer in basaler Richtung verläuft, während MÜNCH bei der Annahme einer durch Epinastismus verursachten Rotholzbildung eine Wuchsstoffleitung für Rotholzbildung vorsieht, die in der Richtung vom Schaft zum Astgipfel geht, also in terminaler Richtung verläuft. Weiter wissen wir, daß zwischen dem sogenannten epinastischen Rotholz und dem angeblich geotropen Rotholz kein anatomischer Unterschied besteht, daß es sich also um ein Holzgewebe gleicher Art handelt. Endlich kann angesichts der nun klar vor uns liegenden Gesetzmäßigkeit in der Rotholzbildung kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß es sich bei Rotholz um eine einheitliche Wuchsreaktion mit einheitlicher physiologischer Zielsetzung handelt. Es ist deshalb aus diesen Gründen gar nicht einzusehen, warum zur gesetzmäßigen Bildung des Holzgewebes gleicher Art bei oberseitiger Anordnung desselben ein grundsätzlich anderer Wuchsstoff notwendig sein soll, als bei unterseitiger oder, wie wir neuerdings bei Quirlenneigung gesehen haben, bei seitlicher Anordnung. Es sprechen also auch gegen die Heranziehung des Epinastismus für die Erklärung der Ersatzgipfelbildung so gewichtige Gründe, die zu der Behauptung berechtigten, daß das Problem der Ersatzgipfelbildung mit Hilfe des sogenannten Epinastismus ebensowenig einer erschöpfenden Erklärung zugeführt werden kann, wie sich die analogen Erklärungsversuche mit Geotrophismus, Geotropismus, Plagiotropismus und auch die nach dem sogenannten mechanischen Prinzip als unzulänglich erwiesen haben.

Gehen wir hingegen von der in den vorhergehenden Abschnitten lückenlos abgeleiteten Gesetzmäßigkeit in der Rotholzbildung und von dem wohl heute allgemein anerkannten Korrelationsverhältnis im Kronenaufbau unserer Holzgewächse aus, so klärt sich das bisher als schwierig betrachtete Problem der Ersatzgipfelbildung in vollkommen zwangloser, lückenloser und einfachster Weise auf.

Wir haben in den vorstehenden Abschnitten dieser Arbeit, und zwar ausschließlich an Hand von Tatsachenmaterial, das in einem Umfange geliefert

¹ ENGLER: Heliotropismus und Geotropismus der Bäume und deren wald bauliche Bedeutung. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. d. Forstw. Zürich 1924.

² JOST: Pflanzenphysiologie, S. 291 bis 295.

³ MÜNCH: a. a. O.

wurde, der zur Bestätigung der Richtigkeit der Ergebnisse voll genügen dürfte, folgende grundsätzliche Feststellung gemacht:

Die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung steht in höchster Abhängigkeit zur Abweichung der konkreten Wuchsstellung des Terminaltriebes von der inneren Wuchsrichtung und der sich aus derselben ergebenden normalen Radiärlage dieses Sprosses. Hierbei zeichnet sich die innere Wuchsrichtung des Sprosses als jene Sproßlage des Terminaltriebes ab, die der Sproß unbeeinflusst von asymmetrischen Einwirkungen mechanischer, chemischer und physikalisch-chemischer Art im Wege des embryonalen und Streckungswachstums in genotypischer Ausrichtung im Kräftefeld unseres Planeten einnimmt. Spielt die konkrete Wuchsstellung bei normaler Radiärlage des Sprosses in die innere Wuchsrichtung dieses Sprosses ein, dann

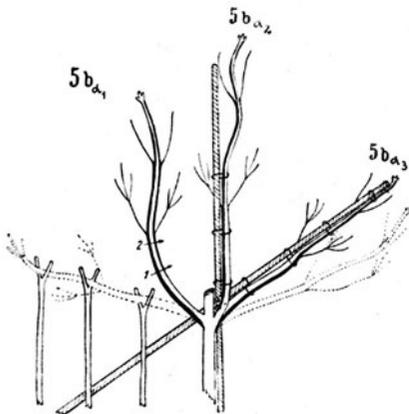


Abb. 55. Versuch 5b. Reaktionsholzanordnung innerhalb eines Kiefernquirls nach Entfernung des zugehörigen Schaftgipfels.

unterbleibt hier Reaktionsholzbildung. Jede Abweichung der konkreten Wuchsstellung des Sprosses von dessen innerer Wuchsrichtung führt zur Reaktionsholzbildung, und zwar entsprechend der in den Abb. 7, 8 und 9 schematisch zum Ausdruck gebrachten Gesetzmäßigkeit.

Hierbei besteht zwischen Haupt sproß und Seitensproß und zwischen den Seitensprossen untereinander, betreffend ihre innere Wuchsrichtung, also ihre reaktionsholzfreie Ruhelage, eine klare Wechselbeziehung, die naturnotwendig zur Herausbildung eines diesbezüglichen Gleichgewichtszustandes innerhalb der Baumkrone führt. Scheidet ein Kronenelement aus diesem Kräftespiel aus oder tritt eine Verschiebung in den Einflußgrößen der Kronenelemente auf, so muß sich dies, abermals naturnotwendig, in einer entsprechenden Verschiebung des Gleichgewichtsverhältnisses der Sprosse untereinander ausdrücken, also in einer Verschiebung der inneren Wuchsrichtung der Sprosse



Abb. 56. Versuch F 6. Nach Entfernung der Terminalknospe bei 3 nehmen die Seitentriebe 1 und 2 an der Ersatzgipfelbildung teil. Trieb 1 geht im korrelativen Führungskampf als Sieger hervor und spielt sich als künftiger Schaftteil in die aufrecht-senkrechte Wuchsrichtung ein, während Sproß 2 vom Sproß 1 in die Aststellung abgedrängt wird.

und damit in einer gleichsinnigen Verlagerung der reaktionsholzfreenen Sproßlage.

Mit der Verlagerung der reaktionsholzfreenen Sproßlage tritt nun automatisch eine entsprechende Verschiebung der in den Abb. 7, 8 und 9 aufscheinenden, von den reaktionsholzfreenen Sproßlagen begrenzten Reaktionsholz-zonen ein. Die unmittelbare weitere Folge ist dann die nun einsetzende gesetzmäßige Veränderung in der Reaktionsholzbildung beim betreffenden Sproß.

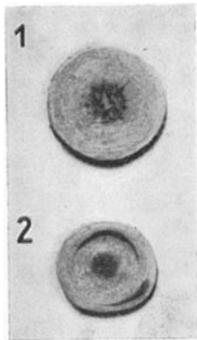


Abb. 57. Versuch F 6. Basale Querschnitte der Triebe 1 und 2 des in Abb. 56 dargestellten Kieferngipfels. Das dem Sprosse 1 zugekehrte Reaktionsholz des Sprosses 2 führt zu dessen Abbiegung in die normale Aststellung.

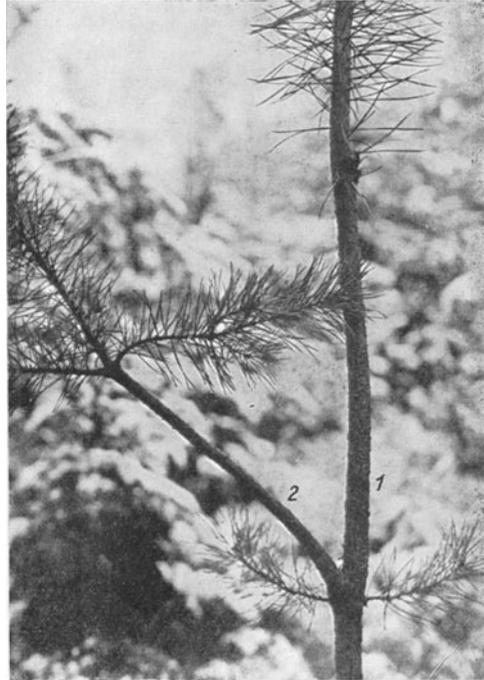


Abb. 58. Versuch F 5. Nach Entfernung des bereits entwickelten Schaftgipfeltriebes nahmen die Äste 1 und 2 an der Ersatzgipfelbildung im Wege starker Aufkrümmung teil. Ast 1 entschied den Kampf um die Führung im Korrelationsverhältnis für sich und drängte hierauf den Ast 2 in seine ursprüngliche, geneigte Lage zurück.

Damit erklärt sich die bei der Ersatzgipfelbildung allgemein auftretende Veränderung in der Reaktionsholzbildung aus der Verschiebung im Korrelationsverhältnis der betreffenden Baumkrone, bzw. aus der dadurch bedingten Verschiebung der inneren Wuchsrichtung, also der reaktionsholzfreenen Sproßlage der von der Ersatzgipfelbildung erfaßten Sprosse.

Bei der Lebendigkeit der Materie ist es selbstverständlich, daß es sich hier um keinen stabilen Gleichgewichtszustand handeln kann. Es liegt vielmehr ein Gleichgewichtszustand vor, der fortwährend kleineren und größeren Schwankungen unterworfen ist und der sich immer wieder von selbst herzustellen sucht.

Wenn also die früher abgeleitete Beziehung zwischen Verschiebung im Korrelationsverhältnis und Reaktionsholzbildung bei der Ersatzgipfelbildung

der Tatsache entspricht, dann müssen die vorerwähnten Schwankungen im korrelativen Gleichgewichtsverhältnis der Sprosse durch entsprechende gesetzmäßige Reaktionsholzbildungen in den betreffenden Sprossen zum Ausdruck kommen. Dies trifft nun, wie wir im folgenden an einigen ausgewählten Beispielen sehen werden, in einer bisher nicht geahnten wunderbaren Weise zu.

Greifen wir zunächst auf *Versuch 5 b*, Abb. 55, zurück. Hier wurden die Quirläste α_1 , α_2 und α_3 durch Entnahme des zugehörigen Schaftgipfels zur Ersatzgipfelbildung veranlaßt.

Hierbei wurde bei Ast α_1 die Aststellung ungeändert beibehalten. Um mechanische Einflüsse als etwa vermutete Ursache für die nach der Entgipfelung einsetzende starke Rotholzhypotrophie auszuschalten, habe ich diesen Ast an drei Stellen unterstützt, damit keine Astsenkung und mit

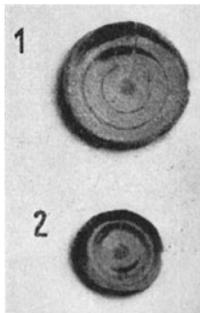


Abb. 59. Versuch *F 5*. Basale Querschnitte der auf Abb. 58 dargestellten und bezeichneten Sprosse 1 und 2 zeigen die Anordnung der nach Entgipfelung der Kiefernpflanze beim Vorgange der Ersatzgipfelbildung auftretenden Reaktionsholzbildungen. Während bei Sproß 1 das unterseitig angeordnete Rotholz bis zum Einspielen des Sprosses in die Senkrechte führte, wurde Sproß 2, nach anfänglicher Aufrichtung im Wege vorerst ebenfalls unterseitig angeordneten Rotholzes, durch das darauffolgende, dem Sprosse 1 zugekehrte Rotholz wieder in seine ursprüngliche, geneigte Astlage zurückgebogen.



Abb. 60. Ersatzgipfelbildung an einer *Abies pectinata* nach Entfernung der Terminalknospe des Schaftes. Von den beiden an der Ersatzgipfelbildung beteiligten Ästen wird der schwächere Ast bereits in seine ursprüngliche geneigte Astlage abgedrängt.

dieser keine vermehrte Druck- und Zugwirkung auftreten konnten. Der Ast zeigte schon innerhalb einer Vegetationsperiode eine starke Aufkrümmung, die oberhalb des Querschnittes 1 bereits in eine Überkrümmung über die Senkrechte ausgeklungen ist. Im basalen Astteil trat starke Rotholzbildung auf der Astunterseite auf. In den Querschnitten 1 und 2 bildete sich anfänglich ebenfalls starkes Rotholz unterseitig. Im jüngsten Teil des Jahresringes setzte sich aber Rotholz oberseitig an, obwohl hier die Sproßachsenlage die Senkrechte noch nicht erreicht hatte. Im folgenden überkrümmten Astteil war ebenfalls Rotholz vorerst auf der ursprünglichen Astunterseite und in der Folge auf der ursprünglichen Astoberseite angeordnet.

Aus dieser Reaktionsholzanordnung können wir nach Schema Abb. 8

folgende Wuchsbewegung dieses Astes herauslesen: Der Ast reagierte auf die Entgipfelung zunächst in allen Querschnitten mit vermehrter unterseitiger Rothholzbildung. Die Folge war eine Aufkrümmung des Astes unter der mechanischen Druckwirkung des Rothholzes. Im Wege dieser Astaufkrümmung gelangte der obere Teil des Astes, etwa von Querschnitt 2 beginnend, über die neue rotholzfremde Lage hinaus. Von diesem Augenblick an bildete sich innerhalb dieser Astzone Rothholz auf der morphologischen Astoberseite, also bei Querschnitt 1 und 2 entsprechend Zone *a* bis *e* nach Schema Abb. 8 und im folgenden überkrümmten Astteil entsprechend Zone *e* bis *c* desselben



Abb. 61. Versuch F 2. An einer *Pinus silvestris* sind nach Entfernung des Schaftgipfeltriebes fünf Quirläste in den Konkurrenzkampf bei der Ersatzgipfelbildung eingetreten. Der stärkste Ast 1 blieb Sieger. Ast 2 befindet sich bereits in der rückläufigen Bewegung zur ursprünglichen, geneigten Astlage und die übrigen schwächeren Äste sind vorzeitig aus dem Führungskampfe ausgeschieden.

Schemas. Dieses zum ursprünglichen Rothholz antagonistisch angeordnete Rothholz trachtete den über die rotholzfremde Aststellung gekrümmten Astteil zu dieser Ruhelage zurückzuführen. Das Reaktionsholz war demnach zur neuen rotholzfremden Aststellung in klarer Gesetzmäßigkeit angeordnet. Aus dieser Rothholzanordnung geht hervor, daß die rotholzfremde Aststellung eine steil-schräge Richtung angenommen hat.

Um zu überprüfen, ob es sich tatsächlich um eine Verschiebung der rotholzfremden Astlage, also um eine Änderung in der Wuchsrichtung der fraglichen Quirläste handelt, habe ich mit den Ästen α_2 und α_3 folgenden Versuch angestellt:

Ast α_3 wurde an eine Holzlatte fixiert und mit dieser aus seiner ursprünglichen Lage schwach aufgerichtet. Die nach Ablauf der Vegetationsperiode vorgenommenen Querschnittsuntersuchungen ergaben durchwegs unterseitig angeordnetes Rothholz. Dies besagt im Sinne Schema Abb. 8, daß die Versuchstellung des Astes die gegebene rotholzfremde Astlage trotz deutlicher Hebung des Astes über die ursprüngliche Aststellung noch nicht erreicht hat. Es muß also eine merkliche Aufrichtung der rotholzfremden Astlage vorausgegangen sein.

Ast a_2 wurde in die Senkrechte gewaltsam aufgerichtet und in dieser Lage an einer Holzlatte befestigt. Hier hat sich das Rotholz trotz senkrechter Aststellung auf der Aufkrümmungsseite, also nach Schema Abb. 8 gemäß Stellung e , gebildet. Dieser Ast hat demnach die rotholzfrie Aststellung bereits überschritten.

Aus diesen Versuchen geht also mit Eindeutigkeit hervor, daß die neue rotholzfrie Aststellung zwischen den beiden Versuchstellungen liegen muß, daher eine gegenüber der ursprünglichen rotholzfrie Astlage steil-schräge Richtung einnimmt. Die Entgipfelung hat also bei den von der Ersatzgipfel-

bildung erfaßten Quirlästen tatsächlich eine Hebung der rotholzfrie Aststellung, bzw. eine Hebung der inneren Wuchsrichtung dieser Sprosse in eine steil-schräge Lage, bewirkt.

Mit der Hebung der inneren Wuchsrichtung der Quirläste nimmt aber auch die Entfernung dieser Äste von ihrer ursprünglichen Lage zur neuen inneren Wuchsrichtung zu. Das bedeutet im Sinne der früher festgestellten Gesetzmäßigkeit, wonach das Intensitätsverhältnis in der Rotholzbildung als eine Funktion der Abweichung der jeweiligen Sproßachsenlage von der inneren Wuchsrichtung des Sprosses aufscheint, eine vermehrte Intensität in der Reaktionsholzbildung.

Das bei der Ersatzgipfelbildung allgemein auftretende *gesteigerte Intensitätsverhältnis in der Rotholzbildung erklärt sich demnach als die gesetzmäßige Auswirkung der durch die Verschiebung im Korrelationsverhältnis verursachten Aufrichtung der inneren Wuchsrichtung bei den von der Ersatzgipfelbildung erfaßten Ästen*. Die bei diesen Ästen in der Regel gleichzeitig auftretende Zuwachsförderung

führt dann bei dem gesteigerten Intensitätsverhältnis in der Rotholzbildung zu jener außergewöhnlichen Rotholzhypertrophie, deren mechanische Auswirkung die Ersatzgipfelbildung ermöglicht. *Die Reaktionsholzanordnung steht hierbei in klarer Gesetzmäßigkeit zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung der an der Ersatzgipfelbildung beteiligten Sprosse.*

Wie bei jeder Verschiebung im Gleichgewichtsverhältnis, so kommt es auch hier bei jeder Verschiebung im Korrelationsverhältnis der Sprosse zu einem gegenseitigen Positionskampf, der solange anhält, bis aus diesem Kampfe ein neues Gleichgewichtsverhältnis hervorgeht. Das hierbei in Erscheinung tretende Kräftespiel kommt, wie wir nun an einigen Beispielen sehen werden, in einer gesetzmäßigen Abwandlung der Reaktionsholzanordnung in den von der Ersatzgipfelbildung erfaßten Sprossen zum Ausdruck.

Versuch F 6 (Abb. 56 und 57) bringt die Ersatzgipfelbildung an einer *Pinus silvestris* der oststeirischen Kiefernrasse, die gleich der burgenländischen Kiefernrasse als eine äußerst raschwüchsige, kronenenergische Tieflandskiefer angesprochen werden kann.

In vorliegendem Falle waren im zweijährigen Quirl nur zwei Quirläste an der Ersatzgipfelbildung beteiligt. Veranlaßt wurde diese Ersatzgipfel-

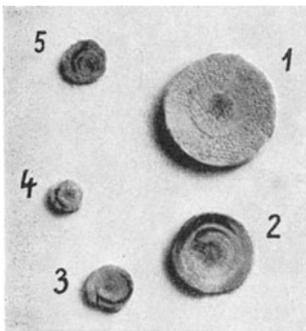


Abb. 62. Versuch *F 2*. Astquerschnitte des auf Abb. 61 dargestellten Versuchsobjektes. Ast 2 weist starke Reaktionsholzbildung auf der Oberseite, also der dem Aste 1 zugekehrten Seite, auf. Dieses Reaktionsholz bewirkt die rückläufige Bewegung des Astes 2 in seine Ausgangsstellung nach zu seinen Ungunsten ausgegangenem Führungskampfe bei der Ersatzgipfelbildung. Die Äste 3, 4 und 5 zeigen kein solches oberseitiges Reaktionsholz, weil sie aus dem Führungskampfe vorzeitig ausgeschieden sind.

bildung durch künstliche Ausschaltung (Entfernung) der zugehörigen Terminalknospe. Es kamen daher nur die Sprosse 1 und 2 aus Seitenknospen zur Entwicklung. Beide Sprosse zeigten im ersten Vegetationsjahre, das war 1939, eine aufrechte Wuchsstellung. Sproß 2 war aber merklich schwächer entwickelt als Sproß 1. Im zweiten Vegetationsjahre, also 1940, begann der Kampf um die Führung, der mit der seitlichen Abbiegung des Sprosses 2 endete. Ein starker Schneefall im Oktober 1940 führte zu einer weiteren Neigung dieses Sprosses.

Die Rotholzanordnung ist in Abb. 57 aufgezeigt. Demnach bildete Sproß 1 überhaupt kein Rotholz. Das besagt, daß die Wuchsstellung dieses Sprosses in keiner Phase des Positionskampfes von der inneren Wuchsrichtung des Sprosses abgewichen ist. Tatsächlich beherrschte dieser Sproß jederzeit die Position eines aufrechten Schafftriebes. Querschnitt 2 zeigt hingegen im Frühsommerholz des Jahresringes 1940 Rotholz auf der dem Sprosse 1 zugekehrten Seite, im Spätsommerholz desselben Jahresringes Rotholz auf der Sproßneigungsseite.

Diese charakteristische Rotholzanordnung, von der ich bereits im Jahre 1932 erstmalig berichtete und die MÜNCH¹ neuerdings bestätigte, besagt im Sinne des früher entwickelten Reaktionsholzbildungsgesetzes, daß die Wuchsstellung des Sprosses 2 im Frühsommer 1940 die innere Wuchsrichtung dieses Sprosses in der Richtung zu Sproß 1 überschritten hatte. Nachdem aber dieser Sproß im vorhergehenden Vegetationsjahre kein Rotholz bildete, also damals Wuchsstellung und innere Wuchsrichtung übereinstimmten, und weil diese Wuchsstellung bis zum Frühjahr 1940 keine Veränderung erfahren hat, so kann die im Frühsommer aus der Rotholzanordnung zum Ausdruck kommende Abweichung zwischen Wuchsstellung und innerer Wuchsrichtung nur durch eine entsprechende Verschiebung der inneren Wuchsrichtung verursacht worden sein. Das Rotholz registriert demnach die aus dem Positionskampf der beiden Sprosse resultierende seitliche Ablenkung der ursprünglich aufrechten inneren Wuchsrichtung des im Kampf unterlegenen Sprosses 2.

Dieses im Frühsommer 1940 gebildete Rotholz bewirkte im Wege einseitiger Druckwirkung die beobachtete starke Neigung des Sprosses 2. Die hierauf im Hochsommer auf der Sproßneigungsseite einsetzende Rotholzbildung besagt, daß der Sproß in seiner Neigungsbewegung seine neue innere Wuchsrichtung bereits überschritten hat. Das im Hochsommer gebildete Rotholz trachtet demnach den zu stark geneigten Sproß in seine nunmehr schrägaufwärts orientierte innere Wuchsrichtung zurückzudrücken.

Das Ergebnis dieses Kräftespiels ist also das Einspielen des im Positionskampfe unterlegenen Sprosses 2 in jene neue Wuchsstellung, die dem neuen Korrelationsverhältnis entspricht. *Korrelationsverhältnis, innere Wuchsrichtung und Reaktionsholzbildung stehen hierbei während des ganzen Ersatzgipfelbildungsprozesses in einer klaren gesetzmäßigen Beziehung zueinander.*

Der eben besprochene Versuch ist auch deshalb von besonderer, aufklärender Bedeutung, weil das im Sproß 2 auftretende Frühsommerrotholz, das im aufrechtstehenden, radiär gleichmäßig erwachsenen Sproß zur Bildung kam, weder durch Epinastismus, noch durch Geotropismus, Geotropismus oder als Auswirkung von Druckspannungen entstanden sein kann.

Der nun folgende *Versuch F 5* (Abb. 58 und 59) bringt die Ersatzgipfelbildung an einem dreijährigen Kiefernquirl, wobei zwei bereits in Astlage befindliche Sprosse von der Ersatzgipfelbildung erfaßt worden sind. Hier

¹ E. MÜNCH: a. a. O., S. 663.

wurde die Verschiebung im Korrelationsverhältnis durch Ausschaltung des bereits entwickelt gewesenen Schaftsprozesses verursacht. Derselbe wurde im Frühjahr 1939 an der Basis abgeschnitten. Schon in der folgenden Vegetationszeit konnte an beiden Ästen eine starke Aufrichtung beobachtet werden, die sich bei Ast 1 bis in den Spätsommer fortsetzte, während Ast 2 diese Bewegung nicht durchhalten konnte. Im Herbst 1939 hatte sich Ast 1 fast in die Senkrechte eingespielt. Ast 2 erreichte zu jener Zeit eine etwas flachere steil-schräge Lage. Im Jahre 1940 richtete sich Ast 1 weiter auf, während Ast 2 in die auf Abb. 58 sichtbare Lage zurückgedrängt wurde. Letztere Wuchsbewegung kommt auch in der auf diesem Bilde deutlich sichtbaren Reflexkrümmung der Äste zweiter Ordnung zum Ausdruck. Der auf Ast 2 oberseitig angeordnete Nebenast wurde durch die Neigung des Astes 2 nach Schema Abb. 8 in die Zone *ae* gehoben. Es bildete sich deshalb Rotholz auf der morphologischen Astoberseite, das zur starken Rückkrümmung dieses Nebenastes führte. Der unterseitig angeordnete Nebenast geriet hingegen in die Zone *bg*, in der sich Rotholz unterseitig bildet. Die Folge war eine deutliche Aufbiegung dieses Nebenastes. Wir sind daher in der Lage, die sekundäre Neigung des Astes 2 auch an den gesetzmäßigen Reflexkrümmungen der zugehörigen Nebenäste mit voller Eindeutigkeit abzulesen!

Die Querschnittsuntersuchungen ergaben folgende in Abb. 59 aufscheinende Rotholzanordnung:

Bei Querschnitt 1 finden wir in den Jahresringen 1939 und 1940 starkes Rotholz auf der Astunterseite. Diese Rotholzbildung erklärt sich im Sinne der bei *Versuch 5 b* gemachten Ausführungen als die gesetzmäßige Auswirkung der durch die Verschiebung im Korrelationsverhältnis verursachten Aufrichtung der inneren Wuchsrichtung dieses Sprosses. Durch den Ausfall des Schafftriebes verschob sich die innere Wuchsrichtung des Astes nach oben, damit vergrößerte sich die Abweichung der konkreten Wuchsstellung des Astes von dessen innerer Wuchsrichtung. Diese Abstandsvergrößerung war nun die Ursache für das plötzliche Einsetzen der beobachteten Steigerung in der Rotholzbildung. Diese Rotholzbildung bewirkte die Aufrichtung des Astes 1 in den Jahren 1939 und 1940.

Bei Querschnitt 2 finden wir im Jahresring 1939 zunächst ebenfalls Rotholz auf der Astunterseite. Die Ursache für diese Rotholzbildung ist dieselbe wie beim Rotholz des Astes 1, also Hebung der inneren Wuchsrichtung dieses Sprosses durch entsprechende Verschiebung im Korrelationsverhältnis des Sproßsystems. Auch dieses Rotholz bewirkte die zu jener Zeit beobachtete teilweise Aufrichtung des Astes. Doch bald hörte die Bildung dieses unterseitigen Rotholzes auf. Dafür ordnete sich im folgenden Jahresringteil Rotholz auf der Astoberseite an. Im Jahresring 1940 war dieses oberseitige Rotholz besonders stark ausgebildet und führte zu der in diesem Jahre beobachteten starken Astneigung.

Die oberseitige Anordnung des Rotholzes beweist im Sinne der in Schema Abb. 8 aufscheinenden Gesetzmäßigkeit, daß Ast 2 trotz der schwachen vorausgegangenen Astaufrichtung in die Zone *ae* geraten war. Weiter beweist die nun folgende starke Ausbildung des oberseitig angeordneten Rotholzes, daß die damalige Stellung dieses Astes von der rotholzfremen Aststellung *a* trotz der nur schwachen, vorhergegangenen Astaufrichtung verhältnismäßig weit entfernt war. Das besagt weiter, daß die innere Wuchsrichtung dieses Sprosses unter dem Einflusse des nunmehr die Vorherrschaft erlangten Sprosses 1 eine neuerliche Veränderung erfahren hat, und zwar wurde die innere Wuchsrichtung im Sinne der nun unter dem Einflusse des

führenden Sprosses 1 stehenden Verschiebung im Korrelationsverhältnis stark seitlich abgelenkt. Ast 2 wurde damit unter dem korrelativen Einfluß des nunmehr als Ersatzgipfel aufscheinenden Astes 1 in die normale Astlage zurückverwiesen. Damit war der Positionskampf zwischen den beiden an der Ersatzgipfelbildung beteiligten Ästen zugunsten des energischeren Astes 1 entschieden.

Auch in diesem Falle stehen also Korrelationsverhältnis, innere Wuchsrichtung und Reaktionsholzbildung in einer klaren gesetzmäßigen Beziehung zueinander.

Abb. 60 zeigt den analogen Fall einer Ersatzgipfelbildung an einer *Abies pectinata*. Der Positionskampf der beiden Quirläste geht aus dem Lichtbilde



Abb. 63. Versuch F 40. Vielgipfelbildung an einer *Picea excelsa* infolge vorübergehender Ausschaltung des Schaftgipfeltriebes aus dem Kräftespiel im korrelativen Spannungssystem der Baumkrone durch Entfernung der hauptsächlichlichen Knospen des Gipfeltriebes.

klar hervor. Betreffend Ursache und Gesetzmäßigkeit gilt hier dasselbe wie bei Versuch F 5.

Versuch F 2 (Abb. 61 und 62) bringt die Ersatzgipfelbildung an einem zweijährigen Kiefernquirl mit fünf Quirlästen. Wie schon aus Abb. 61 zu entnehmen ist, hatte sich auch in diesem Falle der Positionskampf nur zwischen den zwei wuchskräftigsten Sprossen 1 und 2 abgespielt. Hierbei zeigt die Rotholzanordnung bei Querschnitt 1 und 2 das im Prinzip gleiche Bild wie bei dem früher besprochenen Versuch F 6. Es fehlt hier lediglich das bei Versuch F 6 im Querschnitt 2 auftretende unterseitige Rotholz. Ast 2 des Versuches F 2 war eben noch nicht über die neue rotholzfremde Lage geneigt worden. Vergleicht man die Abb. 56 und 61 miteinander, so kann man in diesem Zusammenhang tatsächlich feststellen, daß Ast 2 des Versuches F 6 eine stärkere Neigung aufweist als Ast 2 des Versuches F 2. Betreffend die oberseitige Rotholzanordnung bei Ast 2 des Versuches F 2 gilt die bei Versuch F 6 gegebene Erklärung.

Die übrigen, weitaus weniger wuchsenenergisches Quirläste 3, 4 und 5 wurden von der Ersatzgipfelbildung überhaupt nicht erfaßt. Bei ihnen scheint das bei Ästen normal auftretende unterseitige Rotholz auf, also nach Schema Abb. 8 entsprechend Zone a g.

Aus Abb. 62 geht demnach die Dynamik der Ersatzgipfelbildung auch für diesen Fall klar hervor. Es waren nur Ast 1 und Ast 2 an der Ersatzgipfelbildung beteiligt. Aus dem Positionskampf ging der wuchsergischere Sproß 1 als Sieger hervor und verwies den Sproß 2 in eine geneigte Wuchsrichtung. Dieser Wuchsrichtung entsprechend bildete sich bei Ast 2 Rotholz auf der dem Ersatzgipfel zugekehrten Seite. Dieses Rotholz drückte den Sproß in seine neue Astlage herab. Die Äste 3, 4 und 5 standen unter dem



Abb. 64. Versuch *F 40*. Der seiner Terminalknospen beraubte Schaftgipfel des auf Abb. 63 dargestellten Versuchsobjektes nach Entwicklung von Ast- und Ersatzgipfeltrieben, vermöge welcher der Schaftgipfeltrieb wieder in das Kräftespiel der korrelativen Spannungen der Fichtenkrone in wirksamer Weise eintritt.

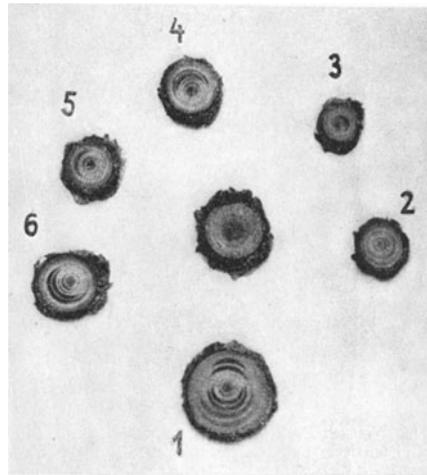


Abb. 65. Versuch *F 40*. Querschnitte der von der Vielgipfelbildung erfaßten Triebe des auf Abb. 63 dargestellten Fichtenquirls. Die charakteristische Reaktionsholzanordnung in den Querschnitten registriert in eindeutiger Weise jenes Kräftespiel, das sich beim Vorgange der Vielgipfelbildung innerhalb des korrelativen Spannungssystems im betreffenden Kronenteil ergibt.

starken richtunggebenden Einfluß der führenden Sprosse 1 und 2 und vermochten sich aus diesem Grunde an der Ersatzgipfelbildung überhaupt nicht zu beteiligen.

Der nun folgende *Versuch F 40* (Abb. 63, 64 und 65) zeigt an einer *Picea excelsa* den interessanten Fall einer Ersatzgipfelbildung bei nur vorübergehender Ausschaltung des Gipfeltriebes aus dem Korrelationsverhältnis des Sproßsystems.

Ich habe im Frühjahr 1938 am Schafttriebe dieses Versuchsobjektes sämtliche Knospen im Gipfelbereiche entfernt. Die unmittelbare Folge war eine deutliche Aufrichtung der Quirläste 1, 4, 5 und 6. Von diesen erreichte Ast 1 die steilste Lage. Die Quirläste 2 und 3 beteiligten sich nicht an der Aufrichtung. In den Jahren 1939 und 1940 entwickelte der Gipfeltrieb die in Abb. 64 sichtbaren Ast- und Ersatzgipfeltriebe. Damit ist der Gipfel neuer-

lich in wirksamer Weise als bestimmender Faktor in das Korrelationsverhältnis der Baumkrone eingetreten. Im Herbst 1940 untersuchte ich dann die Querschnitte der genannten Kronenelemente. Abb. 65 bringt die Rotholzanzordnung in den basalen Querschnitten der einzelnen Sprosse. Auch hier ist das Kräftespiel, das sich aus der Verschiebung im Korrelationsverhältnis durch die Entknospung des Gipfels ergeben hat, in der Reaktionsholzanordnung klar abgezeichnet.

Der Schafttrieb hat seine aufrechte Lage stets beibehalten. Er ist durch die Entknospung lediglich in seiner Entwicklung stark zurückgeblieben. Rotholz befindet sich hier keines.



Abb. 66. Zwieselbildung an einer *Abies pectinata*, bedingt durch korrelative Gleichwertigkeit der an der Ersatzgipfelbildung beteiligten Seitensprosse.



Abb. 67. Kandelaberform an *Picea excelsa*, hervorgegangen aus der Ersatzgipfelbildung mehrerer älterer und noch wuchsergischer Äste nach vorhergegangenem Verlust des oberhalb der Ablaufstelle der Ersatzgipfeläste gelegenen Schaftteiles.

Ast 1 hat sich hingegen besonders kräftig entwickelt. Im Jahresring 1938 und im Frühsommerholz des Jahresringes 1939 finden wir Rotholz auf der Astunterseite. Die Bildung dieses Rotholzes ist die Reaktion auf die Aufrichtung der inneren Wuchsrichtung dieses Sprosses als Folge der vorübergehenden Ausschaltung des entknospeten Gipfels aus dem Korrelationsverhältnis. Im Sommer 1939 ist der Gipfeltrieb, vermöge der sich inzwischen gebildeten Jungtriebe, wieder als wirksam mitbestimmender Faktor in das Korrelationsverhältnis dieses Sproßsystems eingetreten. Die Folge war eine zunehmende rückläufige Verschiebung im Korrelationsverhältnis dieser Sprosse und damit eine seitliche Abdrängung der inneren Wuchsrichtung des in den Positionskampf eingetretenen Sprosses 1. Dieser rückläufigen Ver-

schiebung der inneren Wuchsrichtung entsprechend, bildet Ast 1 im Spätsommerholz des Jahresringes 1939 und im Frühsommerholz des Jahresringes 1940 Rotholz auf der dem Schaft zugekehrten Seite.

Entsprechend den hier auftretenden Veränderungen im Korrelationsverhältnis und der sich daraus ergebenden Abwandlung in der inneren Wuchsrichtung des in die Ersatzgipfelbildung eingetretenen Sprosses 1 finden wir demnach bei diesem Sprosse in der Zeit von der Entknospung des Schaft-



Abb. 68. *Kronleuchterform* an *Picea excelsa*. Nach Bruch des Schaftes vermochten sich die hier schon alten Äste infolge des großen Biegungswiderstandes ihres Holzkörpers nicht mehr zu Ersatzgipfeln zu erheben. An ihrer Stelle bildeten dann zugehörige Äste zweiter Ordnung Ersatzgipfeln.

gipfels bis zur Ausformung von Ersatzgipfeltrieben an diesem Gipfeltrieb, d. i. bis zum Frühsommer 1939, Rotholz unterseitig. Dieses Rotholz verursachte die in dieser Zeit beobachtete starke Aufrichtung des Sprosses 1. Mit Sommer 1939 beginnend, also vom Zeitpunkt des wirksamen Wiedereintrittes des Gipfeltriebes in das Korrelationsverhältnis des Sproßsystems, verschiebt sich die Rotholzbildung bei genanntem Sproß 1 schaftseitig, womit die rückläufige Wuchsbewegung dieses Sprosses einsetzt.

Bei den Ästen 4 und 6 finden wir lediglich in den Jahresringen 1938 und 1939, bei Ast 5 sogar nur im Jahresring 1938, unterseitiges Rotholz als Reaktion auf die Aufrichtung der inneren Wuchsrichtung dieser Sprosse, bewirkt durch die vorübergehende Ausschaltung des entknospeten Gipfeltriebes aus dem Korrelationsverhältnis des Sproßsystems. Dieses unterseitige Rotholz führte zur merkbaren Aufrichtung der Sprosse 4 und 6 und zur schwachen Aufrichtung des Sprosses 5. Nach wirksamem Wiedereintritt des Schaft-

triebes in das Korrelationsverhältnis des Sproßsystems hört auch bei den Ästen 4 und 6 diese unterseitige Rotholzbildung auf. Die Jahresringe 1940 führen bei den vorgenannten Sprossen überhaupt kein Rotholz. Das besagt, daß die konkrete Wuchslage dieser Sprosse mit deren neuen inneren Wuchsrichtung zufallsweise übereinstimmte. Die Äste behielten also vorläufig ihre etwas aufgerichtete schräge Lage bei.



Abb. 69 a. Der Fichtenstamm ist seinerzeit bei Querschnitt 1 abgebrochen. Hierauf beteiligten sich die verbliebenen vier obersten Quirläste an der Ersatzgipfelbildung. Der stärkste, wuchsergischste Ast wurde zum Ersatzschaft und drängte die zwei anderen, an der Aufbiegung mitbeteiligten Äste allmählich in eine mehr schräge Stellung ab. Der vierte und schwächste Ast vermochte den Biegungswiderstand seines Holzkörpers nicht mehr zu überwinden, konnte sich also nicht aufrichten. An seiner Stelle bildeten 3 zugehörige Äste zweiter Ordnung Ersatzgipfel.

Die Äste 2 und 3 besitzen lediglich im Jahresringe 1938 schwaches Rotholz unterseitig. Die Reaktion auf die Entknospung des Schaftgipfels wirkte sich also hier in einem so schwachen Maße aus, daß von einer wirksamen Teilnahme dieser Äste an der Ersatzgipfelbildung nicht mehr gesprochen werden kann.

Die Stellung der Äste 1, 6 und 4 mit dem Stande Oktober 1940 ist auf Abb. 63 zu sehen. Ast 5 ist leider vom Schaft verdeckt und die Äste 3 und 2 liegen zum Teil unter Schnee.

Die auffallend steil-schräge Wuchsstellung der Quirlsprosse 1, 4, 5 und 6 spielt, wie aus den Querschnitten festgestellt werden kann, in die zur Zeit gegebene innere Wuchsrichtung dieser Sprosse ein, denn es fehlt im jüngsten Jahresring dieser Sprosse jedwede Rotholzbildung. Die in Abb. 63 aufscheinenden Sproßstellungen entsprechen demnach dem Korrelationsverhältnis und

geben damit ein eindeutiges Bild über das zur Zeit bestehende Gleichgewichtsverhältnis in der Korrelation der Sprosse. Die noch immer geschwächte Position des Gipfels gestattet hierbei diese verhältnismäßig steile Lage der Quirlsprosse, denen noch immer eine in hohem Maße mitbestimmende Rolle im Korrelationsverhältnis dieses Sproßsystems zukommt. Diese starke mitbestimmende Rolle der Quirlsprosse kommt in der auf Abb. 63 zu sehenden Vielgipfelbildung deutlich zum Ausdruck.

Versuch F 40 führt also einen Fall vor, bei dem der Positionskampf zwischen den von der Ersatzgipfelbildung erfaßten Sprossen noch nicht beendet



Abb. 69 b. An einer *Picea excelsa* wurde nach Schaftbruch der verbliebene Ast von der Ersatzgipfelbildung erfaßt. Der schon alte Ast vermochte sich aber, trotz verstärkter Reaktionsholzbildung, nicht mehr ganz aufzurichten und wurde aus diesem Grunde von einem jungen, aus der Astoberseite entspringenden Sproß in der Ersatzgipfelbildung abgelöst.

ist. Neue Verschiebungen im Korrelationsverhältnis mit gleichsinnigen Veränderungen in der inneren Wuchsrichtung der Sprosse werden hier die weitere Gestaltung des Baumkörpers in genotypischer Richtung beeinflussen und mit Hilfe gleichsinnig orientierter gesetzmäßiger Rotholzbildung formen.

Versuch F 40 ist aber auch deshalb wertvoll, weil er einen neuen eindeutigen Beweis dafür bringt, daß das Korrelationsverhältnis und damit die innere Wuchsrichtung der Sprosse und mit dieser die Rotholzanordnung von den wachsenden Terminaltrieben bestimmt wird.

Als ein weiteres Beispiel für Ersatzgipfelbildung erlaube ich mir im Anschluß an die soeben gezeigte Vielgipfelbildung eine charakteristische Zwieselbildung an einer *Abies pectinata* (Abb. 66) zu bringen.

Dieser Fall ist deshalb interessant, weil hier der Positionskampf der beiden von der Ersatzgipfelbildung erfaßten Sprosse mit einem toten Rennen

endete. Beide Sprosse haben die senkrechte Schaftstellung erreicht und keiner der Sprosse zeigte Rotholz auf der dem anderen Sproß zugekehrten Seite. Das besagt, daß hier der Gleichgewichtszustand im Korrelationsverhältnis beider Sprosse bei vollkommener Gleichwertigkeit der Komponenten bestanden hat. Die folgenden Abb. 67, 68 und 69 a—c bringen einige charakteristische Baumformen, die durch Ersatzgipfelbildung entstanden sind.



Abb. 69 c. Der Schaft einer *Picea excelsa* wurde durch Schnee derart geneigt und abgebogen, daß der Schaftgipfel in den Kronenschatten einer Nachbarfichte geriet und später infolge Lichtmangel seine Triebfähigkeit verlor, also seine mitbestimmende Rolle im Korrelationsgleichgewicht der Baumkrone einbüßte. Demzufolge übernahm ein an der Schaftoberseite angeordneter, im vollen Lichtgenuß stehender Quirlast erster Ordnung die Rolle des Ersatzgipfeltriebes.

Ich glaube, mit diesen wenigen, allerdings charakteristischen Beispielen, das Wesen der Ersatzgipfelbildung aufgezeigt und mit Hilfe des vorher für Nadelholz abgeleiteten statischen Wuchsgesetzes in eindeutiger Weise erklärt zu haben.

Das *auslösende Moment* für die Ersatzgipfelbildung ist demnach in der *Verschiebung des Korrelationsverhältnisses im Sproßsystem zugunsten der von der Ersatzgipfelbildung erfaßten Seitensprosse* erkannt. Dieser Verschiebung im Korrelationsverhältnis folgt eine dem *neuen Gleichgewichtszustand entsprechende Hebung der inneren Wuchsrichtung der beteiligten Sprosse*. Die Veränderung in der inneren Wuchsrichtung der Sprosse löst wieder bei diesen die zur *jeweiligen inneren Wuchsrichtung in klarer Gesetzmäßigkeit stehende Reaktionsholzbildung* aus. Das bei der Ersatzgipfel-

bildung allgemein auftretende *gesteigerte Intensitätsverhältnis in der Rotholz-bildung erklärt sich im Sinne Schema Abb. 8 aus der durch die Hebung der inneren Wuchsrichtung verursachten Vergrößerung in der Abweichung zwischen Sproßstellung und innerer Wuchsrichtung des Sprosses*. Hierbei führt die bei diesen Ästen in der Regel auftretende allgemeine Zuwachsförderung bei dem gleichzeitig gesteigerten Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung zur jenen außergewöhnlich starken Rotholz hypertrophie, welche die Aufrichtung der betreffenden Sprosse bewirkt. *Der nun einsetzende Positions-*

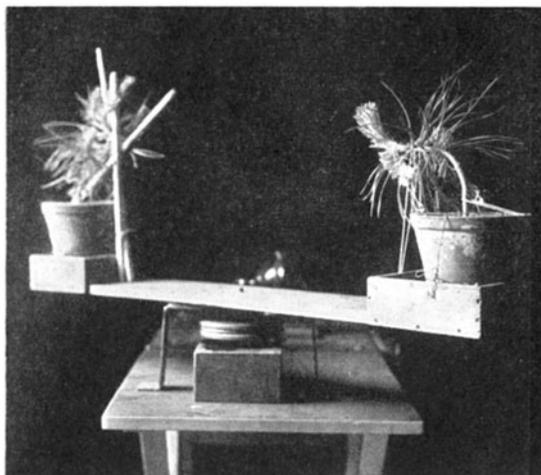


Abb. 70. Versuch R 5. Topfpflanzen von *Pinus nigra* wurden in der ersichtlichen Zwangslage durch 3 Wochen ohne Unterbrechung mit einer Geschwindigkeit von 45 Umdrehungen in der Minute um eine Vertikalachse rotiert. — Die auf dem Bilde rechts aufscheinende Pflanze betrifft den Versuch R 5. Diese Pflanze wurde mittels einer Schnur gegen die Rotationsmitte bis in die Horizontale gebogen und hierauf rotiert.

kampf der beteiligten Sprosse ergibt neue Verschiebungen im Korrelationsverhältnis, entsprechend der sich allmählich herausbildenden Einflußstärke der im Kampfe stehenden Sprosse. Diese Verschiebungen im Korrelationsverhältnis wirken sich abermals in entsprechenden Richtungsänderungen bei der inneren Wuchsrichtung der Sprosse und damit in gleichsinnigen Veränderungen in der Reaktionsholzanordnung aus. *Korrelationsverhältnis, innere Wuchsrichtung und Reaktionsholzbildung stehen hierbei während des ganzen Ersatzgipfelbildungsprozesses in klarer gesetzmäßiger Beziehung zueinander*.

Die sich daraus ergebende Abwandlung in der Reaktionsholzanordnung zeichnet das hier ablaufende Kräftespiel mit einer solchen Klarheit ab, daß bei Mitberücksichtigung der beobachteten Wuchsbewegungen der Sprosse der sich hier abspielende Positionskampf in seinen Phasen und Auswirkungen eindeutig erkannt werden kann.

Die schon früher an zahlreichen Beispielen abgeleitete Beziehung zwischen innerer Wuchsrichtung und Reaktionsholzanordnung hat, durch die hier aufgezeigten, bisher in dieser Gesetzmäßigkeit noch nicht bekannt gewesenen charakteristischen Reaktionsholzbildungen, eine neuerliche Bestätigung gefunden. *Durch das Hinzutreten des richtunggebenden Einflusses des Korrelationsverhältnisses auf die innere Wuchsrichtung der Sprosse und damit*

auch auf die Reaktionsholzbildung erscheint das Reaktionsholz angesichts des erwiesenen labilen Gleichgewichtszustandes im Korrelationsverhältnis der Sprosse neuerlich als eine ausgesprochen statische Wuchsreaktion!

Im gleichen Maße als sich der statische Charakter dieser Wuchsreaktion durch die neu aufgezeigten Reaktionsholzbildungen und Gesetzmäßigkeiten immer klarer herausstellt, wird die Unzulänglichkeit und die Unhaltbarkeit der bisherigen Erklärungsversuche auf diesem Gebiete immer deutlicher. Wenn man die wunderbare Gesetzmäßigkeit in der Rotholzbildung bei den Versuchen *F 2*, *F 6* oder gar bei *Versuch F 40* nach dieser Richtung hin betrachtet und die ausgesprochen statische Eigenart der klar aufscheinenden Beziehung zwischen Korrelationsverhältnis, innerer Wuchsrichtung und Reaktionsholzbildung aus dieser eindeutig abgezeichneten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholz-anordnung abliest, dann erledigen sich die bisherigen Erklärungsversuche, gleichgültig, ob geotropischer, geotropher, epinastischer oder gar mechanischer Art, von selbst.

Das Ersatzgipfelproblem hat besondere Bedeutung für die Forstwirtschaft, denn es gibt im Walde und im besonderen im Gebirgswalde fast keinen Baum, der nicht mindestens einmal im Leben durch Ausschaltung der Gipfelknospe, des Gipfeltriebes oder eines größeren oder kleineren Teiles des Schaftgipfels von der Ersatzgipfelbildung betroffen worden wäre. Es gäbe also tatsächlich keine langen, geraden Baumschäfte im Walde, wenn unseren Holzarten die Fähigkeit der Ersatzgipfelbildung fehlen würde. Diese Feststellung bestätigt die große praktische Bedeutung der Kenntnis von Wesen und Gesetzmäßigkeit dieser, für die Baumgestaltung so wichtigen Wuchsreaktion.

Zu dem kommt noch, daß gerade in jüngster Zeit die hochinteressanten Untersuchungen von W. SCHMIDT¹ an zahlreichen Kiefernrasen wesentliche Unterschiede im Erbverhalten bei der Ersatzgipfelbildung ergeben haben. Damit erhält das hier entwickelte Reaktionsholzbildungsgesetz und der hier gewonnene Einblick in das Wesen und in die Gesetzmäßigkeit der Ersatzgipfelbildung auch für die forstliche Erbforschung die bisher noch nicht genügend gewürdigte Bedeutung.



Abb. 71. Versuch *R₃*. Eine vierjährige Pflanze von *Pinus nigra* wurde mittels eines Drahtes, der an zwei Latten befestigt war, in ihrer aufrechten Lage festgehalten und hierauf der Rotation ausgesetzt.

¹ W. SCHMIDT: Knospen- und Triebeschädigungen in Kiefernkulturen und ihr Einfluß auf die Wertholzerzeugung. Forstarchiv, H. 6/7 und 8/9 (1940). — Der deutsche Forstwirt. Nr. 99/100 und 103/104 (1940).

5. Untersuchungen über den Einfluß der Fliehkraft auf die Reaktionsholzbildung beim Nadelholz.

Als weiteren Beweis für die vorher gemachte Feststellung, daß es sich beim Reaktionsholz um eine Wuchsreaktion handelt, die dem statischen Grundgesetz gehorcht und der Behauptung jener Körperstellung dient, welche die Pflanze vermöge ihrer genotypisch bestimmten inneren Wuchsrichtung im Kräftefeld der Massenbeschleunigung einzunehmen bestrebt ist.

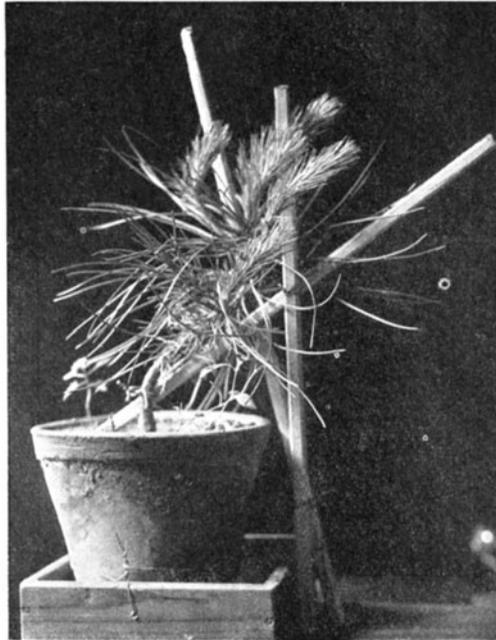


Abb. 72. Versuch R_6 . Eine vierjährige Pflanze von *Pinus nigra* wurde im basalen Schaftteil gegen die Rotationsmitte so stark geneigt, daß sie ein Neigungsverhältnis erreichte, das jener Wuchsrichtung entsprach, in die sich die krautigen Terminaltriebe während der Rotation einspielten. Der folgende verholzte Schaftteil wurde wieder in die Senkrechte aufgebogen und die Pflanze in dieser Zwangsstellung an Latten festgehalten und hierauf rotiert.

habe ich im Jahre 1940 eine Reihe von Rotationsversuchen an vierjährigen Topfpflanzen von *Pinus nigra* angestellt.

Versuchsordnung und statische Wuchsreaktion sind aus den Abb. 70, 71, 72 und 73 ersichtlich. Sämtliche Versuchspflanzen wurden in der auf Abb. 70 ersichtlichen Weise durch drei Wochen mittels eines Elektromotors mit einer Geschwindigkeit von 45 Umdrehungen in der Minute ohne Unterbrechung um eine Vertikalachse rotiert.

Bei Versuch R_3 (Abb. 71) wurde die Pflanze mittels eines Drahtes, der an zwei Latten befestigt war, in ihrer aufrechten Lage festgehalten. Unter dem Einflusse der Fliehkraft bildete sich in dieser aufrecht-senkrechten Zwangslage Reaktionsholz auf der dem Rotationsmittelpunkt abgekehrten Sproßseite. Der freie Terminaltrieb neigte sich zur Rotationsmitte.

Bei Versuch R_5 (Abb. 70) wurde die Pflanze mittels einer Schnur gegen die Rotationsmitte bis in die Horizontale gebogen und hierauf rotiert. Hier

bildete sich im basalen Schaftteil Rotholz auf der zur Rotationsmitte abgekehrten Sproßseite. In einer schräg-aufwärts gerichteten Schaftzone hörte das Rotholz auf, um mit dem Überschreiten dieser Schaftneigung wieder auf der Gegenseite, also auf der zur Rotationsmitte zugekehrten Seite, aufzu-

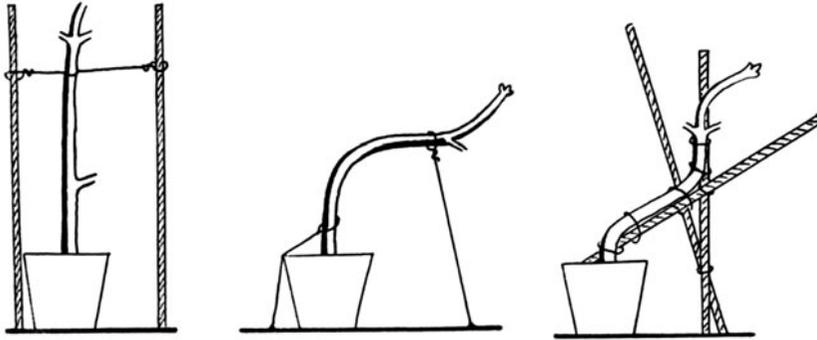


Abb. 73. Die Zeichnungen bringen die schematische Darstellung der Versuche R_3 , R_5 und R_6 mit den durch die Rotation der Pflanzen verursachten Reaktionsholzanordnungen.

treten. Der freie, noch krautige Terminaltrieb spielte sich auch hier in eine zur Rotationsmitte geneigte Wuchsrichtung ein.

Versuch R_6 (Abb. 72) bringt eine Pflanze, die im basalen Schaftteil gegen die Rotationsmitte so stark geneigt wurde, daß sie jenes Neigungsverhältnis

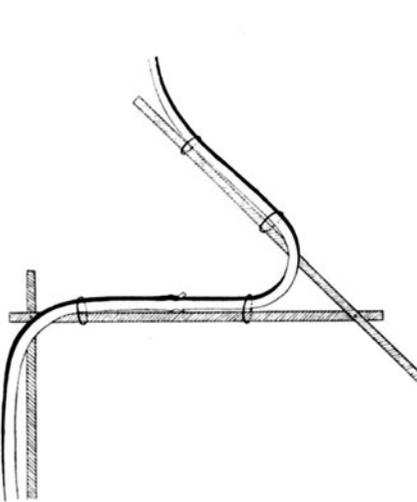


Abb. 74. Versuch 7/30. Ein aufrechter Trieb von *Acer pseudoplatanus* wurde horizontal und schräg rückgebogen und in dieser Lage an Holzplatten festgehalten.

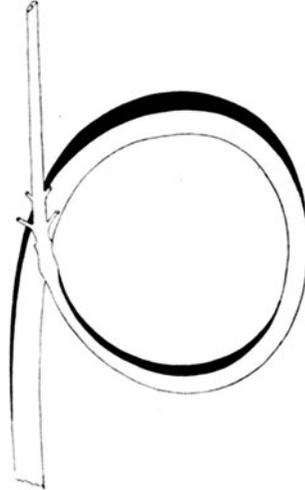


Abb. 75. Versuch 1/30. Im Kreis gebogener, ursprünglich aufrecht stehender Sproß von *Acer pseudoplatanus*.

erreichte, das vorher bei *Versuch R_5* aus der Versuchsstellung des freien Terminaltriebes dieser Versuchspflanze ermittelt wurde. Der folgende terminale Schaftteil mit Ausschluß des jüngsten, noch krautigen Terminaltriebes wurde wieder in die Senkrechte aufgebogen und die Pflanze in dieser

Zwangsstellung an Latten festgehalten. Die Rotation verursachte hier im basalen Schaftteil Rotholz auf jener Sproßseite, die von der Rotationsmitte abgekehrt war. In der schräg abgebogenen Schaftzone, also in den Querschnitten, deren Achsrichtung mit der Wuchsrichtung der freien Terminaltriebe übereinstimmte, bildete sich kein Rotholz. In der folgenden, in die Senkrechte aufgebogenen Schaftzone war wieder Rotholz auf der von der Rotationsmitte abgewendeten Schaftseite angeordnet. Die freien Terminaltriebe wuchsen auch bei diesem Versuche in jene, der Rotationsmitte zugekehrten Wuchsrichtung ein, die wir schon bei *Versuch R₅* festgestellt haben und die auch auf Abb. 72 deutlich sichtbar ist.

Diese geneigte Wuchsrichtung der noch krautigen Terminaltriebe weist das entgegengesetzt gleiche Neigungsverhältnis auf, wie die Resultierende aus Schwerkraft und Fliehkraft, sie ist also zur Wirkungsrichtung dieser Resultierenden gerade entgegengesetzt gerichtet. Die krautigen Triebe wuchsen in allen Fällen schon nach Ablauf des ersten Rotationstages in diese Richtung ein. Dieselbe Wuchsbewegung vollführten Gräser und Urtica-Arten, die sich in den Versuchstöpfen neben den Kiefernpflanzen einfanden.

Wie aus Abb. 73 ersichtlich ist, ordnete sich also das Reaktionsholz in allen Fällen zur Wirkungsrichtung der Resultierenden aus Schwerkraft und Fliehkraft in derselben Gesetzmäßigkeit an, wie wir sie früher in Schema Abb. 7, betreffend die Richtung der Massenbeschleunigung durch die Erdschwere kennengelernt haben. Zug- und Druckwirkungen spielten auch hier bezüglich Reaktionsholzbildung keine Rolle!

Diese Rotationsversuche beweisen demnach neuerlich die Richtigkeit der früher gemachten Feststellung, daß es sich beim Reaktionsholze um eine Wuchsreaktion handelt, die, *nach statischem Grundgesetz ausgerichtet, der Behauptung jener Körperstellung des Baumes dient, die derselbe vermöge seiner genotypisch bestimmten inneren Wuchsrichtung im Kräftefeld der Massenbeschleunigung einzunehmen bestrebt ist!*

B. Die Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen.

Über Ursachen und Gesetzmäßigkeit der Bildung von Reaktionsholz bei Laubbäumen, das im einschlägigen Schrifttum schlechtweg als Zugholz bezeichnet wird, bestand bisher ebensowenig Einhelligkeit und Klarheit, wie wir es früher bezüglich des Rotholzes der Nadelbäume feststellen konnten.

Die herrschenden Auffassungen schlossen sich hier im Prinzip denen betreffend Rotholz vollkommen an. Auch hier wurden für die Bildung von Zugholz Geotropismus, Geotropismus und das sogenannte mechanische Festigkeitsprinzip verantwortlich gemacht, aber keine der genannten Auffassungen vermochte auch in diesem Falle eine klare und erschöpfende Aufklärung zu geben. JOST¹ und auch GOEBEL² bestätigen, daß eine kausale Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums bei Laubhölzern noch nicht gegeben werden konnte.

Es lagen demnach für meine Untersuchungen bei Laubholz ebensowenig Voraussetzungen vor, wie früher bei Nadelholz. Im Wege einer Versuchs-

¹ JOST: Vorlesungen über Pflanzensoziologie, S. 421 (1913).

² GOEBEL: Organographie der Pflanzen, S. 215 (1913).

führung, die auf den Erfahrungen aufbaute, die ich bei den einschlägigen Untersuchungen mit Nadelholz machte, konnte ich auch hier die Unhaltbarkeit der Annahme des mechanischen Festigkeitsprinzips und des sogenannten Geotropismus als Ursachen für Zugholzbildung durch exakte Versuchsergebnisse bestätigen. Ich darf hier auf meine bezüglichen Ausführungen in der eingangs genannten Arbeit verweisen.

Nachdem ich auch zu meinen übrigen, im Jahre 1932 veröffentlichten Feststellungen über die Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen nichts Neues hinzuzufügen habe, so sei es mir gestattet, die hier aufscheinende Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung an Hand einer verkleinerten Auswahl von Versuchen nur auszugsweise vorzutragen.

Zunächst erlaube ich mir die wichtigsten spezifischen Eigenschaften des Reaktionsholzes (Zugholzes) der Laubholzarten in kurzer Zusammenfassung aufzuzählen: Nach JACCARD¹ besitzt das Zugholz dichtere Lagerung der Holzfasern bei entsprechender Reduktion der Gefäße. Die Zugfasern sind im allgemeinen länger als die Fasern des Druckholzes. Chlorzinkjod färbt Zugholz violett bis rotbraun, während das Druckholz gelbe Farbe annimmt. ENGLER² stellte bei seinem sogenannten geotropen Holz, das mit JACCARDS Zugholz gleichzuhalten ist, ein großes Kontraktionsvermögen fest. Nach meinen Beobachtungen läßt sich das Reaktionsholz (Zugholz) schon mit unbewaffnetem Auge von dem normalen Holze an dem gelblich-weißen bis gelblich-grauen Wachsglanz und bei Esche und Ulme an einer auffallend größeren Lichtdurchlässigkeit unterscheiden. Das Reaktionsholz ist bedeutend härter als das gewöhnliche Holz und schwindet mehr. JACCARD³ fand bei *Alnus*, daß sich das Reaktionsholz an der Luft weniger verfärbt als das gewöhnliche Holz und sich so vom übrigen Holz deutlich abhebt. Es gibt also auch für das Reaktionsholz der Laubholzarten genügend charakteristische Merkmale, um dasselbe vom übrigen Holze mit der notwendigen Sicherheit auch makroskopisch unterscheiden zu können.

1. Die Gesetzmäßigkeit der Reaktionsholzbildung bei Sproßlageveränderungen innerhalb einer Vertikalebene.

a) Bei Laubholzsprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung.

Unter Hinweis auf meine seinerzeitigen einschlägigen Ausführungen genügt die Auswahl der *Versuche 7/30* (Abb. 74) und *1/30* (Abb. 75) zur Ableitung der Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Sproßlageveränderungen von 0 bis 360°.

Versuch 7/30 bringt einen teils horizontal gebogenen und teils schräg aufwärts zurückgebogenen Schaft eines Heisters von *Acer pseudoplatanus*. In allen von der Senkrechten abweichenden Achslagen bildete sich Reaktionsholz oberseitig, und zwar vollständig unabhängig vom Vorwalten einseitiger mechanischer Einwirkungen. So fehlt an der Stelle stärkster Krümmung, also stärkster Druck- und Zugbeanspruchung, Reaktionsholz, weil die Sproß-

¹ JACCARD: Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei waagrechten Ästen von Laubhölzern. Vierteljahresschr. d. Nat. Gef. in Zürich 1917.

² ENGLER: Heliotropismus und Geotropismus der Bäume und deren waldbauliche Bedeutung. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. d. forstl. Versuchsw. Zürich 1924.

³ JACCARD: Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 48, 502 (1938).

achsenrichtung daselbst mit der Senkrechten, also mit der ursprünglichen, aus der inneren Wuchsrichtung hervorgegangenen Sproßlage zusammenfällt. In allen anderen Querschnitten ist das Reaktionsholz so angeordnet, daß es, vermöge seiner auf vermehrte Zugwirkung ausgerichteten Gewebespannung, den betreffenden Sproßteil auf kürzestem Wege in die ursprüngliche, aufrechte Wuchsstellung zu bringen trachtet.

Versuch 1/30, der an *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* und an *Quercus sessiliflora* ausgeführt wurde, bringt die Anordnung des Reaktionsholzes mit zugehöriger Jahresringexzentrizität in geschlossenem Kreise, also in allen Sproßlagen von 0 bis 360°. Hier zeigen ebenfalls alle Sproßlagen, deren Achsrichtung von der Senkrechten abweicht, oberseitig angeordnetes Reaktionsholz mit Jahresringepitrophie, die in der Horizontalen, also bei Sproßneigungen von 90 und 270° je ein Maximum erreicht. Die ursprüngliche, aufrecht-senkrechte Lage und die nach abwärts orientierte senkrechte Sproßlage weisen hingegen konzentrische Jahresringe bei Fehlen von Reaktionsholz auf.

Aus vorstehenden Versuchen geht demnach die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Laubholzsprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung für alle Sproßneigungsgrade von 0 bis 360° in lückenloser Weise hervor.

Wenn wir die Gesetzmäßigkeit in der Anordnung des Reaktionsholzes und die Intensität der Jahresringexzentrizität bei Laubholz mit jener bei Nadelholz an Hand der bezüglichen *Versuche 1/30*, bzw. *8 b/28* und *36* vergleichen, so ergibt sich *zwischen Laub- und Nadelholz nur insofern ein Unterschied, als die Anordnung des Reaktionsholzes und die Jahresringhypertrophie bei Laubholz oberseitig (epitroph), bei Nadelholz hingegen unterseitig (hypotroph), aufscheint. Hierbei ist die Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes bei Laubholz und jene des Reaktionsholzes bei Nadelholz, vermöge der durch diese Holzgewebe herbeigeführten charakteristischen Verschiebungen in den Gewebespannungen, die gleiche*. Es obliegt demnach dem Reaktionsholz bei Laubbäumen dieselbe Funktion wie dem Rotholz bei Nadelbäumen, nur erfolgt bei *Laubbäumen* die aufrichtende sekundäre Wuchsbewegung der verholzten Sprosse durch *einseitig vermehrte Zugspannung* im Sproß, während das Rotholz bei *Nadelbäumen* dieser biologischen Funktion im Wege *einseitig vermehrter Druckspannung* gerecht wird. *Hierbei stellt sich das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung bei Laubholz ebenso als eine Funktion des Sproßneigungsverhältnisses dar, wie wir es früher bei Nadelholz feststellen konnten.*

b) Bei Laubholzsprossen mit geneigter innerer Wuchsrichtung.

Weil für diesen Fall gar keine Voraussetzungen gegeben waren, sah ich mich veranlaßt, hier ein besonders umfangreiches Versuchsmaterial heranzuziehen. Ich führte vielfache Krümmungs- und Neigungsversuche an jungen, wüchsigen, möglichst geraden und wenig verzweigten Sprossen von *Ulmus campestris*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer negundo* und *Quercus sessiliflora* aus. Hierbei mußte besonders beachtet werden, daß die Versuchsobjekte nicht in ungünstige Lichtverhältnisse geraten, weil durch Auftreten von Assimilatmangel eine starke Abschwächung der Wuchsreaktion zu besorgen ist. Weiter mußten in der kritischen Sproßzone alle Nebensprosse entfernt und jede Neubildung von Nebensprossen während der Laufzeit des Versuches verhindert werden. Auch mußte darauf Bedacht genommen wer-

den, daß mit der Sproßneigung, bzw. Krümmung nicht gleichzeitig eine Sproßdrehung um die Sproßachse einherging. Es durfte auch keine Abweichung der Neigungs- bzw. Krümmungsebene von der senkrechten Lage derselben erfolgen. Ich führe diese für eine exakte Versuchsführung hier besonders erforderlichen Voraussetzungen deshalb an, weil die Nichtbeachtung dieser Bedingungen zwangsläufig zu unbrauchbaren Versuchsergebnissen führen muß und bei von anderer Seite durchgeführten Versuchen

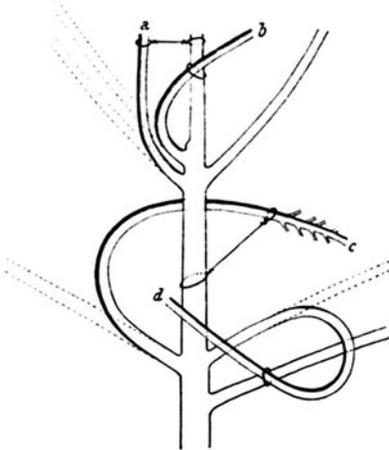


Abb. 76. Versuch 15/30. Reaktionsholzanordnung bei nach aufwärts und nach abwärts gekrümmten Ästen von *Ulmus campestris*.

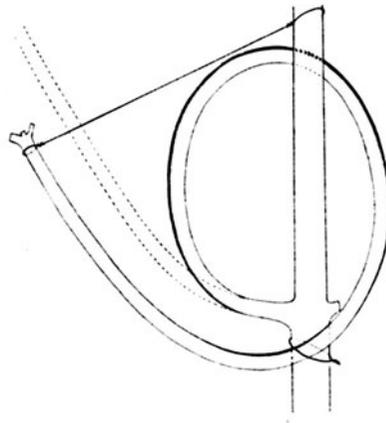


Abb. 77. Versuch 125/30. Ein Ast von *Praxinus excelsior* wurde im Kreise nach aufwärts überkrümmt und in seiner neuen Lage durch Draht festgehalten.

bereits zu Mißverständnissen und unrichtigen Schlußfolgerungen Anlaß gegeben hat.¹

Zunächst wird eine Versuchsreihe vorgeführt, welche die Anordnung des Reaktionsholzes bei Sprossen aufzeigt, die in der Vertikalen nach aufwärts geneigt bzw. überkrümmt worden sind. Um die Ergebnisse der einzelnen Versuche mit dem bezüglichen Verhalten der Nadelholzäste leichter vergleichen zu können, wird die hier aufscheinende Gesetzmäßigkeit in der Wirkungsrichtung der Reaktionsholzbildungen mit dem für Nadelholzäste in Abb. 8 aufgestellten Schema fallweise in Vergleich gebracht.

Versuch 15/30 a (Abb. 76) bringt die Anordnung des Reaktionsholzes bei einem in die Senkrechte aufgerichteten Ast von *Ulmus campestris*. Im basalen Astteil findet sich zunächst kein Reaktionsholz. Diese Stellung entspricht der Stellung *a* in Abb. 8. In allen folgenden Astquerschnitten, deren Astachsen diese Stellung *a* bereits überschritten haben, bildet sich Reaktionsholz auf der zur ursprünglichen Sproßlage zugekehrten Astseite, also innerhalb der Zone *e* bis *a* mit der Wirkungsrichtung zur Stellung *a*.

Versuch 15/30 b (Abb. 76) zeigt an einem Schwesteraste des vorangeführten Versuches die Anordnung des Reaktionsholzes bis in die zur ursprünglichen Aststellung jenseits der senkrechten Symmetrieebene korrespondierend gelegenen Sproßlage, also bis zur Stellung *c*. Auch bei diesem

¹ JACCARD: Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 48 (1938).

Versuch stimmt die Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes mit Schema Abb. 8, Sproßneigungszone *c* bis *e* bis *a*, vollkommen überein.

Versuch 15/30 c (Abb. 76) stellt einen Ast derselben Ulme dar, der über die aufrechte Stellung *e* bis über die Horizontalstellung *h* gebogen wurde. Die Anordnung des Reaktionsholzes bleibt also in der Horizontalen und auch über diese hinaus auf der zur ursprünglichen Aststellung zugekehrten Astseite erhalten. Die Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes steht demnach auch hier in Übereinstimmung mit Schema Abb. 8.



Abb. 78. Ersatzgipfelbildung an *Acer negundo* nach Entfernung des Gipfeltriebes.

Versuch 125/30 (Abb. 77) stellt einen selten schönen Astkrümmungsversuch an *Fraxinus excelsior* dar. Dieser Versuch zeigt die Anordnung des Reaktionsholzes bei nach aufwärts erfolgter Überkrümmung von Laubholzästen in allen Astneigungslagen von 0 bis 360°, also in allen in Abb. 8 eingezeichneten Stellungen. Im basalen Astteil fehlt auch hier ent-

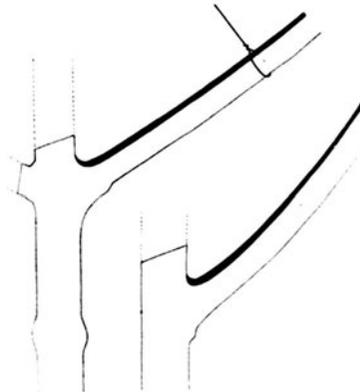


Abb. 79. Reaktionsholzanordnung bei Ästen von *Fraxinus excelsior*, deren Korrelationsverhältnis sich durch Entfernung des Schaftgipfels günstiger gestaltet hat.

sprechend der Astlage *a* Reaktionsholz. In allen folgenden Astachsenlagen bis nahe der Stellung *b* ist Reaktionsholz mit der Wirkungsrichtung zur ursprünglichen Astlage *a* angeordnet. In der Stellung *b* hört die Reaktionsholzbildung auf, um in den folgenden Astachsenlagen entsprechend den Stellungen der Zone *b* bis *a* nahe der Stellung *a* auf der Astkrümmungsseite wieder aufzutreten. Mit dem Einspielen des Astgipfels in die Astlage *a* hört abermals jedwede Reaktionsholzbildung auf. Wir sehen also auch bei diesem Versuch vollkommene Übereinstimmung mit Schema Abb. 8.

Versuch 15/30 d (Abb. 76) zeigt nun der Vollständigkeit halber an einem Aste von *Ulmus campestris* die Anordnung des Reaktionsholzes bei in der Vertikalebene nach abwärts überkrümmten Laubholzästen. Leider war eine

Aufkrümmung über die Senkrechte wegen Bruchgefahr bei keinem Objekte zu erreichen. Zur Feststellung der Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung genügt aber die vorliegende Versuchsanordnung vollständig. Es wurde abermals die Ulme als Versuchspflanze gewählt, weil gerade diese Holzart, vermöge ihrer straffen Astauslage mit klar abgezeichnetem Ablaufwinkel, daher großer statischer Empfindlichkeit, selbst bei sehr dünnen Ästen und geringen Lageveränderungen stark reagiert und hierbei Reaktionsholz bildet, das sich durch auffallenden Wachsglanz und große Lichtdurchlässigkeit vom übrigen Holze deutlich unterscheidet. Die Wahl stark reagierender Holzspresse ist bei der vorliegenden Versuchsanordnung deshalb notwendig, weil bei Laubholzästen die Neigungsdifferenz zwischen der in Abb. 8 mit *a* bezeichneten Ursprungsstellung und der mit *b* bezeichneten korrespondierenden Aststellung in der Regel gering ist und aus diesem Grunde innerhalb der von diesen beiden Stellungen eingeschlossenen Neigungszone *a* bis *b* nur entsprechend schwache Wuchsreaktionen ausgelöst werden können. Bei Ästen, deren innere Wuchsrichtung von der Horizontalen nur wenig oder nicht abweicht, kommt es innerhalb der Zone *a b* naturgemäß zu keiner merklichen Reaktionsholzbildung. Hingegen wächst mit der Größe der Abweichung der inneren Wuchsrichtung des Sprosses von der Horizontalen auch die Intensität der Reaktionsholzbildung innerhalb der zugehörigen Neigungszone *a b*. Sprosse, deren innere Wuchsrichtung der aufrecht-senkrechten Wuchsstellung sehr nahe kommt, sind für den vorliegenden Versuch aus begreiflichen Gründen ebenfalls wenig geeignet. Wir sehen also, daß die Auswahl des geeigneten Versuchsmaterials gerade beim vorliegenden Versuch, aber auch bei allen übrigen Versuchsanstellungen, von allergrößter Wichtigkeit ist. Ich kann auf diesen Umstand nicht genug stark hinweisen, um Mißverständnissen und unrichtigen Auslegungen unklarer Versuche vorzubeugen!

Beim vorliegenden *Versuch 15/30 d* war der Neigungsabstand zwischen den Aststellungen *a* und *b* so groß, daß es innerhalb der fraglichen Zone *a b* zu einer deutlichen oberseitigen Reaktionsholzbildung kommen konnte. Wir finden also in der Stellung *a* kein Reaktionsholz, in der Zone *a b* Reaktionsholz oberseitig, also gemäß Schema Abb. 8 mit der Wirkungsrichtung zur Stellung *a*, in der Stellung *b* fehlt abermals Reaktionsholz und in allen übrigen Aststellungen ist das Reaktionsholz auf der morphologischen Astunterseite angeordnet, also mit der Wirkungsrichtung von der Stellung *b* weg. Wir finden daher neuerdings volle Übereinstimmung mit Schema Abb. 8.

Aus den *Versuchen 125/30* und *15/30 d* ist weiter ersichtlich, daß die Intensität in der Reaktionsholzbildung mit der Zunahme der Abweichung der Sproßlage von der nächstgelegenen reaktionsholzfremen Sproßstellung in einem bestimmten Verhältnis wächst, um in der Zonenmitte ein Maximum zu erreichen. Dieses Maximum nimmt mit der zugehörigen Zonengröße zu. Es besteht demnach auch betreffend die Gesetzmäßigkeit im Intensitätsverhältnis der Reaktionsholzbildung grundsätzliche Übereinstimmung zwischen Laub- und Nadelholz.

Die vorstehende Versuchsreihe hat demnach ergeben:

1. Die zonale Verteilung des Reaktionsholzes bei Laubholzsprossen mit aufwärts geneigter innerer Wuchsrichtung deckt sich betreffend die Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes vollständig mit der früher festgestellten analogen Gesetzmäßigkeit bei Nadelholzästen mit gleicher innerer Wuchsrichtung.

2. Nachdem die biologische Funktion des Reaktionsholzes bei Laubholz auf Zugwirkung, jene beim Rotholz des Nadelholzes hingegen auf Druckwirkung beruht, ergibt sich innerhalb der Reaktionszonen bei Laubholz eine antagonistische Anordnung des Reaktionsholzes zur jenen bei Nadelholz.

3. Bezüglich Gesetzmäßigkeit in der Intensität der Reaktionsholzbildung besteht grundsätzliche Übereinstimmung zwischen Laub- und Nadelholz.

2. Die Reaktionsholzbildung bei Laubholzsprossen als Folge von Korrelationsverschiebungen im Sproßsystem (Ersatzgipfelbildung.)

Die schwächer ausgeprägte Kronensymmetrie und die geringere Steifheit in der Kronenform beim Laubholze könnten zu der Annahme verleiten, daß das Laubholz auf Veränderungen im Korrelationsverhältnis der Sprosse weit weniger reagiert als das Nadelholz. Demgegenüber haben meine einschlägigen Untersuchungen ergeben, daß auch hier, und zwar selbst an weniger wuchsenenergetischen Sprossen deutliche gesetzmäßige Wuchsreaktionen auftreten.

Wie stark sich die hier zu untersuchende Wuchsreaktion bei wuchskräftigen Sprossen auswirkt, zeigt der auf Abb. 78 dargestellte Kronenteil eines entgipfelten Bäumchens von *Acer negundo*. Die kräftigsten Seitensprosse haben nach Entfernung des Schaftgipfels bereits innerhalb einer Vegetationsperiode Aufkrümmungen vollbracht, die nahezu rechtwinkligen Schaftknickungen gleichkommen.

Wir wollen nun an einigen Beispielen die hier auftretende Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung ableiten.

Versuch 29/30 (Abb. 79) führt einen Ast von *Fraxinus excelsior* vor, dessen Ablaufwinkel verhältnismäßig groß war. Bei Versuchsanstellung wurde der Schaft knapp oberhalb der Astabzweigung abgesägt. Während der nun folgenden Vegetationsperiode stellte ich den Ast bezüglich seines Neigungsverhältnisses unter Kontrolle. Letztere ergab wider Erwarten keine merkliche Veränderung in der Sproßlage. Die nach Ablauf der Vegetationsperiode vorgenommene Untersuchung der Sproßquerschnitte stellte hingegen eine deutliche Epitrophie mit schön ausgeprägtem, gelblich-grauem und wachsglänzendem Reaktionsholz fest, das sich auch im durchscheinenden Licht durch seine wesentlich größere Lichtdurchlässigkeit vom übrigen Holz ganz prägnant unterscheiden ließ. Die Reaktionsholzbildung konnte im vorliegenden Falle entweder als Folge der durch die Entfernung des oberen Schaftteiles verursachten Verschiebung im Korrelationsverhältnis der verbleibenden Sprosse oder als Reaktion auf eine Sproßsenkung erklärt werden, die durch verstärktes Wachstum und die damit verbundene Schwerpunktsverschiebung entstanden sein konnte. Der vorliegende Versuch ließ also zwei Erklärungsmöglichkeiten für Reaktionsholzbildung zu. Um hier Klarheit zu erhalten, stellte ich folgenden Versuch an.

Versuch 28/30 (Abb. 79) bringt ebenfalls einen Eschenast mit verhältnismäßig großem Ablaufwinkel. Auch hier wurde der Schaftgipfel oberhalb des Versuchsastes abgesägt. Desgleichen wurde auch der Schwesterast entfernt. Der Versuchsast selbst wurde, zur Vermeidung einer eventuellen Astsenkung, mit Draht entsprechend festgehalten. Auch in diesem Falle konnte während der nun folgenden Vegetationszeit keine Aufrichtung des Versuchsobjektes beobachtet werden. Die mit Abschluß der Vegetationsperiode vorgenommene Untersuchung der Astquerschnitte ergab, wie beim vorhergehenden Versuch, starke Jahresringepitrophie mit ausgeprägter Reaktionsholzbildung. Nachdem

im vorliegenden Falle weder Sproßneigung noch eine Sproßdrehung (Torsion) in Frage kam, so konnte die Reaktionsholzbildung im Sinne der früher abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten nur durch die Veränderungen im Korrelationsverhältnis, bzw. durch die entsprechende Verschiebung in der inneren Wuchsrichtung des Sprosses, ausgelöst worden sein. Hierbei muß aus der oberseitigen Anordnung des Reaktionsholzes auf eine Aufrichtung der inneren Wuchsrichtung des Sprosses geschlossen werden. Die Tatsache, daß trotz oberseitiger Reaktionsholzbildung keine Astaufrichtung erfolgte, hängt lediglich mit der ungünstigen Auswirkung der flachen Astlage bezüglich des

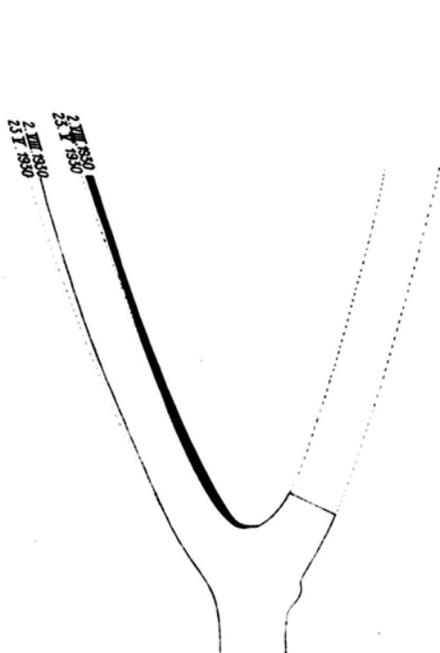


Abb. 80. Versuch 84/30. Reaktionsholzanordnung bei einem Zwieseltriebe von *Fraxinus excelsior* nach Entfernung des Schwestertriebes.

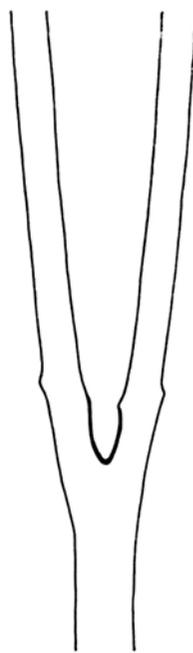


Abb. 81. Versuch 147/29. Zwiesel von *Fraxinus excelsior* mit unbeschädigten, gleichwertigen Zwieselästen.

statischen Momentes zusammen. Dieser Versuch erbringt demnach den Nachweis dafür, daß die sekundäre Wuchsbewegung verholzter Sprosse kein Maßstab für das Vorwalten einer statischen Wuchsreaktion ist. Hier kann allein das Reaktionsholz eindeutige Aufklärung geben.

Versuch 84/30 (Abb. 80) zeigt die Bildung von Reaktionsholz an einem Zwieseltriebe von *Fraxinus excelsior* nach Entfernung des Schwestertriebes. Der Versuch wurde am 23. Mai 1930 angestellt. Am 2. August desselben Jahres konnte bereits eine merkliche Sproßaufrichtung festgestellt werden, die sich bis Oktober 1930 nicht mehr wesentlich änderte. Die mit Abschluß der Vegetationsperiode vorgenommene Untersuchung des Sprosses ergab ebenfalls Jahresringepitrophie mit deutlicher Reaktionsholzbildung. Es weisen demnach in diesem Falle sowohl die oberseitige Anordnung des Reaktionsholzes als auch die Sproßaufrichtung auf eine Verschiebung der inneren Wuchsrichtung nach oben hin.

Versuch 147/29 (Abb. 81) stellt als Gegenstück zum vorhergehenden Versuch einen naturbelassenen Eschenzwiesel dar, dessen Zwieseltriebe trotz schräg-aufwärts gerichteter Lage keinerlei Reaktionsholz aufweisen. Hier fehlt Reaktionsholz, weil sich im Korrelationsverhältnis der Sprosse nichts geändert hat und weil die Sprosse eine der inneren Wuchsrichtung entsprechende Wuchsstellung einnehmen. Dieser Fall ist ein Gegenstück zum früher auf Abb. 66 gezeigten Tannenzwiesel.

Anschließend führe ich hier *Versuch 142/29* (Abb. 82) an. Dieser bringt einen wüchsigen Heister von *Acer negundo*, dessen Gipfeltrieb am 27. April

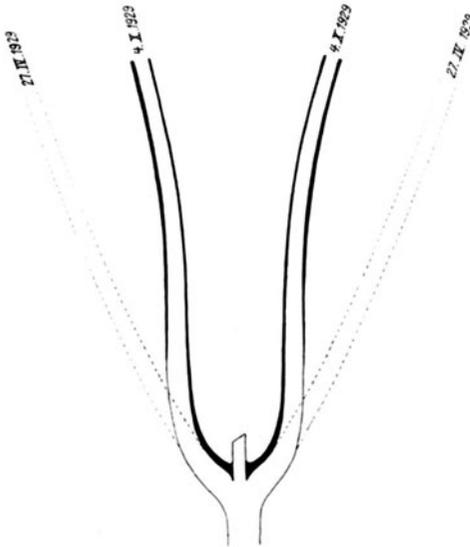


Abb. 82. Versuch 142/29. Reaktionsholzanordnung und Aufrichtung der obersten Äste von *Acer negundo* nach Entfernung des zugehörigen Schaftgipfels.

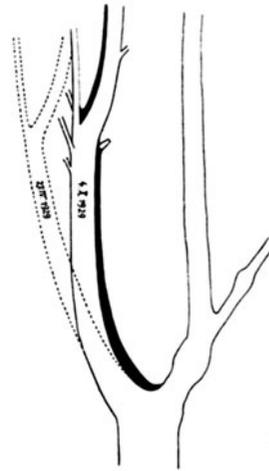


Abb. 83. Versuch 143/29. Reaktionsholzbildungen und sekundäre Wuchsbewegungen innerhalb einer Eichenkrone, verursacht durch Verschiebungen im korrelativen Spannungsgleichgewicht der Baumkrone.

1929 entfernt wurde. Am 4. Oktober desselben Jahres konnte bei den obersten zwei Ästen bereits eine teilweise Aufrichtung in die Senkrechte festgestellt werden. In diesen Sprossen bildete sich zunächst weißes, beinhartes Holz oberseitig. Diese Reaktionsholzbildung wurde im oberen Teil der Sprosse noch im Laufe derselben Vegetationsperiode von antagonistisch angeordnetem Reaktionsholz abgelöst. Wir haben hier eine Parallele zu dem früher besprochenen *Kiefernversuch 5 b a*. Auch im vorliegenden Fall erklärt sich die oberseitige Reaktionsholzbildung aus der Aufrichtung der inneren Wuchsrichtung, verursacht durch die Verschiebung im Korrelationsverhältnis. Dieses Reaktionsholz hat im Wege vermehrter einseitiger Zugspannung zu einer derart starken Aufkrümmung der Sprosse geführt, daß die oberen Sproßteile über die neue, reaktionsholzfremde Sproßlage, die der neuen inneren Wuchsrichtung der Sprosse entspricht, hinaufgezogen worden sind. Die Folge dieser teilweisen Überschreitung der reaktionsholzfremden Sproßlage war die Bildung des antagonistisch angeordneten Reaktionsholzes in den betreffenden Sproßteilen. Dieses Reaktionsholz bezweckte die Rück-

führung der überkrümmten Sproßteile in die Sproßlage der neuen inneren Wuchsrichtung dieser Sprosse. Wir sehen demnach auch in diesem Falle das Reaktionsholz zur neuen reaktionsholzfremen Aststellung in voller Gesetzmäßigkeit angeordnet. Auch hier geht aus der Reaktionsholzanordnung hervor, daß die reaktionsholzfreme Sproßstellung eine steil-schräge Richtung angenommen hat. Als Resultierende der beiden, durch die antagonistische Reaktionsholzanordnung bedingten, entgegengesetzt gerichteten, sekundären Wuchsbewegungen, ist die bekannte Lyraform entstanden.

Schon diese bescheidene Auswahl von Versuchen genügt, um den eindeutigen Nachweis zu erbringen, daß sich die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung bei Korrelationsverschiebungen, die sich zugunsten des Sprosses auswirken, beim Laubholz im Prinzip gleich verhält wie im analogen Falle beim Nadelholz. *Das Reaktionsholz ordnet sich demnach auch*



Abb. 84. *Lepidium*wurzeln nach der Rotation senkrecht zur horizontalen Klinostatenachse. Der schwarze Punkt in der Mitte stellt die Klinostatenachse dar. Der gestrichelte Pfeil gibt die Bewegungsrichtung an. Es sind die vier möglichen Fälle der Anordnung angegeben und die dabei auftretenden Krümmungen eingezeichnet. — Nach ZIMMERMANN (E. BÜNNING, Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen, S. 236).

hier in vollständiger Übereinstimmung mit dem früher entwickelten Reaktionsholzbildungsgesetz jeweils bezüglich jener inneren Wuchsrichtung an, die dem bestehenden Korrelationsverhältnis in der Baumkrone entspricht. Im übrigen erlaube ich mir, um Wiederholungen zu vermeiden, auf die beim Nadelholz gemachten bezüglichen Feststellungen zu verweisen.

Zum Schlusse gestatte ich mir noch ein praktisches Beispiel, dem man in jeder Laubholzkrone begegnen kann und das ebenfalls auf Verschiebungen im Korrelationsverhältnis der Baumkrone beruht, an einer jungen Eichenkrone aufzuzeigen.

Dieses Beispiel bringt der *Versuch 143/29* (Abb. 83). Hier ist in der unteren Abzweigung der rechte, ursprünglich herrschende Terminalsproß gegenüber dem benachbarten Seitensproß im Wachstum zurückgeblieben. In der oberen Verzweigungsstelle hat hingegen der linksseitig angeordnete Terminaltrieb die Führung gegenüber dem nach rechts abzweigenden Seitensproß eingeübt. In beiden Fällen konnte bei den die Führung übernehmenden Sprossen eine starke innenseitige Epitrophie festgestellt werden, die zur Aufrichtung der betreffenden Sprosse führte. Auch hier ist das Reaktionsholz, dessen Bildung und Anordnung in vollständiger Übereinstimmung zu den vorangeführten Versuchen steht, zweifelsohne durch Korrelationsverschiebungen verursacht worden, die sich als Folge des Führungswechsels im Sproßsystem eingestellt haben. Nachdem hier außerordentlich wuchskräftige Sprosse eines jungen Baumes vorlagen, war die Verschiebung im Korrelationsverhältnis zu deren Gunsten so groß, daß sich für diese Sprosse eine neue innere Wuchsrichtung ergab, die der Senkrechten nahekam. Die hier auftretenden sekundären Wuchsbewegungen führten letzten Endes zu einer allmählichen Ausgleichung der auf Korrelation beruhenden Schaftkrümmungen bzw. Schaftknickungen. Es kommt deshalb dieser Art von Reaktionsholzbildung grundlegende Bedeutung betreffend die Schaftausformung unserer Laubbäume zu!

Derartige sekundäre Wuchsbewegungen verholzter Laubholzsprosse kommen naturgemäß auch bei Ästen höherer Ordnung und innerhalb beliebiger Bewegungsebenen vor. Sehr gut sind solche Wuchsbewegungen bei mehr oder weniger horizontalen Zweigsystemen zu beobachten. Man hat hier irrtümlicherweise heliotropische Wuchsbewegungen angenommen.¹ Aus der Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung geht hingegen mit absoluter Klarheit hervor, daß es sich auch hier um sekundäre Wuchsbewegungen handelt, die Verschiebungen im Korrelationsverhältnis zur Ursache haben. Dafür zeugt folgender, von mir angestellter Versuch:

Es wurde von einem horizontal verzweigten Astzweisel eines Bergahorns ein Zwieselast entfernt und der verbliebene, wuchsenenergetische Schwesterast gegen den Aststumpf mit einem schwarzen Tuch abgeblendet. Im übrigen stand der Ast im vollen Genuß der Sonneneinstrahlung. Ungeachtet der einseitigen Abblendung stellte sich bereits innerhalb einer Vegetationsperiode eine deutliche Astkrümmung nach der abgeblendeten Seite, also in der Richtung zum abgesägten Ast hin, ein. Daß derartige sekundäre Wuchsbewegungen durch seitliche Lichtwirkung im Wege heliotropisch abgelenkten embryonalen Wachstums und dadurch verursachter seitlicher Verschiebung des Schwerpunktes, also durch phototropische Lageveränderung des Sprosses, unterstützt werden, ist selbstverständlich. Unbeschadet dessen kann aber hier bei exakter Auseinanderhaltung von Ursache und Wirkung bezüglich der sekundären Wuchsbewegung bereits verholzter Sprosse von keiner heliotropischen Wuchsreaktion die Rede sein, denn meine Abblendungsversuche an Laubholzheistern haben ergeben, daß die verholzten Sprosse keineswegs mit einer Reaktionsholzbildung reagieren, deren Wirkungsrichtung mit der heliotropischen Reizrichtung übereinstimmt. Es bildet sich im Gegenteil bei heliotropischen und phototropischen Ablenkungen der Sprosse von jener Wuchslage, die der inneren Wuchsrichtung dieser Sprosse entspricht, Reaktionsholz, dessen Wirkungsrichtung zur Richtung des heliotropischen Reizes direkt entgegengesetzt orientiert ist. *Damit ist erwiesen, daß im vorliegenden Falle von einer heliotropischen Wuchsreaktion verholzter Sprosse nicht gesprochen werden kann.* Ich betone dies deshalb, weil im Schrifttum in manchen Fällen von derartigen angeblichen heliotropischen sekundären Wuchsbewegungen gesprochen wird, obwohl ich bereits im Jahre 1932 die Unhaltbarkeit dieser Annahme begründet habe. Hier gibt das Reaktionsholz in jedem Falle klare Auskunft.

Wie bereits festgestellt wurde, liegt die physiologische Bedeutung der hier besprochenen Reaktionsholzbildung in der Auslösung einer sekundären Wuchsbewegung des betreffenden Sprosses, die der Achsrichtung des zugehörigen Sprosses nächst niederer Ordnung zustrebt. Hierdurch werden sproßknickungen, die durch korrelativen Einfluß entstanden sind, bei Eintritt geänderter Korrelationsverhältnisse (natürliche Abgliederung, endständiger Blütenstand, Wuchsstockung, Erkrankung oder gewaltsame Entfernung des Terminaltriebes, Nichtausbildung des letzteren durch Knospenverletzung oder Knospenverlust usw.) allmählich ausgeglichen oder abgeschwächt.

Diese ausgleichenden sekundären Wuchsbewegungen verholzter Sprosse haben große Ähnlichkeit mit dem sogenannten Autotropismus. Bekanntlich versteht man unter Autotropismus das Bestreben der Pflanzen, aufgezogene Krümmungen wieder auszugleichen. Hierbei sollen nicht äußere, sondern innere, in der Pflanze selbst liegende Veränderungen als Reiz wirken.

¹ ENGLER: Heliotropismus und Geotropismus der Bäume, S. 271.

Bezüglich der Holzgewächse sind wir aber durch vorstehende Untersuchungen in dieser Frage zu einer weit präziseren Fassung gekommen, indem wir an Hand von Versuchen erkannt haben, daß die *hier auftretenden ausgleichenden Wuchsbewegungen als statische Bewegungen aufzufassen sind, die durch Reaktionsholz, das im Sinne des früher entwickelten statischen Wuchsgesetzes angeordnet ist, bewirkt werden* und die das allmähliche Einspielen jedes Kronenelementes in die aus dem Korrelationsverhältnis jeweils resultierende innere Gleichgewichtslage zum Ziele haben.

Beim Nadelholz konnten wir im Zuge der Besprechung der Ersatzgipfelbildung feststellen, daß sich überall dort, wo die führende Stellung eines Sprosses im Korrelationsverhältnis gegenüber den anderen Elementen des Sproßsystems von allem Anfang nicht ganz ausgeprägt ist, mit der Zunahme der Vorherrschaft des wuchskräftigsten Sprosses bei den übrigen in den Positionskampf eingetretenen Sprossen eine Reaktionsholzanordnung einstellt, die geeignet ist, die im Kampf zurückstehenden Sprosse gemäß der nun auftretenden Verschiebung im Korrelationsverhältnis vom führenden Sproß abzudrängen. Diese beim Nadelholz gemachte Feststellung veranlaßte mich zur Anstellung zahlreicher konformer Untersuchungen bei Laubholzkronen verschiedener Holzarten. Es ist mir aber in keinem Falle gelungen, hier ein ähnliches Verhalten wie beim Nadelholz festzustellen.

Der hier aufgefundene Unterschied zwischen Nadel- und Laubholz spiegelt sich auch in der Kronenarchitektur dieser beiden Holzartenkategorien in prägnanter Weise wider. Während beim Nadelholz zwischen Schaft und Ast ein Charakterunterschied besteht, der in der Einhaltung einer gegenseitigen, genotypisch abgegrenzten Distanz zum Ausdruck kommt, formt sich die Laubholzkrone in den meisten Fällen aus Sprossen, deren innere Wuchsrichtung von der Senkrechten abweicht. Hierbei besitzen die Kronenelemente beim Laubholz je nach ihrer topophytischen Lage und Wuchsenergie mehr oder weniger steile Achsrichtung, wobei die wuchsenergischsten Sprosse im Laufe weiterer Entwicklung bei günstiger topophytischer Lage zum Teil allmählich die Rolle des Schaftes übernehmen.

Es besteht demnach beim Nadelholz zwischen Schaft und Ast, wenn man sich so ausdrücken darf, ein Klassenunterschied, dessen Abstand im Wege streng gesetzmäßig angeordneter Reaktionsholzbildung in art- und rasse-typischen Grenzen gehalten wird. Dadurch bekommt die Nadelholzkrone im Gegensatz zur Laubholzkrone eine steif-symmetrische Form.

Die Laubholzkrone ist hingegen beweglicher, mannigfaltiger und individueller. Es fehlt ihr aber im Gegensatz zur Nadelholzkrone jene ständige Symmetrieachse, um die sich das Korrelationsverhältnis im Sproßsystem aufbaut, sowie die von dieser Symmetrieachse ausgehende, abweisende Spannkraft, welche die Kronensymmetrie gegenüber den aufstrebenden Ästen zu erhalten hat.

3. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen.

Die einschlägigen Untersuchungen haben ergeben:

1. Wie das Rotholz der Nadelbäume, so ist auch das Reaktionsholz der Laubbäume nicht die Folge mechanischer Spannungsveränderungen im Sprosse; es wird vielmehr durch das Reaktionsholz eine Verschiebung im Gleichgewicht der Gewebespannung bewirkt. Die Bildung und Anordnung

des Reaktionsholzes (Zugholzes) ist demnach nicht als Ausgleich mechanischer Zug- und Druckbeanspruchung aufzufassen; das Reaktionsholz stellt sich vielmehr als ein biologisches Mittel der Holzpflanze dar, das die Pflanze, bzw. den betreffenden Pflanzenteil, befähigt, sich im Wege sekundärer Wuchsbewegungen in jene Wuchsstellung einzuspielen, die der jeweiligen inneren Wuchsrichtung des betreffenden Sprosses entspricht.

2. Während das Rotholz bei Nadelholzsprossen Verschiebungen im Gleichgewicht der Gewebespannung durch vermehrte einseitige Druckwirkung hervorruft, bewirkt das Reaktionsholz bei Laubholzsprossen derartige Spannungsveränderungen durch vermehrte einseitige Zugwirkung.

3. Das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen stimmt betreffend ihre zonale Verteilung mit den bezüglichlichen Gesetzmäßigkeiten beim Nadelholz im Prinzip vollkommen überein. Die Anordnung des Reaktionsholzes beim Laubholz ist aber innerhalb der einzelnen Neigungszonen zu jener des Rotholzes bei Nadelbäumen, bei grundsätzlich gleicher zonaler Verteilung des Reaktionsholzes, antagonistisch. Aus dieser Gegensätzlichkeit ergibt sich angesichts der Tatsache, daß die mechanische Wirkung des Reaktionsholzes bei Laubholz auf Zug, bei Nadelholz hingegen auf Druck eingestellt ist, die vollständige Übereinstimmung in der Gesetzmäßigkeit der Wirkungsrichtung des Reaktionsholzes zwischen Laub- und Nadelholz. Die dynamische Auswirkung des Reaktionsholzes bei Laubholz deckt sich also vollständig mit jener des Rotholzes beim Nadelholz.

Die Gesetzmäßigkeit betreffend Wirkungsrichtung und Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen entspricht demnach gleich wie beim Nadelholz der schematischen Darstellung in den Abb. 7 und 8. Das in Abb. 9 für Trauerformen aufgestellte Schema wurde für Laubholz bisher noch nicht abgeleitet.

4. Bei Verschiebungen im Korrelationsverhältnis des Sproßsystems zugunsten eines Sprosses ordnet sich das Reaktionsholz in diesem Sprosse im Sinne der in Schema Abb. 8 aufscheinenden Gesetzmäßigkeit bezüglich jener inneren Wuchsrichtung des betreffenden Sprosses an, die dem jeweils bestehenden Korrelationsverhältnis in diesem Sproßsystem entspricht. Das Reaktionsholz ist demnach immer so angeordnet, daß es den in ein günstigeres Korrelationsverhältnis geratenen Sproß in die neue, gegenüber der alten Ruhelage steiler gelegene, reaktionsholzfremde Lage hinaufzuziehen trachtet.

Die physiologische Bedeutung dieser Wuchsreaktion liegt sowohl in deren ausgleichenden Wirkung bezüglich jener Sproßknickungen, die auf Korrelationen im Sproßsystem zurückzuführen sind, als auch in der Herbeiführung der ebenso bekannten wie wichtigen Ersatzgipfelbildung.

Aus dem Wesen dieser Wuchsreaktion läßt sich wie im analogen Falle beim Nadelholz das Bestehen einer statischen Wuchsreaktion ableiten. So wird in diesem Falle die Reaktionsholzbildung durch Störungen bzw. Verschiebungen im korrelativen Gleichgewicht des Sproßsystems herbeigeführt, wobei dem Reaktionsholz auch hier die physiologische Aufgabe obliegt, den betroffenen Sproß im Wege sekundärer Wuchsbewegungen in die jeweils gegebene neue innere Gleichgewichtslage allmählich einzuspielen.

Die früher für das Nadelholz im analogen Falle abgeleitete Beziehung zwischen Korrelationsverhältnis, innerer Wuchsrichtung und Reaktionsholzbildung trifft auch für das Laubholz grundsätzlich zu.

5. Hingegen konnte ein Analogon zu jener Rotholzreaktion, die bei jenen Nadelholzsprossen auftritt, deren Korrelationsverhältnis während des Positionskampfes bei der Ersatzgipfelbildung eine Verschlechterung erfahren

hat, bei Laubholz bisher nicht gefunden werden. Der Grund hierfür liegt offenkundig in der genotypisch unterschiedlichen Gestaltung des korrelativen Gleichgewichtssystems bei Laubholz- und Nadelholzkronen.

Während die Nadelholzkrone im Schaft, bzw. im Schaftgipfel, eine ständige Symmetrieachse im korrelativen Gleichgewichtssystem besitzt, um die sich das Spannungsverhältnis der Baumkrone in einer genotypisch geregelten Gesetzmäßigkeit anordnet, fehlt der Laubholzkrone im allgemeinen eine solch ausgeprägte, ständige Symmetrieachse. Damit fehlt aber auch dem Laubholz im allgemeinen jene Spannkraft oder sie ist zumindest nicht im notwendigen Maße ausgeprägt, die der Erhaltung der Kronensymmetrie gegenüber dem Einfluß aufstrebender, besonders wuchsenenergischer Seitensprosse zu dienen hat. Es ist daher aus diesem Grunde wohl begreiflich, warum bisher ein Analogon zur vorgenannten, für Nadelholz charakteristischen Reaktionsholzbildung, bei Laubholz nicht gefunden werden konnte.

6. Die eben zum Ausdruck gebrachte geringere Straffheit, dafür größere Beweglichkeit und Mannigfaltigkeit in der Kronengestaltung der Laubbäume, räumt dem Reaktionsholz gerade bei den Laubholzarten eine hervorragende Rolle betreffend die physiologische Kronengestaltung ein.

Aus Schema Abb. 7 ist ersichtlich, daß wuchsenenergische Sprosse in ihrer mehr oder weniger aufrechten, im günstigen Lichtverhältnis stehenden Sproßlage gegen in diesem Belange ungünstige, durch Eigengewicht oder sonstige Außenweltfaktoren bedingte Sproßsenkungen durch entsprechend angeordnete, starke Reaktionsholzbildung geschützt sind. Hingegen wird der lichtsuchenden Abwärtsbewegung topophytisch ungünstig gelegener Kronenelemente kein merklicher Widerstand entgegengesetzt, weil bei solchen Sprossen die Reaktionsholzbildung wegen der an sich geringen Wuchsenenergie und wegen des verhältnismäßig großen Ablaufwinkels, bzw. der flachanstehenden inneren Wuchsrichtung, daher kleinen bezüglichen Neigungszone (Zone *a* bis *b* in Abb. 8), entweder verschwindend schwach ist oder überhaupt nicht zur Entwicklung gelangt. Die geringe Reaktionsholzbildung bei flachstreichenden oder abwärts geneigten Ästen findet demnach in physiologischer Beziehung klare Begründung.

Die physiologische Kronengestaltung steht bekanntlich auch unter dem Einflusse der sogenannten natürlichen natürlichen Reinigung der Krone, also jener ebenfalls auf physiologischer Grundlage vor sich gehender, nachträglicher Veränderungen im Zweigsystem des Kroneninnern, die durch Absterben und Abspringen von Zweigen, durch Nichtentfaltung von Knospen infolge Lichtmangels, durch endständigen Blütenstand u. dgl. verursacht werden. Hierbei kommt es naturnotwendig zu Korrelationsverschiebungen innerhalb der Baumkrone und damit, wie wir im vorhergehenden feststellen konnten, zur gesetzmäßigen Bildung von Reaktionsholz, dem auch hier im Rahmen genotypischer Wuchsveranlagung besondere formende Bedeutung zukommt.

Wenn man die Vielfältigkeit in der physiologischen Kronengestaltung als das Ergebnis der Wechselbeziehung zwischen den auf genotypischer Grundlage beruhenden, physiologischen Wachstumsvorgängen einerseits und den durch letztere im Wege innerer Spannungsveränderung und Schwerpunktsverschiebung hervorgerufenen sekundären Wuchsbewegungen andererseits in Betracht zieht, so stellt sich die Baumkrone als etwas ständig Labiles dar. Hierbei zeigt sich in jedem Baum das Bestreben, die Anordnung seiner Organe und seinen Aufbau überhaupt im Rahmen erblicher Anlage nach Möglichkeit so zu regeln, daß er den Außenweltfaktoren in physiologischer Beziehung möglichst optimal gegenübersteht. Um die zu diesem Zwecke not-

wendigen Wuchsbewegungen vollführen zu können, besitzt der Baum, neben den tropistischen Wuchsveranlagungen krautiger Pflanzenteile und den bekannten Bewegungsorganen, im Reaktionsholz eine lebenswichtige Einrichtung, vermöge welcher selbst alte verholzte Sprosse fähig sind, sekundäre Bewegungen im Sinne der physiologischen Kronengestaltung auszuführen. Nachdem sich bekanntlich das Laubholz gegenüber dem Nadelholz durch besonders lebhaft physiologische Kronenentwicklung auszeichnet, so kommt der hier bestehenden Beziehung zwischen physiologischer Kronengestaltung und Reaktionsholzbildung besondere Bedeutung zu.

7. Die dem sogenannten Autotropismus krautiger Sprosse ähnliche Wuchsercheinung verholzter Sprosse erklärt sich als eine statische Wuchsreaktion, die durch Verschiebungen im Korrelationsverhältnis des betreffenden Sproßsystems ausgelöst wird und die in einer der Achsrichtung des zugehörigen Sprosses nächst niederer Ordnung zustrebenden sekundären Wuchsbewegung des Sprosses nächst höherer Ordnung sichtbar zum Ausdruck kommt. Diese statischen Wuchsbewegungen, die zur allmählichen Ausgleichung oder Abschwächung von durch Verzweigung entstandener Astknickungen und Astkrümmungen führen, werden durch Reaktionsholz bewirkt, das sich im Sinne des hier abgeleiteten statischen Wuchsgesetzes bildet und anordnet. Diese Wuchsreaktion bezweckt in sinngemäßer Auswirkung der kausalen Beziehung zwischen Korrelationsverhältnis, innerer Wuchsrichtung und Reaktionsholzbildung das allmähliche Einspielen jedes Kronenelementes in jene innere Gleichgewichtslage, die dem durch physiologische oder sonstige Ursachen veränderten Korrelationsverhältnis jeweils entspricht.

C. Geotropismus, Plagiotropismus, Epinastie und mechanisches Konstruktionsprinzip — oder statische Wuchsreaktion?

Die Botanik vertritt derzeit die Auffassung, daß die aufrechte Stellung der Bäume auf einer von der Schwerkraft ausgelösten tropistischen Wuchsreaktion beruht. Man spricht hier bekanntlich von negativem Geotropismus. Diese Auffassung von dem Vorwalten einer geotropischen Wuchsreaktion bei Bäumen führt in logischer Konsequenz zu der Annahme, daß auch die von der Senkrechten abweichenden Wuchsstellungen von Ästen und Schäften auf Ursachen tropistischer Art zurückzuführen sind. Man spricht hier vom Plagiotropismus, wobei man sich über Wesen und Ursache dieser angeblich tropistischen Wuchsreaktion bis heute keine klare und einhellige Vorstellung zu machen vermochte.

So sieht FRANK¹ die plagiotrope Stellung als selbständige Reaktionsweise (Transversalgeotropismus) und stellt den Plagiotropismus dem Orthotropismus entgegen. Diese Auffassung wurde revidiert, als LUNDEGARDH² die Feststellung machte, daß die Seitenwurzel genau denselben Geotropismus zeigt wie die Hauptwurzel, also positiv geotropisch ist. Dem genannten Forscher gelang es bekanntlich festzustellen, daß die Seitenwurzeln in der Horizon-

¹ FRANK: Die natürliche waagrechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870.

² LUNDEGARDH: Lunds Univ. Arsskrift (1917).

talen maximale Reaktion zeigen und daß gleiche Abweichungen von der Horizontalen nach oben und unten bei gleicher Dauer gleichgroße Reize auslösen, während ungleiche Winkel im Sinne ihres Sinus wirken. Damit ist die Auffassung von Plägiotropismus als selbständige tropistische Wuchsreaktion gefallen.

Ältere Physiologen vertraten die Ansicht, daß die plagiotope Lage eines Organs als eine Resultante aus positivem bzw. negativem Geotropismus einerseits und einer anderen Kraft andererseits aufzufassen sei. DUTROCHET¹ glaubte in dem Bestreben der Seitenwurzeln, sich normal zur Hauptwurzel zu stellen, eine solche Innenkraft gefunden zu haben.

LUNDEGARDH² erklärt sich die schräge Ruhelage der Seitenwurzeln einerseits als Resultante aus dem positiven Geotropismus und der sehr umstrittenen sogenannten Längskraftkomponente der Schwerkraft (Schwerkraftkomponente, die mit der Sproßachse zusammenfällt), andererseits als Resultierende der antagonistischen Impulse von positivem und negativem Geotropismus und der Längskraftkomponente der Schwerkraft. Letztere Erklärung benutzt LUNDEGARDH für jene Fälle, in welchen die Heranziehung der Längskraft allein nicht genügt. Hierbei setzt der genannte Forscher weiter voraus, daß die hemmende Wirkung der Längskraft bei Seitenwurzeln sehr viel größer sei als bei der Hauptwurzel. Die Längskraft soll demnach in basiskoper Richtung hemmend, in akriskoper Richtung fördernd wirken. In diesem Zusammenhange soll die positiv-geotropische Reaktion eine größere Präsentationszeit und Reaktionszeit besitzen als die negativ-geotropische Reaktion.

JOST³ findet es mit Recht als unverständlich, weshalb die Längskraft in der Seitenwurzel andere Eigenschaften annehmen soll als in der Hauptwurzel und warum die Seitenwurzel gleichzeitig positiv und negativ geotropisch sein soll, während die Hauptwurzel nur positiv-geotropisch ist.

Zu dem kommt, daß die Wirkung der sogenannten Längskraft überhaupt nicht nachgewiesen ist, denn die hier herangezogene angeblich tonische Wirkung der Längskraft beruht, wie wir im folgenden sehen werden, auf einer irrigen Auslegung von Rotationsversuchen.

Als Beweis für den tonischen Einfluß dieser Längskraftkomponente werden Versuche angeführt, bei denen Wurzeln von *Lupinus*, *Vicia Faba* und *Lepidium* in verschiedenen Lagen rotiert und die Präsentationszeiten verglichen werden. Die Auslegung dieser Versuche ist aber unrichtig. So sieht man darin, daß die Präsentationszeit bei einer auf einer rotierenden Horizontalplatte in radialer Richtung aufliegenden Wurzel größer ist, als auf ruhender Horizontalplatte, einen Beweis für den tonischen Einfluß der Längskraft. In Wirklichkeit handelt es sich um eine Ablenkung der Richtung der Massenbeschleunigung durch das Auftreten der Fliehkraft um 45°. Diese Verringerung in der Abweichung der Sproßachse von der Richtung der Massenbeschleunigung ist die Ursache für die Vergrößerung der Präsentationszeit als Auswirkung des sogenannten Sinusgesetzes! Das hat also mit einer tonischen Beeinflussung durch die Längskraftkomponente der Schwerkraft nichts zu tun.

Bei den nach ZIMMERMANN angeführten Versuchen mit *Lepidium*-Wurzeln, die in der in Abb. 84 ersichtlichen Anordnung auf einem Klinostaten mit

¹ DUTROCHET: Recherches sur la Structure intime. Paris 1824.

² a. a. O.

³ JOST: Pflanzenphysiologie, S. 284.

horizontaler Achse rotiert wurden, wird aus dem Krümmungssinn der Wurzeln die Schlußfolgerung gezogen, daß die Wurzeln in den schwarz gezeichneten Lagen stärker gereizt werden als in den anderen. Diese schwarz gezeichnete Lage ist stets die, auf die die Inverslage folgt. Man schließt daraus, daß die invers angreifende Längskraftkomponente eine vorhergehende Reizung verstärkt und beruft sich dabei auf folgenden Versuch: Werden Wurzeln eine Zeit in der Horizontallage gereizt und dann in die Normallage gebracht, so erfolgt die nachklingende Krümmung später, als wenn die Wurzeln nach der Horizontalreizung in die invers-senkrechte Lage gebracht werden. Daraus schließt man, daß die Längskraft auf das normal orientierte Organ stärker hemmend einwirkt als auf das invers-orientierte Organ und damit sucht man den tonischen Einfluß der Längskraft zu beweisen.

In Wirklichkeit handelt es sich im letztangeführten Falle um den Umstand, daß bei den in die Inverslage gebrachten Wurzeln die statische Reizung nach der vorhergehenden Reizung in Horizontallage nicht unterbrochen wurde, weil es sich hier nach LUNDEGARDHS Versuchen um die labile Ruhelage handelt und bei Vorwalten eines nachwirkenden Reizes jeder Sproß nach statischem Gesetz aus dieser labilen Gleichgewichtslage gebracht werden muß und damit neuer statischer Reizwirkung ausgesetzt ist. Die Krümmung muß demnach bei invers-gestellter Wurzel rascher, energischer und anhaltender vorsichgehen als bei Wurzeln, die in die normale Lage gebracht werden, denn in der Normallage hört die statische Reizung auf. Die nachklingende Wuchsreaktion wird hier sogar im Sinne der Gleichgewichtslehre und im Sinne der Versuche LUNDEGARDHS abgeschwächt. Es hat also auch dieser Versuch mit der hypothetischen Annahme einer tonischen Wirkung der sogenannten Längskraft nichts zu tun.

Damit hat sich auch die bei den früher angeführten Klinostatenversuchen gezogene Schlußfolgerung als unrichtig erwiesen. Die Erklärung der charakteristischen Wuchsreaktionen bei diesen in Abb. 84 gezeigten Versuchen ist ebenfalls im statischen Sinne leicht zu geben. Wir sehen in den schwarz eingezeichneten Stellungen ausnahmslos eine gegenläufige Orientierung zwischen Reaktionsrichtung einerseits und folgender Lageveränderung des Sprosses im Wege der Rotation auf dem Klinostaten andererseits. In den weiß eingezeichneten korrespondierenden Horizontalstellungen richtet sich die im Wege der Rotationsbewegung fortschreitende Lageveränderung des Sprosses hingegen im Sinne der nach abwärts orientierten Wuchskrümmung. Im ersten Falle wird also der Krümmungsreiz durch die Rotation verstärkt, im zweiten Falle abgeschwächt. Daher Orientierung der Wuchsreaktion als Summenwirkung des vermehrten Reizes nach den schwarz bezeichneten Wurzellagen. Dieser Versuch ist demnach ungewollt ein klarer Beweis für das statische Empfinden dieser jungen Organe. Hätte LUNDEGARDH seine an sich hochinteressanten und wichtigen Versuche in diesem Sinne beurteilt, dann wäre es nicht notwendig gewesen, die nicht erwiesene Wirkung der sogenannten Längskraft und die unwahrscheinliche Annahme einer Gegenwirkung von positivem und negativem Geotropismus für die Erklärung dieser Versuche heranziehen zu müssen. Im übrigen wurde die hier angenommene hemmende Wirkung der Längskraft durch TRÖNDLES¹ Studien widerlegt.

In der Folge hat man die von LUNDEGARDH nachgewiesenen negativ-geotropischen Krümmungen der Seitenwurzeln auch als Hyponastie bezeichnet, ohne hierfür einen exakten Nachweis erbracht zu haben.

¹ TRÖNDLE: a. a. O.

Wenn wir also die hier vertretenen Auffassungen miteinander vergleichen und die Anfechtbarkeit der Ableitung dieser Auffassungen berücksichtigen, dann können wir zu der Feststellung JOSTS: „So stehen wir also auch heute noch den Erscheinungen des Plagiotropismus radiärer Organe völlig verständnislos gegenüber“ — noch hinzufügen, daß wir ebenso verständnislos auch dem Plagiotropismus dorsiventraler Organe gegenüberstehen.

Es ist doch unverständlich zu glauben, daß man im vorstehenden Belange für dorsiventrale Organe die Lösung gefunden habe, während man dem grundsätzlich gleichen Falle bei radiären Organen ratlos gegenübersteht. Es wäre dies wohl der erste Fall, bei dem man die im Prinzip gleiche Reaktion in der komplizierteren Form in ihrer Ursache erkannt hätte, während für den unkomplizierten, wesensgleichen Fall eine Erklärung nicht gefunden werden konnte, bzw. wo hier die für den komplizierten Fall erdachte Lösung grundsätzlich nicht stimmt. Diese Feststellung allein muß bei der Beurteilung der Sachlage berechnete Zweifel ergeben.

Neuerlich glaubt man endlich für vorstehenden Fall damit eine Erklärung gefunden zu haben, daß man die nach Ansicht LUNDEGARDHS hinzutretende positiv-geotropische Reaktion als Epinastie betrachtet. Wie KNIEP bei Blättern, will neuerlich RAWITSCHER¹ bei Laubsprossen nachweisen, daß jede Lageveränderung durch Geotropismus und Epinastie zustande kommt. Er versucht die Epinastie sogar mathematisch in nachstehender Weise zu erfassen. Vom Sinusgesetz ausgehend, kann der Impuls, den die Schwerkraft in der stabilen Ruhelage noch nach oben hat, durch $g \sin \alpha$ (α = Gleichgewichtswinkel) ausgedrückt werden. Nachdem dieser Impuls angeblich durch die Epinastie gerade kompensiert wird, so ist auch die Größe der Epinastie = $g \sin \alpha$. Diese Rechnung als solche ist einfach und würde stimmen, wenn die Voraussetzung bestünde, daß wir es hier überhaupt mit Epinastie zu tun haben. Dieser Nachweis ist aber noch nicht erbracht. Wurde doch gerade diese mathematische Fassung der sogenannten Epinastie anlässlich der Besprechung der von mir aufgezeigten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung bei Nadelholzsprossen mit abwärts geneigter innerer Wuchsrichtung (Abschnitt A 1 d dieser Arbeit) zum Verhängnis der Theorie vom Epinastismus!

LUNDEGARDH verwarf die Epinastie als selbständigen Wachstumsfaktor und erklärte sie als nachwirkenden Geotropismus. Auch ZIMMERMANN² vertritt einen ähnlichen Standpunkt und nimmt an, daß die Epinastie ursprünglich durch die Schwerkraft induziert wird. Endlich kommt man zu der Auffassung, daß es in bestimmten Einzelfällen willkürlich bleibt, ob man von Geotropismus oder schon von einer Epinastie sprechen will. In mancher Hinsicht soll es vorteilhaft sein, die bei den plagiotropen Organen dem normalen Orthogeotropismus entgegenwirkenden Krümmungstendenzen überhaupt nie als geotropisch zu bezeichnen, sondern, um der Sonderstellung gerecht zu werden, immer von epinastischen Krümmungen zu sprechen.³

BARANETZKY⁴ sieht den oben als Epinastie bezeichneten, der geotropischen Aufrichtung entgegenwirkenden Richtungsfaktor als Autotropismus an. Von Epinastie kann hingegen nur in besonderen Fällen gesprochen werden.

¹ RAWITSCHER: Zeitschr. f. Bot. (1923).

² W. A. ZIMMERMANN: Die Georeaktionen der Pflanze. Ergebn. d. Biol.

³ E. BRÜNNING: Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen, S. 238 bis 239. Berlin 1939.

⁴ J. BARANETZKY: Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, Ergbd. 138.

Wir müssen demnach bei objektiver Beurteilung der über Plagiotropismus derzeit bestehenden Meinungen feststellen, daß für die plagiotrope Stellung von Seitenorganen bis jetzt keine exakte Erklärung im Sinne des Geotropismus, bzw. der Schwerreiztheorie, gegeben werden konnte. Es ist weder gelungen, eine Kausalität zwischen plagiotroper Wuchsrichtung und Schwerkrafttrichtung festzustellen, noch haben sich die hier mit der angeblichen Schwerkraftwirkung in Kombination gebrachten Momente, wie entgegengesetzte Wirkung von positivem und negativem Geotropismus, Plagiotropismus, Längskraftwirkung, Epinastie, Autotropismus als stichhältig erwiesen.

Dazu kommt noch, daß man sich nicht einmal über den Begriff „Epinastie“ im klaren ist. Der Ausdruck Epinastie wurde von SCHIMPER geprägt. Er versteht unter Epinastie die Verdickung der Jahresringe auf der Oberseite. Auch heute pflegt man unter Epinastie ein unabhängig vom Eingreifen äußerer, richtender Reize stärkeres Wachstum der Oberseite zu verstehen.¹ Nach MÜNCH² ist der Ausdruck Epinastie deshalb unzweckmäßig, weil er auf die räumliche Oberseite verweist, während die morphologische Oberseite, also die Rückseite, gemeint ist. Die Anlage zur Nastie nennt MÜNCH Nastismus. Der genannte Forscher spricht also im vorliegenden Falle vom Epinastismus und vertritt die Auffassung, daß epinastische Bewegungen und Hemmungen der Zweige durch den Wuchsstoff des Hauptsprosses erregt werden. Der Epinastismus geht also nach MÜNCH vom Gipfeltrieb aus. Dieser Gipfelwuchsstoff steht in den Zweigen in Widerstreit mit dem Zweigwuchsstoff. Darauf beruhe das Gegenspiel zwischen Epinastie und Geotropie, und hiermit die plagiotrope Stellung und die Gesamtheit der Korrelationen und der Richtungsbewegungen. Diese Erklärungsweise ist aber nur für Nadelholz denkbar. Bei Laubholz versagt sie, weil sich hier auch die Geotropie auf der Sproßoberseite anordnet, daher von einem Gegenspiel zwischen Geotropie und Epinastie nicht mehr gesprochen werden kann. Unter diesem Zwange gibt MÜNCH für den sogenannten Epinastismus für Laubholz eine neue Auslegung. Während man unter Epinastismus beim Nadelholze die „größere Wachstumsfähigkeit der Oberseite“ versteht, soll Epinastismus beim Laubholz nur als „Neigung zur Abwärtsbewegung“ aufzufassen sein. Dabei müßte der oben beschriebene Gipfeleinfluß bei Laubholzzweigen in gerade entgegengesetzter Weise wirken wie beim Nadelholz, eine Feststellung, die unaufgeklärt bleibt.

Angesichts dieser vielen Unklarheiten und Widersprüche betreffend Plagiotropismus und Epinastismus bedarf es wohl keiner weiteren Begründung für die Behauptung, daß beide Begriffe, also Plagiotropismus und Epinastismus, ungeeignet sind für eine exakt-wissenschaftliche Erklärung empirisch festgestellter Gesetzmäßigkeiten bei sekundären Wuchsreaktionen und bei auf diesen beruhenden sekundären Wuchsbewegungen.

Für die Klärung des hier zur Diskussion stehenden Fragenkomplexes ist hierbei besonders bemerkenswert, daß alle bisher zum Nachweis der Geowachstumstheorie und des Epinastismus ausgeführten Neigungs-, Krümmungs- und Rotationsversuche und die von diesen ausgehenden Ableitungen, soweit dieselben auf konkreten Grundlagen aufgebaut sind, im statischen Sinne erklärt werden können, und zwar in der einfachsten Form und ohne Zuhilfenahme irgendwelcher nicht nachgewiesener oder nicht nachweisbarer Annahmen, Faktoren u. dgl.

¹ E. BRÜNNING: a. a. O., S. 238.

² E. MÜNCH: Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt, S. 646, 668.

Zur Bestätigung vorstehender Behauptung erlaube ich mir im folgenden einige besonders charakteristische Fälle herauszugreifen.

So erklären sich die von M. M. RISS ausgeführten Rotationsversuche aus der Richtungsänderung der Massenbeschleunigung durch Hinzutreten der Fliehkraft als Komponente. Dasselbe gilt von GILTAYS und von RUTTENPEKELHARINGS Rotationsversuchen.

Durch letztgenannte Versuche wurde festgestellt, daß sich die Präsentationszeit, also die Reizempfindlichkeit der Pflanze, als Funktion jenes Winkels ausdrücken läßt, der von der gegebenen Pflanzenstellung und der Richtung der massenbeschleunigenden Kraft eingeschlossen wird. Die Empfindlichkeit steht also zur Pflanzenneigung in einer Beziehung; eine Tatsache, die sich mit dem statischen Empfinden anderer aufrecht stehender Lebewesen ohne weiteres deckt.

Das von FITTING nachgewiesene Sinusgesetz schließt sich ebenfalls den statischen Grundsätzen an.

FITTING hat weiter aufgedeckt, daß durch antagonistische Reizung, die unter verschiedenen Winkeln vor sich geht, keine gesetzmäßige Abstumpfung der Reize erfolgt. Daraus kann geschlossen werden, daß sich der Reizzustand in der Pflanze mit der Änderung der Pflanzenneigung sofort umstimmt, und zwar auch dann, wenn es sich um antagonistische Neigungsveränderungen handelt. Auch diese Erscheinung stimmt mit unserem Gleichgewichtsempfinden überein. Es wird angenommen, daß durch den Reiz ein physiologischer Zustand hervorgerufen wird. Dieser summiert sich zur Reaktion. Wenn nun FITTING nachgewiesen hat, daß die abstumpfende Wirkung bei antagonistischer Reizwirkung zur Reizdauer in einem bestimmten Verhältnis steht, so war es hier nicht der Reiz als solcher, sondern der durch den Reizvorgang hervorgerufene physiologische Prozeß, der abgestumpft wurde. Dieses Moment spricht demnach keineswegs gegen das Bestehen eines Gleichgewichtsempfindens.

Weiter erlaube ich mir auf die bereits genannten, mit *Lepidium*-Wurzeln ausgeführten Klinostatenversuche hinzuweisen, die sich, wie hier früher dargelegt wurde, mühelos im statischen Sinne erklären lassen.

Es ist weiter bekannt, daß bei jungen Stengeln, Stielen und Wurzeln gewisse Zellen gefunden wurden, in denen Stärkekörner dieselbe Rolle spielen, wie die bekannten Steinchen in den Gehörbläschen der niederen Tiere. Werden diese Stärkekörner durch Änderungen in den Lebensverhältnissen, z. B. durch Kälte, zum Verschwinden gebracht, so wachsen diese Sprosse nicht mehr gerade, sondern in verschiedentlicher Richtung weiter. Es liegt hier also eine offenkundige Störung des Gleichgewichtsempfindens vor, das sich wieder einstellt, wenn neuerdings Stärke gebildet wird.

Die von MÜNCH¹ in Anlehnung an die Versuche DE VRIES zum Nachweis der Epinastie mit verschiedenen Nadelhölzern gemachten Sproß-Neigungs-Drehungsversuche zeigen unbeabsichtigt die vollkommene Übereinstimmung zwischen der Wuchsreaktion an krautigen Triebenden und der von mir für diese Art von Sproßneigung und Sproßdrehung (siehe meine Quirlneigungsversuche) gefundenen Reaktionsholzanordnung. Es würde zu weit führen, auf diese Versuche im einzelnen einzugehen.

Desgleichen ist der von MÜNCH zum Beweis der Epinastie herangezogene Versuch R. HARTIGS mit dem um die horizontale Stammachse gedrehten Fichtenquirl im Sinne meines Reaktionsholzbildungsgesetzes leicht und ein-

¹ a. a. O.

deutig zu erklären. Man betrachte nur die Abb. 51 und 52 des früher behandelten Versuches *A₂/40*. Dieser Versuch stellt ebenfalls einen um 90° geneigten Fichtenquirl dar. Auch hier finden wir, und zwar ohne Drehung des Quirls um die Stammachse, in allen Sproßneigungslagen das Rotholz auf der morphologischen Astoberseite angeordnet. Weil nun jede Astlage Rotholzbildung auf der morphologischen Astoberseite aufweist, so konnte auch die Drehung um die Schaftachse an dieser Rotholzbildung nichts ändern, denn jede Lage löst hier einen Reiz zur Bildung eines analog angeordneten Rotholzes aus. Es ist also auch dieser Versuch nicht zum Beweis für Epinastismus geworden, er läßt sich vielmehr sehr einfach statisch erklären.

JOST unterscheidet zwischen den beiden reaktionsfreien Stellungen und bezeichnet die Normalstellung als eine stabile Ruhelage, weil ein Sproß, wenn er aus derselben herausgebracht wird, wieder bestrebt ist, in dieselbe zurückzukehren. Wird hingegen ein Organ aus der Inversstellung etwas abgelenkt, so kehrt es nicht wieder in diese, sondern in die Normallage zurück. Die Inversstellung wird deshalb von JOST als labile Ruhelage bezeichnet. Auch diese Feststellungen decken sich mit den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre und mit meinem Reaktionsholzbildungsgesetz.

LUNDEGARDH¹ stellte an Seitensprossen von *Coleus* fest, daß die optimale Reizlage auch hier in die zur Ruhelage nächstgelegene Horizontallage fällt und daß weiter auch bei Seitensprossen das Sinusgesetz gilt. Es besteht demnach grundsätzliche Übereinstimmung zwischen radiären und dorsiventralen Organen. Weiter fand LUNDEGARDH, daß der Wendepunkt in der Reaktionsrichtung in die natürliche Ruhelage (stabile Ruhelage) und in die zur letzteren korrespondierende labile Ruhelage fällt, also nicht in der Senkrechten liegt.

Die hier von LUNDEGARDH für krautige Sprosse gefundene Gesetzmäßigkeit im Reaktionssystem stimmt demnach mit der von mir bei der Reaktionsholzbildung radiärer und dorsiventraler Nadel- und Laubholzsprosse (siehe Schema Abb. 8 und 9) festgestellten Gesetzmäßigkeit ebenfalls im Prinzip vollkommen überein. Diese Übereinstimmung im statischen Verhalten krautiger und verholzter Pflanzen und Organe und die von mir nachgewiesene Beziehung zwischen der inneren Wuchsrichtung der noch krautigen, wachsenden Terminaltriebe und der Reaktionsholzanordnung im zugehörigen verholzten Sproß oder Ast beweist, daß es sich hier um physiologische Einrichtungen handelt, die den gleichen physiologischen Sinn und Zweck haben und die angesichts der gleichzeitigen und nach gleicher Gesetzmäßigkeit vorsichgehenden Reaktionsweise auch betreffend Ursache und Reiz übereinstimmen müssen.

Wir ersehen also schon aus diesen wenigen, aber charakteristischen Beispielen, daß die bisher auf diesem Gebiete vornehmlich mit krautigen Pflanzen und Pflanzenorganen ausgeführten Untersuchungen in jedem Falle auf die statische Linie gebracht werden können und daß sogar die nach einer ganz anderen Richtung angestellten Versuche unbeabsichtigt Beweismaterial für das Bestehen einer nach statischen Gesetzen vorsichgehenden Wuchsreaktion liefern.

Ungeachtet dessen war es erst durch die Aufdeckung der beim Reaktionsholz hier bestehenden Gesetzmäßigkeit möglich, in dieser Richtung nicht nur klarer zu sehen, sondern auch die Richtigkeit der Erkenntnis mit einer

¹ LUNDEGARDH: Lunds Univ. Arsskrift (1918).

solchen Eindeutigkeit und Geschlossenheit zu beweisen, die eben nur mit Hilfe des hier präzisiert registrierenden Reaktionsholzes möglich war.

Wie sehr diese Behauptung begründet ist, sollen die folgenden Ausführungen, die sich wieder mit dem Reaktionsholzproblem befassen, beweisen.

Bekanntlich vertritt die Botanik bisher allgemein die Auffassung, daß es sich bei den durch Reaktionsholz verursachten sekundären Wuchsbewegungen um geotropische Wuchsbewegungen handelt, wobei für die Bildung dieses Reaktionsholzes neben dem Schwerkraft noch mechanische Einwirkungen verantwortlich gemacht werden. Damit ist zum Ausdruck gebracht, daß es sich auch bei der Bildung von Reaktionsholz um eine geotrope Wuchsreaktion handelt, wobei zusätzlich auch mechanische Einflüsse auslösend wirken sollen.

Wenn nun die Reaktionsholzbildung eine geotropische Wuchsreaktion ist, dann müssen folgende grundsätzliche Bedingungen erfüllt werden:

1. Weil bei Tropismen die Reaktionsrichtung durch die Angriffsrichtung des Reizes bestimmt ist, darf sich das Reaktionsholz entweder nur auf der zur Schwerkraft abgekehrten, also unterseitig, oder nur auf der zur Schwerkraft zugekehrten Seite des Sprosses, also oberseitig, bilden. JOST¹ sagt hier ganz richtig: „Zum Verständnis der geotropischen Krümmung aus der eventuellen Geowachstumsreaktion wäre also noch die Annahme nötig, daß eine solche nur auf dem Radialdruck nach außen, nicht aber auf den nach innen erfolge.“

2. Die Reaktionsholzbildung müßte nach Wirkungsrichtung und Intensität in jeder von der geotropen Wirkungsrichtung abweichenden Sproßstellung und für jede Kategorie von Sprossen durch den Sinus jenes Winkels ausdrückbar sein, der von der Sproßachse und der zur Schwerkraft entgegengesetzten Richtung gebildet wird.

Wenn auch nur eine dieser beiden grundsätzlichen Bedingungen nicht erfüllt wird, dann ist die bisherige Auffassung, daß es sich beim Reaktionsholz um eine geotropische Wuchsreaktion handelt, kompromißlos abzulehnen.

ad Punkt 1 ist festzustellen: Vor meinen Untersuchungen war tatsächlich nur unterseitig angeordnetes Rotholz beim Nadelholz und nur oberseitig angeordnetes Zugholz bei Laubholz bekannt. Durch die von mir aufgedeckte Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Ästen, Schäften mit geneigter innerer Wuchsrichtung und beim Vorgang der Ersatzgipfelbildung beim Nadelholz wurde klar, daß es beim Nadelholz auch ein oberseitiges Auftreten von Rotholz und beim Laubholz auch ein gesetzmäßiges Auftreten von unterseitig angeordnetem Zugholz (Reaktionsholz) gibt. Bei Drehung dorsiventraler Sprosse konnte ich endlich auch ein seitlich angeordnetes Reaktionsholz nachweisen.

Hierzu führe ich als Tatsachenmaterial aus den hier besprochenen Beispielen folgende Versuche an: 2b a₂, 22e, 4a, III/40, M₃/40, A₁/40, I/39/40, A 2/40, R 39/40, W 2, F 2, F 5, F 6, F 40, 15/30 a, S 38/40.

Dieses Tatsachenmaterial, das man in beliebiger Zahl weiter auffüllen könnte, genügt in reichlichem Maße, als Beweis dafür, daß beim Reaktionsholz die unter Punkt 1 aufgestellte grundsätzliche Bedingung für das Vorwalten einer geotropischen Wuchsreaktion nicht zutrifft.

Nach dem Vorhergesagten genügt also schon diese Feststellung zur ein-

¹ JOST: Pflanzenphysiologie. S. 259.

wandfreien Widerlegung der bisherigen Auffassung vom sogenannten geotropen, bzw. geotropen Reaktionsholz und von dem tropistischen Charakter der durch dieses Reaktionsholz bewirkten Wuchsbewegungen verholzter Sprosse!

ad Punkt 2. Die Größe des Schwerreizes für die einzelnen Sproßlagen berechnet sich aus der Massenbeschleunigung g und der Sproßachsenabweichung α von der aufrecht-senkrechten Richtung, also mit $g \sin \alpha$. Auf das Reaktionsholz bezogen, ergibt sich folgendes Bild:

Bei Sprossen mit aufrecht-senkrechter innerer Wuchsrichtung bestätigt sich obige Gesetzmäßigkeit insofern, als das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung zum Sinus der Abweichung der Sproßachse von der aufrecht-senkrechten Wuchsstellung im direkten Verhältnis steht. Hier bleibt aber die Frage offen, ob diese Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung zur Angriffsrichtung des Schwerreizes oder zur aufrecht-senkrechten Wuchsstellung des Sprosses, also zur dessen inneren Wuchsrichtung in Beziehung steht. *Hier handelt es sich um eine grundsätzliche Frage, die bisher unbeachtet blieb und deren Lösung maßgebend ist für die Beurteilung des Charakters der hier zur Diskussion stehenden Wuchsreaktion.*

Die Lösung dieser Frage ist sehr einfach, denn steht die Reaktionsholzbildung zur Angriffsrichtung des Schwerreizes in gesetzmäßiger Beziehung, dann muß in allen Fällen, also bei jedem Sproß und in allen Lagen, das Reaktionsholz nach Anordnung und Intensität zum Sinus des von der Sproßachse und entgegengesetzter Schwerreizrichtung eingeschlossenen Winkels im direkten Verhältnis stehen. Steht das Reaktionsholz hingegen in denselben Belangen zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses in gleicher gesetzmäßiger Beziehung und nicht zur Schwerreizrichtung, dann ist erwiesen, daß auch die unter Punkt 2 aufgestellte grundsätzliche Bedingung für das Bestehen einer Geowachstumsreaktion nicht zutrifft.

Für die eindeutige Klärung dieser Frage ziehe ich folgende früher festgestellte Gesetzmäßigkeiten in der Reaktionsholzbildung heran:

a) *Die Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzästen mit schräg-abwärts geneigter innerer Wuchsrichtung:* Die hier in Frage stehende Gesetzmäßigkeit ist in Abb. 9 schematisch zur Darstellung gebracht. Wir finden hier die schräg abwärts gerichtete Sproßlage a als stabile Ruhelage und die zu dieser korrespondierende schräg-aufwärts gerichtete Sproßlage b als labile Ruhelage reaktionsholzfremd.

Für diese rotholzfremden Sproßstellungen muß zur Aufrechterhaltung der Theorie vom negativen Geotropismus eine Gegenwirkung angenommen werden, die in diesen Stellungen zur Aufhebung des geotropischen Reizes führt. Wie bereits früher erwähnt wurde, soll in solchem Falle der vom Schaftgipfel ausgehende Epinastismus diese Gegenwirkung auslösen. Es muß demnach in den Stellungen a und b die Epinastie $E = g \sin \alpha$ sein. Hierbei wird weiter angenommen, daß der Epinastismus in allen Sproßlagen gleich wirksam bleibt.

Wenn nun in den Stellungen a und b die Gleichung gilt $E = g \sin \alpha$, dann ist in der Sproßneigungszone a bis b exklusive der Stellungen a und b der Wert von $G \sin \alpha > E$. Es muß also in dieser Zone die Wirkung des negativen Geotropismus die Wirkung des Epinastismus übertönen. Es müßte sich deshalb Reaktionsholz unterseitig anordnen. In Wirklichkeit bildet sich innerhalb dieser Zone das Rotholz oberseitig! In Zone a bis f ist nach obiger

Rechnung $G \sin \alpha < E$. Hier übertönt also der Epinastismus den negativen Geotropismus. Es sollte sich deshalb Rotholz oberseitig bilden. Tatsächlich ordnet sich aber in dieser Zone das Rotholz unterseitig an! Und endlich in Zone b bis e ist $G \sin \alpha < E$. Hier überwiegt also ebenfalls die Wirkung des Epinastismus, es müßte sich daher auch in dieser Zone Rotholz oberseitig bilden. In Wirklichkeit ist es unterseitig angeordnet!

Stellt man dem negativen Geotropismus statt des Epinastismus eine andere der bei der Besprechung des Plagiotropismus früher genannten Reizwirkungen entgegen, wie den positiven Geotropismus oder die Längskraftkomponente der Schwerkraft, so ergibt die konforme mathematische Erwägung eine ähnliche Unstimmigkeit zwischen Rechnung und Wirklichkeit. Wenn man die schematischen Darstellungen in den Abb. 8 und 9 miteinander vergleicht, so sieht man auf den ersten Blick, daß die hier aufscheinenden Gesetzmäßigkeiten mit Hilfe der Annahme einer negativ-geotropischen Reizwirkung und einer jeweils für beide Fälle gleichgearteten Gegenwirkung, welchen Namens und welcher Größe immer, nicht erklärt werden können. Es wird sich immer zwischen Rechnung und Wirklichkeit entweder bei Schema Abb. 8 oder bei Schema Abb. 9 ein Widerspruch ergeben müssen!

Diese nur auf Tatsachen aufgebaute und von klaren mathematischen Erwägungen geleitete Beweisführung hat demnach ergeben, daß erstens die früher unter Punkt 2 gestellte Bedingung nicht erfüllt wird, daß also die Reaktionsholzbildung bei Nadelholzsprossen mit schräg-abwärts geneigter innerer Wuchsrichtung durch den Sinus der Abweichung der Wuchsstellung des Sprosses von der Reizrichtung des negativen Geotropismus nicht ausdrückbar ist und zweitens wurde eindeutig nachgewiesen, daß die Annahme eines dem negativen Geotropismus entgegenwirkenden Epinastismus unhaltbar ist.

Demgegenüber steht die Reaktionsholzbildung in vollkommener Gesetzmäßigkeit zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses!

b) *Die Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzschäften mit geneigter innerer Wuchsrichtung:* Auch hier ist aus der in Abschnitt A1c empirisch abgeleiteten Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung auf den ersten Blick abzulesen, daß das abwechselnd unterseitig und oberseitig aufscheinende Rotholz in keiner Beziehung zur Abweichung der Sproßachse von der Reizrichtung des angeblichen negativen Geotropismus steht. Hier gilt also die früher mit $G \sin \alpha$ aufgestellte Beziehung ebenfalls nicht. Dafür ergibt sich auch hier eine klare Beziehung der Reaktionsholzanordnung zur reaktionsholzfremden Ruhelage, also zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses.

Wie beim vorher behandelten Fall kann weiter auch hier diese reaktionsholzfreie Ruhelage nicht aus der Aufhebung des negativen Geotropismus durch Epinastismus erklärt werden, also nach der Formel $E = g \sin \alpha$, denn für den bei Nadelholzästen nach MÜNCH angenommenen, vom Schaftgipfel ausgehenden und auf den Ast übergehenden abweisenden Epinastismus fehlt hier dieser Schaftgipfel, von dem dieser Epinastismus ausgehen könnte!

Dieser Fall ergibt demnach einen ebenso eindeutigen negativen Beweis betreffend die Annahme vom Orthogeotropismus und Epinastismus wie der vorhergehende Fall.

Dafür beweist die zur schräg-aufwärts gerichteten, inneren Ruhelage in gesetzmäßiger Beziehung stehende Reaktionsholzanordnung und das auf der Aufkrümmungsseite angeordnete Rotholz beim gewaltsam in die Senkrechte aufgerichteten Schafte, daß das Reaktionsholz nicht zur Reizrichtung des

sogenannten negativen Geotropismus, sondern zur inneren Wuchsrichtung in Beziehung steht!

Einen analogen Beweis finden wir in extremer Art bei den Trauerformen der verschiedensten Holzarten. Auch hier bildet jeder Terminaltrieb, der gewaltsam in die Senkrechte aufgerichtet wird, Rotholz auf der Aufrichtungsseite.

c) *Reaktionsholzanordnung bei Vielgipfelbildung*: Wir haben diesen Fall bei *Versuch F 40* besprochen. Wir sehen hier die an der Ersatzgipfelbildung beteiligten Sprosse bei radiärem Wuchs in eine steil-schräge Lage aufgerichtet und in dieser Stellung im jüngsten Jahresring rotholzfrei. Es steht also auch hier das Reaktionsholz zur aus dem Korrelationsverhältnis resultierenden inneren Wuchsrichtung in gesetzmäßiger Beziehung und nicht zur Reizrichtung eines negativen Geotropismus.

d) *Um die Reihe der charakteristischen Schaftstellungen zu schließen, bringe ich zum Schlusse noch einen Schafttrieb mit radiärem Wuchs und senkrechter Schaftstellung*:

Diesen Fall zeigt der früher besprochene *Versuch F 6* bei Sproß 2. Wie aus der Versuchsbeschreibung hervorgeht, hatte dieser Sproß im Jahre 1939 und im Frühjahr 1940 aufrechte Stellung und trotzdem bildete sich im Frühsommer dieses Jahres in ganz auffallenderweise Rotholz! Dieses Rotholz ist hierbei nicht etwa auf der späteren Neigungsseite des Sprosses, sondern gerade auf der entgegengesetzten Seite, also auf der zur Senkrechten zugekehrten Sproßseite, angeordnet.

Wenn man also bei allen vorgenannten Beispielen noch irgendeinen Ausweg suchen könnte, um doch noch sagen zu können, „ja bei aufrechten Sprossen steht die Reaktionsholzanordnung doch zur Reizrichtung des negativen Geotropismus und nicht zur inneren Wuchsrichtung in Beziehung“, dann stimmt also doch die früher mit $G \sin a$ aufgestellte Beziehung“, dann gibt es im vorliegenden Fall diese Möglichkeit nicht mehr.

Hier liegt ein radiärer Sproß vor, der seine aufrecht-senkrechte Wuchsrichtung aus eigenem Wuchsbestreben eingenommen hat. Die Reaktionsgröße des angeblich wirksamen negativen Geotropismus wäre also für diese Sproßstellung $g \sin 0^\circ = 0$. Wenn es sich also beim Reaktionsholz um eine Geowachstumsreaktion handeln würde, dann dürfte es in dieser Sproßstellung zu keiner Reaktionsholzbildung kommen. In Wirklichkeit bildete sich aber Rotholz, das in der Folge zu einer sekundären Sproßneigung führte, die zur neuen, aus dem Positionskampf der Sprosse resultierenden inneren Wuchsrichtung dieses Sprosses in einer klaren gesetzmäßigen Beziehung stand. Das Rotholz ist also auch in diesem Falle nicht zur Reizrichtung des negativen Geotropismus, sondern zur jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses orientiert.

Die Beweisreihe hat also in eindeutiger Weise und mit Berücksichtigung aller charakteristischen Wuchsrichtungen, einschließlich der aufrecht-senk-rechten Wuchsstellung, dargelegt, daß die innere Wuchsrichtung der Sprosse gleichgültig ob dieselbe mit der angeblichen Reizrichtung des negativen Geotropismus zusammenfällt oder von derselben mehr oder weniger abweicht und gleichgültig, ob es sich um Schaftsprosse oder Astsprosse handelt, eine organeigene Angelegenheit ist. *Das Reaktionsholz steht in jedem der untersuchten Fälle zur inneren Wuchsrichtung des Sprosses in klarer Gesetz-*

mäßigkeit, und zwar auch bei radiären Sprossen mit aufrecht-senkrechter Wuchsrichtung.

Es hat sich also damit auch die zweite Bedingung nicht erfüllt, die wir für die Aufrechterhaltung der Auffassung gestellt haben, daß es sich beim Reaktionsholz um eine Geowachstumsreaktion handeln soll.

Damit sind wir zu der Behauptung berechtigt, daß die bisher allgemein vertretene Auffassung von der geotropistischen Eigenart sowohl des Reaktionsholzes als auch der durch dieses ausgelösten sekundären Wuchsbewegungen den Tatsachen nicht entspricht.

Es hat sich aber aus der vorstehenden Beweisführung auch die Unhaltbarkeit der Annahme eines die Reaktionsholzbildung unmittelbar auslösenden epinastischen Einflusses ergeben.

Ich verweise hier auf den soeben unter Punkt a geführten, bezüglichen empirisch-mathematischen Beweis, der an einem Nadelholzast mit schräg-abwärts geneigter innerer Wuchsrichtung abgeleitet wurde, sowie auf den unter Punkt b behandelten Fall der Reaktionsholzanordnung bei Nadelholzschäften mit geneigter innerer Wuchsrichtung. Beide Fälle stehen im eindeutigen Widerspruch zur Annahme eines auslösenden epinastischen Reizes für Rotholzbildung. Weiter ist mit der Annahme eines dem Geotropismus entgegenwirkenden Epinastismus unvereinbar das seitliche Auftreten von Rotholz ohne gleichzeitiger Bildung von unterseitigem geotropen Rotholz in nachfolgenden, bereits früher besprochenen Fällen: *Asttorsionsversuch M 3/40* — Zone 2 bis 3, *Versuch I/39/40* — Ast 1 und 4, *Versuch A₂/40* — Ast 6. Bei allen vorgenannten Asttorsions- und Astdrehungsversuchen hätte sich im Sinne der These vom Gegenspiel zwischen negativem Geotropismus und Epinastismus unterseitiges Rotholz bilden müssen, weil eine Aufhebung des geotropischen Reizes durch die hier seitlich verlagerte Epinastie nicht erfolgen konnte.

Es liegen demnach in dieser ansehnlichen Zahl empirisch festgestellter Tatsachen eindeutige Beweise vor, die die Auffassung vom Bestehen einer kausalen Beziehung zwischen Reaktionsholzbildung und Epinastismus widerlegen.

Im übrigen finden wir für die bewiesene Tatsache, daß die reaktionsholzfreien Wuchsstellungen verholzter Sprosse mit Geotropismus, seinen Abwandlungen und Epinastismus nichts zu tun haben, eine Parallele bei krautigen Organen in der bekannten Tatsache, daß die Seitenorgane auch auf dem Klinostaten, also bei Ausschaltung des Schwerreizes, einen bestimmten Winkel (Eigenwinkel) zum Hauptorgan einnehmen.¹ Es besteht also in diesem Belange kein grundsätzlicher Unterschied zwischen krautigen und verholzten Organen. In beiden Fällen ist die innere Wuchsrichtung unabhängig von geotropischen Einflüssen und bestimmt durch genotypisch geregelte, innere Wuchskomponenten. Hierbei ist der Eigenwinkel, also der von Außenweltfaktoren unbeeinflusste Richtungsabstand der Sprosse untereinander, das Ergebnis genotypischer Veranlagung (siehe Abb. 31, 32, 33, 34 und 35) einerseits und der jeweiligen Gleichgewichtsgestaltung im Korrelationsverhältnis des Sproßsystems (siehe Abschnitt A 4 und B 2 dieser Arbeit) andererseits.

Die weitere Frage, ob die auch im modernen Schrifttum² zum Teil noch

¹ JOST: Pflanzenphysiologie, S. 293.

² E. BRÜNNING: a. a. O., S. 242. — P. JACCARD: a. a. O.

immer vertretene Auffassung, daß auch mechanische Einwirkungen für die Bildung von Reaktionsholz, d. h. von Rotholz bei Nadelbäumen und von Zugholz bei Laubbäumen, verantwortlich sind, zu Recht besteht oder nicht, habe ich bereits im Jahre 1932 in meiner damals veröffentlichten Arbeit auf Grund von mehreren hundert Versuchen geklärt.

Weil einige Forscher, sei es in Unkenntnis des seinerzeit von mir erbrachten Tatsachenmaterials, sei es mit Hinweis auf Versuche, deren ursprüngliche Voraussetzungen nicht mehr klar erfaßt werden können oder deren Anlage an sich unrichtig war und daher, wie ich hier an anderen Stellen nachweisen konnte, zu einer irrigen Schlußfolgerung zwangsläufig führen mußte, noch immer an der kausalen Beziehung zwischen mechanischer Einwirkung und Reaktionsholzbildung festhalten, so führe ich als eindeutigen Beweis für die Unabhängigkeit der Reaktionsholzbildung von Zug und Druck nochmals nachfolgende, hier bereits beschriebene Versuche an: I, 21 a, 21 c, 8 b/28, 36, 2 b a 2, 22 e, 4 a. III/40, K 7, 125/30 und 15/30 d.

Wenn wir diese bescheidene Auswahl aus meinen Versuchen näher betrachten, so finden wir bei Nadel- und Laubholz das Reaktionsholz sowohl auf der Zug- als auch auf der Druckseite angeordnet. In besonderen Fällen bildet sich Reaktionsholz bei Ausschaltung jedweder einseitiger Zug- und Druckbeanspruchung. Dann sehen wir endlich gerade jene Sproßzonen, die unter stärkster Druck- und Zugbeanspruchung stehen, reaktionsholzfrei, während anschließende mechanisch weniger oder nicht beanspruchte Sproßzonen deutliches Reaktionsholz aufweisen.

Es liegt also ein Tatsachenmaterial vor, das eine so deutliche Sprache spricht, so daß gegenteilige Behauptungen nur mehr dann berechtigt sind, wenn die Widerlegung dieses Tatsachenmaterials vorausgeschickt werden kann. Daß dies nicht möglich ist, dafür bürgt die Klarheit der Anlage der vorgenannten Versuche und die Eindeutigkeit der Versuchsergebnisse.

Auf Grund dieses Tatsachenmaterials sind wir jedenfalls zu der Feststellung berechtigt, daß die Reaktionsholzbildung weder bei Nadelholz noch bei Laubholz durch Druck- oder Zugwirkungen zur Auslösung gelangt.

Die vorstehenden Untersuchungen haben demnach auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials ergeben, daß das hier zur Diskussion stehende Reaktionsholz weder zum Geotropismus und Epinastismus, noch zur einseitigen Zug- und Druckbeanspruchung in einer gesetzmäßigen kausalen Beziehung steht.

D. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse.

Wenn wir die grundlegenden Ergebnisse der hier vorliegenden Untersuchungen über Reaktionsholz kurz zusammenfassen, so ergeben sich auf Grund zwingenden Tatsachenmaterials folgende hauptsächlichste Feststellungen:

Die von JOST zum Verständnis der Annahme einer Geowachstumsreaktion gestellte Voraussetzung, daß eine Geowachstumsreaktion nur auf den Radialdruck nach außen, nicht aber auf den nach innen erfolge, daß also die grundsätzliche Bedingung für Tropismen erfüllt sein müßte, wonach die Reaktionsrichtung durch die Angriffsrichtung des Reizes bestimmt ist, hat sich bei Reaktionsholz nicht bestätigt.

Die der Geowachstumsreaktion allgemein zugesprochene Gesetzmäßigkeit, daß die Reaktion nach Wirkungsrichtung und Intensität in jeder von der geotropen Reizrichtung abweichenden Sproßstellung durch den Sinus dieses Abweichungswinkels ausdrückbar sei, hat sich bei Reaktionsholz ebenfalls nicht erfüllt. So kann man weder das bei aufrecht-radiären Sprossen hier aufgedeckte Rotholzvorkommen, noch die charakteristische antagonistische Rotholzanzordnung bei Schäften mit geneigter innerer Wuchsrichtung im Sinne obiger Gesetzmäßigkeit erklären. Desgleichen steht die Reaktionsholzanzordnung bei Nadelholzästen mit nach abwärts geneigter innerer Wuchsrichtung, und zwar selbst bei Berücksichtigung der hier zur Annahme gebrachten Gegenreize, wie Epinastie, positiver Geotropismus oder Längskraftkomponente, zur obigen Gesetzmäßigkeit im offenkundigen Widerspruch. In keinem dieser charakteristischen Fälle steht die Reaktionsholzbildung zum Sinus des Abweichungswinkels der Sproßachse von der Reizrichtung des angeblichen negativen Geotropismus in einer gesetzmäßigen Beziehung.

Weil die hauptsächlichsten Bedingungen für das Vorwalten einer Geowachstumsreaktion beim Reaktionsholz nicht erfüllt werden, sind wir zu der Behauptung berechtigt, daß es sich in vorliegendem Falle um keine Geowachstumsreaktion handeln kann.

Hingegen kommt in allen bisher aufgedeckten Fällen von Reaktionsholzbildung, bei Schäften und Ästen, bei Nadel- und Laubholz, und bei beliebiger Abweichung der Sproßachse von der jeweiligen inneren Wuchsrichtung des Sprosses, eine eindeutige gesetzmäßige Beziehung zwischen Reaktionsholzanzordnung und innerer Wuchsrichtung zum Ausdruck.

Das Reaktionsholz registriert hierbei Wirkungsrichtung und Intensität dieser Wuchsreaktion als unmittelbares Ergebnis einer vorausgehenden Reizwirkung. Es kann demnach Reizrichtung und Reizintensität aus der Anordnung und Intensität des Reaktionsholzes bei Berücksichtigung der bei solchen Wuchsreaktionen immer aufscheinenden Präsentationszeit mit einer solchen Genauigkeit abgelesen, bzw. abgemessen werden, wie es in ähnlichen Fällen bisher nicht möglich war. Hatte man doch bisher die Reizrichtung und Reizintensität aus sekundären Wuchsbewegungen abzuleiten versucht, also aus Wucherscheinungen, die erst die Folge des durch den Reiz ausgelösten Bewegungsmechanismus sind, der erst nach Überwindung des Biegungswiderstandes im betreffenden Sproßabschnitt zur Wuchsbewegung führt. Weil die bisherige Versuchstechnik diesen Biegungswiderstand nicht erfaßte und nicht berücksichtigte, war man zur Ausgleichung der dadurch

entstandenen Beobachtungsfehler gezwungen, mehr oder weniger willkürlich angenommene Faktoren einzustellen, sowie das Massenwirkungsgesetz, das Reizmengengesetz, das sogenannte WEBERSche Gesetz, als auch die angebliche Wirkung der Längskraft einzuschalten.

Demgegenüber erübrigen sich beim Reaktionsholz all diese Verlegenheitsmaßnahmen, die doch zu keinem exakten Ergebnis führen konnten.

Die hier ausnahmslos an Tatsachenmaterial abgeleitete Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung hat sowohl bei radiären als auch bei dorsi-ventralen Sprossen beliebiger Wuchsstellung ein Reaktionssystem aufgedeckt, das den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre vollkommen gehorcht.

Hierbei entspricht die in der inneren Wuchsrichtung gelegene, reaktionsholzfremde Sproßlage der stabilen Ruhelage und die zu dieser Stellung korrespondierende, jenseits der Horizontallage gelegene, ebenfalls reaktionsholzfremde Sproßlage der labilen Ruhelage. Wird ein Sproß aus seiner stabilen Ruhelage gebracht, so trachtet das sich nun bildende Reaktionsholz den Sproß in die stabile Ruhelage zurückzubringen, wobei sich die Intensitätskurve dieser Wuchsreaktion nach statischem Gesetz als eine Funktion der Abweichung des Sprosses von seinen reaktionsholzfremden Ruhelagen ergibt.

Bei Richtungsänderungen im inneren Wuchsbestreben des Sprosses, sei es als Folge von Verschiebungen im Korrelationsverhältnis des Sproßsystems, sei es auf Grundlage besonderer genotypischer Veranlagung, findet eine entsprechende Umorientierung des Reaktionssystems zur neuen inneren Wuchsrichtung statt.

Der physiologische Sinn der statischen Wuchsreaktion liegt in der Behauptung, bzw. Wiedergewinnung, der aus der inneren Wuchsrichtung resultierenden Wuchsstellung des Sprosses. Bei unveränderter innerer Wuchsrichtung des Sprosses hat das Reaktionsholz der Statik der normalen Sproßlage, und zwar sowohl betreffend die normale Sproßachsenlage als auch bezüglich der normalen Radiärlage des Sprosses, zu dienen. Bei veränderter innerer Wuchsrichtung hat das Reaktionsholz das Einspielen des Sprosses in die neue innere Wuchsrichtung und die Behauptung dieser neuen Wuchsstellung zu besorgen.

Soweit aus den bereits vorliegenden Versuchen entnommen werden kann, geht der Reiz für diese Wuchsreaktion von den wachsenden Sproßenden aus. Die Leitung des Reizes, bzw. des durch diesen ausgelösten Wuchsstoffes, erfolgt in der Bastzone, und zwar ausnahmslos in basaler Richtung, wobei auch bei Übergreifen des Reizes, bzw. des Wuchsstoffes von Ästen auf den Schaft, diese Leitungsrichtung beibehalten bleibt.

Es kann demnach nur dann zur Bildung von Reaktionsholz kommen, wenn im zugehörigen Sproßende, bzw. den zugehörigen Sproßenden, durch Abweichung deren Lage von der inneren Wuchsrichtung, ein statischer Reiz zur Auslösung gelangt. Hierbei wird die Abweichung des Terminaltriebes von seiner inneren Wuchsrichtung und damit die Auslösung des statischen Reizes auch durch jene sekundären Wuchsbewegungen des zugehörigen älteren Schaft- und Astteiles aufrechterhalten, die das Reaktionsholz in diesen Ast- und Schaftpartien bewirkt. Neues Reaktionsholz im älteren Ast- und Schaftteil löst demnach neuen statischen Reiz in den zugehörigen Sproßenden aus und dieser Reiz bewirkt wieder die Bildung neuen Reaktionsholzes im basalwärts gelegenen zugehörigen Schaft- und Astteil.

Reaktionsholzbildung tritt demnach auf: 1. wenn das wachsende Sproßende selbst in seiner Wuchsstellung von der inneren Wuchsrichtung abweicht. 2. wenn das gebildete Reaktionsholz des zugehörigen älteren Sproß-

Ast- oder Schaftteile eine Ablenkung des Sproßendes von dessen innerer Wuchsrichtung im Wege sekundärer Wuchskrümmungen verursacht und 3. wenn die innere Wuchsrichtung eine Veränderung erfährt.

Wird dem wachsenden Terminaltriebe die normale Wuchsstellung sowohl betreffend Sproßachsenneigung als auch bezüglich der radiären Orientierung des Sprosses im Wege des embryonalen Wachstums oder durch Torsion wiedergegeben, so wird die Reaktionsholzbildung im zugehörigen älteren Sproß-, Schaft- oder Astteil, abermals vom wachsenden Terminaltrieb ausgehend, im Sinne der möglichsten Behauptung der normalen Wuchsstellung dieses Terminaltriebes, geregelt.

Es können demnach bei Bäumen, die aus ihrer normalen, genotypisch geregelten Wuchsstellung gebracht worden sind, im allgemeinen folgende zwei Phasen in der statischen Wuchsreaktion auseinandergelassen werden:

1. Unmittelbar nach der Baumneigung, Bildung von Reaktionsholz gemäß der nun eingetretenen Abweichung der wachsenden Terminalsprosse von deren ursprünglichen normalen Wuchslage, und zwar bei Schäften nach Schema Abb. 7 und bei Ästen nach der im Abschnitt A 2 b dieser Arbeit für Schaftquirlen entwickelten Gesetzmäßigkeit. Diese Reaktionsholzbildungen lösen zunächst folgende statische Wuchsbewegungen aus: bei Schäften Aufkrümmung vom Gipfel aus beginnend und bei Ästen Hebung, bzw. Senkung, in das ursprüngliche Astneigungsverhältnis (siehe Abb. 22) und in Fällen, wo Astdrehungen um die Sproßachse vorausgegangen sind, Rückdrehungen in die normale radiäre Lage durch Torsion (siehe Abb. 46). Bei starken radiären Lagestörungen, die durch Asttorsion nicht vollständig behoben werden können, wachsen die neu zur Entwicklung gelangenden Asttriebe im Wege des embryonalen Wachstums in die normale radiäre Aststellung ein, und zwar unbeschadet der bei den zugehörigen älteren Astpartien noch bestehenden Abweichung von deren ursprünglichen radiären Stellung (siehe Abb. 45).

2. Mit der allmählich in basaler Richtung fortschreitenden Erfassung der älteren Schaftpartie durch die Schaftaufkrümmung kommt es zu neuerlichen statischen Störungen, sowohl im Schaftgipfeltrieb als auch in den Triebspitzen der Äste. Diese Lagestörungen führen abermals zur Bildung von gesetzmäßig angeordnetem Reaktionsholz im Schafte und im von der Aufkrümmung erfaßten Kronenkomplex. Hierbei ordnet sich das Reaktionsholz im Schafte weiter gemäß Schema Abb. 7 an. Bei den Ästen, die im Wege der Schaftaufkrümmung neuerlichen Drehungen um ihre Achse ausgesetzt worden sind, bildet sich das Reaktionsholz ausnahmslos auf jener Astseite, nach welcher die morphologischen Oberseiten der zugehörigen Triebenden gedreht worden sind, also nach jener Gesetzmäßigkeit, die früher auf Abb. 47, *Versuch S/38/40*, aufgezeigt wurde. Diese Reaktionsholzbildungen lösen folgende statische Wuchsbewegungen bei Schäften und Ästen aus: Rückkrümmung des jüngsten Schaftteiles bei gleichzeitig fortschreitender Aufkrümmung des älteren Schaftteiles und fortschreitende Torsion und Biegung der Äste als statische Gegenbewegung zu jenen Astlageveränderungen, die durch die Aufkrümmung des zugehörigen Schaftteiles ausgelöst worden sind. Daraus ergibt sich bei Schäften die bekannte wellenförmige Linienführung der Schaftachse, deren Ausschlag terminalwärts allmählich in die innere Wuchsrichtung des Schaftgipfeltriebes ausklingt (Abb. 11) und bei den Ästen die in solchen Fällen allgemein auftretende, mehr oder weniger stark ausgeprägte Scheitelung in der Astanordnung, wie sie auf Abb. 44 bei Kiefer und auf Abb. 48 bei Fichte zu sehen ist. Diese charakteristischen sekundären Wuchsbewegungen an Bäumen, die durch einseitige Beanspruchung oder Reizung

durch Außenweltfaktoren aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht worden sind, erklären sich demnach als die dynamische Auswirkung des Reaktionsholzes, dessen Anordnung ausnahmslos der hier entwickelten und aus Tatsachenmaterial abgeleiteten, im statischen Wuchsgesetz der Bäume zusammengefaßten Gesetzmäßigkeit gehorcht.

Bei Sprossen mit aufrechter innerer Wuchsrichtung, und zwar auch bei dorsiventralen Asttrieben, die sich zu Ersatzgipfeln aufrichten, steht das Intensitätsverhältnis in der Reaktionsholzbildung in derselben Beziehung zur Abweichung der Sproßachse von der inneren, hier aufrecht-senkrechten Wuchsrichtung, wie sich die Größe der Massenbeschleunigung für diesen Sproß zur Abweichung des Sprosses von der Schwerreizrichtung verhält. In beiden Fällen drückt sich diese Beziehung durch den Sinus des betreffenden Abweichungswinkels aus. Es handelt sich also in beiden Fällen um Beziehungen gleicher Gesetzmäßigkeit.

In beiden Fällen gibt es eine stabile und eine labile Ruhelage. In beiden Fällen kommt es bei Entfernung des Sprosses aus diesen Ruhelagen zu Reaktionswirkungen, die sich streng nach den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre nach Richtung und Stärke regeln. Die Orientierung der beiden Reaktionssysteme ist aber eine gegensätzliche. Die Wirkungsrichtung der im Reaktionsholz gegebenen Wuchsreaktion ist also zur Wirkungsrichtung der Massenbeschleunigung gegenläufig. Das bedeutet, daß wir es hier mit einer Wuchsreaktion zu tun haben, die sich als eine Abwehr gegen die Wirkung der Massenbeschleunigung darstellt!

Wir sagten damals: „Es handelt sich also hier um eine Reaktion des Baumes, die dem statischen Grundgesetz gehorcht und die Behauptung der aufrechten Stellung des Baumes bezweckt.“

Jede aufrechtstehende Pflanze, gleichgültig, ob es sich um Bäume oder krautige Pflanzen handelt, spielt ihren Körper immer in jene Lage ein oder trachtet dieselbe zu erreichen, in der die Pflanze als aufrecht stehender Organismus der Massenbeschleunigung am leichtesten begegnet.

Diese Tatsache können wir sowohl aus der Gesetzmäßigkeit in der Reaktionsholzbildung ablesen, das Reaktionsholz registriert hier direkt dieses Bestreben unserer Bäume, als auch an Rotationsversuchen mit krautigen und verholzten Sprossen an den vom Pflanzenkörper vollführten sekundären Wuchsbewegungen, bei Holzgewächsen noch besser an der Reaktionsholzbildung selbst, beobachten. Genau so wie Mensch und Tier auf einer rotierenden Scheibe die Körperstellung in die zur Resultierenden aus Schwerkraft und Fliehkraft entgegengesetzte Richtung, vermöge ihres statischen Sinnes, einspielen, genau so verändert die stehende Pflanze in gleicher Situation ihre Körperlage.

Es handelt sich hier um die grundsätzlich gleiche Reaktion, nur ist der Mechanismus und damit die Präsentationszeit verschieden.

Diese Tatsache und die früher gemachte Feststellung, daß es sich hier um eine Wuchsreaktion handelt, die sich restlos nach den Grundsätzen der Gleichgewichtslehre regelt, besagen, daß es Gründe der Statik sind, die hier der Pflanze diese statischen Wuchsbewegungen vorschreiben.

Das Ergebnis dieser statischen Wuchsbewegungen ist die Wuchsstellung der Pflanze im Schwerfeld der Erde bzw. im Kräftefeld jeweiliger Massenbeschleunigung.

Die Einstellung der Pflanze zur Massenbeschleunigung ist hierbei eine rein innere, genotypische Angelegenheit. Es kann, wie wir an der im Abschnitt A 1 b besprochenen Sumpffichte gesehen haben, die aus innerem

Wuchsbestreben orientierte Körperstellung auch von der aufrecht-senkrechten Richtung abweichen. Aber auch in diesem Falle ist das Reaktionsholz so angeordnet, daß es die aus der inneren Wuchsrichtung hervorgegangene geneigte Körperstellung gegen jede Art ablenkender Außenweltfaktoren, also auch gegen die Massenbeschleunigung, zu behaupten trachtet.

Die innere Wuchsrichtung eines Organs ist demnach, soweit unser Einblick reicht, außer von Polarität und Symmetrie, in der Hauptsache noch von der genotypischen Einstellung der Pflanze zur Massenbeschleunigung und vom Korrelationsverhältnis im Sproßsystem bestimmt. Jede Veränderung innerhalb dieser, die innere Wuchsrichtung bestimmender Faktoren muß sich naturnotwendig in einer entsprechenden Verlagerung der inneren Wuchsrichtung und damit in einer gesetzmäßigen Umorientierung des statischen Reaktionssystems, also auch in der Reaktionsholzanordnung, äußern (charakteristische Beispiele hierfür haben wir an der sogenannten Sumpffichte, Abb. 26, und bei den verschiedenen Ersatzgipfelbildungen kennengelernt).

Die hier an zahlreichen Beispielen abgeleitete gesetzmäßige Beziehung zwischen der inneren Wuchsrichtung der noch krautigen Triebenden, den reaktionsholzfreen Stellungen verholzter Sprosse und der Reaktionsholzanordnung selbst, sowie die früher aufgezeigte Übereinstimmung im statischen Verhalten krautiger und verholzter Pflanzen bei Einwirkung der Fliehkraft, lassen erkennen, daß das statische Wuchsgesetz im Prinzip bei allen aufrecht stehenden Pflanzen Geltung haben muß. Form und Mechanismus der statischen Wuchsreaktion können hierbei, wie wir schon aus dem bekannten bezüglichen Unterschiede zwischen Nadel- und Laubholz entnehmen, bei den einzelnen Pflanzenklassen, Ordnungen und Familien mehr oder weniger verschieden sein.

Die Intensität der durch statisches Reaktionsholz verursachten sekundären Wuchsbewegungen verholzter Sprosse ist im allgemeinen sowohl von der genotypischen Veranlagung als auch von der jeweiligen Wuchsennergie des Baumes und des betreffenden Sprosses, sowie von dem gegebenen statischen Momente bestimmt. In diesem Sinne hängt die statische Reaktionsfähigkeit eines Sprosses, neben rein erblichen Momenten, vom Alter des Baumes (Zyklophysis) und des Sprosses, von dem Baumteile, in dem sich der Sproß befindet (Topophysis), als auch von der Gunst der Lebensbedingungen (Ernährung, Licht, Wärme, Wasser) und endlich vom Neigungsverhältnis der inneren Wuchsrichtung des Sprosses, von der Abweichung der Sproßlage, von seiner jeweiligen inneren Wuchsrichtung, von der Schwerpunktlage des Sprosses und vom Biegemoment in den fraglichen Sproßquerschnitten ab.

Unsere Nadel- und Laubbäume besitzen im Reaktionsholz jene Einrichtung, die sie befähigt, ihre, durch die genotypisch gelenkte innere Wuchsrichtung bestimmte Wuchsstellung im Schwerfeld der Erde gegen die massenbeschleunigende Wirkung der Schwerkraft und gegen alle durch mechanische, tropistische oder sonstige Ursachen eingetretene Lagestörungen, bzw. Ablenkungen, zu behaupten und bei Korrelationsverschiebungen im Sproßsystem, im besonderen bei Verlust wichtiger Kronenelemente, die Kronen- und Baumgestalt im genotypischen Sinne zu formen, bzw. auszugleichen.

So äußert sich der formende Einfluß des statischen Reaktionsholzes bei den verschiedensten Mutationen (Kipp-, Nick-, Trauer-, Hänge-, Schlangen-, Vertikal-, Renk-, Schirm- und Kugelformen) und bei der Gestaltung rasse-

typischer Baumformen. Während der bedeutende formerhaltende Einfluß des Reaktionsholzes bei tropistischen Wuchsablenkungen (Heliotropismus, Phototropismus), mechanischen Gleichgewichtsstörungen bzw. bei durch diese verursachten, gewaltsamen Schaft-, Ast- und Sproßlageveränderungen (Wind, Schnee, Eis, Rauhreif, Erdbewegungen, fließendes Wasser, Vietritt usw.) und bei Schaft-, Ast-, Trieb- und Knospenverletzungen, im besonderen bei der bekannten Ersatzgipfel- und Absenkerbildung, zur Geltung kommt.

Daraus ergibt sich der praktische Wert dieser Forschungsergebnisse. Wir sind nunmehr in der Lage, bei unseren Holzgewächsen, im besonderen bei unseren Waldbäumen zwischen den Auswirkungen der genotypischen Wuchsrichtung einerseits und den tropistischen und mechanischen Wuchsablenkungen andererseits auf kürzestem und einfachstem Wege exakt zu unterscheiden. Es handelt sich also um die praktisch so bedeutsame Auseinanderhaltung der wichtigsten formgebenden Faktoren in der Baumwelt. Diese Tatsache verdient bei der Rassenforschung und Zuchtwahl besondere Beachtung. Aber auch der Grad der statischen Reaktionsfähigkeit wird hier nicht unberücksichtigt bleiben dürfen. Ist doch derselbe in hohem Maße mitbestimmend für die Fähigkeit, statische Störungen zu beheben und Verletzungen im Kronengebäude des Baumes auszuheilen. Auch in diesen Belangen gibt das statische Reaktionsholzbildungsgesetz eine praktische und verhältnismäßig rasch arbeitende Handhabe für die Beurteilung der wirtschaftlichen Eignung der Holzarten nach Rasse, Spielart und Individuen.

Die Kenntnis des statischen Reaktionsholzbildungsgesetzes bietet also bezüglich Baumpflege, Stammauslese und sonstiger auf diagnostischer Grundlage aufgebaute Kulturmaßnahmen für Forstwirtschaft und Gartenbau unleugbare Vorteile.

Durch die Feststellung der hier obwaltenden Gesetzmäßigkeit ist man nunmehr in der Lage, den einheitlichen Rhythmus in den Wuchsbewegungen unserer Bäume zu erfassen und damit die harmonische Linienführung unserer Wälder besser zu begreifen.

Wenn man sich die bereits eingangs erwähnte Tatsache vor Augen hält, daß es im Walde und im besonderen im Gebirgswalde praktisch genommen keinen Baum gibt, der nicht mindestens einmal in seinem Leben in die Lage versetzt wird, das Reaktionsholz zur Behauptung seiner Wuchsstellung und seiner genotypischen Gestalt in Anspruch zu nehmen, und wenn man weiter bedenkt, daß es ohne diese biologische Einrichtung keinen langen geraden Baumschaft gäbe, dann erscheint erst die große formgebende und formerhaltende Bedeutung dieser statischen Wuchsreaktion im notwendigen Lichte. Es wird dann aber auch verständlich, daß sich mit diesem Problem nicht nur Botaniker, sondern auch Forstleute schon seit vielen Jahrzehnten beschäftigt haben. Steht doch niemand in engerer Beziehung zum Walde und damit zu unseren Holzgewächsen, wie der Forstmann. Es ist deshalb kein Zufall, daß Forstleute wertvolle Beiträge zur Morphologie und Physiologie unserer Holzgewächse geliefert haben. Es sei hier nur auf die Entdeckung der Siebröhren durch TH. HARTIG und auf die vielen Arbeiten über Rotholz hingewiesen. Und wenn ich das mir nahestehende Rotholzproblem im besonderen betrachte, dann darf ich wohl auf Grund meiner mehr als zwei Jahrzehnte umfassenden Versuchspraxis der Meinung Ausdruck geben, daß hier die Voraussetzungen für eine auf breiter Basis stehende Versuchsführung und Beobachtung nur dem Forstmann in hier notwendigem Maße gegeben sein können. Ich nenne hier: Jahrzehntelange Beobachtungen im Walde, das Studium des Einflusses der verschiedenlichsten

Außenweltfaktoren auf die Baumgestalt, Untersuchung der Beziehungen zwischen Baumgestalt, Baumstellung und Reaktionsholz an vielen Tausend Stämmen im Zuge der Holzschlägerung und Holzübernahme, die Gelegenheit der Anlage von Großversuchsflächen und endlich die Möglichkeit der richtigen und oft sehr schwierigen Auswahl von Versuchsobjekten in oft ausgedehnten Waldgebieten und in verschiedensten Örtlichkeiten, wobei sich der Forstmann im Interesse der Forschung auch so manchen Waldfrevel erlauben darf, weil der Forstmann die Fähigkeit und Erfahrung besitzt, die Folgen solcher Eingriffe richtig abzuwägen und zu beurteilen, ob der im Interesse der Forschung etwa angerichtete Schaden wirtschaftlich tragbar ist oder nicht.

Alle diese Voraussetzungen gestatten erst das notwendige Einfühlen in die Materie und ermöglichen die Beschaffung eines umfangreichen und lückenlosen Tatsachenmaterials, das im vorliegenden Falle im besonderen Maße notwendig ist, um das hier behandelte Problem in seiner ganzen Geschlossenheit und Wesensart zu ergründen und in seiner Bedeutung zu ermessen.

So hatte mich im Verlauf meiner Untersuchungen das umfangreiche Beobachtungs- und Versuchsmaterial, das mir aus Tief- und Hochlagen verschiedenster Wuchsgebiete zur Verfügung stand, immer mehr zu der Überzeugung gebracht, daß hier eine Wuchsreaktion vorliegt, deren physiologischer Grundgedanke noch gar nicht erfaßt war. Unter dem überwältigenden Eindruck, den die Wuchsbewegungen der Bäume, namentlich in der Kampfzone des Waldes im Hochgebirge, auf mich machten, kam mir immer deutlicher zum Bewußtsein, daß es sich hier um eine dynamische Auswirkung einer organeigenen Gestaltungskraft der Holzgewächse handelt, die innerhalb einer geschlossenen Gesetzmäßigkeit einem einheitlichen physiologischen Ziele zustrebt. daß sich also hier ein bisher unbekanntes Gesetz offenbart.