

Über die korrelative Erhaltung entspreiteter Blattstiele

RUDOLF DOSTÁL

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Brno*

Eingegangen am 29. September 1961

O korelačním udržování bezčepelních řapíků

Morfologickými pokusy na *Syringa vulgaris*, *Ligustrum ovalifolium*, *Philadelphus coronarius*, *Aesculus hippocastanum*, *Acer negundo* a *Bryophyllum crenatum* je v této práci sledována závislost udržování bezčepelních řapíků na korelačních vlivech jiných částí rostliny a zkoušena možnost napodobit tyto korelace pomocí syntetických růstových látek. Ukazuje se, že celistvost rostliny, zajištěná hlavně regulačními vlivy kořenů a listů, vyniká jasněji z chování bezčepelních řapíků než celých listů. Uplatňuje se v něm kompensace, polarita a embryonální determinace.

Zusammenfassung

Auf Grund morphologischer Versuche mit *Syringa vulgaris*, *Ligustrum ovalifolium*, *Philadelphus coronarius*, *Aesculus hippocastanum*, *Acer negundo* und *Bryophyllum crenatum* wurde in dieser Arbeit die Abhängigkeit der Erhaltung entspreiteter Blattstiele von den korrelativen Einflüssen anderer Teile der Pflanze untersucht und die Möglichkeit der Nachahmung dieser Korrelationen mittels synthetischer Wuchsstoffe geprüft. Es zeigte sich, dass die Ganzheit der Pflanze, die vor allem durch die Regulationswirkungen der Wurzeln und Blätter bedingt ist, aus dem Verhalten der entspreiteten Stiele klarer hervorgeht als aus dem der ganzen Blätter. Dabei kommen Kompensationen, Polaritätsverhältnisse und embryonale Determinationen zur Geltung.

Einleitung

Bereits aus *Circaea*-Versuchen ging die korrelative Bedingtheit der Erhaltung entspreiteter Blattstiele deutlich hervor (DOSTÁL 1911). In einem

*Adrese: Zemědělská 1, Brno, ČSSR

Versuch vom 29. 8.—16. 9. blieben an vegetativen Pflanzen mit Ausläufern, die zu dieser Jahreszeit bereits entwickelt waren, folgende Anzahlen von Blattstielstummeln in Prozenten ausgedrückt erhalten:

Sprosse mit belassenen Knospen und Ausläufern	36%
Sprosse mit Ausläufern, jedoch ohne Knospen	83%
Sprosse mit Knospen, jedoch ohne Ausläufer	30%
Sprosse ohne Knospen und Ausläufer	100%

Keiner der Blattstielstummel wurde abgegliedert, wenn sich an den sonst von Knospen befreiten Sprossen aus winzigen basalen Beiknospen neue Ausläufer zu entwickeln begannen. In diesem Falle wurden sämtliche entspreiteten Blattstiele zu Entstehungsstellen des schon von KÜSTER (1916) angenommenen Erhaltungsstoffes, der normalerweise in den Spreiten erzeugt und jetzt mit Auxin identifiziert wird, jedoch nach den Untersuchungen VENDRIGS (1959) eine von Auxin abweichende, besonders in Blattstielen gebildete *Abscission Retarding Substance* (A. R. S) darstellt.

In der vorliegenden Mitteilung soll experimental-morphologisch das Verhalten entspreiteter Blattstiele vorwiegend zur Feststellung von Wachstums-korrelationen verwertet werden, wenn diese an Pflanzen oder deren Teilen mit intakten Blättern nicht so deutlich hervortreten und zwar etwa so, wie man sich der Trennungsvorgänge zur Feststellung der Wuchsstoffe bedient (GORTER 1957). Benützt wurden hierzu jedoch nicht die üblichen Objekte der Stielabtrennungsstudien wie *Coleus*, *Phaseolus*, *Gossypium*, *Impatiens* oder *Ruellia*, sondern einmal Holzarten wegen ihrer komplizierten Organisation, die CHAMPAGNAT (1954, 1955) sogar zur Folgerung veranlasste, dass der Wuchsstoff an den korrelativen Hemmungen bei den Holzgewächsen überhaupt nicht beteiligt sei, das andere Mal *Bryophyllum crenatum* ob seiner Marginalmeristeme, deren Zustand auf die innere Beschaffenheit der Pflanze oder ihrer Abschnitte immer ein gewisses Licht zu werfen vermag. Das eigentliche Ziel der Versuche bestand darin, zum Verständnis der Totalität der Pflanze beizutragen.

Material und Methodik

Das Versuchsmaterial ergaben besonders Stockausschläge bzw. Verjüngungstriebe von *Philadelphus coronarius*, *Ligustrum ovalifolium*, *Syringa vulgaris*, *Acer negundo* und jüngere Exemplare von *Aesculus hippocastanum*, letztere teils in freiem Boden, teils in Töpfen gehalten, also durchwegs Objekte mit dekussierter Blattstellung, damit die verschiedenen experimentellen Eingriffe auf beiden Seiten derselben Knoten miteinander verglichen werden konnten. Die in ein- oder mehrknotige Abschnitte zerlegten Laubtriebe wurden in Leitungswasser oder in nassem Sande gehalten. Dasselbe galt von den Landtagsprossen von *Bryophyllum crenatum*. Allgemein wurde durch vergleichende Versuchsreihen für die Eliminierung der hochgradigen Beeinflussung des Separationsvorgangs durch äussere Faktoren möglichst gesorgt. Zur Beurteilung des Verhaltens der Blattstielstummel wurde deren Berührung mit einer Pinzette notwendig, da sie meist nicht von selbst abfielen. Um die in einigen Fällen relativ rasche Stielabgliederung zu verzögern, wurden besonders bei *Ligustrum* und *Philadelphus* noch ganz kleine Spreitenteile in Verbindung mit ihnen belassen. Zur Nachahmung der Wachstums-korrelationen wurde vor allem IES, aber auch TIBA, MH und GA zwecks lokaler Behandlung in Form von Lanolin-pasten verwendet und zur Kontrolle diente reines Lanolin. Aus Raum-mangel sollen hier von den vielen in mehreren Jahren durchgeführten Versuchen, die in der letzten Vegetationsperiode

1961 nachgeprüft wurden, nur einige wenige erwähnt werden. Von den üblichen graphischen und tabellarischen Übersichten der fast täglich durchgeführten Zählungen wird hier abgesehen, da es mehr auf das Endergebnis ankommt.

Ergebnisse und Diskussion

1. *Kompensation*. Der entspreitete Blattstiel gliedert sich nicht ab, wenn er korrelativ gezwungen ist, die Funktion des ganzen Blattes zu übernehmen. Dekapitiert man stark heranwachsende Stockausschläge von *Acer negundo* und entfernt gleichzeitig die Spreiten auf der einen Seite der obersten Knoten, bleibt der dem obersten belassenen Knoten ansitzende Blattstielstummel zuletzt erhalten, während die darunterliegenden Stiele in der Reihenfolge von unten nach oben abfallen. Dabei werden die Seitenknospen am obersten Knoten sowohl durch das belassene intakte Blatt als auch durch den erhaltenen Blattstiel im Wachstum zurückgehalten. Erst an den ersten tiefer gelegenen Knoten kommt es später zum Axillaraustreiben, und zwar auf der Seite der vorher abgefallenen Blattstiele (Abb. 1). An älteren bereits im Wachstum nachlassenden Ausschlägen gelingt dieser Versuch nicht, da nach derselben Operation auch der oberste Blattstiel abfällt. Entfernt man jedoch solche bereits ausgewachsene Stockausschläge, entwickeln sich aus dem Mutterstock bald neue, an denen sich der Versuch mit demselben Ergebnis wiederholen lässt.

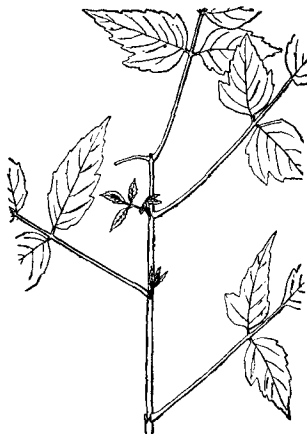


Abb. 1. *Acer negundo*. Der obere Teil eines dekapitierten und einseitig entspreiteten Stockausschlags mit festhaftendem oberstem und abgefallenen tiefer liegenden Blattstielen, aus dem zweitobersten Knoten auf der blattstiellosen Seite austreibend (Versuch vom 8. 7.—19. 9. 1961).

So blieben die obersten entspreiteten Blattstiele vom 6. 8.—28. 9. und dann an neu operierten Trieben vom 21. 9.—24. 10. erhalten und wurden sowie auch mehrere intakte Blätter erst von heftigem Winde abgerissen. Von kräftig heranwachsenden Trieben fielen die obersten Blattstiele auch dann nicht ab, wenn die Dekapitierung weit unter der Spitze erfolgte. Wurde sie aber in der noch ganz jungen Gipfelregion vorgenommen, blieb der entspreitete Blattstiel bedeutend schwächer und kürzer als der des intakten, normal heranwachsenden Gegenblattes. Ihre Durchschnittslängen betrugen 19 bzw. 71 mm. Auch in seiner anatomischen Differenzierung bleibt der in jungem Zustand entspreitete Blattstiel ebenso wie Blattstiele zusammengesetzter Blätter nach einseitiger Reduktion der Fiederblättchen zurück (NĚMEC 1902). Trotzdem verhält er sich im ganzen wie das unversehrte Blatt, er biegt sich wie dieses epinastisch abwärts und hemmt das Wachstum seiner Achselknospe. Es liegt hier der Fall einer infolge der apikalen Lage eng lokalisierten Kompensation vor, die sich sonst bei völliger Defoliation, wie schon lange bekannt ist, in strukturellen und funktionellen Veränderungen der Achse (BOIRIVANT 1897) und, bei einer partiellen, in kompensativem Wachstum der belassenen Blätter (JACOBS u. BULLWINKEL 1953) äussert. Allerdings gehört *A. negundo* zu den Holzgewächsen, deren Axillaranlagen vom Blattstielgrund so umgeben sind, dass sie in ihrem vorzeitigen Austreiben auch mechanisch gehemmt werden können. Doch wird dieses Hindernis von stark austreibenden Knospen leicht überwunden, selbst wenn sie hierbei die Stielbasis seitlich durchreißen müssen. An isolierten einknotigen Triebstücken wächst diese freigelegte Knospe nach dem

Abschneiden der beiden Spreiten und der Stielbasisdecke oberhalb einer der beiden gegenständigen Achselknospen regelmässig früher heran.

Im beschriebenen Versuch handelt es sich jedoch um verwickeltere Wachstumskorrelationen, bei denen dieser mechanische Faktor nur eine untergeordnete Rolle spielen mag, was aus dem allerdings viel selteneren Falle des Heranwachsens der Achselknospe des entspreiteten Blattstieles auch am

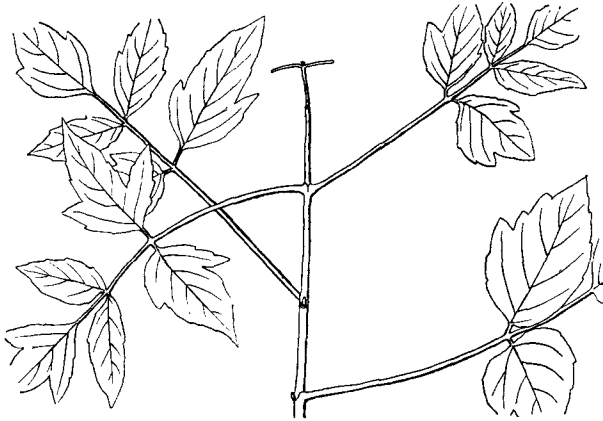


Abb. 2. *Acer negundo*. Von den sieben am 29. 8. 1961 entspreiteten Blattstielen blieben nur die beiden obersten bis zur Beendung des Versuches 22. 9. erhalten.

obersten belassenen Knoten zu ersehen ist, während jedoch die Achselknospe des intakt gebliebenen Gegenblattes nie heranwächst. Eine entscheidende Bedeutung ist der Wirkung des an diesen Stockausschlägen so stark überwiegenden Wurzelsystems beizumessen, die sich auch im vorliegenden Fall in der apikalen Region dieser Triebe, gleichgültig, ob sie intakt oder dekapitiert sind, am stärksten betätigt und zur apikalen Dominanz als Ausdruck stärkster Aktivierung von Wuchsstoffen beiträgt. Die Annahme liegt nahe, dass dadurch auch der entspreitete Blattstiel diese Wachstumsregulatoren zu aktivieren imstande ist, wodurch er sowohl seine Separierung als auch die Streckung seiner Achselknospe verhindert. Diese korrelative Hemmung breitet sich auch auf die tiefer gelegenen Knoten aus, von denen die Blattstielstummel abfallen und an denen nachher die Seitenknospen austreiben. Beachtenswert ist, dass sich aus diesen unteren heranwachsenden Trieben keine Wirkung auf den darüber stehenden spreitenlosen Blattstiel ausbreitet, wie man nach ROSETTER und JACOBS (1953) und JACOBS (1954, 1955) erwarten würde, was darauf hinweist, dass das starke Übergewicht des Wurzelsystems eine derartige Blattstielabtrennung eben ausschliesst. Die Bedeutung der Wurzeln für die Lebensdauer entspreiteter Blattstiele hat bereits TERPSTRA (1953) festgestellt. Ohne Wurzeln, die an isolierten Abschnitten von *Acer negundo*-Ausschlägen nicht spontan regeneriert werden, fallen entspreitete Blattstiele bald ab.

An einknotigen Sprossstücken, die mit dreizähligen Blattwirteln versehen sind, an denen ein Blatt intakt gelassen und einer der beiden entspreiteten Blattstiele stark verkürzt wurde,

gliederte sich bei isolierter Kultur vorerst der kürzere Blattstiel ab und dann erst folgte der längere, und dementsprechend streckte sich die Achselknospe des kürzeren Stielstummels früher als die des längeren. Diese beiden Triebe verhinderten dann das Wachstum der Achselknospe des intakten Blattes vollkommen. In Verbindung mit Wurzeln lösen sich auch die beiden obersten Blattstiele nach der Kappung kräftiger Stockausschläge nicht los (Abb. 2), während die darunterliegenden Stiele durchwegs abfallen.

Ähnlich wie *A. negundo* verhält sich auch *Philadelphus*, an dessen Wasserreisern nach Dekapitierung und Amputation der Spreiten auf einer Seite der Knoten die belassenen obersten Blattstiele ebenfalls festhaften und falls sie noch jung waren, ihre hyponastische Krümmung dauernd beibehalten, auch wenn später aus ihren Achseln Knospen austreiben (z. B. in einem Versuche vom 16. 4.—18. 5.). Erst später, als sich diese zu stärkeren Trieben entwickelten, gliederten sie sich ab oder wurden dadurch abgerissen. Die Wurzelwirkung führt bei diesen robusten Wasserreisern zu einer umgekehrten Anisophyllie, da an ihren durch Kappung hervorgerufenen Seitentrieben die abaxialen Blätter regelmässig kleiner sind, als die von den Wurzeln stärker geförderten adaxialen.

2. Polarität. Die aus dem Vorangehenden ersichtliche korrelative Wirkung der Wurzeln lässt sich mit derjenigen der Sprossbasis vergleichen, wie schon aus dem Verhalten isolierter Assimilatoren von *Caulerpa prolifera* hervorgeht, deren basales Ende sich gleich nach ihrer Abtrennung vom Rhizom weiss verfärbt, da die Chloroplasten von diesem neu entstehenden Basalpol abgestossen werden. Diesem ersten sichtbaren Anzeichen einer Wiederherstellung der physiologischen Totalität folgt erst nach etwa 1—3 Tagen die Rhizoidbildung als Ausdruck erneuter morphologischer Ganzheit dieser azellulären Pflanze (DOSTÁL 1958). Bei höheren Pflanzen ist man in dieser Hinsicht auf andere Indizien angewiesen, zu denen auch die Verzögerung der Separierung entspreiteter Blattstiele gehört. Zerlegt man die langen Triebe von *Ligustrum* oder *Philadelphus* in dreiknotige Abschnitte, so gliedern sich von den bis auf einen ganz kleinen Teil der Spreite reduzierten Blattstummeln zuerst die an den basalen Knoten der einzelnen Sprosstücke stehenden ab, obwohl die vorangehenden Blattstiele des intakten Triebes, die an den isolierten Sprosstücken eine apikale Stellung annehmen, noch festhaften. Auch die beiden Blattstücke desselben Knotens verhalten sich unterschiedlich, wenn der Erneuerungstrieb in einem Knoten so zerlegt wird, dass ein Blattstiel dann am apikalen und der andere am basalen Pol zu liegen kommt (DOSTÁL 1951). Am neuen basalen Pole des oberen Teils löst sich der Blattstiel bald los, während er am apikalen Pol des unteren Teiles infolge seiner apikalen Stellung erhalten bleibt. Besonders deutlich zeigt dies *Bryophyllum*, wenn an einem isolierten Laubsprosse der basalste von den belassenen Knoten so eingeschnitten wird, dass ein Blatt mit dem oberen Sprosteil direkt verbunden bleibt, während das andere durch einen Querschnitt von demselben getrennt wird. Dieses letztere Blatt gliedert sich nicht ab und seine Achselknospe wächst heran, während das gegenüberliegende mit dem Spross nach oben direkt verbundene Blatt Marginalknospen austreibt, vergilbt und abfällt. Ein ähnliches Verhalten zeigen entspreitete Blattstiele an derart operierten basalen Knoten: auf der intakten Seite fällt der Stiel bald ab, während der unter dem Quereinschnitt gelegene lange erhalten bleibt, obwohl seine Achselknospe austreibt (Versuch vom 6.—22. 9.) (Abb. 3). Entsprechend

der physiologischen, nach Isolierung weissgewordenen Basis der *Caulerpa*-Assimilatoren gehen nicht nur aus den Wurzeln, sondern nach ihrer Entfernung auch aus der Sprossbasis stoffliche Einflüsse aus, die sich in den oberen Teilen aktivierend auswirken, falls sie durch die Hemmungstätigkeit assimilierender Blätter nicht unwirksam gemacht werden.

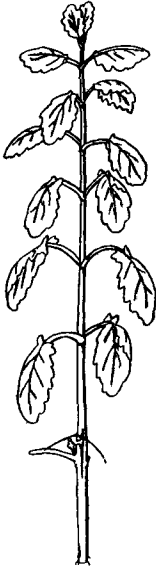


Abb. 3. *Bryophyllum crenatum* mit Blattstiel, der am basalen Knoten unter dem Quereinschnitt festhaftet, und austreibender Knospe. Der gegenüber liegende, mit dem oberen Teile des isolierten Sprosses verbundene Blattstiel ist abgefallen (Versuch vom 6.—20. 9. 1961).

Dies folgt aus den Versuchen mit *Syringa vulgaris*, bei der in einem Versuche vom 5. 8. je ein Jahrestrieb der obersten, kräftigsten Dichasien unter seinem, von oben gezählt, dritten Knoten dekapitiert wurde, während der zweite Jahrestrieb immer intakt gelassen wurde. Vier Tage darauf wurden von den dekapitierten Jahrestrieben zwei oberste Knoten entspreitet und isoliert in nassem Sande unter denselben Bedingungen kultiviert, wie die entsprechenden Knoten der vorher intakten gegenständigen Jahrestriebe, die gleichzeitig isoliert und entspreitet wurden. Bis zum 13. 8. waren an den Knoten der dekapitierten Triebe 8, an jenen der intakten Triebe hingegen 13 Blattstiele abgegliedert. Am 17. 8. liessen sich nur an den Knoten der vorher dekapitierten Triebe festhaftende Blattstiele beobachten. Noch ausgeprägter waren diese Unterschiede, wenn die Teilung der ähnlich operierten Dichasien erst nach 10 Tagen erfolgte, da sich an den Knoten der zuvor dekapitierten Triebe einige Blattstiele noch nach einer Woche nicht losgelöst hatten. Man kann annehmen, dass sie durch ihre apikale Stellung infolge der Dekapitierung der eigenartigen, die Stiellösung hemmenden Wirkung der Wurzeln ausgesetzt werden, während die entsprechenden Knoten der intakten Gegentriebe umgekehrt von den darüber stehenden Sprossorganen gehemmt werden, wodurch ihre Stielabgliederung beschleunigt wird. Letztere, den Blattabfall beschleunigende Wirkung der apikalen Teile vergleicht THIMANN (1952) vortrefflich mit der in der Wachstumshemmung der Seitenknospen hervortretenden apikalen Dominanz.

Bekanntlich lässt sich diese apikale Dominanz durch die Stengelringelung unterbrechen und ähnlich fallen Blätter oder entspreitete Blattstiele oberhalb der Ringelungsstelle früher ab, als die verhältnismässig älteren, unter dem Ringe gelegenen. Dieses Verhalten zeigen auch Blattstiele an isolierten Jahrestrieben von *Syringa*. Durch das Bestreichen der Ringelungsstelle mit IES-Paste wird jedoch auch die Abtrennung der oberhalb des Ringes befindlichen Blattstiele verzögert, sodass sie noch länger als die höheren, vom Ringe weiter entfernten Stiele festhaften. Daraus folgt, dass sich die IES-Wirkung in dieser Hinsicht eine gewisse Strecke weit in apikaler Richtung verbreitet, was den Feststellungen von JACOBS (1954, 1961) entspricht. Es wurde deswegen ferner geprüft, ob sich die verzögernde Wirkung der Wurzeln auf die Stielseparation nicht durch exogene Auxinzufuhr von unten her nachahmen lässt.

In einem Versuche vom 12. 8. wurden dreiknotige, der Gipfelregion kräftiger *Syringa*-Jahrestriebe entnommene Abschnitte entspreitet und in nassem Sand eingesetzt, nachdem sie an den distalen Schnittflächen der basalen Stielstummel mit 0,5% IES-Paste oder zur Kontrolle mit reinem Lanolin bestrichen wurden. Um das Erhaltungsvermögen von IES noch stärker hervorzuheben, wurde je ein Blattstiel der mittleren und oberen Knoten dieser Sprosstücke mit 1% TIBA-Paste behandelt, die bei dieser Konzentration die Stiellösung beschleunigte.

Am 19. 8. waren die Blattstiele an den Kontrollabschnitten bereits abgegliedert, während an den Versuchsabschnitten weder die basalen mit IES-Paste bestrichenen, noch auch die mittleren und apikalen losgelöst erschienen. In einem Parallelversuch mit ähnlicher Behandlung der oberen Blattstiele mit IES bzw. Lanolin erhielten sich ebenfalls an den fünf IES-Abschnitten 13 Blattstiele oben, 7 in der Mitte und einer an der Basis. Bei beiden Versuchsvarianten fielen die TIBA-Blattstiele früher ab.

Da sich Blattstiele an ähnlichen Sprossstücken auf je einer Seite aller Knoten mit 1% MH-Paste in gleicher Schnelligkeit abgliederten wie die gegenüberliegenden mit reinem Lanolin bestrichenen, handelt es sich nicht allein um eine gewöhnliche Hemmung, da ja nur IES so positiv einwirkte, keinesfalls aber MH. Analog lässt sich an dekapitierten Keimlingen von *Pisum sativum* nur durch einen IES-Pastenanstrich eines der beiden Keimblätter eine ganz regelmässige Dominanz des Kotylars einleiten, das in der Achsel des mit reinem Lanolin bestrichenen Keimblattes steht, keinesfalls aber durch eine ähnliche einseitige Behandlung mit MH bzw. TIBA oder GA. Wie *Syringa* verhält sich auch *Ligustrum*. In einem derartigen Versuche vom 13.—21. 8. blieben die bis auf einen ganz kleinen Spreitenrest entspreiteten Blattstiele an den mit IES behandelten Abschnitten erhalten, während sie von den Kontrollstücken abgefallen waren (Abb. 4). Eine Ausnahme bildeten bei diesem Objekte apikale Sprossstücke, die zu dieser Zeit ihr Streckungswachstum bereits einzustellen anfangen. Viele davon gliederten die Blattreste selbst nach Behandlung mit IES ab, obwohl sie eigentlich die jüngsten waren.

Allgemein reagieren junge, auxinreiche Teile auf die IES-Zufuhr anders als die bereits ausgewachsenen. An einknotigen, den noch heranwachsenden Langtagsprossen von *Bryophyllum crenatum* entnommenen Segmenten verhalten sich die entspreiteten Blattstiele, deren einer mit IES und der andere mit reinem Lanolin behandelt wurde, je nach ihrer Ursprungsregion unterschiedlich. Die der Basis entnommenen verlieren die beiden Blattstiele sehr bald und fast gleichzeitig. An den darüber stehenden fällt früher der mit Lanolin allein behandelte Stiel ab, dessen Achselknospe dann heranwächst. Darauf folgt gewöhnlich ein Segment, an dem beide Stiele festhaften und die Knospen ruhen und schliesslich gliedert sich an den obersten jüngsten Segmenten der IES-Stiel früher ab und seine Achselknospe wächst heran (DOSTÁL 1943). Je nach dem physiologischen Alter der isolierten Sprossstücke wirkt demnach IES auf den Abtrennungsvorgang entweder fördernd oder hemmend ein, ähnlich wie auf die Streckung der Achselknospen. Dies verleitete zur Annahme, dass „zwischen der Blattspreite und der Trennungsschicht dieselben Korrelationsbeziehungen auftreten, wie zwischen den Blättern und ihren Achselknospen“ (DOSTÁL 1943). Mit Recht bemerkt hierzu SÖDING (1952), dass auch das Blatt von seinem Achseltrieb gehemmt werden kann und dann vertrocknet und abfällt. Dies lässt sich wirklich an einknotigen *Ligustrum*-Abschnitten mit sylleptischen Achseltrieben, deren einer abgeschnitten wird, beobachten. Von den beiden entspreiteten Tragblattstielen fällt der auf der Seite des belassenen Achseltriebes gelegene früher ab, gleichwie entspreitete Blattstiele auch vom Haupttriebe abfallen, wenn seine Spitze heranwächst.

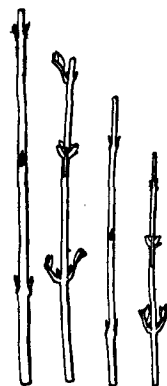


Abb. 4. *Ligustrum ovalifolium*. An den aufeinanderfolgenden Triebabschnitten mit stark reduzierten Blättern, deren unterste auf der Schnittfläche (von links) abwechselnd mit reinem Lanolin oder IES-Paste bestrichen wurden, bewirkte IES das Festhaften noch einiger darüber stehenden Blattstiele (Versuch vom 13.—29. 8. 1961).

Da auch die Segmente der starken Wasserreiser von *Philadelphus* nach Zufuhr von IES durch die basalen Stielstummel ähnlich wie *Syringa* und

Ligustrum die darüber stehenden Stiele bzw. Blattreste lange behalten, liegt in allen diesen Fällen eine Analogie betreffs der Wurzelwirkung vor. Man könnte hierbei an die bereits von LIBBERT (1954) in den Wurzeln festgestellten Hemmstoffe denken, worauf auch HACCUS und NIES (1956) bei ihren Studien über die Wirkung von TIBA und 2, 4, 6-T auf die Abgliederung entspreiteter Blattstiele von *Impatiens* und *Ruellia* hinweisen.

Damit stimmen auch Ergebnisse der verschieden variierten Versuche mit isolierten einknotigen Sprosstücken von *Syringa vulgaris* überein. Die daran unten und oben belassenen etwa gleich langen Teile der benachbarten Internodien wurden auf einer Seite über dem Knoten und auf der anderen unter demselben nach Abschabung des Periderms mit IES-Paste bestrichen (Abb. 5a).

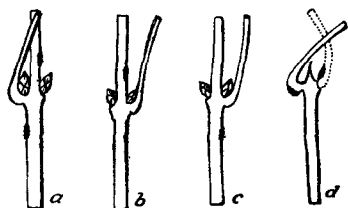


Abb. 5. *Syringa vulgaris*. Einknotige, entspreitete Triebstücke, a) auf den entgegengesetzten Seiten oben und unten mit IES-Paste behandelt, ein' länger andauerndes Festhaften des von unten aus durch IES beeinflussten Blattstiels zeigend; b) die eine Seite der beiden Internodien unbehandelt, die andere oben bzw. unten (c) mit IES-Paste bestrichen, die Blattstiele in beiden Fällen auf der Kontrollseite früher abgegliedert. d) Von den beiden in der Nähe ihrer Insertion nach dem Ausschneiden der Knospen mit IES-Paste bestrichenen Blattstielen (auf der Abbildung links unten und rechts oben) gliederte sich der oben bestrichene (in der Abbildung punktierte) Blattstiel früher ab (Versuch vom 7.—19. 9.).

Andere ähnliche Sprosstücke wurden nur oberhalb (b) und andere wieder nur unterhalb (c) der Knoten mit derselben Wuchsstoffpaste behandelt, während die jeweils opponierten Achsenseiten unbehandelt blieben. Trotz einiger anfänglicher Unregelmäßigkeiten im ersten Falle verzögerte der unter dem Knoten applizierte IES-Pastenanstrich den Stielabfall viel bedeutender als der Anstrich oberhalb des Knotens und bei Abschluss eines derartigen Versuchs vom 13.—22. 9. blieben einige Blattstiele nur auf der Seite mit dem Anstrich erhalten. In den Parallelreihen mit einer unbehandelten Achsenseite fielen die Blattstiele auf dieser ganz regelmässig früher ab, als auf der Seite mit IES. Die einseitige Bereicherung der Achse mit exogener IES besonders vom Basalpol aus wirkt demnach auf die Blattstielseparierung deutlich verzögernd. Direkt von der oberen Schnittfläche aus verabreicht, wirkt 1% IES-Paste auf die Blattstielabgliederung an einknotigen *Ligustrum*-Segmenten, ähnlich wie eine heranwachsende Terminalknospe, beschleunigend, da in einem Versuche vom 10.—22. 8. Blattstiele an 13 Segmenten mit IES und nur an 5 mit Lanolin von je 30 Segmenten abgegliedert erschienen. Nach weiteren vier Tagen blieben nur einige Blattstiele an den Kontrollsegmenten erhalten. Dieses Material reagiert

auch auf die ungleiche Entfernung von distal applizierten IES-Pastenanstreichen sehr empfindlich, da die mit der Wuchsstoffpaste in der Nähe der Schnittfläche behandelten Blattstiele sich früher lösteten als die in der Nähe ihrer Insertionsstelle ähnlich bestrichenen Blattstiele auf der anderen Seite derselben Knoten.

Unterschiedlich verhielten sich die gegenständigen Blattstiele, wenn sie beide an ihrer Basis bestrichen wurden, der eine jedoch auf der oberen und der andere auf der unteren Seite. Bei *Syringa* krümmten sich beide Blattstiele, besonders, wenn gleichzeitig auch die Achselknospen vorsichtig extirpiert wurden, stark hyponastisch aufwärts, wobei sich die auf der gewölbten Unterseite bestrichenen Blattstiele durchschnittlich später abtrennten (Abb. 5d). Diese waren auch die letzten in einem Versuche vom 7.—9. 9. nicht abgegliederten Stielstummel, woraus folgt, dass die Unterseite mit dem Phloem auf die IES-Zufuhr empfindlicher reagiert, als die Oberseite mit dem Xylem. Auch in diesen Fällen handelt es sich, um es mit ADDICOTT und LYNCH (1951) auszudrücken, um eine distale Auxindarreichung. Dennoch

wurde die Separierung des Blattstieles auch dann verzögert, wenn die zugehörige Achselknospe etwa in der Hälfte quer abgeschnitten und die Wunde mit IES, also proximal behandelt wurde. Dieser Axillaranstrich hemmt die Blattstielabtrennung erheblicher, als es ein ähnlicher Anstrich der distalen Schnittfläche des opponiert gestellten Blattstieles tut. Es kann hierbei mehr auf die Entfernung des IES-Anstriches, als auf die proximale oder distale Applikation desselben ankommen.

In dieser Hinsicht betätigen sich auch die nativen Wuchsstoffe. Selbst Winterknospen von *Syringa vulgaris*, die anscheinend bereits ruhen, beeinflussen den Blattstielabfall, wie besonders isolierte Segmente mit ungleich grossen Knospen zeigen, an denen sich der entspreitete Blattstiel auf der Seite der kleineren Knospe früher löst. Ebenso wird durch die Exstirpation einer der beiden Achselknospen die Blattstielabtrennung beschleunigt, wobei sich auch die Verletzung beteiligen kann. Dies dürfte sich wenigstens als Nebenfaktor bei der relativ schnellen Loslösung der Blattstiele an den nur mit ganz kleinen Internodienstücken verbundenen Knoten im Gegensatz zu den Sprossstücken mit belassenen langen Internodien betätigen. Alle daraufhin geprüften Versuchspflanzen stimmten in dieser Hinsicht miteinander überein.

In einem Versuche vom 13.—18. 8. fielen 88% Blattstiele von den mit kurzen Internodienstücken versehenen *Syringa*-Abschnitten ab, während von den mit langen Internodien nur 52% Blattstiele abgefallen waren. Am 19. 8. behielten nur die Abschnitte mit langen Achsenteilen einige Blattstielstummel. Hierbei kommt die korrelative Wirkung der Achse, die auch an anderen Objekten klar hervortritt, zur Geltung. Eine Analogie bieten isolierte Blattpaare von *Bryophyllum crenatum*, die Axillare entwickeln, wenn sie mit langen Internodien versehen sind, während an den mit ganz kurzen belassenen Internodien das Axillarwachstum gehemmt, die Entfaltung der Marginalknospen hingegen gefördert wird, als ob es sich um isolierte Blätter handelte. An vollkommen isolierten Blättern wird übrigens die Marginalproduktion nicht nur durch die von den Knospen befreite Achse, sondern auch selbst durch den Blattstiel herabgesetzt (DOSTÁL 1938). Mit dieser Hemmung der Marginalknospen lässt sich auch die Hemmung der Blattstielabtrennung durch die Achse wohl vergleichen.

3. Embryonale Determination. Zu der oben vorausgesetzten Wirkung der Wurzeln oder der Sprossbasis auf die Lebensdauer entspreiteter Blattstiele steht die basipetal fortschreitende Abgliederung der Blattstielstummel bei *Aesculus hippocastanum* in scheinbarem Widerspruch. Sie ist jedoch bereits in der Winterknospe determiniert. Unter dem besonders bei diesem Objekt so leicht nachweisbaren morphogenen Einfluss der Knospen-

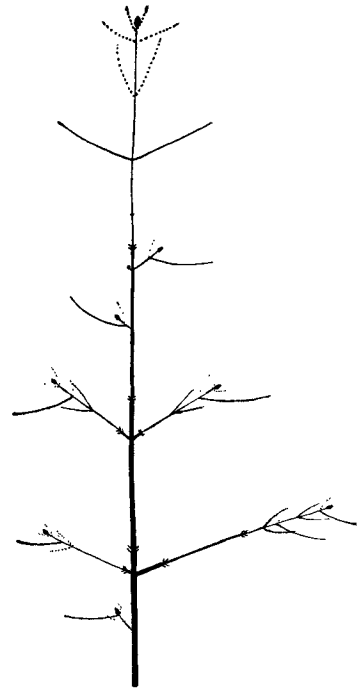


Abb. 6. *Aesculus hippocastanum*. Ein am 8. 7. 1961 entspreitetes vierjähriges Bäumchen mit den untersten kräftigsten Blattstielen an den Seitenzweigen, die noch am 27. 9. nicht abgegliedert waren. Die anderen, in der Abbildung punktierten Blattstiele hatten sich schon losgelöst.

schuppen erreichen gleich die ersten Laubblattanlagen die grösste embryonale Ausbildung, während die darauffolgenden Blattanlagen immer mehr an Grösse abnehmen. Zu Versuchen eigneten sich vor allem junge Bäume. Nach Abschneiden aller Spreiten fielen zunächst die obersten, kleinsten Blattstiele ab und dann erst lösten sich die tiefer gestellten, stets an Grösse zunehmenden Stiele los, sodass die untersten, kräftigsten am längsten festhielten. In derselben Reihenfolge verlief die Stielabtrennung auch an Seitensprossen, wobei sich jedoch die median inserierten Blattstielpaare auffallenderweise dadurch auszeichneten, dass der adaxiale Blattstiel früher abfiel, während der abaxiale oft die benachbarten transversal orientierten Blattstiele überdauerte (Abb. 6).

Auch dieser, der normalen lateralen Anisophyllie entsprechende Unterschied erscheint bereits in der Knospe determiniert und entspricht der ungleichen Grössenentwicklung der beiden medianen Blätter. Die adaxialen Blätter der Seitentriebe werden hierbei ebenso gehemmt, wie die obersten Blätter der Haupttriebe. Da sie gleichen Alters oder sogar jünger sind und dennoch früher abfallen, beruht ihr frühzeitiger Abfall nicht wie sonst auf einem höheren Grade der Seneszenz, wie sie oft als Ursache des Blattabfalles angesehen wird (ADDICOTT und LYNCH 1955), sondern auf korrelativen Hemmungen, die bereits in der embryonalen Phase in die Organ-differenzierung eingreifen, sodass an der Basis der Seitensprosse nicht selten am selben Knoten adaxial noch eine Knospenschuppe, abaxial hingegen schon ein Laubblatt zu beobachten ist.

Die entspreiteten Stiele der gleich bei ihrer embryonalen Anlage gehemmten Blätter haben darnach eine kürzere Lebensdauer, was bei anderen Holzarten auch für die Blattstiele an der Basis der Jahrestriebe gilt. An kleinen Bäumen von *Fraxinus excelsior* gliederten sich die Blattstielstummel sowohl an der Spitze wie auch an der Basis der Jahrestriebe früher ab als in deren Mitte und ähnlich verlief der Nadelabfall an isolierten Zweigen von *Taxus baccata*, falls er durch Äthylen beschleunigt wurde (DOSTÁL 1943). Sonst unterliegt die Abgliederung der spreitenlosen Blattstiele bei *Aesculus* auch in den weiteren Wachstumsphasen verschiedenen korrelativen Einwirkungen, wie z. B. aus einem Versuche vom 1. 7. ersichtlich ist, in welchem nicht nur die Blattspreiten, sondern auch die Terminalknospen derartiger kleiner Bäume mit dem Ergebnis entfernt wurden, dass nicht einmal die obersten kleinsten Blattstielstummel abfielen, während an den Vergleichsexemplaren mit belassenen Terminalknospen, die sich nach der Entspreitung entfalteten, der Stielabfall erheblich beschleunigt wurde. So ist es auch verständlich, dass in einem Parallelversuch vom 25. 6., in welchem jedoch an jedem Knoten nur ein Blatt entspreitet und das Gegenblatt intakt gelassen wurde, die Blattstielstummel durchwegs bis in den Herbst festhafteten, da schon die Hälfte des Blattwerkes imstande war, die Entfaltung der Terminalknospen bei diesem Material zu verhindern. Bei den in der zweiten Maihälfte durchgeführten Versuchen zeigten jedoch auch vollkommen entspreitete Pflanzen mit belassenen Gipfelknospen einen auffallenden Unterschied, wenn sich bei ihrem erneuten Austreiben oberhalb der Knospenschuppen statt typischer gefingerter Blätter gefiederte Blätter entwickelten. An diesen Exemplaren, welche noch zu dieser Zeit diese anzestrale Blattform rekapitulierten, blieben alle Blattstielstummel der vorherigen Triebe vom 28. V. bis in den Herbst erhalten. Die inneren Bedingungen, die zur Anlage der sonst bei typischer Knospenembryogenese übersprungenen Blattform führten, verlängerten die Lebenszeit der entspreiteten Blattstiele, die sich an den Vergleichspflanzen, welche sich unter gleichen Kulturverhältnissen bei Neuaustrieb nach den

Knospenschuppen gleich gefingerte Blätter bildeten, in kurzer Zeit nacheinander abgliederten. Im Spätsommer fallen allerdings die Blattstielstummel in einer ebensolchen basipetalen Reihenfolge ab, obwohl die Terminalknospen nach Entblätterung oder schliesslich auch nach Abtragen der Knospenschuppen nicht mehr durchwachsen. Dies mag jedoch nur für kleine *Aesculus*-Exemplare mit ihrem relativ schwachen Wurzelsystem gelten, da an kräftigen, stark in die Länge wachsenden Zweigen grosser Bäume selbst die obersten kleinsten, am 14. 6. entspreiteten Blattstiele bis in den Herbst festhaften und durchwegs eigentlich noch frischer aussehen als die bereits vergilbenden Blätter der benachbarten intakten Zweige. Erst am 31. 10. waren sie abgegliedert, und zwar die obersten zuletzt. Am gleichen Tage, nämlich am 14. 6. entspreitete vierjährige, in der Nähe dieser Versuchsbäume stehende Sämlinge hatten bis zum 30. 8. auch die grössten untersten, am längsten festhaftenden Blattstiele abgeworfen. Bemerkenswert ist, dass die Knospen in diesen beiden Fällen, die so weit von einander abweichen, geschlossen blieben, so dass ihr unterschiedliches Verhalten in bezug auf die Blattstiele nur auf unterschiedliche innere Bedingungen der Totalität, besonders aber auf die ungleiche Aktivität ihrer Wurzelsysteme zurückzuführen ist. Dafür spricht, dass sich die Blattstiele an isolierten bis zu zwei Meter langen, demselben Versuchsbäume entnommenen Zweigen in der Wasserkultur ähnlich wie bei kleinen Bäumchen bald abgliederten. Der trophische Faktor braucht hierbei auch nicht ausser Acht gelassen zu werden, da z. B. auch der Anstrich der Blattstielstummel von *Syringa* mit 10% Glukose-Lanolinpaste die Abgliederung verzögerte. Auf die untergeordnete Rolle der Ernährung bei den Korrelations- und Regenerationserscheinungen hat schon NĚMEC (1905) mit Nachdruck bereits lange vor der Entdeckung der ersten Wuchsstoffe durch WENT (1926) hingewiesen. Es geht beispielsweise auch aus den Modellversuchen mit Keimlingen von *Linum usitatissimum* (DOSTÁL 1959) klar hervor, dass die Ernährung bei den Wachstumsregulierungen und somit auch bei der Erhaltung entspreiteter Blattstiele keineswegs primär die entscheidende Rolle spielt.

Literatur

- ADDICOTT, F. T., LYNCH, R. S.: Acceleration and retardation of abscission by indolacetic acid. — Science. **114**: 688—689, 1951.
- ADDICOTT, F. T., LYNCH, R. S.: Physiology of abscission. — Ann. Rev. Plant. Physiol. **6**: 211—278, 1955.
- BOIRIVANT, A.: Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. — Ann. Sc. Nat. Bot. 8^e série **6**: 137—185, 1897.
- CHAMPAGNAT, P.: Les corrélations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux. — Fyton (Argentina) **4**: 1—102, 1954.
- CHAMPAGNAT, P.: Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. — Rev. gén. Bot. **62**: 325—372, 1955.
- DOSTÁL, R.: Zur experimentellen Morphogenesis bei *Circaea* und einigen anderen Pflanzen. — Flora. **3**: 1—53, 1911.
- DOSTÁL, R.: Versuche zur Massenproportionalität bei der Regeneration von *Bryophyllum crenatum*. — Flora **24**: 240—300, 1930.
- DOSTÁL, R.: Zur experimentellen Erzeugung der Trennungsschicht an den *Taxus*-Nadeln, — Planta (Berl.) **33**: 558—575, 1943.
- DOSTÁL, R.: Experiments in plant polarity. — Stud. in Plant. Physiol. Praha **33**—43, 1958.

- DOSTÁL, R.: Odlučování listů jako jev korelační [Leaf abscission as a correlation phenomenon] [Blattabwurf als Korrelationserscheinung]. — Acta acad. sc. nat. mor-siles. **23** : 67—106, 1951.
- DOSTÁL, R.: Versuche zur apikalen Dominanz in der Pflanzenmorphogenese. — Acad. sc. Bas. Brun. — **31** : 1—71, 1959.
- DOSTÁL, R.: Weitere morphologische Wuchsstoffversuche an Pisum- und Linum Keimlingen. — Acad. sc. Bas. Brun. **32** : 425—471, 1960.
- GAUR, B. K., LEOPOLD, A. C.: The promotion of abscission by auxin. — Plant Physiol. **30** : 487—490, 1955.
- GORTER, CH. J.: Abscission as a bio-assay for the determination of plant growth substances. — Physiol. Plant. **10** : 858—868, 1957.
- HACCIUS, B., NIES, H.: Über die Wirkung von 2,3,5-Trijodbenzoesäure und 2,4,6-Trichlorphenoxyessigsäure auf die Abgliederung entspreiteter Blattstiele. — Planta (Berl.) **47** : 613—624, 1956.
- JACOBS, W. P.: The physiological mechanism of a natural abscission-speeding effect. — Am. Soc. Plant. Physiol. 29 Meet. 1954.
- JACOBS, W. P.: Acropetal auxin transport and xylem regeneration — a quantitative study. — Amer. Nat. **88** : 327—337, 1954.
- JACOBS, W. P.: Studies on abscission: The physiological basis of the abscission-speeding effect of intact leaves. — Am. J. Bot. **42** : 594—604, 1955.
- JACOBS, W. P.: The polar movement of auxin in the shoots of higher plants. Plant. Growth Regul. IV. Intern. Conf., Iowa 397—409, 1961.
- JACOBS, W. P., BULLWINKEL, B.: Compensatory growth in *Coleus* shoots. — Am. J. Bot. **40** : 385—392, 1953.
- KÜSTER, E.: Beiträge zur Kenntnis des Laubfalls. — Ber. deutsch. bot. Ges. **34** : 184—193, 1916.
- LIBBERT, E.: Zur Frage nach der Natur der korrelativen Hemmungen. — Flora **41** : 271—285, 1954.
- LIBBERT, E.: Nachweis und chemische Trennung des Korrelationshemmstoffes und seiner Hemmstoffvorstufe. — Planta (Berl.) **45** : 405—418, 1955.
- NĚMEC, B.: Über die Folgen einer Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern. — Bull. intern. Acad. Sc. Praha 1902.
- NĚMEC, B.: Studien über Regeneration, Berlin, 1905.
- ROSETTER, F. N., JACOBS, W. P.: Studies on abscission: The stimulating role of nearby leaves. — Am. J. Bot. **40** : 276—280, 1953.
- SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre, Stuttgart 1952.
- TERPSTRA, W.: Some factors influencing the abscission of debladed leaf petioles. — Acta Bot. Neerl. **5** : 157, 1956.
- THIMANN, K. V.: The action of hormones in plants and invertebrates. — New York 1952.
- VENDRIG, J. G.: On the influence of gravity on the abscission of debladed leaf petioles. — Proc. kon. neder. Ak. Wetensch. Amsterdam. **61** : 788—799, 1958.
- VENDRIG, J. G.: On the abscission of the debladed petioles in *Coleus rhenehtianus* especially in relation to the effect of gravity. — Wentia. **3** : 1—96, 1960.

Р. Достал (Ботанический институт Высокой сельскохозяйственной школы, Брно)

К вопросу коррелятивного удерживания черешков листьев с отрезанными пластинками

В этой работе изучалась морфологическими опытами на материале *Syringa vulgaris*, *Ligustrum ovalifolium*, *Philadelphus coronarius*, *Aesculus hippocastanum*, *Acer negundo* и *Bryophyllum crenatum* зависимость удерживания черешков листьев с отрезанными пластинками на коррелятивных влияниях других частей растения и также возможность имитировать эти корреляции при помощи синтетических ростовых веществ. Оказывается, что целостность растения, обеспечиваемая в основном регуляторными влияниями корней и листьев, выражена яснее в поведении черешков листьев с отрезанными пластинками по сравнению с целыми листьями. В нем играют роль компенсация, полярность и эмбриональная детерминация.