

Studien zur entwicklungsmechanischen (kausalen) Anatomie von Folgermeristemen der Pflanzen.

Von Dr. H. Pfeiffer, Bremen.

Inhaltsübersicht:

A. Der bisherige Stand der Meristemtheorie nebst Begründung der Untersuchungen	73
I. Aeltere Theorien über morphotische Beziehungen zwischen den einzelnen Elementen der Gewebe	75
II. Theorien über morphogenetische Einwirkungen des Zellinnern (Rektipetiosen)	77
III. Theorien über gleichzeitige histogenetische Einwirkungen von Gewebekomplexen und innerhalb der Zellen	78
B. Eigene Untersuchungen	80
I. Beobachtungen über reversibel verlaufende Gewebegeschehen bei der Meristembildung	80
II. Untersuchungen über die Einwirkung von Assimilatanstauungen auf die Meristemproduktion	81
III. Untersuchungen über die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Determinierung von Folgermeristemen	83
IV. Beobachtungen über die Bildung der Trennungsmeristeme zum Abwurf von Blättern	85
C. Theoretische Erörterungen im Anschluß an eine Zusammenfassung der wichtigsten Resultate	88
Uebersicht über die wichtigsten Ergebnisse	91
Zitierte Literatur	92

A. Der bisherige Stand der Meristemtheorie nebst Begründung der Untersuchungen.

Der Organismus der Anthophyten ist durch den dauernden Besitz embryonaler Gewebe bzw. solcher Gewebekomplexe ausgezeichnet, die einer Entdifferenzierung im Sinne der Reversibilität von Entwicklungsprozessen fähig sind. Selbst bei der gutbegründeten Annahme der Totipotenz pflanzlicher Gewebeelemente (Pfeiffer 1925c, S. 66) ist das Vermögen der Beharrung im embryonalen Zustande und der

Entdifferenzierung zur Wiedererlangung desselben immerhin eine Frage, die in entwicklungsmechanischem Sinne eine Klärung erheischt. Es kommt schon im normalen Verlaufe pflanzlicher Gewebeentwicklung häufig vor, daß nicht nur das Cambium dauernd den embryonalen Zustand beibehält, sondern daß auch aus völlig differenziertem Dauergewebe ein Folgemeristem in Gestalt des Korkcambiums neue Zellen produziert. Ebenso wird im abnormen Entwicklungsgeschehen durch Verletzungen die Entstehung meristematischer Zellenzüge aus vorher völlig entwickeltem Dauergewebe ausgelöst. Ferner müssen in diesem Zusammenhange die Aetiologie der Tumoren und überhaupt alle Prozesse von induzierten Zellteilungen und durch Zellproliferation bedingten Wachstums beachtet werden. Die eigenen Untersuchungen haben sich nun allerdings speziell mit der Bildung von Folgemeristemen zur Auslösung atypischen Dickenzuwachses, sowie mit der Entstehung von Trennungsméristemen zum Abwurf von Blättern, Blüten und Früchten beschäftigt und das Ziel verfolgt, trotz des beschränkten Umfanges der Untersuchungen eine entwicklungsmechanische Theorie zur Erklärung jeglicher Meristembildung der Pflanzen zu entwickeln.

Es ist bekannt, wie bei vielen krautigen und baumartigen Dikotylen, sowie bei den baumförmigen Monokotylen der Dickenzuwachs des Stammes und (oder) der Wurzel in einer von der Norm abweichenden Weise verläuft und so besondere Eigentümlichkeiten in der anatomischen Struktur ergibt. Dabei wird die Norm in leicht ersichtlicher Weise aus der Betrachtung des Dickenwachstums aller Anthophyten abgeleitet (Pfeiffer 1925d, S. 1). Es wird andernorts gezeigt werden, wie die Besonderheiten des anatomischen Baues nach Größe und Art sehr verschieden sein können und zu der Unterscheidung von einer Reihe von Holzkörpertypen führen müssen. Die Fälle irregulärer Zuwachsweise durch normale Cambiumzüge und diejenigen einer anomalen Konfiguration der Gewebekomplexe trotz Existenz normal situierter Verdickungsringes berühren die Theorie der Meristembildung kaum. Dagegen bedarf die Entstehung der anomalen Position der Verdickungsherde — entweder in Anlehnung an das primäre Leitgewebesystem oder ohne solche bei selbständigem Verlaufe der sekundären Leitungsbahnen — einer analytisch-kausalen Untersuchung. In derselben Weise taucht auch bei der Bildung von Trennungsméristemen, die zum Abwurf lebender Organe der Pflanze führen, die Frage nach der Umwandlung vegetativer Dauerzellen in Vermehrungselemente von embryonalem Charakter auf. Zu gegebener Zeit werde ich auch darüber gesondert zu berichten haben (Bd. „Trennungsgewebe“ zu K. Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Berlin, Gebr. Borntraeger), wie nicht stets die Bildung eines Trennungsméristems dem Abwurf von Pflanzenorganen voranzugehen pflegt, wie aber vielfach eine Zone teilungsfähiger Zellen, — in allerdings verschiedenen Entwicklungsstadien (primär oder sekundär) — bisweilen übrigens auch unter gut bestimmbar experimentellen Bedingungen, zur Ausbildung gelangt. Während nun F. Weber (1924, S. 289) eine Theorie der Meristembildung auf die meisten der weiter oben

genannten Teile des Problemkomplexes ausgedehnt hat, müssen wir in seinen Darlegungen die Beachtung von Trennungsmeristemen leider vermissen. Besonders die letztgenannte Tatsache veranlaßt mich, die eigene — gegen Webers Stellungnahme etwas modifizierte — Ansicht vorzutragen und durch angestellte Untersuchungen an meist lebenden Objekten besser noch als jener Autor durch die Methode gedanklicher Induktionen und der Zusammenstellung von anderer Seite publizierter Untersuchungen zu fundieren. Im übrigen schwebte auch mir das Ziel vor, möglichst alle Formen der Meristembildung, wie sie hier kurz charakterisiert worden sind, theoretisch durch eine alle Einzelfälle beschreibende Hypothese zu umspannen. In der Erwartung, dieses Problem innerhalb gewisser Grenzen abschließend zur Lösung zu bringen, sind die Untersuchungen an den Folgemeristemen beim Dickenwachstum und an den Trennungsmeristemen beim Blattabwurf auch nach Erscheinen von Webers Arbeit fortgesetzt worden, zumal letzterer in seinen Darlegungen noch keinen festen Standpunkt eingenommen hatte (l. c. S. 296)¹⁾.

I. Aeltere Theorien über morphotische Beziehungen zwischen den einzelnen Elementen der Gewebe.

Wenn wir uns nun zur Erörterung der bislang vorgetragenen kausalen Erklärungen der Meristemtätigkeit wenden, so fällt sogleich auf, daß Bertrands (1884a; b) Gesetz der freien Oberflächen nur scheinbar kausal an das Problem heranzuführt, vielmehr eigentlich nur deskriptiv die Richtung der pblomatichen Meristemderivate darlegt. Nicht allein der Umstand, daß wichtige Teile des von uns umrissenen Fragenkomplexes durch seine auf vergleichender Beobachtung fußenden Ausführungen nicht eingeschlossen sind, sowie die Tatsache, daß sein *loi des surfaces libres* beim anomalen Dickenzuwachs offenbar Ausnahmen erleidet (vgl. Vöchting 1908, S. 235 u. a. O.), lassen seine Beobachtungen zur Fundierung einer Theorie der Meristembildung ungeeignet erscheinen, sondern auch der prinzielle Mangel einer kausalen Fragestellung charakterisiert jene Unter-

¹⁾ Der Zusammenhang unseres Problems mit den Untersuchungen von A. und N. Gurwitsch ist noch zu wenig deutlich, als daß wir hier auf jene Rücksicht nehmen möchten. Wie aber ihre Resultate über mitogenetische Strahlungen mit den Haberlandt'schen Befunden über die Wirkung der Hormone (s. u.) nicht in Widerspruch zu stehen brauchen, vielmehr beide Faktoren unabhängig voneinander daran beteiligt sein können, so gilt dasselbe auch von der von uns entwickelten Auffassung. Durchaus noch nicht genügend geprüft ist auch die Hypothese von E. Bauer über die Förderung von Zellteilungen durch Verminderung der Oberflächenspannung der umgebenden Medien. Er bezeichnet die Zelle als ein System, durch dessen frei werdende Energie der Eintritt des Gleichgewichtszustandes verhindert wird, und dementsprechend die Zellteilung als den Prozeß, durch den das Gleichgewicht bei gegebenen Spannungsverhältnissen nicht herbeigeführt, sondern hinausgeschoben wird. Vgl. auch die zitierten Arbeiten von Spek, sowie Lundegårdh 1912b (bes. Kap. 6, wo außer der Oberflächenspannung auch die gegenseitige Attraktion zwischen Karyo- und Cytoplasma, die Isotropie und Anisotropie der Kernstruktur, die Oberflächenspannung flüssiger Kristalle, die Chemotaxis der Chromosomen u. v. a. dargelegt wird)!

suchungen als für uns unverwertbar. Es wird z. B. gar nicht erst versucht, den Einfluß der freien Oberflächen durch die sicher zu postulierenden andersartigen Spannungserscheinungen der Elemente zu begründen. In dieser Beziehung reichen die Untersuchungen von Vöchting (l. c. S. 68; 1892, S. 402) auch nur wenig weiter. Man vgl. hier aber die zitierten Schriften von Spek und von Bauer! Zwar dürfen wir die Bedeutung der Lage der Zellen für ihr weiteres Schicksal auf keinen Fall unterschätzen (Roux 1893; 1895, S. 872 u. 913; Küster 1908, S. 519f.; Pfeiffer 1925c, S. 32f. und dortigen Literaturhinweis). Leider ist aber heute noch keine Versuchsmethodik ausgearbeitet, um die sicher unterschiedlichen physiko-chemischen Zustände in den betreffenden Gewebepartien meßbar zu vergleichen.

Erst als das Problem der Wundkorkbildung einer experimentellen Behandlung zugänglich wurde (Weber 1924, S. 289), erhielt die Theorie der Meristembildung eine feste Grundlage. Vermutlich war Wiesner (1892, S. 98) der erste, der eine klare Fragestellung vornahm und den Gedanken aussprach, daß „die aus den verletzten Zellen hervorgehenden, in die benachbarten Gewebe übertretenden Stoffe als die Ursache der Umwandlung der Dauerzellen in die Folgermeristemzellen zu betrachten“ seien. Es fällt sogleich auf, daß gewisse abnorme Cambialbildungen in Mark und Rinde verschiedener Achsen Derivate liefern, die den Elementen des Wundholzes und der Wundrinde in allen wesentlichen Punkten gleichen (Küster 1916, S. 96f.; Pfeiffer 1925d, S. 13). Beispielsweise sei an die Befunde von Krieg erinnert, der im Mark geringelter *Vitis*-Zweige mehrere Cambiumringe beschrieb, deren der Markkrone zugekehrte Zone in zentripetaler Richtung phloematische Elemente, zentrifugal dagegen Xylem bildete. Seiner Deutung der atypischen Bildungen als Wirkungen von Zersetzungstoffen (Hormonen nach Haberlandt), die von der Verwundungs- und Ringelungsstelle ausgehen und durch den Holzzylinder bis ins Mark vorzudringen scheinen, stehen zwar keine unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen, aber ein endgültiges Urteil gestatten die Befunde nicht. Eine experimentelle Erforschung pflanzlicher Hormone in der normalen Histogenese erzielte wohl zuerst Fitting (1909b, S. 225), ebenso bei abnormen Gestaltungsprozessen der Gewebe Errera. Obzwar wir heute von der Einsicht, welcher Mechanismus die Determinierung der Gewebbildungsprozesse infolge entstehender Hormone bewirkt, noch weit entfernt sind, so dürfen wir doch nach den vielen Experimenten von Haberlandt (vgl. 1921a, b u. die dort zitierte Literatur, sowie die Arbeiten von Lamprecht und Fr. Reiche!) eine Beeinflussung histogenetischer Vorgänge durch chemische Agentien, die im Körper der Pflanze entstehen, als gesichert annehmen. Die von jenem Autor inaugurierte Hormonaltheorie mußte schon deshalb besondere Anerkennung finden, weil sie es ermöglicht, ganz heterogene Fälle der Entwicklungsanregung in Pflanzengeweben unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte einem kausalen Verständnis zuzuführen (Haberlandt 1921b). Doch hat es auch nicht an Entgegnungen oder gar Ablehnungen gefehlt (s. vor allem: Schilling 1923; Zimmermann 1923; Gurwitsch 1924a, b).

Wenn wir aber auch die Möglichkeit von Meristembildungen durch Hormone zugeben wollen (Küster 1923, S. 309f.), so kann doch nicht übersehen werden, daß diese Auffassung zur kausalen Deutung der Bildung anomaler Folgemeristemgürtel, wie sie für viele anomal sich verdickende Achsen beobachtet wird (Bildung der monokotylen, durchbrochenen, umkleideten bzw. umstrickten, zerteilten, geteilten, zusammengesetzten bzw. bündelbelegten Holzkörper; vgl. Pfeiffer 1925d, S. 19 u. 28), ohne Hilfhypothesen entweder keine oder höchstens eine nur unvollkommene Basis darstellt.

II. Theorien über morphogenetische Einwirkungen des Zellinnern.

(Rektipetiosen nach Pfeiffer, 1925c, S. 53.)

Unter den Theorien der zweiten Gruppe kann für die Erscheinungen anomaler Gewebeverdickungen die der Kernplasmarelation ebenfalls nur in einem äußerst geringen Grade herangezogen werden. Vielmehr werden die Thesen jener Auffassung, daß der Quotient zwischen Kern und Cytoplasma auf die Wachstumserscheinungen der Gewebeelemente von bedeutungsvollem Einfluß ist, daß geradezu die Wachstumsprozesse jenen Quotienten konstant erhalten oder allzu große Schwankungen in seinem Werte verhindern, bei anomaler sekundärer Verdickung der Achsen vielfach umgestoßen. Vgl. im übrigen die Angaben von Tischler 1922, S. 102sq., 237sq. u. a. O. samt den zahlreichen Literaturverweisen; s. ferner: Hertwig 1903, S. 56, Straßburger 1906, S. 90sq., Küster 1908, S. 488sq. u. 1915, S. 805, endlich Bailey 1920, S. 429sq.! Von den Untersuchungen über die experimentelle Erzielung einer abweichenden Kernplasmarelation seien jene von Tischler (1918) und O. Hartmann (1919) genannt. Nirgends in der stark angeschwollenen Literatur dieser Frage wird man einen Weg erblicken können, die angegebene Theorie anzuwenden.

Nach den übereinstimmenden Aussagen vieler Beobachter pflegt aber die Rückkehr zum teilungsfähigen, embryonalen Zustande einer Gewebepartie durch Ablauf einer beschleunigten Zellteilungstätigkeit zu erfolgen. Die Entwicklung der Organe der Pflanzen schreitet kontinuierlich fort, aber die Tatsache, daß endlich nicht Dauerzellen, sondern solche von embryonalem Charakter entstehen, beweist die Annahme, daß in einem gewissen Punkte der Gesamtentwicklung eine Umkehr eingetreten sein muß. Diese Erfahrungen bilden die Grundlage zu Linsbauers (1916) Dedifferenzierungstheorie. Ueber den reversiblen Charakter der Rückdifferenzierung von Gewebeelementen hat Pfeiffer (1923b, S. 530f.) Untersuchungen angestellt, nach denen auch drei Phasen des Embryonalisierungsprozesses unterschieden werden können, die als Streckung, Teilungsfolge und Teilungsgeschwindigkeit charakterisiert wurden (vgl. Abschnitt B, I!). Daß die Annahme von Teilungsfolgen als Komplementärbedingung eines sekundären Embryonalzustandes und die Voraussetzung von Teilungen als morphologischer Ausdruck des Ueberganges von

embryonalen Geweben in den Dauerzustand eine gewisse Denkschwierigkeit bereitet, indem der gleiche Prozeß zu scheinbar entgegengesetzten Effekten führen soll, hatte bereits Linsbauer (l. c. S. 127) erkannt, wenn er zum weiteren Verständnis auf die Darlegungen von Winkler verweist. Wir erwähnen besonders, daß bei der Entwicklung von Folgermeristemen die eine Dedifferenzierung erfahrenden Zellen keine Volumzunahme erleiden, sodaß eine relative Zunahme der cyto- und karyoplasmatischen Substanz in den einzelnen Gewebeelementen resultieren muß (Pfeiffer l. c.). So wie im Urmeristem Wachstum und Teilungsprozesse im Gleichgewicht sind (Linsbauer), so überwiegt bei progressiven Gewebegeschehen das Wachstum die Teilungen, und als den Beginn der regressiven Entwicklung, aus der die Entstehung der sekundären Meristeme in weiterer Folge resultiert, müssen wir den Phasenwechsel betrachten, in dem die Zellteilungen gegenüber deren Volumzunahme vorherrschen. Bei der Redifferenzierung zu Dauergewebe muß ein erneuter Wechsel der beiden Entwicklungskomponenten einsetzen, und als Gleichgewichtszustand wird die Entstehung eines Komplexes undeterminierten Zellenmaterials resultieren, das wir als Dauergewebe ansprechen. Jeder erneuten Bildung von Folgermeristemen muß eine neue Embryonalisierung durch Störung des Gleichgewichtes zwischen Teilung und Wachstum vorangehen (Pfeiffer, l. c. S. 532).

III. Theorien über gleichzeitige histogenetische Einwirkungen in Gewebekomplexen und innerhalb der Zellen.

So sehr wir vorstehend auch in die Mechanik der Meristem-bildung eingedrungen zu sein scheinen, so ist doch das eigentliche Problem wiederum ungelöst, höchstens ist es auf kompliziertere Verhältnisse zurückgeführt worden, die sofort die neue Frage aufwerfen, wodurch die postulierte Gleichgewichtsstörung zwischen Wachstum und Teilung der Gewebeelemente hervorgerufen wird. Es ist bemerkenswert, daß zur Lösung dieses neuen Problems der Gedanke in gewissem Sinne wieder zu dem Gesichtskreise der Hormonaltheorie zurückeilt. Es wird gemeinhin als ausreichend begründet angesehen, daß bei Betrachtung sämtlicher Formbildungsprozesse in den Geweben hauptsächlich Correlationen zwischen deren einzelnen Komplexen bedeutsam sind, indem diese Relationen bei Störungen des Gleichgewichtszustandes zwischen den Gewebepartien zuerst beeinflußt werden müssen (vgl. Pfeiffer 1923b, S. 533!). Zu den bedeutsamsten Beziehungen der Gewebe untereinander dürfen wir, wie viele Versuche von Kraus, Beyerinck, Jost, G. Haberlandt, Vöchting, Löhr, Küster, Wehmer, Molliard, Klebs, Magnus u. a. gezeigt haben, solche ernährungsphysiologischer (trophischer) Art rechnen. Schon Klebs (1904, S. 611; 1906, S. 266) schwebte der Gedanke einer correlativen Abhängigkeit der Qualität der Organ- (hier: Gewebe-) Bildung von rein quantitativen Veränderungen des Zucker- und N-Gehaltes vor. Auch R. Friedrich hatte zur Bestätigung der zuerst von Zaleski und Hettlinger ausgesprochenen Ansichten

nach Verletzung von Pflanzen und bei Bildung der Wundgewebe Stoffwechseländerungen konstatiert. Ebenso erwies Simon (1920, S. 626 sq.) kausal-analytische Beziehungen zwischen Stoffstauungen und Bildungsvorgängen (Zellteilungen) in isolierten Blättern von *Sinningia speciosa* Hiern. u. a., und durch Pfeiffer (1924, S. 292) konnte die Bildung von Trennungsmeristemen durch Anstauung von Assimilaten hervorgerufen werden, wiewohl seine Experimente nichts darüber aussagen, ob jene Anstauung die alleinige causa morbi darstellt. Vermutlich dürfen wir als das wirksame Agens die Konzentrationsveränderung der chemisch wirksamen Zellsäfte ansprechen (Pfeiffer 1925 a, S. 62). Dabei kann daran erinnert werden, daß besonders die assimilatreichen Grundgewebekomplexe als Mutterherd meristematischer Bildungen auftreten. Ganz in diesem Sinne meiner trophischen oder Sufflaminationsstheorie dürfte auch Edith Philip Smith den Quotienten C : N für die Entstehung meristematischer Tätigkeit verantwortlich gemacht wissen. Es muß allerdings zur richtigen Würdigung der Theorie hinzugefügt werden, daß auch verschiedene andere chemische Elemente des physiologischen Gewebegeschehens beim Ablaufe der meristematischen Entwicklung nicht mangeln dürfen, so z. B. der für den geregelten Stoffwechsel notwendige O (vgl. Olufsen, sowie aus jüngster Zeit: Herklots!).

Wir müssen zugeben, daß die Einzelheiten von Pfeiffers Sufflaminationsstheorie noch in Dunkel gehüllt sind, daß es z. B. immer noch an einer physiko-chemischen Erklärung für das kolloidchemische Phänomen fehlt, daß sich die plasmaarme, stark vakuolisierte Dauerzelle in eine plasmareiche Meristemzelle (vgl. Tröndle 1915, S. 376) verwandelt. In dieser Beziehung ist die Theorie von Priestley, die die Entstehung von Meristemen in bestimmten Zellenzügen in Beziehung zu einem Gefälle der Wasserstoffionenkonzentration bringt, bereits weiter ausgebaut. Zwischen dem sauer reagierenden Xylem (pH = 3,4—5,0) und dem stark alkalischen Phloem (pH = 7,8) tritt der meristematische Cambiumring auf. Ebenso reagieren die Korkzellen relativ sauer (pH = 3,0), die des Grundgewebes besitzen einen mehr alkalischen pH-Wert (5,5—6,5). Es treten also an der Uebergangsstelle verschiedener Wasserstoffionenkonzentration meristematische Zellenzüge auf (Priestley u. Pearsall, S. 186 sq.). Es liegt nahe, die Embryonalisierung der Gewebeelemente auf den Eintritt des iso-elektrischen Punktes der wichtigsten Eiweißkomponenten des Protoplasmas zurückzuführen, zumal seit den Untersuchungen zahlreicher Physiologen und Kolloidchemiker bekannt ist (vgl. Loeb 1922, S. 151f.; Pfeiffer 1925 b, S. 91 sq. u. die bei beiden angeführte Literatur!), daß jener Punkt für das Verhalten der Kolloide von überragender Bedeutung ist (Quellbarkeit im Minimum, Fällbarkeit im Maximum usw.). Priestley kann mit Recht darauf hinweisen, daß dort, wo längs des Gefälles der Wasserstoffionenkonzentration der isoelektrische Punkt der hauptsächlichsten Zellproteine realisiert ist, das Cytoplasma in bestimmtem Grade geeignet sein wird, Wasser an benachbarte Gewebekomplexe einer anderen Wasserstoffionenkonzentration und anderer Affinität dafür abzugeben.

So könnte man sich die allmähliche Anhäufung einer nicht vakuolisierten Cytoplasmamasse in den Meristemzellen verdeutlichen. Denn die Wasserabgabe wird weiter den Anlaß zu synthetischen Stoffwechselprozessen (Kondensationen) bieten. Auch Weber (1924, S. 292) stimmt zu, daß für den meristematischen, teilungsfähigen Zustand einer Zelle eine bestimmte Wasserstoffionenkonzentration maßgebend sein muß. Um die Hypothese zu stützen, weist er darauf hin, daß nicht nur bei der Zellteilung kolloidchemische Zustandsänderungen, ausgedrückt z. B. in der Variation der Viskosität des Plasmas, erfolgen (l. c. S. 293), sondern daß auch Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration des Mediums eine Variation im Kolloidzustand des Protoplasmas bedingen (l. c. S. 294). Wir werden als nächstes die Forderung erheben, daß auch bei atypischer Meristem-bildung, beispielsweise bei der Ausbildung sukzessiver Zuwachsringe (umkleideter Holzkörper), der Nachweis eines Wasserstoffionengefälles gelingt. —

Als Zusammenfassung der theoretischen Einführung können wir also das Problem in drei Aufgaben aufteilen, die nacheinander zu prüfen wären. Es gilt zu untersuchen, ob eine Entscheidung zwischen der Dedifferenzierungstheorie K. Linsbauers, der Sufflaminationstheorie H. Pfeiffers und der Fastigialtheorie J. H. Priestleys nach dem heutigen Stande unseres Wissens bereits möglich ist (vgl. Pfeiffer 1925d, S. 16—18).

B. Eigene Untersuchungen.

I. Beobachtungen über reversibel verlaufende Gewebegesehen bei der Meristem-bildung.

Zur Untersuchung gelangte frisches Material von einer oder mehr Arten der Gattungen: *Cochleria* L., *Lythrum* L., *Epilobium* L., *Atropa* L., *Scopolia* L., *Datura* L. (durchbrochener Holzkörper); *Rumex* L., *Celosia* L., *Mirabilis* L., *Phaseolodes* Mill., *Periploca* L., *Styloidium* Willd. (umkleideter Holzkörper); endlich: *Aconitum Anthora* L. und *Delphinium Requienii* DC. (zerklüfteter Holzkörper).

Die anatomische Untersuchung der in Embryonalisierung übergehenden Gewebepartien liefert in allen Fällen das nämliche Bild. Gewöhnlich, wenn nicht immer, geht der Dedifferenzierung der histologischen Dauerelemente eine deutlich markierte Streckung voraus. Dabei pflegen die einzelnen Zellen trotz oft erheblicher Volumzunahme an plastischen Stoffen nicht oder nur wenig zu verarmen, ein Beweis, daß bei ihrer Produktion ausreichende Quantitäten plastischer Baustoffe zur Verfügung stehen (s. auch Abschn. B, II!). Damit können wir uns auch erklären, daß sich die Streckungsphase in ihrem weiteren Verlaufe in den von uns untersuchten Beispielen erheblich von der — meistens der Nährstoffe ziemlich ermangelnden — Entstehung hyperhydrischer Gewebe (Küster 1916, S. 33 u. sq.) unterscheidet. Beiderseits der Schichten mit stark vergrößerten Zellen liegen andere, die an der Vergrößerung nicht teilnehmen. Die

Membran der gestreckten Zellen wird äußerst zart, der Turgor scheint erheblich zu sein (ob immer anzuwachsen?). Das Maß hypertrophischer Vergrößerung der Gewebeelemente ist, wie zu vermuten ist, nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei der nämlichen Spezies ungleich. Wieweit trophische Einwirkungen den Grad der Wachstumsstreckung erhöhen (oder behindern), ist wegen der technischen Schwierigkeiten experimentell noch nicht geprüft worden. Da indessen keine auffallenden cytoplasmatischen Veränderungen bemerkt werden konnten, wurde gefolgert, daß ein ausreichender Zustrom von Assimilaten zur Verfügung stand. Wie sehr damit den physiologischen Tatsachen nahe gekommen ist, haben die weiteren Untersuchungen (Abschn. B, II) gezeigt. Als weitere Phase der regressiven Entwicklung pflegen Teilungen einzutreten, deren Richtung für die verschiedenen Meristemzüge ganz charakteristisch ist, und zwar wird dieser Abschnitt der Meristembildung meistens durch allgemein oder vorwiegend tangential orientierte Teilungen ausgezeichnet, wie sie z. B. Kleinmann (1923, S. 119 sq.) für das Cambium beschreibt. Ein drittes Kriterium regressiver Gewebeentwicklung, verbunden mit Meristemproduktion, stellt die Steigerung der Teilungsgeschwindigkeit dar. Allerdings sind die Beobachtungen hier praktisch einigermaßen erschwert, indem schon bald nach Eintritt einer Dedifferenzierung die Teilungen in beschleunigtem Tempo erfolgen, wiewohl ihre größte — und gleichmäßige — Geschwindigkeit erst allmählich einzutreten pflegt. Ebenso klingt die Teilungsgeschwindigkeit nur erst allmählich ab und erreicht das normale Verhalten nach vollzogener Bildung von Dauergewebe (Pfeiffer 1923 b, S. 531).

Der hier geschilderte Entwicklungsgang bei der Dedifferenzierung von Pflanzengewebe ist soweit verbreitet, daß man seine allgemeine Verwirklichung anzunehmen geneigt sein möchte. Schwierigkeiten entstehen höchstens bei der Beobachtung der Meristembildung zur Einleitung von Zerklüftungen primärer (und sekundärer) Holzkörper. Die Meristembildung erfolgte nämlich bei den in dieser Hinsicht untersuchten Objekten (subjektiv) zu unvermittelt, als daß es möglich wäre, die Aufmerksamkeit auf bestimmte Gewebekomplexe zu beschränken. Auch scheint die Geschwindigkeit der Teilungsfolgen und vermutlich überhaupt der ganzen Gewebegeschehen zu hoch zu sein, um den Entwicklungsgrad in den einzelnen Phasen genau genug verfolgen zu können. Als denkmöglich werden wir aber auch in diesen Fällen die gleiche Tatsächlichkeit postulieren mögen. Die Dedifferenzierungstheorie Linsbauers dürfte somit genügend begründet sein.

II. Untersuchungen über die Einwirkung von Assimilatanstauungen auf die Meristemproduktion.

Das Untersuchungsmaterial bestand wiederum in lebenden Exemplaren einer Reihe der bereits in Abschn. B, I genannten Gattungen. Es wurde darauf Bedacht genommen, daß verschiedene Entwicklungsstadien (vor, während und nach der Bildung von Folge-

meristemen) auf die Anwesenheit von Assimilaten geprüft wurden. Da unter diesen die Kohlehydrate von überragender Bedeutung sind¹⁾, wurde anfangs auf das Vorkommen solcher eine Reihe von mikrochemischen Reaktionen unternommen. Da die Trommersche Probe den Nachteil hat, daß die Reaktion nicht lokalisiert auftritt, indem der Zucker während der Untersuchung aus den Zellen heraustraten kann, wurde das abgeänderte Verfahren nach A. Meyer versucht. Der sonst bemerkte weitere Uebelstand, daß die Reduktion der Kupferlösung nicht allein durch reduzierende Zuckerarten, sondern auch durch verschiedene andere Kohlehydrate hervorgerufen wird (vgl. Linsbauer 1920, S. 224), störte die Eigenuntersuchungen weiter nicht. Es wurden also mehrere Schichten dicke Schnitte von den zu untersuchenden Pflanzenteilen hergestellt, einige Zeit in gesättigte Lösung von Cuprisulfat gelegt, in Wasser abgeschwenkt und sofort in eine siedende Lösung aus 10 g Natriumkaliumtartrat $C_4H_4O_6NaK$ und 10 g NaOH bzw. KOH in 10 g Wasser gebracht.

Wiewohl häufig brauchbare Resultate — Niederschlag rotbraunen Cuprooxyds Cu_2O in gewissen Zellen — auf solche Weise erzielt wurden, schien dieses Verfahren nicht durchgängig den gewünschten Erfolg zu bringen. Noch geringere Vorteile schienen einige andere Verfahren zu bieten (vgl. Schneider 1922, S. 188 sq.); andere waren wegen der Häufigkeit, mit der die Reaktion auszuführen war, zu schwierig und in ihren Ergebnissen trotzdem unsicher (Pfeiffer 1925 a, S. 61). Da wurde in Molischs Reaktion nach der für mikrochemische Zwecke abgeänderten Methodik (Molisch 1923, S. 130) das einfache und gleichmäßig arbeitende Verfahren gefunden, dem wertvolle Resultate zu verdanken sind. Ein nicht zu dünner Schnitt wurde auf dem Objektträger mit einem Tropfen alkoholischer 15—20%iger α -Naphthollösung behandelt und dann auf einen anderen Objektträger mit 2—3 Tropfen konzentrierter H_2SO_4 übertragen, daß der Schnitt völlig in der Säure untertauchte. Bei Gegenwart von Kohlehydraten entsteht eine schön violette Färbung, und zwar teils fast augenblicklich (Gegenwart von Saccharose, Laktose, Glukose, Lävulose, Maltose und Inulin), teils nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde (Vorkommen unlöslicher Kohlehydrate). Die Reaktion zeigt aber nicht nur Zucker an; denn die verwendete konzentrierte Schwefelsäure spaltet aus festen Kohlehydraten (z. B. Stärke) Kohlehydratgruppen ab, die die gleiche Färbung ergeben. Ferner ist es eine Furoreaktion, die mit allen pflanzlichen Eiweißstoffen erhalten wird und auf eine in ihnen vorkommende Kohlehydratkomponente schließen läßt (vgl. Euler 1908, S. 182). Indem unser Ziel dahin ging, Assimilate im allgemeinen zu konstatieren, stellt die angegebene Reaktion für den gewünschten Aufschluß das gesuchte Verfahren dar.

Eindeutig waren nun auch die Ergebnisse, die Molischs Reaktion lieferte. Jugendzustände mit nur einem Cambiumringe

¹⁾ Daß bei höheren Pflanzen die Regeneration von Protoplasma eiweißhaltigen Aufbaues nicht ohne gleichzeitige Zufuhr assimilierter Kohlehydrate durchgeführt werden könnte, schien nach Euler (1909, S. 203 u. 211) unbestritten zu sein.

zeigten in der Zone des späteren Folgermeristems eine erhebliche Anreicherung an Assimilaten. Bei einem gewissen, quantitativ durch den Färbungsgrad ausgedrückten Gehalt an solchen setzen dann offenbar in schneller Aufeinanderfolge zahlreiche Zellteilungen ein. Das nunmehr zu beobachtende schnelle Absinken des Gehaltes der Zellen an assimilierten Baustoffen würde mit deren Verbrauch in Zusammenhang zu bringen sein.

Das Bestreben ging nunmehr dahin, eine experimentelle Bestätigung des Befundes zu erbringen. Als günstiges Untersuchungsobjekt schien *Chenopodium murale* L. geeignet zu sein (vgl. Gheorghieff 1887, S. 53sq.; Pfeiffer 1923a, S. 122sq.). Am Stengelgrunde wurden scharfe Ringelungen vorgenommen. Die normale Stengelbasis zeigt im Umkreis des Markes eine Anzahl primärer Gefäßbündel mit wohlentwickeltem Phloem. Schon in jungen Stadien werden die Bündel durch interfasciculare Holzbildung zu einem geschlossenen Gefäßbündelringe verbunden. Früher als bei normalen findet bei den geringelten Exemplaren der Einschluß der primären Phloemteile durch Xylemelemente statt, die an deren Außenseite von einem im Perizykelparenchym — d. i. in einer Zone zwischen dem Sklerenchymfaserring und den primären Phloemgruppen — auftretenden Folgermeristem („Perizykelcambium“) angelagert werden. Dazu tritt eine etwa in der Mitte des Perizykelparenchyms gelegene Zellschicht in lebhafte Teilung. Von ihr werden als erste Elemente der sekundären Leitbündelstränge Holzfasern in einer schmalen Zone abgeschieden, an die sodann die ersten Gefäße angelagert werden. In zentrifugaler Richtung werden gleichfalls frühzeitig die ersten Phloemelemente (auch Siebröhren?) differenziert. Zwischen den einzelnen Gefäßbündelringen finden sich in das Dauerstadium eingetretene Zellen des Perizykelparenchyms. Wiewohl diese ganze Gewebeentwicklung durchaus der normalen gleicht, unterscheidet sich der geringelte Stengelgrund dadurch von dem normalen, daß die Ausbildung des Folgermeristems entsprechend früher, etwa noch vor Abschluß der Tätigkeit des primären Cambiums erfolgt. Molischs Reaktion mußte also den Aufschluß ermöglichen, ob auch hier eine entsprechende Anstauung von Assimilaten der Meristembildung voraufgeht. Die Bestätigung dieser Annahme durch Ausführung der Farbenreaktion in verschiedenen Entwicklungsstadien darf als ein Hinweis darauf gelten, daß auch die Sufflaminationsstheorie H. Pfeiffers ausreichend begründet ist.

III. Untersuchungen über die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Determinierung von Folgermeristemen.

Sollte sich die in Abschn. A charakterisierte Fastigialtheorie Priestleys bestätigen lassen, so war zu zeigen, daß das für die Entstehung des Cambiums nachgewiesene Gefälle der Wasserstoffionenkonzentration überall dort auftritt, wo es bei anomalem Dickenwachstum zur Meristemproduktion kommt. So müßte z. B. bei der Ausbildung sukzessiver Zuwachsringe

auf dem gleichen Querschnittsradius eine wiederholte Zunahme und nachfolgende Verminderung der aktuellen Acidität nachzuweisen sein. Die großen Schwierigkeiten der Versuchsanstellung zu solchem Nachweise leuchten sofort ein, wenn man sich der bisherigen Versuche zur Feststellung der Acidität lebender Pflanzengewebe mittels Indikatoren erinnert. Die Methode von Haas (1920), Preßsaft des Gewebes mit einem Indikator zu versetzen und Tropfen davon auf eine weiße Porzellanschale zu bringen, die Farbe sodann mit der von Tropfen gewisser Vergleichslösungen bekannter Wasserstoffionenkonzentration zu vergleichen (vgl. auch Felton 1921, sowie Jameson und Atkins 1921), birgt den unvermeidlichen Nachteil in der Unmöglichkeit, Differenzen in der Acidität verschiedener Gewebezonen zu erkennen. Daß das Verfahren für das Gewebe als Ganzes bei Voraussetzung von Unterschieden in der Acidität in verschiedenen Gewebepartien zu unvergleichbaren Resultaten gelangen muß, macht es für unsere Untersuchungen gleichfalls ungeeignet. Auch die weiteren Methoden der Aciditätsmessung, wie sie in der Literatur vorliegen, — die Messung der elektromotorischen Kraft einer Wasserstoffionenkonzentrationskette von bestimmter Zusammensetzung (vgl. Michaelis 1922, S. 87 sq.) und Auswertung jener Kraft nach der Theorie von Nernst (Michaelis, l. c. S. 133 sq.)¹⁾; die Verwendung von Indikatoren in der alten Art nach Sörensen oder in der Abänderung nach Michaelis und Gyemant²⁾; Messung des katalytischen Einflusses der betreffenden Untersuchungslösung auf die Geschwindigkeit mancher Reaktionen (Rohrzuckerhydrolyse usw.)³⁾ — sind, soweit ersichtlich, für die Zwecke der acidimetrischen Messung benachbarter Gewebekomplexe unbrauchbar. Eine Ausnahme macht allein die von Atkins (1922a, S. 417 sq.) erwähnte Methode, deren Ausführung sicher noch mancher Verbesserung fähig ist: „A fresh transverse section of the stem was stained with various indicators, and it was seen that di-ethyl red . . . gave with the pith a yellowish colour, which was also seen in the medullary rays and cambium. The wood was a good red in the walls; the bast fibres were deep red in the cells, as were also the cells of the sclerenchyma in the four angles of the stem. The cortical parenchyma between the bast fibres and assimilating cells was yellowish; the assimilating cells were apparently a very light yellow, as far as could be judged in the presence of the chloroplasts . . .“ (Atkins l. c. S. 418). Eine gewisse Schwierigkeit liegt bereits in der beschränkten Eignung gewisser Indikatoren, wiewohl eine ganze Reihe wenigstens einigermaßen brauchbar sind, wenn sie auch die hohe Brauchbarkeit des Diäthylrot selten erreichen (Atkins l. c. S. 425 sq; vgl. auch Pfeiffer 1925b, S. 74, 92 u. a.). Eine Kollektion von Indikatoren, die für Pflanzengewebephysiologen besonders geeignet sind, stellt Verf. im Auftrage der Firma Dr. G. Grübler & Co. augenblicklich

¹⁾ S. auch Atkins 1922a, S. 371sq.!

²⁾ Vgl. auch Medalia 1920 und van Alstine 1920!

³⁾ Vgl. auch die über 450 Literaturangaben bei Schmidt und Hoagland oder die mehr als 1100 Literaturverweise bei Clark!

zusammen. Die Farbstoffe für die noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen wurden mir von genannter Firma zur Verfügung gestellt. Dafür darf hier gebührendem Danke lebhafter Ausdruck gegeben werden¹⁾. Eigene Untersuchungen, über die anderenorts (1925b, S. 91) berichtet worden ist, haben gezeigt, daß zwar grundsätzlich das Cambium an der Grenze beiderseits verschiedener Wasserstoffionenkonzentration hinzustreichen pflegt. Des weiteren hat sich aber herausgestellt, daß auch innerhalb des relativ alkalisch reagierenden sekundären Rindenteiles manche Gewebepartien von einem saueren pH-Wert auftreten (Sklerenchymfasergruppen), die indessen in der Regel nicht von meristematischen Zellenzügen umgeben werden. Es muß unentschieden bleiben, ob diesem häufigen Befunde genügend Beweiskraft zugesprochen werden soll, oder ob man das gelegentliche Auftreten lokaler Verdickungsherde durch meristematische Zellkomplexe — oft, vielleicht gar immer nach Ablauf von Dilatationsphasen — in nächster Umgebung der Sklerenchymfasern der primären und sekundären Rinde als einen Hinweis dafür halten darf, daß der isoelektrische Punkt der wichtigsten Zellproteine, wie er bei allmählichem Uebergange von alkalischen zu sauren pH-Werten irgendwo verwirklicht sein wird, die Embryonalisierung der Zellen bewirkt. Im übrigen sind alle Bemühungen, an *Chenopodium murale* L. und anderen Arten auf Querschnitten mit konzentrischen Zuwachsringen die geforderte zonenweise Abwechselung des Aciditätsgrades festzustellen, bislang als gescheitert anzusehen. Es muß weiteren Versuchen überlassen bleiben, die Entscheidung durch Verwendung vielleicht geeigneterer Indikatoren mit größerer Sicherheit zu treffen, die auch dadurch erschwert wird, daß die Acidität lebender Zellen entweder eine große Amplitude aufweist, oder daß die Zellen einem ganz bestimmten Aciditätsgrad eng angepaßt wird (vgl. Moore 1920, p. LVIII!).

IV. Beobachtungen über die Bildung der Trennungsmeristeme zum Abwurf von Blättern.

Es muß vorweg bemerkt werden, daß hier nicht versucht werden soll, die Mechanismen des Blattabwurfs in einer Theorie darzulegen; der Mechanismus des eigentlichen Abstoßens lebender Pflanzenorgane interessiert in diesem Zusammenhange überhaupt nicht²⁾. Vielmehr sollen hier nur die Komplementärbedingungen, die bei vielen (nicht allen) höheren Pflanzen zur Produktion eines Trennungsmeristems führen, erörtert werden. Die Untersuchungen über den Abwurf von Blüten bei *Staphylaea spec.* (Pfeiffer 1924) sind an diversen Pflanzen fortgesetzt, bei denen ein Trennungsmeristem

¹⁾ Ueber die Versuchsergebnisse mit jenen Indikatoren wird in Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1925, 42 (Heft 4) berichtet werden. Die genannte Firma liefert eine dort empfohlene Kollektion von 10 Präparaten à 1 g zu Mk. 3.80 in recht ansprechender Aufmachung.

²⁾ Der Prozeß der Blattablösung wird ebenso wie andere Trennungsvorgänge in meiner Bearbeitung der „Trennungsgewebe“ in K. Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie zu besprechen sein.

bei der Blattablösung fungiert. Uebereinstimmend zeigte sich, daß die Quantität der Assimilate — nachgewiesen mittels der in Abschn. B, II empfohlenen Reaktion nach Molisch — im Blattkissen unter eine bestimmte Konzentration herabsinkt, sobald die meristematische Tätigkeit des Grundparenchyms einsetzt. Obgleich die Konzentration der Assimilate auch vor der Meristembildung zu den verschiedenen Tageszeiten mehr oder minder nennenswerten Schwankungen unterworfen ist, so kann doch auch in Blattstielen eine relativ plötzliche Umstellung in der chemischen Zusammensetzung der den Blattstielgrund bildenden Zellen einwandfrei konstatiert werden.

Daß die Anreicherung mit assimilierten Baustoffen die determinierende Komplementärbedingung für die Auslösung der Meristemtätigkeit darstellt, — oder diese wenigstens einschließt? — sollte nach Möglichkeit auch experimentell begründet werden. Leider sind entsprechende Versuche mit sehr erheblichen technischen Schwierigkeiten verknüpft, die auch bislang noch nicht völlig überwunden werden konnten. Als besonders günstig erwies sich eine im Topfe gezogene *Fuchsia coccinea* Ait. \times *macrostemma* Ruiz et Pavon (*F. Riccartoniana* v. *Riccartoni* hort.), an der an einzelnen Sprossen die Vegetationspunkte vorsichtig entfernt wurden. Vielfach wurden außerdem einige Blattspreiten fast völlig zerschnitten, sodaß sie von der Pflanze für die assimilatorische Arbeit nicht mehr herangezogen werden konnten. Freilich war es gewöhnlich recht schwierig, die Blattstiele unter diesen Verhältnissen einige Zeit gesund zu erhalten. Durch gute Beschattung des Laubwerkes während der heißeren Stunden des Tages konnten aber ihre Lebensbedingungen in dem Grade konstant gehalten werden, daß die Turgeszenz der Gewebe nicht wesentlich abnahm und auch die gänzliche Eintrocknung und die Fäulnis vermieden wurden. Es dauerte $1\frac{1}{2}$ —2 Tage, bis eine auffällige Anstauung von „Baustoffen“ am Grunde des Blattstieles nachweisbar war. Etwa 12 Stunden später nahm im Zusammenhang mit eingetretener Meristembildung die Konzentration der Assimilate schnell ab. Der verquollen aussehende Membranteil der Mutterzellen, die in Streckung gerieten, verdünnte sich und eine rege einsetzende Teilungstätigkeit führte zur Produktion des Folgeremistems.

Es bleibt eine ungelöste Frage, durch welche Komplementärbedingung unter natürlichen Verhältnissen die Anstauung von Assimilaten hervorgerufen wird. Mit Lundegårdh (1913, S. 574) und Simon (1920, S. 632) können wir zu der Annahme greifen, daß die basipetale Wanderung der Assimilate dort, wo kein größeres Stoffgefälle wie im intakten Blattstiel nach der Basis zur Sproßachse hin besteht, allein aus polaren Differenzen der leitenden Gewebepartien resultieren kann. Dann wäre diese eigentliche (Lundegårdh l. c. S. 573 — im Gegensatz zur inneren Disposition, die durch äußere Eingriffe umkehrbar oder veränderbar sein soll) oder innere Polarität (Simon l. c. S. 633) letzten Endes das *primum movens* aller beschriebenen Gewebegeschehen. Wir müssen uns aber daran erinnern, damit nach dem derzeitigen Stande unseres Wissens den Boden der konstaterbaren Tatsachen bereits verlassen zu haben.

Die Tatsache, daß die Meristembildung bei manchen Pflanzen früh, bei anderen dagegen erst sekundär in einer späteren Entwicklungsphase auftritt, braucht unserer Auffassung nicht entgegenzutreten. Es muß angenommen werden, daß hier wie bei allen Reizungen der Stoffwechselprozesse die auslösende Grenzkonzentration erst allmählich resultiert. Infolge ihrer quantitativen Declivität von der assimilatorischen Tätigkeit benachbarter Gewebe muß ferner bei intakten Blättern mit häufigen und sicher oft erheblichen Schwankungen um den Schwellenwert der Grenzkonzentration gerechnet werden. Ein länger anhaltendes Verlassen des Schwellenwertes könnte nun hier wie bei anderen Reizvorgängen ein Abklingen des determinierenden Faktors bedeuten und eine erneute Reizung in der bestimmten Höhe bedingen. In ähnlicher Weise dürfen wir es uns erklären, wenn sich verschiedene Partien desselben Gewebes, verschiedene Gewebe desselben Individuums, verschiedene Exemplare derselben Art und vor allem verschiedene Pflanzen graduell ungleich verhalten¹⁾.

Zusammenfassend darf gesagt werden, daß als Komplementärbedingung für die Meristembildung vor Abwurf von Blattorganen mit Sicherheit die Anstauung von assimilierten Baustoffen zu betrachten ist. Die Sufflaminationstheorie ist also durch Beobachtungen an Folgemeristemen von Blattstielen ebensogut fundiert, wie für die Erscheinungen der Meristemproduktion in Blütenstielen (Pfeiffer 1924, S. 294). Es sei indessen hinzugefügt, daß mit der Anreicherung an Kohlehydraten und gewisser Eiweiße auch eine Zunahme der Acidität kombiniert zu sein pflegt²⁾. Indessen gelang es bis soweit nicht, durch indikatorische Untersuchungen Beobachtungsgrundlagen für die Fastigialtheorie beizubringen. Damit soll kein Werturteil über diese verknüpft sein, sondern es muß der Möglichkeit Raum gewährt werden, daß es vorläufig nur noch an geeigneten Indikatoren gemangelt hat.

¹⁾ Es soll damit nicht bezweifelt werden, daß sich — besonders in den letzten Fällen — dazu die Einwirkung der spezifischen Struktur gesellen mag. Gehen wir nämlich in unserer entwicklungsmechanischen Betrachtung von der methodischen Voraussetzung aus, daß das System eines Pflanzengewebes einem biologischen Beharrungsgesetze zufolge — das dem ersten Newtonschen Bewegungsgesetze entsprechen würde — stets nur im Zusammenhange mit den Faktoren der Außenwelt variieren kann, so sagt dieses Correlationsverhältnis noch nichts über die Besonderheit der kausalen Verkettung aus, die durch die Pflanze und ihre Gewebe hindurch die Strukturformen der embryonalen Gewebe bestimmt. Indem nun die zwischen die Außenwelt — incl. benachbarte Gewebepartien — und die Embryonalisierung bzw. Differenzierung von Geweben eingeschalteten Kausalreihen innerhalb des pflanzlichen Organismus nicht als unbegrenzt variabel, sondern nur als innerhalb der Grenzen spezifischer Strukturabweichungsfähig angenommen werden (Pfeiffer 1925 c, S. 45, 69 u. a.), müssen die Meristembildungen samt den nachfolgenden Redifferenzierungen wesentlich auch durch die spezifische Gewebestruktur „realisiert“ (i. S. der Entwicklungsmechanik als Gegensatz zur Determination) werden.

²⁾ Betrachtet man mit A. Meyer die Säuren als Verbrennungsprodukte der Zuckerarten, so ist die gesteigerte Acidität mit dem lebhafteren Dissimilationsbedürfnis der in Aktivierung tretenden (Abschn. C) embryonalisierten Gewebe (vgl. auch Friedrich 1908!) zu erklären.

C. Theoretische Erörterungen im Anschluß an eine Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

Bei kritischer Untersuchung der drei praktisch geprüften Theorien (Abschn. B), d. h. bei Beantwortung der Frage nach ihrer Stellung zueinander fällt nach kurzem Durchdenken auf, daß die drei Anschauungen keineswegs in dem Gegensatz zu stehen brauchen, wie es auf den ersten Blick scheint. Schon Spek (1920) hat durch Argumente die Annahme, „als schließe eine Theorie die andere aus“, zu widerlegen versucht. Treten wir beispielsweise für die Fastigialtheorie Priestleys ein, so lassen sich mit dieser die einwandfrei konstatierten Resultate von Haberlandt, Lamprecht, Frl. Reiche u. a., niedergelegt in der Hormonaltheorie, durchaus vereinigen, sofern wir unter den chemisch noch nicht definierten Wundhormonen nur eine veränderte Wasserstoffionenkonzentration erblicken; denn das einzige Argument, das für die komplexe und event. enzymatische Natur der im allgemeinen unspezifischen Wundhormone angeführt worden ist, nämlich der Verlust ihrer Wirksamkeit durch Erhitzen des Gewebestreifes, schließt durchaus noch keinen Beweis gegen die angeführte Annahme ein (Weber 1924, S. 294). Ferner läßt sich auch die Dedifferenzierungstheorie, d. i. die Auffassung von der Störung des Gleichgewichtszustandes zwischen Wachstum und Teilung als Komplementärbedingung meristematischer Gewebegeschehen, ohne Bedenken auf Priestleys Theorie zurückführen. Schon Jollos meint, daß „Wachstumsfaktor und Teilungsfaktor von der Umwelt in verschiedenem Grade beeinflußt werden“, und auch Weber (l. c. S. 292 sq.) tritt dafür ein, daß der zum Wachstum führende Kolloidcharakter des Protoplasmas anders beschaffen sein muß, als der eine Teilung bewirkende. Beide morphologisch konstatierten Erscheinungsarten der Zellen und kolloidchemisch bedingten Zustandsformen des Protoplasmas würden alsdann (allein oder vorwiegend oder teilweise?) durch eine bestimmte Wasserstoffionenkonzentration ausdrückbar sein. Wenn schließlich unsere eingehenden Untersuchungen gezeigt haben, daß eine gewisse Konzentration der Assimilate im Sinne von Klebs das meristematische Wachstum zu fördern vermag, so könnte das event. auch so gedeutet werden, daß die beobachteten Nährstoffkonzentrationen diejenigen Ausbildungen darstellen oder wenigstens begünstigen, durch die beim Ineinandergreifen der entsprechenden kolloidchemischen Zustandsbeschaffenheiten des Cytoplasmas dessen zu meristematischer Gewebeproduktion führender „Teilungszustand“ resultiert. Es ließe sich also auch die Sufflaminationstheorie fast zwanglos neben der Anschauung Priestleys anerkennen.

Während nun indessen die Wundhormonaltheorie ebenso wie die kausalen Deutungen der Meristembildung durch H. Pfeiffer und Linsbauer mit der Fastigialtheorie durchaus vereinbar erscheinen, so kann doch unmöglich daraus gefolgert werden, daß jene letztere besser als die anderen die hier diskutierten Gewebegeschehen zu deuten vermöchte, oder daß sie theoretisch allen anderen hyperordiniert sei. Vielmehr steht der Ansicht nichts im Wege, die wenigen,

bislang beobachteten Bestätigungen von Priestleys Theorie als Beweis anzusehen, daß die konstatierte Wasserstoffionenkonzentration, dargestellt durch Realisierung des isoelektrischen Punktes der wichtigsten Zellproteine, als Begleitphänomen der Nährstoffanstauungen oder der chemisch nicht definierten Zustände der Gleichgewichtsstörung zwischen Wachstum und Teilung der Zellen anzufassen sei. Freilich hat die Ansicht Priestleys vor der Sufflaminationsstheorie Pfeiffers den Vorzug größerer Einfachheit und schärferer Bestimmtheit (den letzten Vorteil hoffentlich nur als vorübergehende Zeiterscheinung, bis sich der komplex gedachte Faktor der assimilatorischen Stoffstauungen spezieller analysieren lassen wird) voraus. Hingegen darf die letztere Ansicht trotz gelegentlicher Bestätigung der Behauptungen von Priestley (vgl. Pfeiffer 1925 b, S. 92, 94 u. a.) für sich eine sicherere Grundlage durch Beobachtungen ins Feld führen. Es möge weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, den vorliegenden Fragenkomplex zu Ende zu denken und durch entsprechende Experimente, deren methodische Anstellung noch nicht ersichtlich ist, die Entscheidung unter den hier diskutierten Theorien zu treffen, deren Gleichberechtigung vielleicht genügend dargetan worden ist. Hier mag es genügen, gedanklich das Problem weiterzuführen, soweit es nach dem Stande unserer Kenntnisse und unter Anwendung der Sufflaminationsstheorie möglich erscheint.

Die Mechanik alles Gewebezuwachses wird im allgemeinen zu einem erheblichen Teile von hydrolytisch aufspaltenden und kondensierenden Prozessen — Inversionen und Reversionen — beeinflußt (vgl. Euler 1909, S. 240 sq.). Dabei liegt es in der Natur dieser Vorgänge, daß sie graduell weitgehend vom Wassergehalt und von der Lösungsfähigkeit der hydrolytisch zu spaltenden Salze bedingt werden. Eine einfache Ueberlegung ergibt nämlich, daß in Zellen mit synthetisch stark aktivem Cytoplasma der Zuwachs am Lumen schon bei geringer Steigerung der kolloidchemischen Prozesse sistiert werden muß, indem die Zellmembranen immer widerstandsfähiger gegen Dehnung werden und der ausdehnende Druck in demselben Grade, in dem die kristalloiden Bausteine der Zellen zu Synthesen von Kolloiden und unlöslichen Zellbestandteilen verbraucht werden, eine Verringerung erfahren muß. Bei der Bildung von Dauerelementen der Gewebe kann also stets eine gewisse graduelle Inaktivität vorausgesetzt werden (vgl. Pfeiffer 1925 b, S. 90). Dementsprechend müssen wir eine erneute Embryonalisierung von Dauerelementen als das Resultat chemisch synthetischer Aktivität des Cytoplasmas auffassen, und zwar werden wir als die Richtung derartiger Prozesse das Einsetzen von hydrolytischen Spaltungen — allgemein: von Hydratationen — ansprechen. So hält auch Tischler (1922, S. 238 u. 333 sq.) gleich Borovikov (1914) und wie Fischer und Hooker (1916) eine Hydratation der Plasmakolloide für den möglichen Anstoß zu dem der Teilung vorangehenden „Primärstadium des Wachsens“. Wir dürfen sicher gleich Handovsky (1922 a, S. 46) annehmen, daß es sich außer um typische Hydratationen gleichzeitig um chemische Bindung von Eiweißmolekülen (Solvationen

im Sinne von Richards) handelt. Die kausale Begründung dafür, weshalb das Cytoplasma in verschiedenen Entwicklungsphasen einen unterschiedlichen Aktivitätsgrad aufweist, d. h. weshalb seine Kolloide zu verschiedenen Zeiten eine ungleich starke Hydratation und Solvatation ergeben, ist a priori wenig durchsichtig. An sich gut verständlich scheint mir die Ansicht, daß Hydratationen durch Oxydationsprozesse mächtig gesteigert werden können (Bechhold 1919, S. 287sq.). Aber zu dem gleichen Resultat würde auch eine Erhöhung der Permeabilität der Zellmembran für Wasser führen (Lundegårdh 1912 a; Lillie 1916 a, b). Sicher müßte auch das Auftreten besonderer quellbarer Stoffe innerhalb des Cytoplasmas dessen Permeabilität erhöhen und so den Teilungsbeginn inaugrieren. Daß eine Permeabilitätsänderung des Plasmoderma, wodurch eine erhöhte Wassermenge in die Zelle gelangen würde, als Reiz zum Einsetzen der Zellteilungen auftreten kann, legte übrigens schon Mac Clendon (1912, S. 159) in befriedigender Weise dar, und der Zoologe Spek (1918b, 1920) suchte die Arbeitshypothese zu begründen, daß als Nebenprodukt der Nucleinsynthese eine Base auftritt, in die Äquatorregion der Zelle diffundiert und hier die postulierte Verquellung der Plasmakolloide besorgt. Er erörterte weiter (1920, S. 75), wie die Aufquellung der Zellkolloide rückwirkend wiederum die Nucleinsynthese fördert, bis durch Hinzutreten eines anderen Faktors (vielleicht der Salzbildung) die weitere Steigerung der Prozesse sistiert wird. Ebenso sieht Stålfelt (1921, S. 787) den regulierenden Mechanismus des Cytoplasmas in der verschiedenen Permeabilität des Plasmoderma; für die Wurzeln von *Sinapis alba* L. vermochte er auch bereits regelmäßige Schwankungen (vielleicht tagesperiodisch) in der Durchlässigkeit für Wasser zu beweisen. Mögen aber auch Oxydationsprozesse und Permeabilitätsänderungen ebenso wie die Erhöhung der cytoplasmatischen Viscosität (Kühn 1917; Heilbrunn 1923) Hydratationen hervorrufen können, so werden wir in Anlehnung an die Sufflaminationstheorie wie Handovsky (1922b) mit demselben Rechte in der Substanz der Assimilate den Faktor sehen, durch den der kolloidchemische Zustand des Cytoplasmas eine Aenderung erfährt.

Wenn wir als die primäre causa morbi für Gewebeembryonalisierungen die Steigerung chemisch synthetischer Aktivität des Cytoplasmas erblicken, so können wir diesen gemeinsamen Urgrund der hier diskutierten Theorien als dasjenige Phänomen bezeichnen, das bislang sämtliche Anschauungen nur erst unbefriedigend zu lösen vermocht haben. Denn wegen der Beziehung zur synthetischen Fähigkeit des Protoplasmas ist die Meristemproduktion einerseits von der spezifischen Zusammensetzung der Zellsubstanz abhängig, die wir bis soweit nur erst höchst unvollständig ahnen; andererseits wird die chemische Aktivität der Zellen von einigen äußeren Faktoren bedingt, die die Reaktionsgeschwindigkeit nach teilweise bekannten Gesetzen beeinflussen (Licht, Temperatur, Sauerstoff, natürlich auch aktuelle Acidität und vor allem Baumaterialien). Wir ersehen hier sofort die Berechtigung des Schlusses, daß die Meristembildung mit

keiner der von den hier erörterten Theorien verantwortlich gemachten Komplementärbedingungen in mathematisch festgelegter Proportionalität stehen wird. Wenn indessen hieraus gefolgert wird, daß weder eine hypothetische Dedifferenzierung, noch eine bestimmte Wasserstoffionenkonzentration oder eine gewisse Ansammlung assimilatorischer Baustoffe allein den auslösenden Reiz für die theoretisch geforderte Aktivität des Cytoplasmas zu schaffen vermögen, so wird diese Argumentation unser Bemühen zu vervielfacher Anstrengung locken, den graduellen Anteil jeder der Faktoren zu bestimmen oder — in einer neuen Theorie die tatsächliche *causa efficiens* aufzudecken. Bis zur Verwirklichung auch nur einer dieser beiden Zukunftsmöglichkeiten wird aber wohl noch einige Zeit vergehen.

Die Annahme, daß bei Embryonalisierungen von Zellen das Cytoplasma aktiviert wird, ähnelt übrigens der Anschauung von Driesch (1894, S. 87—88, 124f. u. a. O.), nach der der Kern fermentativ in Aktivität versetzt wird, und ist gleich jener zwar eine Fiktion, ohne Zweifel aber eine solche, die sich dem Charakter einer Hypothese nähert. —

Zum Schluß sei noch einiger Abweichungen von der gewöhnlichen Meristemproduktion gedacht, zumal keine der erörterten Theorien bislang etwas zu ihrer Deutung unternommen hat. Unter Annahme einer naheliegenden Hifshypothese scheinen sich am ehesten die Sufflaminations- oder die Fastigialtheorie zu einer Erklärung zu eignen. So unterscheidet sich die indirekte Meristembildung, die beispielsweise zur Wundkorkproduktion führt, dadurch von der gewöhnlich beobachteten Norm, daß erst aus dem durch wenig regelmäßige Teilungen entstandenen Gewebe ein typisches Folgeristem resultiert. Eine andere sehr verbreitete Variante der gewöhnlichen Meristembildung finden wir z. B. bei der Entwicklung des pseudomeristischen oder monokotylen Holzkörpers (Pfeiffer 1925 d, S. 89). Hier pflegen mehrere bis viele Lagen von Zellen in Teilung zu treten. Dabei erfolgen die Teilungen sämtlicher beteiligter Zellen in der nämlichen Richtung, doch kann die Intensität, mit der die einzelnen Zellen an der Gewebeneubildung teilnehmen, sehr verschieden sein. Aus den Teilungsderivaten leitet sich sodann das aus langen, gliederreichen Zellen konstituierte Meristem des monokotylen Dickenzuwachses ab (vgl. Pfeiffer l. c. S. 82f.; Küster 1916, S. 278!). Ganz ähnlich findet die Meristemproduktion bei regenerativen Prozessen (z. B. Bildung trachealer Elemente nach Simon 1908, nach Verwundung von *Sambucus*-Achsen nach Küster), bei der Gallenbildung usw. statt. Beiden Abweichungen von der normalen Meristemproduktion sind die hier diskutierten Theorien in gleichem Maße gewachsen; doch mögen die angeführten Abweichungen vielleicht geeignet sein, bei späteren Untersuchungen die Entscheidung unter den sich widerstreitenden Ansichten zu erleichtern.

Uebersicht über die wichtigsten Ergebnisse.

Von den Theorien zur Deutung der Meristemproduktion wurden zur engeren Diskussion gestellt: Die Dedifferenzierungstheorie

(K. Linsbauer), die Sufflaminationstheorie (H. Pfeiffer) und die Fastigialtheorie (J. H. Priestey).

Zur Untersuchung gelangten anomal sich verdickende Achsen (Folgermeristeme), sowie die Trennungsschichten beim Blattabwurf (Trennungsmeristeme).

Frühere Beobachtungen zur Bestätigung der Dedifferenzierungstheorie wurden mit gutem Erfolge an einer größeren Materialmenge wiederholt, aber auch die Grenzen der Untersuchungsmöglichkeit erkannt.

Unter Anwendung der Molisch'schen Reaktion (α -Naphthol-lösung und H_2SO_4) wurde durch vergleichende Beobachtung und Experiment eine gute Stütze für die Ansicht der Meristembildung durch Anstauung von Baustoffen gewonnen. Indessen konnte der Wirkungsmodus dieses Faktors noch nicht analysiert werden.

Die untersuchten Trennungsmeristeme bei der Ablösung von Blättern werden nach entsprechenden Beobachtungen vergleichender und experimenteller Art gleichfalls durch angehäuften Assimilate hervorgerufen. Allerdings führten die Versuche noch nicht zu einer Möglichkeit, die Bedeutung der Baustoffe als Realisations- oder als Determinationsfaktoren (wenn auch rektipetiver Natur) gegeneinander abzugrenzen.

Entsprechende Versuche zur Bestätigung der Ansicht von der determinierenden Bedeutung einer bestimmten Wasserstoffionkonzentration (isoelektrischer Punkt der Plasmaproteine) mußten mit vielfach negativem Resultate abgebrochen werden. Dabei wurde der Vermutung Ausdruck gegeben, daß die Schuld an dem Scheitern der verlangten Feststellung größtenteils dem Mangel eines geeigneten Indikators beizumessen war.

Die kritische Analyse der erwähnten Beobachtungs- und Versuchsergebnisse ergab, daß nicht ohne weiteres einer der diskutierten Theorien der Vorzug vor den anderen zu geben sein braucht. Als den allen gemeinsamen Urgrund wurde die hypothetische Aktivierung der cytoplasmatischen Substanz im Gefolge der mannigfachen Embryonalisierungsphänomene konstatiert, ohne daß bis soweit die Möglichkeit zur kausalen Analyse dieses komplex gedachten Faktors im physiologischen Gewebegeschehen gesehen werden konnte.

Bremen, 12. Juni 1925.

Zitierte Literatur.

- Atkins, W. R. G.: Some factors affecting the hydrogen ion concentration of the soil and its relation to plant distribution. *Proceed. Roy. Dublin Soc.* 1922 (a). **16**, 369—413.
— The hydrogen ion concentration of plant cells, *ibid.* 1922 (b). 414—426.

- Bailey, J. W.: The cambium and its derivative tissues III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. *Amer. Journ. Bot.* 1920. **7**, 417—434, Taf. 26—29.
- Bauer, E.: Ueber Förderung der Zellteilung mittels der Verminderung der Oberflächenspannung des umgebenden Mediums. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.* 1924. **101**, 541—552.
- Bechhold, H.: Die Kolloide in Biologie und Medizin. 4. Aufl., Dresden und Leipzig 1919 (527 Seit., 3 Taf.).
- Bertrand, C. M. E.: Loi des surfaces libres. *Bull. Soc. bot. France.* 1884 (a). **31**, 2—12.
- Ebenso, in *Compt. rend. Acad. sc. Paris.* 1884 (b). **98**, 48—51.
- Borovikov, G. A.: Ueber die Ursachen des Wachstums der Pflanzen. *Kolloidzeitschr.* 1914. **15**, 27—30.
- Clark, W. M.: The determination of hydrogen ions. Baltimore 1920.
- Driesch, H.: Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894. (184 Seit.)
- Errera, L.: Conflits de préséance et excitations exhibitoires chez les végétaux. *Bull. Soc. Roy. bot. Belgique* 1904. **42**, part 1, 27—43 und 6 Taf.
- Euler, H.: Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. **1**. Braunschweig 1908. (239 Seit.)
- Ebenso, **2**. Braunschweig 1909. (298 Seit.)
- Felton, L. D.: A colorimetric method of determining the hydrogen ion concentration of small amounts of fluid. *Journ. Biol. Chem.* 1921. **46**, 299 sq.
- Fischer, M. H., and Hooker, M. O.: Ueber Nachahmung einiger anatomischer Strukturen. *Kolloidzeitschr.* 1916. **19**, 220—230.
- Fitting, H.: Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und andere Umstände. *Zeitschr. f. Bot.* 1909 (a). **1**, 1—86.
- Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. *Biol. Centralbl.* 1909 (b). **29**, 193—206 u. 225—239.
- Friedrich, R.: Ueber Stoffwechselforgänge infolge der Verletzung von Pflanzen. *Dissert. Halle* 1908. (21 Seit.)
- Gheorghieff, St.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen. Cassel 1887. (72 Seit. m. 4 Taf., Abdr. aus *Bot. Centralbl.* **30**, 187 sq. etc. u. **31**, 23 sq. etc., Taf. 4—7.)
- Gurwitsch, Al. und Nina: Le rayonnement mitogénétique des tissus animaux. *Compt. rend. Soc. Biol.* 1924 (a). **91**, 87—88.
- Fortgesetzte Untersuchungen über mitogenetische Strahlung und Induktion. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.* 1924 (b). **103**, 68—79.
- Haas, A. R. C.: Studies on the reaction of plant juice. *Soil Sc.* 1920. **9**, 341—368.

- Haberlandt, G.: Ueber Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Sitz.-Ber. Preuß. Akad. Wiss., math. nat. Kl. 1921 (a). 8, 221—234.
- Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Bot. 1921 (b). 2, 1—53.
- Handovsky, H.: Leitfaden der Kolloidchemie für Biologen und Mediziner. Dresden und Leipzig 1922 (a). (206 Seit., 1 Taf.)
- Die Giftempfindlichkeit von Zellen als Funktion ihres kolloidchemischen Zustandes. Kolloidzeitschr. 1922 (b). 30, 336—341.
- Hartmann, O.: Ueber den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. (Zellphysiologische Experimente an Pflanzen.) Arch. f. Zellforsch. 1919. 15, 177—248, Taf. 8—12.
- Heilbrunn, L. V.: The colloid chemistry of protoplasm. Amer. Journ. of Physiol. 1923. 64, 481—493.
- Herklots, G. A. C.: The effects of an artificially controlled hydrion concentration upon wound healing in the potato. New Phytolog. 1924. 23, 244—255, Taf. IV.
- Hertwig, R.: Ueber Correlation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zellen. Biol. Centralbl. 1903. 23, 49—62 und 108—119.
- Jameson, A. P., and Atkins, W. R. G.: On the physiology of the silk-worm. Biochem. Journ. 1921. 15, 209 sq.
- Klebs, G.: Ueber Probleme der Entwicklung III. Biol. Centralbl. 1904. 24, 257—267, 289—305, 449—465, 481—501, 545—559, 601—614.
- Ueber Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. 42, 155—320, Taf. VIII.
- Kleinmann, A.: Kern- und Zellteilungen im Cambium. Bot. Arch. 1923. 4, 113—147 und 7 Taf.
- Krieg, A.: Beiträge zur Kenntnis der Callus- und Wundholzbildung geringelter Zweige und deren histologische Veränderungen. Dissert. Würzburg 1908. (68 Seit., 25 Taf.)
- Kühn, A.: Ueber die Beziehungen zwischen Plasmateilung und Kernteilung bei Amöben. Zoolog. Anz. 1917. 48, 193—203.
- Küster, E.: Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Pogr. rei bot. 1908. 2, 455—558.
- Zelle und Zellteilung (botanisch), in Handwörterb. d. Naturwiss. 1915. 10, 748—807.
- Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Jena 1916. (447 Seit.)
- Botanische Betrachtungen über Gewebekorrelationen. Biol. Zentralbl. 1923. 43, 303—311.
- Lamprecht, W.: Ueber die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. allg. Bot. 1918. 1, 353—398.

- Lillie, R. S.: Increase of permeability to water following normal and artificial activation in sea urchin eggs. *Amer. Journ. of Physiol.* 1916 (a). **40**, 249—266.
- The role of membranes in cell processes. *Pop. Sc. Monthly* 1916 (b). **82**, 132—152.
- Linsbauer, K.: Die physiologischen Arten der Meristeme. *Biol. Zentralbl.* 1916. **36**, 117—128.
- Bemerkungen über Alfred Fischers „Gefäßglykose“. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I*, 1920. **129**, 215—229.
- Loeb, J.: *Proteins and the theory of colloidal behavior*. New York 1922. (292 Seit.)
- Lundegårdh, H.: Ueber die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* 1912 (a). **47**, 1—254.
- Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese, nebst anschließenden Betrachtungen über die Mechanik der Teilungsvorgänge. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.* 1912 (b). **11**, 373—542 mit 4 Taf.
- Experimentelle Untersuchungen über Wurzelbildungen an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus*. *Arch. f. Entw.* 1913. **37**, 509—580.
- Mac Clendon, J. F.: The osmotic and surface tension phenomena of living elements and their physiological significance. *Biol. Bull. of the Marine Biol. Labor. Woods Hole* 1912. **22**, 113—162.
- Medalia, L. S.: Color standards for the colorimetric measurement of hydrogen ion concentration. *Journ. Bacter.* 1920. **5**, 441 sq.
- Meyer, A.: Mikrochemische Reaktion zum Nachweis der reduzierenden Zuckerarten. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1885. **3**, 332.
- Michaelis, L.: Die Wasserstoffionenkonzentration. I. Die theoretischen Grundlagen. 2. Aufl. Berlin 1922. (262 Seit.)
- und Gyemant, A.: Die Bestimmung der Wasserstoffzahl durch Indicatoren. *Biochem. Zeitschr.* 1920. **109**, 165—210.
- Molisch, H.: *Mikrochemie der Pflanze*. 3. Aufl. Jena 1923. (438 Seit.)
- Moore, B.: The cause of the exquisite sensibility of living cells to changes in hydrogen- and hydroxyl-ion concentrations. *Journ. Physiolog. (Proceed. Physiol. Soc.)* 1920. **53**, p. LVIII sq.
- Olufsen, L.: Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffeln. *Beih. z. Bot. Centralbl.* 1903. **15**, 269—308.
- Pfeiffer, H.: Neue Untersuchungen über abnormes Dickenwachstum einheimischer Pflanzen. III. Ueber Achsenanatomie und Dickenwachstum der nordwestdeutschen *Chenopodium*arten. *Schrift. Freien Verein. Freund. Mikrosk.* Berlin 1923 (a). **1**, 119—124.
- Dedifferenzierungen bei atypischem Dickenzuwachs von Pflanzen. *Biol. Zentralbl.* 1923 (b). **43**, 528—534.
- Zur experimentellen Anatomie der Trennungsgewebe. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1924. **42**, 291—295.

- Pfeiffer, H.: Beiträge zur Kenntnis entwicklungsmechanischer metazytischer Potenzen der pflanzlichen sekundären Rinde. Biol. Zentralbl. 1925 (a). **45**, 56—64.
- Ueber die Wasserstoffionenkonzentration als Determinationsfaktor physiologischer Gewebegeschehen in der sekundären Rinde der Pflanzen. The New Phytolog. 1925 (b). **24**.
- Grundlinien zur Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe. Berlin 1925 (c). (120 Seit.)
- Anormales Dickenwachstum. In K. Linsbauer, Handb. d. Pfl.-Anat., II. Abt., II. Tl., Bd. C*. Berlin 1925 (d). (Im Druck.)
- Priestley, J. H. and Pearsall, W. H.: Meristematic tissues and protein iso-electric points. The New Phytolog. 1923. **22**, 185—191.
- Reiche, Hildegard: Ueber Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot. 1924. **16**, 241—278, Taf. III.
- Roux, W.: Ueber die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centralbl. 1893. **18**, 612—625 u. 656—672, s. auch gesammelte Abhandl. **2**, Leipzig 1895, p. 872—918.
- Schilling, E.: Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923. **62**, 528—562.
- Schmidt, C. L. A. and Hoagland, D. R.: Table of P_{H^+} and OH^- values corresponding to electromotive forces determined in hydrogen electrode measurements, with a bibliography. Univ. of California, Publ. in Physiology, 1919. **5**, n. 4, 23—69.
- Schneider, H.: Die botanische Mikrotechnik. Jena 1922. (458 Seit.)
- Simon, S. V.: Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1908 (a). **26**, 364—396.
- Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908 (b). **45**, 351—478.
- Ueber die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen an isolierten Blättern. Zeitschr. f. Bot. 1920. **12**, 593—634.
- Smith, Edith Philip: The anatomy and propagation of Clematis. Transact. Proc. Roy. bot. Soc. Edinburgh 1923—24. **29**, 17—26 und 2 Taf.
- Sörensen, S. P. L.: Enzymstudien. II. Ueber die Messung und die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration bei enzymatischen Prozessen. Biochem. Zeitschr. 1909. **21**, 131—304 (vgl. auch Compt. rend. du Lab. de Carlsberg 1909. **8**, 1 sq.).
- Spek, J.: Oberflächenspannung als Ursache der Zellteilung. Dissert. Heidelberg 1918 (a). (Auch in Arch. f. Entw. **44**, 1—113.)
- Differenzen im Quellungsstand der Plasmakolloide als eine Ursache der Gastrulainvagination, sowie der Einstülpungen und Faltungen von Zellplatten überhaupt. Kolloidchem. Beihefte 1918 (b). **9**, 259—399.
- Beiträge zur Kolloidchemie der Zellteilung; *ibid.* 1920. **12**, 1—91.

- Stälfelt, M. G.: Studien über die Periodicität der Zellteilung und sich daran anschließende Erscheinungen. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1921. **62**, 1—114.
- Strasburger, E.: Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. 1906. **1**, 1—138.
- Tischler, G.: Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylieproblem bei *Primula*. Festschr. z. Feier 100-jähr. Bestehens k. Landw. Hochschule Hohenheim. 1918, p. 254—273.
- Allgemeine Pflanzenkaryologie. In K. Linsbauer, Handbuch der Pfl.-Anat., I. Abt., I. Tl. **1**. Berlin 1922.
- Tröndle, A.: Wachstum der Pflanzen. In Handwörterb. d. Naturwiss. 1915. **10**, 374—386.
- Van Alstine, E.: The determination of hydrogen ion concentration by the colorimetric method. Soil Sc. 1920. **10**, 467 sq.
- Vöchting, H.: Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892. (162 Seit., 11 Taf.)
- Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908. (325 Seit., 20 Taf.)
- Weber, F.: Theorie der Meristembildung. Naturwiss. 1924. **12**, 289—296.
- Wiesner, J.: Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892. (290 Seit.)
- Winkler, H.: Ueber regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1903. **21**, 96—107.
- Zimmermann, W.: Zytologische Untersuchung an *Sphacelaria fusca* Ag., ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle. Zeitschr. f. Bot. 1923. **15**, 113—175.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen](#)

Jahr/Year: 1922-1926

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Pfeiffer H.

Artikel/Article: [Studien zur entwicklungsmechanischen \(kausalen\) Anatomie von Folgerystemen der Pflanzen. 73-97](#)