

# Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes.

Von

Hans André.

Mit Tafel III und IV und 2 Abbildungen im Text.

Ein Überblick über die bisherigen Theorien der Jahresringbildung<sup>1</sup> zeigt, daß man im wesentlichen drei Gruppen von Ursachen zu ihrer Erklärung heranzog:

1. physikalische Ursachen,
2. physiologisch-chemische, im Stoffwechsel wirksame Faktoren und
3. auslösende Ursachen oder »Reize«.

Als physikalische Ursachen der Strukturdifferenzen des Holzes zog man in Betracht:

1. einen periodisch veränderten Rindendruck,
2. einen verschieden hohen osmotischen Innendruck der Jungholz zellen bei annähernd gleich großer Wassermenge, oder bei annähernd gleichem osmotischen Druck eine verschieden große zur Verfügung stehende Wassermenge, die seine osmotische Energie in ein verschieden großes Äquivalent mechanischer Spannungsenergie überführt, oder eine verschieden große Dehnbarkeit der zu spannenden Membran.

Der einfache mechanische Erklärungsversuch der radialen Streckungsdifferenzen des Holzes durch einen verschieden stark darauf einwirkenden Rindendruck, ist durch die exakten Untersuchungen Krabbes bereits längst widerlegt. Krabbe maß den Rindendruck zu verschiedenen Zeiten des Jahres, indem er abgelöste und dabei sich kontrahierende Rindenstücke durch Gewichte auf ihre ursprüngliche Länge ausdehnte. Die Mes-

<sup>1</sup>) Eine ausführlichere kritische Darstellung der bisherigen Theorien mit Berücksichtigung auch der allerneuesten Ergebnisse bringt ein Artikel von mir in »Die Naturwissenschaften«.

JUL 13 1920

sungen ergaben, daß der Rindendruck während des ganzen Jahres annähernd konstant ist. Also kann er für die verschiedenen Streckungsverhältnisse des jährlichen Holzzuwachses nicht verantwortlich gemacht werden. Aber auch der osmotische Druck in den Jungholzzellen erwies sich bei den von Wieler untersuchten Pflanzen als während der ganzen Wachstumsperiode nahezu konstant. Die stärkere Dehnung der Weitholzfasern im Frühjahr kann also auch nicht so einfach auf einen größeren Innendruck zurückgeführt werden. Hingegen scheinen nach den Untersuchungen von Lutz Wasserdifferenzen und Differenzen in der Dehnbarkeit der Membran die Streckungsdifferenzen kausal mitzubedingen.

Mit der Bestimmung solcher unmittelbar an der Streckungsmechanik beteiligten physikalischen Faktoren sind wir von einer kausalen Analyse der Wachstumsform der betreffenden Zellen natürlich noch weit entfernt. Die Dehnbarkeit der Membran ist selbst wiederum abhängig von ihrer physikalisch-chemischen Konstitution, die von den inneren Bedingungen des Protoplasmas abhängt. Im Gegensatz zu einer Maschine im engeren Sinne, wie sie die menschliche Technik gewöhnlich hervorbringt, ist das Maschinensystem der Pflanze ein vorwiegend chemisches System. Verschiebungen in den chemischen Gleichgewichtsverhältnissen, wie sie durch verschiedene Ernährungsverhältnisse bedingt sind, müssen für die Wachstumsformen von tiefgreifender Bedeutung sein. In Übereinstimmung mit Russow hält Wieler das Weitholz für das besser ernährte. Versuche mit Pflanzen von *Ricinus* und *Helianthus*, die teils im freien Land, teils in verschieden großen Töpfen kultiviert wurden, führten zum Resultat, daß die radiale Streckung der Elemente um so kleiner ausfiel, je geringer die Weite des Topfes, also je schlechter die Ernährung war. Wieler behauptet, daß in derselben Weise wie das künstlich erzeugte Herbstholz auch der normale Jahresring erklärt werden müsse. Zu Beginn der Vegetationsperiode findet eine lebhafte Entfaltung von Assimilationsorganen statt, welche eine reichliche Ernährung und daher die Ausbildung von Frühlingsholz zur Folge hat.

Im Gegensatz zur Ernährungstheorie oder wie man sie auch genannt hat, zur Theorie der Stoffübertragung, stellte Jost

eine neue eigene Theorie auf: die Theorie der Bewegungsübertragung. Jost untersuchte besonders den Einfluß der Transpiration und der Organbildung auf die Entstehung der Gefäße. Er fand, daß die Transpiration Qualität und Quantität der Gefäße beeinflussen kann, aber nicht die Ursache der Gefäßbildung ist. Er glaubt, daß die Gefäßbildung in direkter Beziehung zur Blattbildung steht und beruft sich auf eine ganz allgemein gehaltene Stelle bei Pfeffer in dem Abschnitt »die Bedeutung der Wechselwirkung von Organen für den Stoffwechsel«, wo dieser Forscher die Möglichkeit diskutiert, daß Bewegungszustände von einer Zelle auf die andere übertragen werden können, ohne daß materielle Teile übertreten müssen. Macht man also die Annahme, daß von jedem wachsenden Organ ein »Reiz« auf die unterhalb desselben befindlichen embryonalen Gewebe ausgehe, der in diesen die Ausbildung von Gefäßgängen veranlaßt, so sind zwar die Tatsachen noch nicht erklärt, aber doch wenigstens unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht, von dem weitere Untersuchungen werden ausgehen können« (Jost). Welche Tatsachen werden nun durch die Annahme dieses Reizes unter einen Gesichtspunkt gebracht? Augenscheinlich folgende:

1. daß das Cambium seine Tätigkeit beginnt, wenn die Knospen anfangen zu wachsen,
2. daß entsprechend der Bildung von Gefäßen in den Blättern auch solche vom Cambium gebildet werden,
3. daß das Tempo in der Streckung der Elementarorgane im Jungholz und in den wachsenden Blättern das nämliche ist, mit andern Worten, daß bei lebhafterem Wachstum der Blätter auch die Elemente des Jungholzes stärker radial gestreckt werden.

Wenn sich zeigen läßt, daß dieselben Erscheinungen auftreten, auch ohne Zusammenhang des Cambiums mit den wachsenden Organen, so erweist sich diese ganze Ansicht als unbegründet. Jost selbst hat darauf hingewiesen, daß es Holzbildung gibt, die nicht durch Blattbildung angeregt, sondern auch durch andere Einflüsse, z. B. Verwundung veranlaßt wird. Lutz hat gefunden, daß bei einer entnadelten Kiefer typisches Frühlingsholz gebildet wird. Jost selbst sieht sich daher gezwungen, seine Theorie etwas einzuschränken und gelangt zu dem Resultat, daß Organbildung zwar in vielen, nicht aber in

allen Fällen eine notwendige Bedingung für Gefäßbildung sei. Unseres Erachtens liegt die Annahme viel näher, daß beide Erscheinungen: das stärkere Wachstum der Blätter und die Frühholzbildung von einer gemeinsamen Ursache abhängen, da beide mit einer stärkeren Streckung der Zellen verbunden sind. Als gemeinsame Ursache kommt ganz natürlich und in erster Linie die vermehrte Wasserzufuhr einschließlich der vermehrten Nährsalzzufuhr in Betracht.

Die neuesten und umfangreichsten Untersuchungen über die Tätigkeit des Cambiums haben seine Reaktionsweise auf Zug- und Druckwirkungen zum Gegenstand. Nach Schwarz ist für die Entstehung des Spätholzes in erster Linie ein Druckreiz maßgebend. Er meint, daß im Frühjahr der mechanische Druckreiz »latent« bleibt, d. h., daß er durch die Wachstumsfaktoren gleichsam überwunden wird. Es dürften also auch hier die Ernährungsfaktoren eine Rolle spielen, insofern das stärkere oder geringere Wachstum von ihnen abhängt. Wenn im Herbst die Sache sich umkehrt, der Druckreiz in Tätigkeit tritt, so geschieht dies wahrscheinlich deshalb, weil das Wachstum infolge der Veränderung der Ernährungsverhältnisse schwächer wird.

Die Bedeutung der chemischen Gleichgewichtsverhältnisse des Stoffwechsels für die Wachstumsformen der embryonalen Gewebe hat Klebs hypothetisch folgendermaßen formuliert. Starkes vegetatives Wachstum der Vegetationspunkte und Weitholzbildung des Cambiums sind bedingt durch einen relativen Überschuß der N-Verbindungen im Vergleich zu den Kohlehydraten. Ein solcher Überschuß schließt optimale Wachstumsbedingungen in sich ein. Dagegen stellen die Blütenbildung und die Engholzbildung des Cambiums Hemmungsprozesse im Wachstum dar, die an eine Einschränkung in der Zufuhr der Stickstoffsalze (also an schlechte Ernährung) oder an eine starke Anhäufung der Kohlehydrate gebunden sind. Für das Wachstum der Vegetationspunkte hat Klebs die Richtigkeit seiner Theorie bei einigen Pflanzen dadurch bewiesen, daß er durch gute Nährsalzzufuhr (also durch optimale Bedingungen vegetativen Wachstums) die Blütenbildung jahrelang unterdrückte. Sobald aber die Nährsalze eingeschränkt wurden, trat Blütenbildung ein. Im Frühjahr 1914 veranlaßte mich Klebs, auch

das Problem der Jahresringbildung unter den Gesichtspunkten der von ihm aufgestellten Ernährungstheorie experimentell in Angriff zu nehmen. Ich sollte bei einem perennierenden Tabakbastard, der normal fortdauernd homogenes Holz erzeugte, die Wachstumsformen des Cambiums durch die Außenfaktoren modifizieren, also „künstliche“ Jahresringe erzeugen. Mit einer gewissen Skepsis ob des Gelingens trat ich an die Aufgabe heran. Aber sie gelang mir; die Pflanze reagierte vortrefflich. Ich fand bald darauf eine zweite Pflanze: *Lantana Camara* L., die sich für die kausale Klärung des Problems ebenfalls sehr geeignet erwies. Die begonnenen Versuche mußte ich bei Ausbruch des Krieges unterbrechen und konnte sie erst im Dezember 1918 wieder aufnehmen. Da Klebs im Oktober 1918 gestorben war, konnte ich in Heidelberg nicht weiter arbeiten. Mit den noch kümmerlich erhaltenen Resten meiner ehemaligen Versuchspflanzen siedelte ich nach Würzburg über, wo ich bei Herrn Professor Kniep für die weitere Durchführung meiner Versuche freundliches Interesse und wohlwollende Förderung fand. In Würzburg fand ich noch zwei weitere geeignete Versuchspflanzen, eine Tabakspecies: *Nicotiana wigandioides* C. Koch und *Sparmannia africana* L. *Lantana Camara* und die beiden Tabake erwiesen sich besonders geeignet zur künstlichen Erzeugung differenter Streckungszonen des Libriforms. bei *Sparmannia africana* konnte ich die Abhängigkeit der bei den Tropenpflanzen häufig vorkommenden Parenchymringe von den Außenfaktoren feststellen. Im Folgenden will ich meine Versuche und die sich daraus ergebenden Folgerungen für die Theorie der Jahresringbildung in gedrängter Zusammenfassung mitteilen. Meine Ergebnisse werden mir Veranlassung geben, auch das Problem der autogenen und der aitiogenen Periodizität am Schlusse zu erörtern.

A. Künstliche Erzeugung differenter Streckungszonen bei Pflanzen, die unter relativ konstanten Außenbedingungen homogenes Holz erzeugen.

I. Versuche mit *Nicotiana Tabacum* L.  $\times$  *tomentosa* Ruiz. et Pav. und *Nicotiana wigandioides* C. Koch.

Die erste Pflanze, mit der ich erfolgreich meine Versuche durchführte, war ein von Klebs erzeugter Bastard unseres ein-

heimischen Tabaks: *Nicotiana Tabacum* L. mit einer tropischen Art: *Nicotiana tomentosa* Ruiz. et Pav. Durch die Bastardierung war der Nachkomme perennierend geworden und wuchs unter normalen und relativ konstanten Bedingungen prächtig in die Dicke. Als erstes Objekt untersuchte ich ein mehrjähriges Exemplar: *Nicotiana Tabacum* × *tomentosa* I, das eine untere Stammdicke von fast  $4\frac{1}{2}$  cm hatte und einen fast baumartigen Habitus zeigte. Die Pflanze, die in einem großen Holzbottich kultiviert wurde, stand während des Winters im Warmhaus des Botanischen Gartens, wo sie normal begossen wurde. Der Querschnitt durch den Stamm zeigte durchgängig homogenes Holz von einer Struktur, wie sie auf Taf. III, Fig. 1, abgebildet ist. Es besteht aus normal gestreckten Librifasern und ziemlich regelmäßig angeordneten Gefäßen; die Markstrahlen sind als dunkle Linien erkenntlich. Die auffallend gleichmäßigen Streckungsverhältnisse der Librifasern brachte ich in Zusammenhang mit den relativ gleichmäßigen Kulturbedingungen. Aus dieser kausalen Verknüpfung ergab sich das Problem, ob nicht durch Veränderung der relativ gleichmäßigen Kulturbedingungen auch eine Veränderung der Streckungsverhältnisse zu erzielen wäre. Zunächst dachte ich im Anschluß an die Klebssche Theorie an den Einfluß des Nährsalzgehaltes des Bodens. Sollten nicht bei einer Kultur in Sand die Streckungsverhältnisse sich anders gestalten wie bei einer Kultur in gut gedüngter Gartenerde? Die Frage wurde entschieden an:

*Nicotiana Tabacum* × *tomentosa* II

(aus dem Samen einer bastardierten Blüte von *Nic. Tab.*).

Kulturbedingungen:

15. III. 13. Erde, Warmbeet.

17. VI. 13. Sand, Topf von ca. 12 cm oberem Durchmesser, Kalthaus.

30. V. 14. In demselben Topf, Balkon.

25. VI. 14. Oberer Seitensproß abgeschnitten und untersucht, unterer Teil in Mistbeet (Freiland) umpflanz.

25. VII. 14. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte drei scharf gegeneinander abgegrenzte Zonen:

1. einen inneren Weitholzring;
2. einen mittleren Engholzring;
3. einen äußeren Weitholzring (Taf. III, Fig. 2).

## Mikrometermessungen.

(Die Messungen wurden, da im Querschnitt die maximale Streckung nur zufällig getroffen wird, bei den durch Mazeration isolierten Elementen vorgenommen.)

| Innere Weitholzzone |                | Mittlere Engholzzone |                | Äußere Weitholzzone |                |
|---------------------|----------------|----------------------|----------------|---------------------|----------------|
| L. F.               | Leitungsbahnen | L. F.                | Leitungsbahnen | L. F.               | Leitungsbahnen |
| 10,2—22             | 37,5—90        | 4,8—14,4             | 35,2—48        | 12,8—32             | 64—136         |
| mikr.               | mikr.          | mikr.                | mikr.          | mikr.               | mikr.          |

Deutung des Befundes: Der am 25. VI. 14 abgeschnittene obere Teil zeigte im Querschnitt Engholz bis zum Cambium. Der bei darauffolgender Kultur im Mistbeet gebildete Zuwachs muß also mit dem äußeren Weitholzring identisch sein. Seine weitesten Leitungsbahnen sind fast dreimal, seine weitesten Librifasern doppelt so weit wie die entsprechenden Elemente im Engholz. Durch Analogieschluß darf gefolgert werden, daß der innere Weitholzring sich unter ähnlich günstigen Bedingungen also während der Kultur im Warmbeet (vom 15. III. 13 bis zum 17. VI. 13) bildete. Auffallend ist, daß die Leitungsbahnen im äußeren Weitholzring bedeutend weiter sind als die Leitungsbahnen im inneren Weitholzring. Während der Bildung des äußeren Weitholzringes zeigte die Pflanze ein äußerst rapides Wachstum der Seitensprosse und Blätter. Ein ähnlich rapides Wachstum zeigten Topfexemplare, die nicht aus Sand, sondern aus Erde ins Mistbeet umgepflanzt wurden, nicht. Die vorausgehende, über ein Jahr lang dauernde Hungerperiode mußte also bei dem in Sand kultivierten Exemplar in den inneren Faktoren irgendwelche Veränderungen hervorgerufen haben, die den aufbauenden Stoffwechsel unter den an sich schon günstigen Bedingungen noch beschleunigten. Man kann entweder mit Klebs an einen fast völligen Verbrauch der Reservestoffe denken, mit dem eine starke Aktivierung der Fermente Hand in Hand ginge, oder mit Friedl Weber annehmen, daß während der Hungerperiode vorher im Organismus gebildete Selbstgifte aufgebraucht wurden, was ebenfalls den Stoffwechsel fördern mußte. Nach der Klebs'schen Auf-

fassung stand die Pflanze aber auch schon deshalb unter optimalen Wachstumsbedingungen, weil durch die reichliche Nährsalzaufnahme das Verhältnis der N-Verbindungen zu den C-Verbindungen zugunsten der ersteren verschoben sein mußte.

Wenn nun auch der äußere Weitholzring infolge der vorausgehenden Hungerperiode unter noch günstigeren Innenbedingungen gebildet worden wäre, wie der innere Weitholzring, so ist doch als allein wesentliches Moment in Betracht zu ziehen, daß in beiden Fällen Weitholz unter gleichen günstigen Außenbedingungen gebildet wurde: nämlich bei Freilandkultur in gutem, feuchtem Boden. Dagegen wurde Engholz während der Topfkultur in Sand gebildet.

Die Topfkultur unterschied sich von der Freilandkultur:

1. durch die verminderte Wasserzufuhr. Der Topf kann an sich schon nur eine sehr beschränkte Wassermenge fassen. Der Sand wurde mäßig begossen. Außerdem vermag er das Wasser infolge seines Mangels an Bodenkolloiden schlecht festzuhalten und zeichnet sich deshalb im Vergleich zu humusreicher Gartenerde durch relative Trockenheit aus. Der Unterschied bestand aber auch

2. in der verminderten Nährsalzzufuhr, da der Sand naturgemäß ja nährsalzarm war.

Es ist nun möglich, daß beide Faktoren für die radiale Streckung verantwortlich zu machen sind; es ist aber auch möglich, daß ein Faktor allein den Ausschlag gibt oder wenigstens einen bedeutenderen Einfluß auf die Streckung ausübt wie der andere. Um die Frage zu entscheiden, mußte einer der beiden Faktoren nach Möglichkeit ausgeschaltet werden. Da reichliche Nährsalzaufnahme, wie ich damals annahm, unzertrennlich verknüpft ist mit einer reichlichen Aufnahme des Wassers, das ja als Transportmittel dient, kann letztere nicht herabgesetzt werden, ohne zugleich die erstere einzuschränken, wohl aber konnte reichlich Wasser mit wenig Nährsalzen zur Verfügung gestellt werden. Ich kultivierte also einen weiteren Steckling:

*Nicotiana Tabacum* × *tomentosa* III

in sehr feucht gehaltenem nährsalzarmem Sandboden.

Kulturbedingungen:

19. XI. 18. Sand zur Bewurzelung

13. I. 19. Sand (Topf) }  
 1. V. 19. Erde (Topf) } sehr feucht gehalten  
 4. VI. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund:

Der Querschnitt zeigte:

1. einen inneren Weitholzring;
2. einen anschließenden schmalen Engholzring;
3. einen äußeren Weitholzring. (Taf. III, Fig. 3.)

Mikrometermessungen.

Radiale Streckung der Librifasern und Leitungsbahnen.

| Im Engholz  |                | Im Weitholz |                |
|-------------|----------------|-------------|----------------|
| L. F.       | Leitungsbahnen | L. F.       | Leitungsbahnen |
| 2,8—3 mikr. | bis 20 mikr.   | 13—28 mikr. | bis 84 mikr.   |

Deutung des Befundes:

Durch Messungen am unteren Stammquerschnitt war festgestellt worden, daß die Pflanze während der Kultur in Sandmäßig (fast  $\frac{2}{3}$  mm) in die Dicke wuchs. Es schien mir unwahrscheinlich, daß dieser Zuwachs sich so einseitig auf die Rinde lokalisierte, daß der sehr schmale (ca. 35  $\mu$  breite) Engholzring als das einzige während der 3 $\frac{1}{2}$  monatigen Sandkultur gebildete Holz angesehen werden muß. Ähnliche Engholzringe werden von den später noch zu besprechenden *Lantana camara*-Stecklingen jedesmal während der Bewurzung gebildet, also zu einer Zeit, wo infolge des mangelhaften, sich erst allmählich regenerierenden Pumpsystems ein relativer Wassermangel in der Pflanze herrschte. In Analogie zu diesem Befunde hielt ich es für wahrscheinlich, daß auch der in Frage stehende Engholzring bei *Nicotiana tabacum*  $\times$  *tomentosa* III sich unter dem relativen Wassermangel während der Bewurzung bildete. Ich glaubte also, daß der anschließende Weitholzzuwachs schon während der Kultur in sehr feuchtem Sand begonnen hatte, als das Wurzelsystem sich bereits entwickelt und ausgebreitet hatte, um die zur stärkeren radialen Streckung erforderliche Wassermenge aufnehmen zu können. Mein Schluß erwies sich als ein Trugschluß. Ein etwas späterer Versuch, bei dem ich einen bewurzelten Steckling fast ebensolang (3 Monate) in sehr feuchtem Sand weiter kultivierte und dann untersuchte, zeigte, daß dieser

Steckling ebenfalls nur eine ganz schmale Zuwachszone von Engholz gebildet hatte, die sich direkt an das Cambium anschloß. Also konnte auch bei dem vorhergehenden Versuch während der feuchten Sandkultur kein Weitholz gebildet worden sein. Das Ergebnis ist also: Günstige Wasserzufuhr bei Nährsalzmangel reicht zur Weitholzbildung nicht aus. Damit war die Klebssche Auffassung bestätigt, daß gesteigerte Nährsalzzufuhr Vorbedingung für die Weitholzbildung ist und zwar deshalb, weil sie Vorbedingung für optimales Wachstum ist; das optimale Wachstum seinerseits dürfte an eine relative Zunahme der N-Verbindungen im Verhältnis zu den C-Verbindungen gebunden sein. Umgekehrt muß eine Einschränkung der Nährsalzzufuhr auch eine relative Abnahme der Stickstoffverbindungen im Vergleich zu den Kohlenstoffverbindungen bedingen, die ihrerseits zur Einschränkung oder Hemmung des Wachstums, d. h. zur Engholzbildung führt.

Dieses Ergebnis darf jedoch nicht zu der Meinung führen, daß nur Nährsalzmangel allein Engholzbildung bedingen kann. Bei dem besprochenen Versuch wurde der mittlere Engholzring bei Nährsalzmangel, das äußere Weitholz bei Nährsalzreichtum gebildet. Die Wasserversorgung war in beiden Fällen günstig. Ist nun nicht auch der Fall denkbar, wo günstige Nährsalzaufnahme mit ungünstiger Wasserversorgung verbunden ist? A priori scheint diese Möglichkeit ausgeschlossen, da Wasser ja das Transportmittel der Nährsalze darstellt. Aprioristische Erwägungen sind indessen in der Naturwissenschaft stets mit Vorsicht aufzunehmen und bedürfen stets der induktiven Bestätigung. Die Erfahrung zeigt gerade in unserem Falle vielfach das Gegenteil. Rippe (1919) konnte neuerdings feststellen, daß Trockenpflanzen von *Sinapis alba* einen relativ höheren Stickstoffgehalt in der Asche zeigten als Feuchtpflanzen. Beträchtlich höheren Stickstoffgehalt in Trockenpflanzen stellten u. a. auch Wilms und Seelhorst, Langer und Tollens, Pfeiffer, Mayer u. a. fest. Ähnlich verhielt es sich mit *Sinapis alba* mit den mineralischen Nährstoffen. Die Trockenpflanzen sind also in diesem Falle geradezu besser ernährt wie die Feuchtpflanzen. Steht aber diese Tatsache fest, dann ist der oben in Erwägung gezogene Fall, wo günstige Nährsalz-

aufnahme mit ungünstiger Wasserversorgung verbunden ist, auch bei *Nicotiana* durchaus denkbar. Er würde dann gegeben sein, wenn die Pflanze in gutem, aber trockenem Boden kultiviert wird. Welche Wachstumsformen zeigt das Cambium in diesem Falle?

Den Versuch, der diese Frage entscheiden sollte, führte ich sowohl bei dem Bastarden, als auch bei einer perennierenden Species: *Nicotiana Wigandeoides* durch. Durch zeitweilige Einschränkung der Wasserzufuhr konnte ich bei beiden eine starke radiale Verkürzung der Librifasern und Leitungsbahnen bewirken. Da beide Pflanzen sich prinzipiell gleich verhalten, teile ich nur das Ergebnis bei *Nicotiana wigandioides* genauer mit. Auch diese Pflanze bildet bei relativ konstanten Bedingungen ein ziemlich homogenes Holz. Ein im Botanischen Garten in Würzburg kultiviertes zwei Jahre altes Exemplar zeigte nur ganz schwache Differenzen der Streckungsverhältnisse, die offenbar auf die etwas wechselnden Bedingungen der Topfkultur zurückgeführt werden müssen.

#### *Nicotiana wigandioides* I.

Kulturbedingungen:

3. XII. 18. Sand zur Bewurzelung.

13. I. 19. Erde.

Ab 10. IV. 19. Trocken gehalten.

Ab 1. VI. 19. Wieder feucht.

29. VI. 19. Untersucht.

Während der Trockenhaltung verlor die Pflanze vier große Blätter; die übrigen Blätter zeigten kaum ein Wachstum. Bei Feuchthaltung ab 1. VI. 19 setzte das Wachstum wieder ein.

Anatomischer Befund:

Die oberen Querschnitte, bei denen das bei erneuter Feuchthaltung eintretende Dickenwachstum schon erfolgt war, zeigten drei Zonen:

1. einen inneren Weitholzring,
2. einen mittleren, sehr stark verkürzten Engholzring,
3. einen äußeren Weitholzring. (Taf. III, Fig. 4.)

Der äußere Weitholzring wird in den tieferen Querschnitten immer schmaler, bis er sich völlig verliert. (Taf. III, Fig. 5.)

Mikrometermessungen.  
Oberer Querschnitt. (Taf. III, Fig. 4.)

| Innerer Weitholzring   |                                  | Mittlerer Engholzring |                                  | Äußerer Weitholzring   |                                  |
|------------------------|----------------------------------|-----------------------|----------------------------------|------------------------|----------------------------------|
| L. F.<br>12—28<br>mkr. | Leitungsbahnen<br>bis 74<br>mkr. | L. F.<br>3—21<br>mkr. | Leitungsbahnen<br>bis 36<br>mkr. | L. F.<br>14—29<br>mkr. | Leitungsbahnen<br>bis 82<br>mkr. |

Querschnitt in mittlerer Höhe. (Taf. III, Fig. 5.)

| Innerer Weitholzring   |                                  | Äußerer Engholzring     |                                  | Anschließende Weitholzkappen |   |
|------------------------|----------------------------------|-------------------------|----------------------------------|------------------------------|---|
| L. F.<br>10—35<br>mkr. | Leitungsbahnen<br>bis 84<br>mkr. | L. F.<br>2,5—15<br>mkr. | Leitungsbahnen<br>bis 38<br>mkr. | L. F.<br>7—28<br>mkr.        | — |

Bemerkenswert ist, daß die Wanddicke der L. F. im Engholzring im Vergleich zum Weitholzring auf das doppelte zunimmt.

Wanddicke der Librifasern.

| Im inneren Weitholzring | Äußerer Engholzring | In den anschließenden Weitholzkappen |
|-------------------------|---------------------|--------------------------------------|
| 1,5—2 mkr.              | 3,5—4 mkr.          | 1,8—2 mkr.                           |

Deutung des Befundes: Der innere Weitholzring wurde während der Kultur in Erde und bei normaler Begießung gebildet. Der anschließende Engholzring unter dem Einfluß der Trockenhaltung. Er zeigt eine starke radiale Verkürzung und Membranverdickung der Elemente. Der äußere Weitholzring dringt, wie verschieden hohe Querschnitte zeigen, von oben nach unten vor. Bei dem Querschnitt aus mittlerer Höhe sitzen bereits die ersten Weitholzzuwachse kappenförmig auf. Das äußere Weitholz wurde nach erneuter Begießung gebildet.

Nehmen wir an, daß mit der Trockenhaltung zugleich eine Einschränkung der Nährsalzaufnahme verbunden war, dann ist nach der Klebsschen Vorstellung ohne weiteres begreiflich, daß kein Weitholz gebildet wurde. Denn diese Wachstumsform ist ja an optimale Wachstumsbedingungen geknüpft, die einen Überschuß der Nährsalze voraussetzen. Nach den oben dargelegten Ergebnissen Rippels ist es aber auch nicht ausgeschlossen, daß die trocken gehaltene Pflanze gut ernährt war. Dann fordert die Klebssche Theorie eine Ergänzung dahin,

daß zu den optimalen Wachstumsbedingungen außer den Nährsalzen auch günstige Wasserzufuhr gehört. Das ist ja eigentlich selbstverständlich, da das Wasser das unbedingt erforderliche Streckungsmittel ist und auch als Lösungsmittel und als chemische Verbindung bei Synthesen eine wichtige physiologische Rolle spielt. Klebs hat diese Selbstverständlichkeit nicht immer ausdrücklich betont, offenbar deshalb, weil er der Meinung war, daß reichliche Nährsalzaufnahme immer mit reichlicher Wasseraufnahme verbunden ist. Die Rippelschen Ergebnisse machten es notwendig, diesen Punkt nochmal eigens klarzustellen.

Auch bei *Nicotiana wigandioides* konnte ich den Einfluß des Nährsalzmangels in feuchter Sandkultur zeigen.

#### *Nicotiana wigandioides* II.

Kulturbedingungen:

- 3. XII. 18. Sand zur Bewurzelung.
- 13. I. 19. Erde.
- 16. IV. 19. Sand.
- 31. V. 19. Erde.
- 5. VIII. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund:

Die Pflanze zeigte einen ähnlichen Engholzring wie *Nicotiana tabacum* × *tomentosa* III, wenn auch nicht überall so scharf ausgeprägt. (Taf. III, Fig. 6 zeigt einen oberen Schnitt. Das zuletzt während der Kultur in Erde gebildete Holz hebt sich mit seinen stark erweiterten Gefäßen von der schmalen Engholzzone deutlich ab.)

#### II. Versuche mit *Lantana Camara*.

Ein mehrjähriges, über 1½ m hohes Exemplar der Pflanze zeigte auf seinem maximalen, fast 4 cm breiten Querschnitt durchweg homogenes Holz. Diese Pflanze, die in ihrer Heimat (wahrscheinlich unter ziemlich konstanter Wasser- und Nährsalzversorgung) nur gleichförmig gestrecktes Weitholz erzeugte (Taf. III, Fig. 7), kann experimentell in ganz beliebigem Rhythmus zur Engholzbildung veranlaßt werden. Die Versuche habe ich hier in noch größerem Stile durchgeführt, wie bei *Nicotiana*, weil das Reaktionsverhältnis dieser Pflanze zur Außenwelt noch

feiner ist. Um individuelle Besonderheiten als solche zu erkennen, wurden jedem Exemplar 4—5 Parallelexemplare zugeordnet, die unter gleichen Bedingungen kultiviert wurden. Außerdem wurde bei *Lantana* auch der Einfluß des organischen Materials auf die Streckungsverhältnisse festgestellt.

#### Methodische Richtlinien und prinzipielle Ergebnisse.

Um den Einfluß des Wassers und der Nährsalze festzustellen, wurde untersucht:

I. Wie das Cambium sich bei Einschränkung beider verhält. Diese kann erreicht werden

1. durch Bewurzelung von Stecklingen in Leitungswasser. Der abgeschnittene Sproß kann zunächst nicht soviel Wasser und Nährsalze aufnehmen, wie er im Zusammenhang mit dem Gefäß- und Wurzelsystem der Mutterpflanze aufnehmen konnte. Es bildet sich Engholz (Taf. III, Fig. 8).

2. Durch Kultur des bereits bewurzelten Stecklings in Nährlösung. Das Wurzelsystem bei *Lantana* bedarf zu seiner günstigen Entwicklung die Reizwirkung eines körnigen Mediums, also des Bodens. Wo diese Reizwirkung fehlt, also in Nährlösung, entwickelt es sich schlecht und führt infolgedessen der Pflanze auch nicht die ausreichende Menge Wasser und Nährsalze zu. Auch hier bildet sich Engholz (Taf. III, Fig. 9).

3. Durch Reduktion des Wurzelsystems bei einer normal kultivierten Pflanze. Es bildet sich ebenfalls Engholz. (Taf. III, Fig. 10.)

4. Durch Kultur relativ großer Exemplare in relativ kleinem Topf, dessen Nährsalze bald erschöpft sind und dessen Wassergehalt mit der fortschreitenden Verbreiterung der Transpirationsfläche für optimales Wachstum bald nicht mehr ausreicht. Auch hier bildet sich Engholz. (Taf. III, Fig. 11.)

In all diesen Fällen wurden also Engholzzonen gebildet. Um nun festzustellen, ob die Engholzbildung von schlechten Wachstumsbedingungen und diese von ungünstiger Nährsalzzufuhr abhängen, habe ich

II. untersucht, wie das Cambium sich bei der Kultur der Pflanze in nährsalzarmem, sandigem, aber sehr feucht gehaltenem Boden verhält. Relative Wasserarmut konnte dabei

nicht in Frage kommen, da der Sand sehr feinkörnig gewählt wurde, so daß er das Wasser kapillar festhalten mußte. Wäre nicht der Nährsalzmangel, sondern das Wasser für die Streckung ausschlaggebend, so müßte sich Weitholz bilden. Tatsächlich bildet sich Mittelholz, stellenweise sogar Engholz (Taf. III, Fig. 12); also ist die radiale Verkürzung auf nicht optimale Wachstumsbedingungen zurückzuführen, die auf einem Nährsalzmangel beruhen.

Damit ist nun nicht gesagt, daß das Wasser ganz ohne Einfluß auf die Streckung wäre. Wäre dem so, dann dürfte sich nur ganz typisches Engholz gebildet haben. Tatsächlich hat sich aber auch Mittelholz gebildet. Das reichlich vorhandene Wasser hat eben die Zellen soweit gestreckt, als es infolge des osmotischen Innendruckes und des Membranwiderstandes der schlecht ernährten Zellen möglich war. Daß es aber nicht zur maximalen Streckung kam, daran dürfte lediglich die schlechte Ernährung schuld sein. Um

III. zu zeigen, daß reichliche Nährsalzzufuhr die primäre Vorbedingung für die maximale Streckung ist, gewissermaßen das, was die Tendenz zur maximalen Streckung in den Zellen erst erzeugt, schränkte ich die der Pflanze gebotene Wassermenge ein, stellte ihr aber reichlich Nährsalze zur Verfügung. Das geschah durch eine Kultur in ganz grobkörnigem Quarzsand, der täglich mit wenig, aber relativ stark konzentrierter Nährlösung begossen wurde. Da das Wasser in dem grobkörnigen Sand kapillar kaum festgehalten wurde, sondern meist nur infolge der Adhäsion in dünner Schicht an der Oberfläche der Körnchen haftete, war relativer Wassermangel vorhanden. Dagegen enthielt die geringe Menge Wasser viel Nährsalz. Während der Kultur bildete das Cambium trotz der eingeschränkten Wasserzufuhr eine Zwischenform von Mittel- bis Weitholz. (Taf. IV, Fig. 1.) Wäre nur das sehr wahrscheinlich als mechanisches Streckungsmittel wirksame Wasser ausschlaggebend, so müßte sich im Vergleich zu dem vorhergehenden Versuch infolge des stärkeren Wassermangels Engholz bilden. Wird bei reichlich gebotenem Nährsalz die Wasserzufuhr fast ganz eingeschränkt, so entsteht naturgemäß Engholz, weil ja das unbedingt erforderliche Streckungsmittel fehlt. Dieser Fall

kann verwirklicht sein in gutem, aber trockenem Boden. (Taf. IV, Fig. 2.)

IV. versuchte ich auch den Einfluß des organischen Materials auf die Streckung festzustellen, indem ich bei guter Wasserzufuhr die Zufuhr organischen Materials zum Cambium hin einschränkte. Dies geschah 1. durch Entblätterung, 2. durch Beschattung, 3. durch Ringelung. In allen drei Fällen entstand dünnwandiges, aber weitgestrecktes Holz. (Taf. IV, Fig. 3, 4 und 6.) Die Dünnwandigkeit erscheint mir als eine Folge der verminderten Zufuhr organischen Materials, die maximale Streckung als eine Folge der Dünnwandigkeit, bzw. des durch sie verringerten Membranwiderstandes. Umgekehrt suchte ich auch die Zufuhr organischen Materials zu steigern, indem ich eine Reihe von Pflanzen während der heiteren Tage von Mitte August bis Mitte September in Freiland kultivierte. Die Pflanzen wuchsen kräftig, zum Teil exzentrisch, in die Dicke. An den Stellen des maximalen Zuwachses bildete sich typisches Weitholz (Abb. 1, Taf. IV, Fig. 8) mit relativ starken Membranen. Die Membranverdickung rührt meines Erachtens von der erhöhten Zufuhr organischen Materials her. An der Schmalseite des exzentrischen Zuwachses, also an der Stelle geringster Wachstumsintensität, wird die Teilungs- und Streckungsdauer der Zellen verzögert; es kann daher in der Zeiteinheit mehr organisches Material zuströmen und eine stärkere Membranverdickung, aber auch einen größeren Membranwiderstand, also Mittel- bis Engholzbildung mit zum Teil sehr stark verdickten Membranen (Abb. 1, Taf. IV, Fig. 7) bewirken. Die andere mögliche Annahme, daß die Membranverdickung die Folge eines durch die starke Transpiration bedingten Wassermangels war, dem bei langsamerer Dehnung der Membran eine in der Zeiteinheit größere Einlagerung der Membransubstanz entsprach, halte ich für unwahrscheinlich. Die Pflanzen wurden täglich so reichlich begossen, daß der Wasserbedarf sicherlich gedeckt war. Außerdem zeigen Engholzringe, die im Schatten bei Trockenhaltung der Pflanze — also bei relativem Wassermangel — gebildet werden, keine verdickte Membran (Taf. IV, Fig. 9); also ist hier nur der durch die eingeschränkte Assimilation bedingte Mangel an organischem Material an der Dünn-

wandigkeit schuld. Umgekehrt darf dann bei Membranverdickung, wenigstens bei Mittel- und Weitholzbildung, auf eine starke Zufuhr organischen Materials geschlossen werden.

Die näheren Angaben über die Kultur und die genaueren Beschreibungen der anatomischen Befunde der *Latana Camara*-Versuche gebe ich in Folgendem wieder.

### I. Engholzbildung bei Nährsalzmangel und Wassermangel.

#### LI 1a.

Ein von einer normal kultivierten Pflanze abgeschnittener Sproß wurde am 15. III. 19 zur Bewurzelung in Leitungswasser gestellt. Am 5. IV. 19, nach mäßiger Bewurzelung, wurde die Pflanze untersucht. Der Querschnitt zeigte direkt an das Cambium angrenzend einen 4—5 Zellagen breiten Engholzring.

#### Mikrometermessungen.

| Inneres Weitholz |                | Anschließender äußerer Engholzring |
|------------------|----------------|------------------------------------|
| L. F.            | Leitungsbahnen | L. F.                              |
| 14—19            | 30—39 mikr.    | 2—6 mikr.                          |

Deutung des Befundes: Das innere Weitholz wurde noch in Zusammenhang mit dem Gefäß- und Wurzelsystem der Mutterpflanzen gebildet, also bei normaler Wasser- und Nährsalzzufuhr. Die Engholzbildung ist primär eine Folge der nicht mehr optimalen Wachstumsbedingungen infolge des Mangels an Nährsalz. Sekundär kommt auch der Mangel an Wasser hinzu, der durch das Fehlen des Wurzelsystems bedingt ist.

Wie bei LI 1a wurde der gleiche Versuch bei einer Reihe von anderen abgeschnittenen Sprossen LI 1b, LI 1c, LI 1d, LI 1e durchgeführt. Das Reaktionsergebnis war prinzipiell das gleiche. LI 1e wurde nach der Bewurzelung in gutgedüngte Erde eingepflanzt und nach 6 Wochen untersucht. Der während der Bewurzelung gebildete Engholzring hob sich vom Weitholz sehr deutlich ab (Taf. III, Fig. 8).

## LI 2a.

Kulturbedingungen:

10. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

11. III. 19. Nährlösung

auf 2 Liter Wasser  $H_2O$ ,

1 g  $KNO_3$ ,

1 g  $MgSO_4$

2 g  $Ca(NO_3)_2$ ,

1 g  $KCl$ ,

1 g  $KH_2PO_4$ , eine Spur  $FeCl_3$

(während der Kultur in Nährlösung mäßiges Wachstum und Wurzelsystem von geringem Ausmaß).

28. IV. 19. Gute Erde (Topf); gutes Wachstum.

12. VI. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund:

Der Querschnitt zeigte drei ziemlich scharf gegeneinander abgegrenzte Zonen (Taf. III, Fig. 9):

1. einen Weitholzring;

2. einen Engholzring bis zu einer Dicke von 10 Libriformfaserreihen;

3. einen Weitholzring.

## Mikrometermessungen.

| 1. Innerer Weitholzring |                | 2. Engholzring |                | 3. Äußerer Weitholzring |                |
|-------------------------|----------------|----------------|----------------|-------------------------|----------------|
| L. F.                   | Leitungsbahnen | L. F.          | Leitungsbahnen | L. F.                   | Leitungsbahnen |
| 9—14                    | 30—41          | 3—5            | 16—38          | 12—35                   | 33—61          |
| mikr.                   | mikr.          | mikr.          | mikr.          | mikr.                   | mikr.          |

Deutung des Befundes: Der Engholzring grenzt den an der Mutterpflanze gebildeten Weitholzring ab. Er wurde während der Bewurzelung und während der Kultur in Nährlösung gebildet. In letzterer entwickelte sich das Wurzelsystem nur sehr schwach, wohl infolge eines fehlenden (durch die Körnchen des Bodens ausgeübten) Wachstumsreizes. Infolge des schwach ausgebildeten Wurzelsystems war auch die Nährsalz- und Wasseraufnahme eine relativ geringe. Relativen Nährsalzmangel mache ich als primäre Ursache für die radiale Verkürzung verantwortlich, insofern durch ihn gar keine Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen erzeugt

wurde. Nach dem Umpflanzen in Erde (Topf) entwickelte sich das Wurzelsystem kräftig. Durch das größere Ausmaß der Wurzeln war aber auch eine größere Nährsalz- und Wasserzufuhr ermöglicht. Die Folge davon war eine bedeutend größere radiale Streckung der Elemente.

Der gleiche Versuch wurde mit prinzipiell denselben Ergebnissen noch bei zwei anderen Stecklingen LI 2b und LI 2c durchgeführt.

LI 3a.

Kulturbedingungen:

20. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

13. III. 19. Topf, Erde.

1. VI. 19. Wurzelsystem beschnitten; Pflanze in größeren Topf umgepflanzt und wegen des geringen Haltes im Boden an eine Stütze festgebunden.

2. VIII. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund und Deutung des Befundes: Die Pflanze zeigte den bekannten Bewurzelungsring und noch einen zweiten Engholzring (Taf. III, Fig. 10), der während der Regeneration des beschnittenen Wurzelsystems gebildet wurde. Während dieser Zeit herrscht relativer Wasser- und Nährsalzmangel.

Mikrometermessungen.

| Äußerer Engholzring |                | Äußerer Weitholzring |                |
|---------------------|----------------|----------------------|----------------|
| L. F.               | Leitungsbahnen | L. F.                | Leitungsbahnen |
| 3—4 mikr.           | bis 34 mikr.   | 19—35 mikr.          | 36—71 mikr.    |

Prinzipiell die gleichen Ergebnisse zeigten die Kontroll-exemplare LI 3b, LI 3c und LI 3d.

LI 4a.

Kulturbedingungen:

20. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

13. III. 19. Erde, kleines Töpfchen (oberer Durchmesser 7 cm), normal begossen.

20. VII. 19. Freiland, normal begossen.

2. VIII. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte aneinander-schließend:

1. eine innere Weitholzzone;
2. eine schmale Engholzzone;
3. eine Weitholzzone, die
4. in eine Engholzzone übergeht; an diese schließt
5. wieder eine schmale Weitholzzone an. (Taf. III, Fig. 11.)

## Mikromettermessungen.

| Mittlere Weitholzzone      | Übergehend in Engholzzone |
|----------------------------|---------------------------|
| L. F.<br>Rad. Streckung 21 | L. F.<br>4 mikr.          |
| bis                        |                           |

Deutung des Befundes: Der innere Engholzring schließt die an der Mutterpflanze gebildete Weitholzzone ab. Die darauf gebildete Weitholzzone + äußere Engholzzone wurde bei normaler Begießung während der Kultur im Töpfchen gebildet. Mit der fortschreitenden Vergrößerung der Transpirationsfläche reichte die Wassermenge einschließlich der daran enthaltenen Nährsalze nicht mehr aus, um die Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen zu erzeugen, um die zur maximalen Streckung erforderliche Wassermenge zu liefern; durch diesen relativen Wasser- und Nährsalzmangel ist die Bildung der äußeren Engholzzone bedingt. Die daran anschließende schmale Weitholzzone wurde während der 12tägigen Kultur in Freiland, wo wieder genügend Wasser und Nährsalze zur Verfügung standen, gebildet.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontroll Exemplare LI 4b, LI 4c und LI 4d.

## II. Mittelholzbildung

bei Nährsalzmangel und Wasserreichtum.

## LII 1a.

Kulturbedingungen:

28. XI. 18. Wasser zur Bewurzelung.
13. I. 19. Erde, Topf.
15. III. 19. Schlechte Erde, zu  $\frac{2}{3}$  mit Sand gemischt, stark begossen.
27. IV. 19. Gute Erde.
15. V. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte aufeinanderfolgend:

1. einen inneren Weitholzring;
2. einen schmalen Engholzring;
3. eine äußere Weitholzzone, die von einer Mittelholzzone durchsetzt ist, die stellenweise nahezu in Engholz übergeht. (Diese äußere Zone ist auf Taf. III, Fig. 12 abgebildet.)

Mikrometermessungen.

| Äußeres Weitholz    | Eingeschaltene Mittelholzonen |
|---------------------|-------------------------------|
| L. F.<br>7—16 mikr. | L. F.<br>6—8 mikr.            |

Deutung des Befundes: Das zwischen das äußere Weitholz eingeschaltete Mittelholz, das stellenweise fast in Engholz übergeht, bildete sich während der Zeit des Nährsalzmangels im sandigen Boden. Da der Sand sehr feinkörnig gewählt war und täglich stark begossen wurde, muß angenommen werden, daß genügend Wasser zur maximalen Streckung vorhanden gewesen wäre. Aber es fehlte die Tendenz zur maximalen Streckung, die an reichliche Nährsalzzufuhr gebunden ist.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontrollexemplare LII 1b und LII 1c.

### III. Mittelholzbildung

bei Nährsalzreichtum, aber Wassermangel.

Kulturbedingungen:

10. II. 19. Leitungswasser zur Bewurzelung.

4. III. 19. Bewurzelter Steckling in chemisch reinen Quarzsand gepflanzt, der täglich mit mehr Lösung begossen wird von folgender konstanter Zusammensetzung:

Auf 2 Ltr. H<sub>2</sub>O  
 1 g KNO<sub>3</sub>  
 1 g MgSO<sub>4</sub>  
 2 g Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>  
 1 g KCl  
 1 g KH<sub>2</sub> PO<sub>4</sub>  
 eine Spur FeCl<sub>3</sub>

Der Quarzsand wurde in ein umgekehrt gestelltes bodenfreies Glasgefäß gebracht, über dessen Hals Glaswolle ausge-

breitet war, die das Durchfallen der Quarzkörner verhinderte und die überschüssige Lösung abtropfen ließ. Oben war das Gefäß mit mehreren Lagen Filtrierpapier abgeschlossen. Die Nährlösung wurde durch einen kleinen Trichter zugeführt. Durch Mikrometermessung wurde festgestellt, daß bis zum 2. V. 19 der Stengel sich fast um das Dreifache seines ursprünglichen Durchmessers verdickte.

2. V. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte aneinanderschließend

- |  |                      |
|--|----------------------|
| 1. einen inneren Weitholzring;   | } Taf. IV<br>Fig. 1. |
| 2. einen scharf markierten Engholzring;  |                      |
| 3. einen Ring von mittlerer, radialer Streckung<br>der Elemente, die fast an Weitholz heranreicht. |                      |

Deutung des Befundes:

Der innere Weitholzring wurde gebildet, als der Sproß noch der Mutterpflanze angehörte. Der scharf markierte Engholzring entstand, als durch Lostrennung vom Gefäß- und Wurzelsystem der Mutterpflanze ein relativer Wasser- und Nährsalzmangel eintrat. Der Mittel- bis Weitholzring wurde nach der Bewurzelung während der Kultur in dem mit Nährlösung begossenen Quarzsand gebildet. Da das Wasser in dem grobkörnigen Sand kaum festgehalten wurde, sondern meist nur infolge der Adhäsion in dünner Schicht an der Oberfläche der Körnchen haftete, war relativer Wassermangel vorhanden. Dagegen enthielt die geringe Menge Wasser viel Nährsalz. Während der Kultur bildete das Cambium trotz der eingeschränkten Wasserzufuhr eine Zwischenform von Mittel- bis Weitholz. Wäre nur das mechanische Streckungsmittel: Wasser für die Streckungsverhältnisse, ausschlaggebend, so müßte sich im Vergleich zu dem vorhergehenden Versuch (LII 1 a) infolge des stärkeren Wassermangels Engholz bilden. Daß sich trotzdem Mittel- bis Weitholz bildet, liegt daran, daß durch die reichlich gebotenen Nährsalze die Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen erzeugt wurde. Daß es trotzdem nicht zur maximalen Streckung kam, liegt an dem relativen Wassermangel, der dadurch bedingt ist, daß der Quarzsand infolge seiner Grobkörnigkeit und infolge des Mangels an kolloidalen

wasserbindenden Bestandteilen das Wasser sehr schnell abfließen läßt.

Mikrometermessungen.

| Innere Weitholzzone |                | Engholzzone | Mittel-Weitholzzone |                |
|---------------------|----------------|-------------|---------------------|----------------|
| L. F.               | Leitungsbahnen | L. F.       | L. F.               | Leitungsbahnen |
| 13—20               | 37—42          | 3—7         | 8—18                | 15—45          |
| mikr.               | mikr.          | mikr.       | mikr.               | mikr.          |

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontrollexemplare LIII 1b, LIII 1c, LIII 1d.

LIII 1a.

Kulturbedingungen:

10. II. 19. Wasser zur Bewurzelung.

4. IV. 19. Erde, normal begossen.

Ab 25. IV. 19. Trocken gehalten.

31. V. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte

1. einen inneren Weitholzring;

2. einen schmalen Engholzring;

3. einen Weitholzring, der

4. wieder in Engholz übergeht

} Taf. IV, Fig. 2.

Mikrometermessungen.

| Äußeres Weitholz |                | Äußeres Engholz |                |
|------------------|----------------|-----------------|----------------|
| L. F.            | Leitungsbahnen | L. F.           | Leitungsbahnen |
| 14—35            | 28—63          | 5—9             | 14—24          |
| mikr.            | mikr.          | mikr.           | mikr.          |

Deutung des Befundes: Der innere Engholzring grenzt den an der Mutterpflanze gebildeten Zuwachs ab. Der Übergang zu Weitholz geht Hand in Hand mit der Ausbreitung des Wurzelsystems und der vermehrten Wasseraufnahme. Der wiederanschließende Übergang in Engholz (Taf. IV, Fig. 2) wurde während der Trockenhaltung gebildet. Nehmen wir mit Rippel an, daß während der Trockenhaltung das aufgenommene Nährsalzquantum nicht wesentlich herabgesetzt worden wäre, daß also die Tendenz zur maximalen Streckung in den Cambiumzellen vorhanden gewesen wären, so mußte hier doch infolge der eingeschränkten Wasseraufnahme Engholz gebildet werden, daja hierdurch das unbedingt erforderliche Streckungsmittel fehlte.

Prinzipiell die gleichen Ergebnisse bei LIII 2 b u. LIII 2 c.

## IV. Einfluß des organischen Materials.

## a) Einschränkung der Zufuhr organischen Materials.

## LIV 1a (Entblätterungsversuch).

Kulturbedingungen:

19. III. 19. Leitungswasser zur Bewurzelung.  
 10. IV. 19. Erde.  
 1. V. 19. Trocken gehalten.  
 15. V. 19. Wieder feucht gehalten und entblättert (14 Blätter abgeschnitten, die Achselblättchen blieben stehen).  
 30. V. 19. Nochmals acht Achselblättchen entfernt.  
 12. VI. 19. Untersucht.
- Anatomischer Befund: Der Querschnitt zeigte
1. einen inneren Weitholzring;
  2. einen relativ schmalen Engholzring;
  3. einen Weitholzring;
  4. wieder einen Engholzring, auf den
  5. eine Weitholzzone folgt mit relativ sehr dünnwandigen Elementen.

Taf. IV,  
Fig. 3.

## Mikrometermessungen.

| Vorletztes Weitholz |                | Zuletzt gebildetes Weitholz |                |
|---------------------|----------------|-----------------------------|----------------|
| L. F.               | Leitungsbahnen | L. F.                       | Leitungsbahnen |
| 13—17<br>mkr.       | 33—61<br>mkr.  | 21—34<br>mkr.               | 29—60<br>mkr.  |

## Membrandicke der L. F.

| Vorletztes Weitholz |  | Zuletzt gebildetes Weitholz |  |
|---------------------|--|-----------------------------|--|
| 1,5—1,8 mkr.        |  | Durchschnittlich ca. 1 mkr. |  |

Deutung des Befundes: Zone 1—4 ist nach den bisherigen Versuchsergebnissen kausal ohne weiteres zu deuten. Die äußerste, sehr weiltumige und dünnwandige Weitholzzone wurde während der Entblätterung gebildet. Nach der Entblätterung traten einige Tage an den Schnittflächen helle Safttröpfchen aus, ein Zeichen, daß der Blutungsdruck relativ hoch war. Beim Querschnitt bei der anatomischen Untersuchung erwies sich die Schnittfläche ebenfalls sehr saftreich. Die durch die Entblätterung hervorgerufene bedeutende Einschränkung der Transpirations-

fläche und damit auch der Transpiration setzte den Wassergehalt des Stengels also keineswegs herab, wohl aber wurde durch die Entblätterung und der damit verbundenen Einschränkung der Assimilation auch die Zufuhr organischen Materials eingeschränkt. Infolgedessen bildeten sich sehr dünnwandige Fasern mit relativ geringem Membranwiderstand. Wurde auch nicht durch die sicher etwas eingeschränkte Nährsalzaufnahme die Intensität der maximalen Streckungstendenz, wie sie zur normalen Weitholzbildung erforderlich ist, erreicht, so bildete sich doch infolge des verringerten Membranwiderstandes der sehr dünnwandigen Fasern Weitholz.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontroll Exemplare LIV 1b, LIV 1c, LIV 1d und LIV 1e.

LIV 2a (Wachstum bei geringerer Lichtintensität).

Kulturbedingungen:

- 19. III. 19. Leitungswasser zur Bewurzelung.
- 10. IV. 19. Topferde, frei im Garten stehend.
- 20. VII. 19. In das große Gewächshaus gestellt, das durch Jalousien abgedunkelt war.
- 30. VIII. 19. Wieder ins Freie gestellt und trocken gehalten.
- 20. IX. 19. Untersucht.

Anatomischer Befund: Die äußerste Zone zeigte ähnlich LIV 1a ebenfalls Weitholz, aus relativ sehr dünnwandigen Elementen bestehend. (Taf. IV, Fig. 4.) Im Freien bei der Trockenhaltung bildete sich der äußere Engholzring. Der Bewurzelungsring ist auf der Figur nicht mehr sichtbar, da der Schnitt ziemlich hoch geführt wurde.

Mikrometermessungen.

| Im Freien gebildetes Weitholz    |                               | Im Schatten gebildetes Weitholz  |                               |
|----------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| L. F.                            |                               | L. F.                            |                               |
| Radiale Streckung<br>12—15 mikr. | Membrandicke<br>1,9—2,4 mikr. | Radiale Streckung<br>14—29 mikr. | Membrandicke<br>0,9—1,1 mikr. |

Deutung des Befundes: Die während der Beschattung erfolgte Holzbildung lieferte dünnwandiges Weitholz. Die Ten-

denz zur Weitholzbildung war durch genügende Nährsalz- und Wasserversorgung garantiert. Daß die Streckung des bei Beschattung gebildeten Weitholzes, die des vorher im Freien gebildeten Weitholzes stellenweise übertrifft, beruht auf der Dünnwandigkeit der Membranen. Diese wiederum hat ihre Ursache in der durch Einschränkung der Assimilation bedingten Einschränkung der Zufuhr organischen Materials. Die Einschränkung der Assimilation ist durch die Einschränkung der Lichtintensität bedingt.

Prinzipiell gleich verhielten sich die Kontroll Exemplare LIV 2b, LIV 2c und LIV 2d.

#### LIV 3a. (Ringelungsversuch.)

Der Ringelungsversuch wurde an einem älteren mir zur Verfügung gestellten Exemplar vorgenommen. Die Ringelung wurde ausgeführt am 30. IV. 19. Das Exemplar war normal ernährt und wurde normal begossen. Am 28. VIII. 19 wurde die Stelle oberhalb und unterhalb der Ringelung anatomisch untersucht. Oberhalb des Ringes war während dieser Zeit eine starke Verdickung eingetreten, die kegelförmig nach oben auslief. Unterhalb des Ringes war die Pflanze nur ganz mäßig in die Dicke gewachsen, wie ich durch Mikrometermessung feststellte etwas über  $\frac{1}{2}$  mm.

Anatomischer Befund und Deutung des Befundes:

1. Oberhalb der Ringelungsstelle bildete sich infolge der starken Anhäufung organischen Materials Holz von eigentümlicher, verzerter Struktur (Taf. IV, Fig. 5). Die Leitungsbahnen vermehrten sich, blieben aber meistens relativ eng, vielleicht infolge der relativ sehr schnellen Membranverdickung.

2. Unterhalb der Ringelungsstelle bildete sich dünnwandiges Weitholz. (Taf. IV, Fig. 6.) Die unterbundene Zufuhr organischen Materials gestattete nur aus noch vorhandenen Reservestoffen die Membranen zu bilden. Daher ihre Dünnwandigkeit und ihr geringer Widerstand, der mit zur maximalen Streckung beitrug.

Ein Kontrollringelungsversuch bei LIV 3b führte zu dem nämlichen Ergebnis.

b) Einfluß der vermehrten Zufuhr organischen Materials.

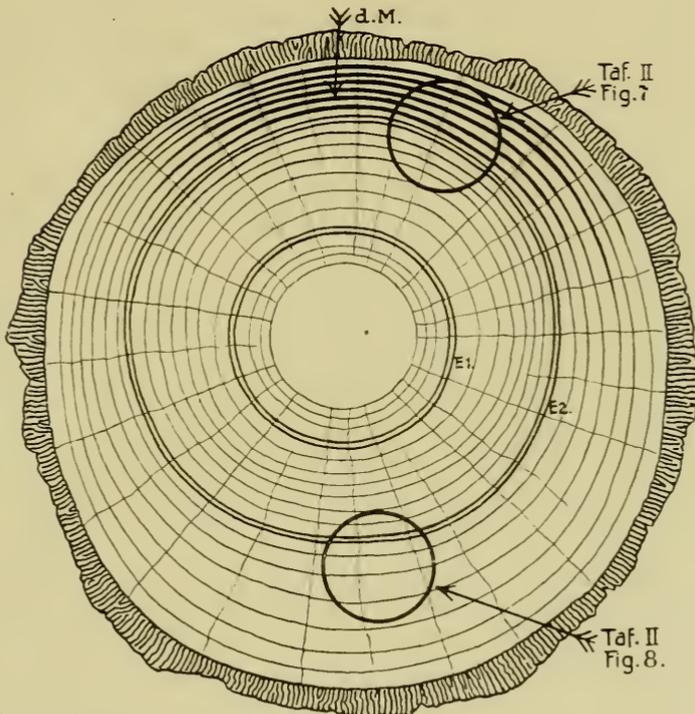
LIV 4a.

Kulturbedingungen:

28. IV. 19. Sand zur Bewurzelung.

30. V. 19. Topf. Erde.

25. VII. 19. Trocken gehalten.



d.M = Dickw. Mittelholz.  
E1. u. E2. = Engholzringe.

Fig. 1

10. VIII. 19. Freiland, gut begossen.

28. IX. 19. Untersucht.

An den heiteren Tagen von Mitte August bis Mitte September war die Pflanze ziemlich gleichmäßiger intensiver Sonnenbestrahlung ausgesetzt. Der Querschnitt zeigte, wie Abb. 1 schematisch darstellt,

1. eine innere Weitholzzone;
2. einen darauffolgenden Engholzring:

3. eine anschließende Weitholzzone;
4. einen anschließenden Engholzring, auf den
5. eine exzentrische Zuwachszone folgt, die auf der breiten Seite typisches, wenn auch relativ starkwandiges Weitholz (Taf. IV, Fig. 8), auf der schmalen Seite stark dickwandiges Mittelholz (Taf. IV, Fig. 7) bildete.

Deutung des Befundes: Von Zone 1—5 ist die kausale Deutung aus den vorhergehenden Versuchsergebnissen ohne weiteres klar. Uns interessiert jetzt nur die äußerste exzentrische Zuwachszone, die im Freien bei intensiver Sonnenbestrahlung gebildet wurde.

Auf welchen Ursachen die Exzentrizität des Zuwachses beruht, ob man sie auf die Anordnung der Seitensprosse oder auf Reizwirkung infolge einseitiger Belastung zurückführen kann, blieb unklar. Jedenfalls steht fest, daß auf der Schmalseite der Zone die Bildung der Holzelemente (also die Teilung oder Streckung der Cambiumzellen oder beide zugleich) langsamer erfolgen mußte wie auf der Breitseite. Die Folge war, daß auf der Schmalseite in der Zeiteinheit auch mehr organisches Material zur Membranverdickung zufließen konnte wie auf der Breitseite; daher die relativ frühzeitige starke Membranverdickung und der größere Widerstand bei der osmotischen Streckung, der zur Mittelholzbildung führte. Auf der Breitseite hingegen konnte infolge der schnelleren Bildung der Elemente in der Zeiteinheit nicht so viel organisches Material zuströmen; daher die nicht so stark verdickte, wenn auch immerhin kräftige Membran. Es muß hier infolge der guten Wasser- und Nährsalzversorgung die Tendenz zur maximalen Streckung sehr stark gewesen sein, da sie trotz der kräftigen Membranen Weitholz bildete.

#### Mikrometermessungen.

| Libriform der Schmalseite       |                               | Libriform der Breitseite         |                               |
|---------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| Radiale Streckung<br>7—18 mikr. | Membrandicke<br>1,4—2,5 mikr. | Radiale Streckung<br>13—26 mikr. | Membrandicke<br>1,2—1,8 mikr. |

Auffallenderweise sind die Leitungsbahnen im stark verdickten Mittelholz auf der Schmalseite bedeutend weiter wie die im Weitholz auf der Breitseite. Die Streckung der Leitungs-

bahnen läßt sich nicht so einfach kausal ableiten wie die des Libriforms. Es ist dies verständlich, da ihre prospektive Bedeutung entsprechend den jeweiligen Bedürfnissen der Wasserleitung variabel ist; infolgedessen müssen ihre Streckungsverhältnisse durch Reizvorgänge, denen komplizierte Regulationsreaktionen zugrunde liegen, determiniert werden. Beim Libriform sind die Verhältnisse infolge seiner untergeordneten ökologischen Bedeutung nicht so kompliziert; infolgedessen ist der Kausalzusammenhang durchsichtiger. Prinzipiell gleich wie LIV 4a verhielten sich die Kontrollexemplare LIV 4b und LIV 4e, bei denen ebenfalls eine exzentrische Zuwachszone gebildet wurde. LIV 4a und LIV 4c (Taf. IV, Fig. 9) zeigten gleichmäßige Weitholzringe mit kräftigen Membranen.

Bei LIV 4c suchte ich den Einfluß des organischen Materials noch weiter zu klären. Ich stellte mir die Aufgabe, den umgekehrten Rhythmus der gewöhnlichen Jahresringbildung dadurch zu erzwingen, daß ich zuerst die Bedingungen für dünnwandiges Engholz und dann für dickwandiges Weitholz schuf. Engholz zeigt unter normalen Verhältnissen immer etwas stärkere Membranen wie Weitholz, da infolge seiner langsamen Bildung in der Zeiteinheit mehr organisches Material zufließt. Schränkt man aber bei Trockenheit (also bei einer Bedingung für Engholzbildung) die Zufuhr organischen Materials ein, dadurch, daß man die Pflanze beschattet und die Assimilation herabsetzt, so bildet sich dünnwandiges Engholz (Taf. IV, Fig. 9). Umgekehrt darf man dann bei Membranverdickung, wenigstens bei Mittel- und Weitholzbildung, auf eine stärkere Zufuhr organischen Materials schließen.

### Schlußfolgerungen aus den bisherigen Ergebnissen.

Fassen wir die wesentlichen Ergebnisse der experimentell erzeugten Wachstumsformen von *Nicotiana* und *Lantana Camara* nochmals kurz zusammen, so ergibt sich:

1. Von sich aus hat das Cambium die Fähigkeit, fortgesetzt weiter zu wachsen.
2. Unter relativ konstanter Wasser- und Nährsalzversorgung, bei nicht allzugroßen Unterschieden in der Intensität der Beleuchtung, bildet es homogenes Holz.

3. Gute Versorgung mit Nährsalzen ist primäre Vorbedingung für die Weitholzbildung; als sekundäre Bedingung kommt gute Wasserversorgung hinzu. Gute Wasserzufuhr bei wenig Nährsalzen vermag eine maximale Radialstreckung nicht herbeizuführen.

4. Einschränkung der Zufuhr organischen Materials bewirkt dünne Membranen, nicht nur beim Weitholz, sondern auch beim Engholz. Ist reichlich Wasser vorhanden, so werden dabei die Elemente stark radial gestreckt. Vermehrung der Zufuhr organischen Materials durch Verstärkung der Assimilation bewirkt Verdickung der Membranen, die mit einer radialen Verkürzung verbunden sein kann.

Meine Ergebnisse stimmen überein mit der Wachstumstheorie von Klebs, wonach optimale Wachstumsbedingungen (Bedingungen für Weitholzbildung) durch einen relativen Überschuß der anorganischen Salze im Verhältnis zu den Kohlenhydraten hergestellt werden; ergänzend muß hinzugefügt werden, daß die Verdickung der Membran und die damit zusammenhängenden Streckungsverhältnisse von der Zufuhr organischen Materials abhängen und daß selbstverständlich auch gute Wasserversorgung für maximale radiale Streckung erforderlich ist.

Die Klebssche Wachstumstheorie findet ihre Anwendung auf beide embryonale Wachstumszonen der Pflanzen: auf die Vegetationspunkte und auf das Cambium.

Was die Vegetationspunkte betrifft, so hat Klebs durch Kulturversuche mit tropischen Holzarten gezeigt, daß unzureichende Versorgung mit mineralischen Nährstoffen das Eintreten einer Ruheperiode bewirken kann, nachdem schon 1904 Berthold als möglichen Grund für den Eintritt der Ruhe bei Winterknospen einheimischer Bäume Mangel an Nährstoffen angegeben hatte. In Klebs' Versuchen bewirkte bei jungen Baumpflanzen, die in kleinen Töpfen erzogen zur Ruhe gekommen waren, die Zuführung neuer Erde Wiederaufnahme des Wachstums. Nährstoffzufuhr konnte sogar die den Eintritt von Wachstumsruhe hervorrufende Wirkung ungenügender

Beleuchtung aufheben. Bedingung für Wachstum ist ein bestimmtes Konzentrationsverhältnis zwischen Kohlehydraten und Mineralstoffen. Übermaß von Kohlehydraten hemmt das Wachstum. Verminderung des Überschusses durch Atmung oder langsame Fermentwirkung stellt das zum Wachstum nötige Konzentrationsverhältnis wieder her und führt so zur Aufgabe der Ruhe. Bei *Pithecolobium Saman* (tropische Leguminose) konnte Klebs durch Entziehung und Zuführung von Nährstoffen den periodischen Wechsel von Ruhe und Wachstum mehrere Male hervorrufen.

Daß das Cambium als embryonales Gewebe die Fähigkeit zu fortgesetztem Wachstum hat, ist schon a priori wahrscheinlich. Sowohl bei *Nicotiana*, wie bei *Lantana* bestätigte sich diese Annahme auch durch die Erfahrung. Ebenso ist es a priori evident, daß das Cambium nicht von sich allein aus seine Wachstumsformen bestimmen kann, sondern daß dieselben abhängen müssen von den äußeren Faktoren, speziell von den Ernährungsverhältnissen und der Wasserversorgung. Meine Versuche haben ergeben, daß die Einschränkung der Nährsalzzufuhr eine Wachstumshemmung (Engholzbildung), wenn nicht gar völlige Ruhe bewirkt.

Mit dieser empirischen Feststellung ist ein wichtiges Problem: das Problem der sogenannten Tropenringe, seiner Lösung um vieles näher gebracht. Es ist eine Erfahrungstatsache, daß das spezifische Reaktionsverhältnis des Cambiums zu den Ernährungsbedingungen nicht bei allen Pflanzen das gleiche ist. *Datura arborea* zeigte keine Differenz in den Streckungsverhältnissen bei guter und schlechter Ernährung. Diese Pflanze wird auch in den Tropen stets homogenes Holz bilden. *Lantana camara* und die beiden perennierenden Tabake würden dagegen nur in relativ gleichmäßig feuchtem, tropischem Klima keine Streckungsdifferenzen aufweisen, vorausgesetzt, daß die Nährsalzmenge im Boden nicht beträchtlich schwankt. Denken wir uns nun Pflanzen, bei denen das Cambium in der Form seines Wachstums auf Nährsalzdifferenzen des Bodens noch feiner reagiert, wie *Nicotiana* und *Lantana*, so scheint bei diesen Pflanzen das Reaktionsverhältnis vorzuliegen, das den Tropenringen bei einem gleichmäßigen feuchten Klima zugrunde liegt.

Bekanntlich gibt es in den Tropen Pflanzen, besonders einige Baumarten, die trotz des gleichmäßigen Klimas einen periodischen Wechsel von Wachstum und Ruhe zeigen, der auch in den Wachstumsformen des Cambiums zum Ausdruck kommt. Daraus zog man und zieht noch heute den Schluß, daß dieser Rhythmus ein von der Außenwelt unabhängiger Vorgang sei. Schimper (1898) ging sogar so weit, die Auffassung zu verteidigen, daß es für die Natur der Pflanze allgemein notwendig sei; aus inneren Gründen zeitweilig zu ruhen. Meine Versuche mit *Lantana camara* und *Nicotiana* beweisen die Unrichtigkeit dieser Auffassungen. Vorausgesetzt, daß der Nährsalzgehalt des Bodens in einem Überschuß gehalten wird, wachsen die Pflanzen im Gewächshaus fortgesetzt weiter, allerdings unter den ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen des Winters langsamer. Man könnte nun einwenden, daß sich diese Erfahrungstatsachen, die sich gegen eine durchgreifende allgemeine Notwendigkeit der Ruheperiode richtet, doch nicht auch ihre spezielle Notwendigkeit bei ganz bestimmten Pflanzen ausschließt und könnte als Beispiel solcher notwendigen Ruheperiode jene Tropenpflanzen anführen, die trotz des gleichmäßigen Klimas einen Rhythmus des Wachstums in der Differenzierung zeigen. Diese Auffassung setzt aber voraus, was erst zu beweisen war, nämlich die völlige oder nahezu völlige Konstanz der Außenbedingungen. »Sie läßt unbeachtet, daß der Baum nicht bloß von Licht und Luft lebt, sondern mit seinem Wurzelsystem tief in den Boden dringt und aus ihm neben Wasser die Nährsalze saugt. Es wäre wirklich sehr merkwürdig, wenn der Nährsalzgehalt keinen Einfluß auf die Intensität des Wachstums haben sollte, da jeder Versuch im Laboratorium diesen Einfluß nachweisen kann. Deshalb liegt der Gedanke sehr nahe (vgl. auch Berthold 1904, S. 242), daß Schwankungen im Nährsalzgehalt des Bodens für den Eintritt vom Wachstum bzw. Ruhe entscheidend sein können. Man denke sich einen tropischen Baum in dem Zeitpunkt, wo er alle seine Blätter entfaltet auf Kosten der vorher etwa aufgespeicherten Nährsalze, sowie der direkt aus dem Boden bezogenen. Da der Gehalt an löslichen Nährstoffen auch in den Tropen ein begrenzter ist, so kann bei starkem Verbrauch

dieser Gehalt unter ein gewisses Minimum sinken, der Baum gerät allmählich in Ruhe. Langsam diffundieren die Salze aus tieferen Lagen nach dem erschöpften Boden, oder sie werden durch Zerstörung alter Blätter und Zweige frei. Der Nährsalzgehalt steigt über das Minimum, der Baum kann von neuem wachsen (Klebs 1913).« Meine Versuche mit *Lantana* legen diesen Gedankengang außerordentlich nahe. Bei dieser Pflanze zeigte zwar das tropische Exemplar homogenes Holz. Aber man braucht nur an ein Cambium zu denken, bei dem die für das Weitholz erforderlichen Wachstumsbedingungen noch an einen relativ größeren Überschuß von Nährsalzen gebunden sind, so dürften diese Bedingungen kaum während des ganzen Jahres verwirklicht sein und ein Übergang zur Engholzbildung ist unvermeidlich.

Ich konnte der Klebsschen Ansicht von der ausschlaggebenden Bedeutung der Nährsalze für die Wachstumsformen des Cambiums noch eine weitere Stütze verleihen durch meine Versuche mit *Sparmannia africana*.

### III. Künstliche Ausschaltung, Verschmälerung oder Verbreiterung der Parenchymringe bei *Sparmannia africana*.

*Sparmannia africana* L., die bei uns beliebte Zimmerlinde, ist eine südafrikanische Pflanze. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist nach den Angaben von Rudolf Marloth (1908) der Knysnawald, eine größere Strecke Waldes in dem schmalen südafrikanischen Küstenstreifen, welcher am Südabhange der Outeniqua- und Zitzikammaberge von George bis Humansdorp verläuft. Zu den häufigeren Bestandteilen des sich an den Wald herandrängenden Buschwerkes gehört *Sparmannia*. Der Knysnawald liegt in einer Meereshöhe von 200—800 m, steigt an einzelnen Punkten etwas tiefer zur Küste hinab und zieht sich in den Bergschluchten mehrfach bis zu einer Höhe von 1000 oder selbst 1200 m in die Höhe. Das Gelände ist kreuz und quer von zahlreichen tief eingeschnittenen Flüssen und Bächen durchzogen, so daß das Ganze eigentlich ein von Wald bedecktes Berg- und Hügelland bildet. Das Klima ist im allgemeinen ein gleichmäßiges, mit einem feuchteren Sommer ohne Extreme der

Temperatur und Trockenheit. Die Regenmenge, welche sich fast gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt, ist ziemlich groß, nämlich 90 cm. Der Boden ist meistens sandig und arm an mineralischen Nährstoffen, wenn auch reich an Humus, wie die nachstehenden Zahlen, Mittel aus fünf Analysen, zeigen:

|                         |         |
|-------------------------|---------|
| Stickstoff . . . . .    | 0,205 ‰ |
| Phosphorsäure . . . . . | 0,031 „ |
| Kali . . . . .          | 0,027 „ |
| Kalk . . . . .          | 0,060 „ |

Das Eigentümliche des Dickenwachstums bei *Sparmannia africana* besteht darin, daß sich zwischen das Holz in unbestimmtem Rhythmus Parenchymringe einschalten.

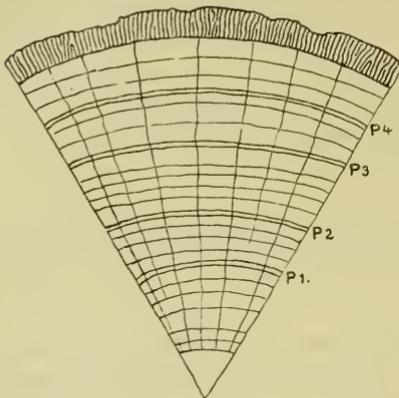


Fig. 2

P1.-4. = Parenchymzonen.

Abb. 2 zeigt schematisch die Parenchymzonen bei dem Querschnitt eines tropischen Exemplars.

Geiger (1915) hat zuerst die kausale Abhängigkeit solcher Parenchymbildungen von der Außenwelt durch vergleichend anatomische Untersuchungen bei *Tectona grandis* aufgezeigt. Die Wachstumszonen von *Tectona grandis* treten auf den geglätteten

Querscheiben im allgemeinen als geschlossene, scharf begrenzte und deutlich voneinander abgesetzte Ringe hervor. Der anatomische Bau der makroskopisch als helle, scharf markierte Linien sichtbaren Jahresgrenzen ist charakterisiert durch ein im Durchschnitt sechsschichtiges Parenchymband, in welchem die tangential gelagerten ersten »Weitholzgefäße« eingebettet sind. Die Breite des Parenchymbandes unterliegt oft an einer und derselben Grenze großen Schwankungen. So kann es von der enormen Mächtigkeit von 20 und mehr Zellen auf eine schmale, nur wenige Zellen breite Schicht herabsinken, ja häufig sogar ganz unterdrückt sein. Die schönste und regelmäßigste

Ausbildung der Jahresringe besitzen Querscheiben zweier Exemplare aus der Anpflanzung Petoeng (äußerstes Ost-Java, 113<sup>0</sup> östliche Länge von Greenwich, mit ausgeprägtestem periodischem Klima). Bei den anderen Gruppen der aus Ost-Java stammenden Hölzer machen sich schon mehr oder minder große Unregelmäßigkeiten im anatomischen Aufbau bemerkbar, die aber bei den Querscheiben von dem gleichmäßig feuchten West-Java ganz besonders stark und in allen möglichen Variationen hervortreten. Vergleicht man die bei den verschiedenen Hölzern für die Größenverhältnisse gefundenen Werte miteinander, so ergibt sich, daß die auf gutem oder feuchtem Boden erwachsenen Hölzer die relativ zahlreichsten und weitesten Gefäße und die reichlichste Entwicklung des Holzparenchyms aufweisen.

Die tropische *Sparmannia* scheint in der Anordnung ihrer Parenchymringe sich dem westjavanischen Teakbaum zu nähern. Von Jahresringen kann bei dem von mir untersuchten Querschnitt des tropischen Exemplars kaum gesprochen werden. Aus den Ergebnissen der vergleichend anatomischen Untersuchungen Geigers ergab sich mir von selbst die Problemstellung für die experimentelle Behandlung der Frage. Sollte es bei *Sparmannia africana* durch Modifikation der Ernährungsverhältnisse gelingen, die Parenchymbildung zu unterdrücken oder zu fördern? Um diese Frage zu entscheiden, ging ich von zehn gleichaltrigen (einjährigen) Topfexemplaren aus. Zwei Exemplare (Sp. 1 und Sp. 2) ließ ich in dem (relativ kleinen) vorjährigen Topf, dessen Nährsalze wohl schon stark aufgebraucht waren, weiter wachsen bis zum September 1919. Zwei Exemplare (Sp. 3 und Sp. 4) pflanzte ich in Sand um (in großen Topf), begoß sie reichlich und ließ sie ebenfalls bis September 1919 weiter wachsen. Wieder zwei Exemplare (Sp. 5 und Sp. 6) hielt ich bis zu der genannten Zeit stark trocken; eines von diesen (Sp. 6) ging dabei ein. Die übrigen vier Exemplare pflanzte ich Ende Mai in Freiland um, und zwar in guten unverbrauchten Boden und begoß sie täglich reichlich. Sp. 1 und Sp. 2 wuchsen langsam weiter und erreichten im September 1919 nicht ganz das 1<sup>1/2</sup>-fache ihrer ursprünglichen Dicke. Sp. 3 und Sp. 4 wuchsen spärlicher wie 1 und 2, am spärlichsten die trocken gehaltenen

Sp. 5. Dagegen wuchsen die ins Freiland umgepflanzten Exemplare (Sp. 7—10) rapid in die Dicke und erreichten in Sp. 9 am unteren Stammquerschnitt das  $2\frac{1}{3}$ fache ihres Durchmessers zu Anfang des Jahres. Der anatomische Befund bestätigte die Geigerschen Ergebnisse in überraschender Weise. Bei Sp. 1—6 war die Parenchyembildung fast völlig unterdrückt, dagegen zeigten Sp. 7—10 eine sehr starke Unterdrückung der Holzbildung zugunsten mächtiger Parenchymentwicklung. In Taf. IV, Fig. 10 und 11 habe ich Querschnitte aus gleicher Höhe von Sp. 1 und Sp. 8 vergleichsweise nebeneinander gestellt. Der Unterschied ist überraschend groß. Das physiologische Ergebnis lautet also in Übereinstimmung mit Geiger: Guter feuchter Boden, d. h. gute organische Ernährung befördert die Parenchyembildung. Im Vergleich zu dem von mir untersuchten Querschnitt des tropischen Exemplars ist die Parenchyembildung bei Sp. 7—10 stark gefördert. Das steht mit den Marlothschen Angaben, nach welchen der Boden des südafrikanischen Waldes sandig und arm an mineralischen Nährstoffen ist, gut im Einklang.

Ob wirklich die cambiale Reaktion auf die äußere Nährsalzzufuhr so fein ist, daß der innere Rhythmus der Parenchyembildung genau mit rhythmischen Nährsalzschwankungen der Außenwelt zusammentrifft, lasse ich dahingestellt. Die Untersuchung dieser Frage erfordert exakt durchgeführte Kulturen in reinem Quarzsand, der mit Nährlösung von bekannter Zusammensetzung begossen wird.

**Zur kausalen oder entwicklungsmechanischen Analyse des rhythmischen Wachstums und der rhythmischen Differenzierung des Cambiums.**

In unserer Grundlegung der kausalen Betrachtungsweise sind wir von der methodischen Voraussetzung ausgegangen, daß das System der Pflanze dem Beharrungsgesetze zufolge sich nicht von »selbst« verändern kann, sondern stets nur im Zusammenhang mit den Faktoren der Außenwelt. Dieses Abhängigkeitsverhältnis sagt aber nichts aus über die Eigenart der kausalen

Verkettung, die durch die Pflanze hindurch die Wachstumsformen der embryonalen Gewebe bestimmt. Die zwischen die Außenwelt und das embryonale Wachstum eingeschalteten Kausalreihen innerhalb der Pflanze sind nicht unbegrenzt variabel, sondern nur innerhalb der Grenzen der spezifischen Struktur. Die Wachstums- und Differenzierungsprozesse der Sproßvegetationspunkte und des Cambiums sind also durch die spezifische Struktur wesentlich mitbestimmt. Würde es gelingen, die embryonalen Gewebe unabhängig von der Gesamtpflanze zu ernähren und zu beeinflussen, so würde ihr Verhalten wohl dem einer Alge oder eines Pilzes gleichen, die wir, wenn wir sie in einer Nährlösung oder einem Gelatinesubstrat kultivierten, willkürlich in ihren Wachstumsformen beherrschen können. Klebs hat gezeigt, daß in solchen Formen die optimalen Wachstumsbedingungen durch einen relativen Überschuß von Nährsalzen ständig aufrechterhalten werden können, so daß es z. B. gelingt, eine Alge im unbegrenzten vegetativen Wachstum zu erhalten. Umgekehrt gelingt es jederzeit, durch Einschränkung der Nährsalze das Wachstum zu hemmen und die Bildung von Fortpflanzungsorganen zu veranlassen. Auch bei einzelnen Blütenpflanzen ist es Klebs gelungen, vegetatives Wachstum und Blütenbildung durch die Außenfaktoren zu beherrschen. Bei guter Ernährung trat nur vegetatives Wachstum, bei schlechter Ernährung Blütenbildung ein.

Solche Reaktionsarten des embryonalen Gewebes, bei denen die in der Pflanze selbst liegenden Kausalreihen bei bestimmten konstant gehaltenen Außenfaktoren das Reaktionsergebnis mit der Zeit nicht wesentlich beeinflussen, nennen wir aitiogene. Insofern dabei die Ursachenreihen innerhalb des nichtembryonalen Systems das Reaktionsergebnis der embryonalen Gewebe nicht wesentlich modifizieren, dürfen wir sagen: Die bestimmenden Ursachen der Wachstumsformen liegen außerhalb der Pflanzen. Es ist aber auch denkbar, daß bei konstanter Konstellation der Außenbedingungen, wie dieselbe auch gewählt sein mag, das Reaktionsergebnis der embryonalen Gewebe sich allmählich ändert. Dann dürfen wir schließen, daß die zwischen Außenwelt und embryonales Wachstum sich einschiebenden Kausalreihen in der Pflanze selbst das Reaktionsergebnis mit der Zeit

modifizieren (etwa durch zu starke Anhäufung der Kohlehydrate, die die Fermente außer Tätigkeit setzt). Die modifizierende Ursache der Wachstumsform liegt also in diesem Falle in der Pflanze selbst. Solche Reaktionsweisen nennen wir autogene. Ich bin mir bewußt, daß der von mir beiden Bezeichnungen unterlegte Sinn mit ihrem traditionellen Sinn nicht ganz übereinstimmt. Ich gebrauche sie in dieser etwas abweichenden Bedeutung, weil sie mir zur Klärung der in Frage kommenden Verhältnisse besonders geeignet erscheint.

Die Frage, ob die Periodizität des Wachstums der Sproßvegetationspunkte und des Cambiums eine aitiogene oder autogene Reaktionsart ist, ist neuerdings von Kniep (1915) und Küster (1916) behandelt worden. Klebs verwirft den Begriff der autogenen Reaktionsart überhaupt, weil er damit die Vorstellung einer von der Außenwelt unabhängigen »Selbstveränderung« verbindet, was offenbar nach unserer obigen Definition nicht statthaft ist. Was die Periodizität des sekundären Dickenwachstums betrifft, so wird das Problem vermutlich dahin entschieden werden, daß sie zum Teil eine aitiogene, zum Teil eine autogene Reaktionsart darstellt. In dem Verhalten von *Lantana Camara*, *Nicotiana Tabacum*  $\times$  *tomentosa* und *Nicotiana wigandioides* haben wir drei typische Beispiele für die aitiogene Reaktionsart. Bei *Sparmannia africana* gelang es nicht, die Holzbildung bei guter Ernährung völlig auszuschalten. Trotz tiefgehender Abhängigkeit von der Außenwelt wirken auch innere, in der Pflanze selbst liegende Faktoren mit, die eine völlige Ausschaltung der Holzbildung nicht zulassen. Auch das Verhalten vieler einheimischer Bäume weist auf Schwierigkeiten, die der Annahme eines allgemeinen durchgängigen aitiogenen Wachstumsrhythmus im Wege stehen. Gar nicht selten nämlich ist der Fall, daß innerhalb einer Vegetationsperiode die Qualität des neuen Holzes nicht einmal, sondern viele Male wechselt. Küster erwähnt als lehrreichstes Beispiel dieser Art *Ulmus montana* var. *pendula*. »Im Frühjahr entsteht gefäßreiches Holz, hiernach eine Zone gefäßfreies Holz, dann folgt wieder ein Ring mit vielen Gefäßen und wieder gefäßfreies Holz. Dieser Wechsel wiederholt sich während eines Sommers in breiten Jahresringen 15—20mal: der Abstand der

Gefäßzonen nimmt vom Frühjahrsholz zum Herbstholze hin immer mehr ab, auch werden die Gefäße der einzelnen Zonen immer enger, je weiter diese nach außen liegen; der im Frühjahr als erster gebildete Ring von Gefäßen übertrifft durch die Weitlumigkeit seiner Elemente alle folgenden. Verschiedene Querschnitte zeigen Stellen, an welchen der Verlauf der Bänder im Xylem ein außerordentlich regelmäßiger ist: die gefäßreichen Zonen zerlegen als äquidistant verlaufende Streifen den Holzzuwachs einer Vegetationsperiode. Wollen wir für die differente Ausbildung der Xylemelemente allein den Wechsel in den Außenweltsbedingungen bzw. den dem Cambium zufließenden Ernährungsstrom verantwortlich machen, so wird es sich kaum umgehen lassen, außer der Entstehung des Früh- und Spätholzes auch die der zahlreichen gefäßreichen Bänder eines Jahreszuwachses auf irgendwelche äußeren die Ernährung des Cambiums beeinflussenden Anlässe zurückzuführen. Zehn-, fünfzehnmal oder noch öfter müßte bei Entstehung der oben erwähnten Holzstrukturen in rhythmischer Wiederkehr eine besonders geartete Nährstoffwelle den Organismus durchströmen, um ihn zu den geschilderten rhythmischen Wachstumsleistungen anzuregen. Diese Annahme ließe sich nicht ohne die gezwungensten Hilfshypothesen stützen.

Was die erbliche Fixierung der cambialen Reaktionsweisen betrifft, so kann man diesen Begriff sowohl auf die aitiogene wie die autogene Periodizität anwenden; beide sind in der spezifischen Struktur begründet. Was dagegen die erbliche Fixierung eines Reaktionsergebnisses, also etwa der Engholzbildung, betrifft, so muß man unterscheiden, ob autogene oder aitiogene Periodizität vorliegt. Bei autogener Periodizität tritt dieses Reaktionsergebnis unter allen Umständen in Erscheinung, ist also erblich fixiert; bei aitiogener Periodizität tritt es nur unter besonderen Außenbedingungen in Erscheinung, ist also nicht erblich fixiert. Doch kann man den Begriff der erblichen Fixierung eines Reaktionsergebnisses auch relativ fassen, also bezogen auf die es bewirkenden Außenfaktoren. In diesem Sinne ist dann jedes Reaktionsergebnis erblich. Es scheint mir wichtig, diese Begriffsbestimmungen scharf auseinanderzuhalten, um unfruchtbare Diskussionen zu vermeiden.

## Literatur.

- André, H., Über den Vitalismus und Mechanismus als methodische Prinzipien. Monatshefte f. den naturw. Unterricht. 1917.
- Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Teil. Leipzig. 1904.
- Engler, Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume. Zürich. 1918.
- Geiger, F., Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis*. Inaug.-Diss. Gebr. Bornträger, Leipzig. 1915.
- Groom, Tracheid caliber in Coniferae. Bot. Gaz. 1914. 57.
- Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. Leipzig. 1918. 5. Aufl.
- Hartig, R., Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeitg. 1892.
- , Holzuntersuchungen. 1901.
- Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. 1907.
- Jaccard, P., Beanspruchung der Bäume durch den Wind. Naturw. Zeitschr. f. Först- u. Landwirtsch. 1913.
- , Der Baumstamm als Schaft gleicher Wasserleitungskapazität. Ebenda. 1913.
- , Bestimmung der Ringfläche und anatomische Untersuchung des Holzes in verschiedener Höhe des Schaftes. Ebenda. 1915.
- , Die Ursachen der Ausbreitung der Stammbasis. Ebenda. 1915.
- , Über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume, Beantwortung einiger Einwände. Ebenda. 1916.
- , Methode expérimentale appliquée à l'étude des actions mécaniques capables d'influer sur la forme des arbres. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Gesellschaft. Genève. 1915.
- Jost, L., Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeitg. 1891.
- , Über Hartigs Theorie des Dickenwachstums. Ebenda. 1892.
- , Über Beziehungen zwischen Blattentwicklung und der Gefäßbildung. Ebenda. 1893.
- , Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. Ebenda. 1901.
- , Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena. 1913.
- Klebs, G., Über die Rhythmik in der Entwicklung von Pflanzen. Heidelb. Akad. 1911.
- , Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Centralbl. 1912.
- , Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Heidelb. Akad. 1913.
- , Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Ebenda. 1914.
- Knip, H., Über den rhythmischen Verlauf pflanzlicher Lebensvorgänge. Die Naturwissenschaften. 1915.
- Kny, L., Verdoppelung des Jahresringes. Verh. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. 1879.
- Krabbe, G., Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitzgsber. d. Akad. zu Berlin. 1882. Abs. 2
- , Einige Anmerkungen zu den neuesten Erklärungsversuchen der Jahresringbildung. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. 5.
- Kühns, R., Die Verdoppelung des Jahresrings durch künstliche Entlaubung. Bibl. Bot. 1910. 70.

- Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena. 1913.
- , Über den Rhythmus im Leben der Pflanzen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1916.
- Link, A., Über Ringbildung bei einigen Tropenpflanzen. Heidelberg. 1915.
- Lutz, K. G., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Inaug.-Diss. Stuttgart. 1895. Fünfstücks Beitr. 1.
- Marloth, Rud., Das Kapland, insonderh. d. Reich. d. Kapflora, d. Waldgebirge u. d. Karoo, pflanzengeogr. dargestellt. Wiss. Ergebnisse d. d. Tiefsee-expedition 1908.
- Mer, Bois de printemps et bois d'automne. Compt. rend. 114. Ref in Bot. Zeitg. 1892.
- Reiche, Zur Kenntnis der Lebensfähigkeit einiger chilenischer Holzgewächse. Pringsheims Jahrb. 1897. 30.
- Rippel, Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen. C. Heinrich, Dresden-N. 1919.
- Russow, Über die Entwicklung des Hoftüpfels, der Membran der Holzzellen und des Jahresrings bei den Abietineen. Sitzgsber. d. Dorpater naturf. Gesellsch. 1881.
- Sachs, Lehrb. d. Botanik. 1868. I. Aufl.
- Sanio, C., Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Bot. Zeitg. 1863.
- Schimper, Fr. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena. 1898.
- Schwarz, Fr., Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin. 1899.
- Sieber, Physiologische Rolle von Calcium, Magnesium, Phosphorsäure im Cambium. Inaug.-Diss. Würzburg. 1912.
- Sigwart, Ch., Der Kampf gegen den Zweck. Kleine Schriften II. 2. Aufl. 1889.
- Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen. Jena. 1891.
- Unger, Über den Grund der Bildung der Jahreslagen dikotyler Pflanzen. Bot. Zeitg. 1847.
- de Vries, Über den Einfluß des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora. 1872.
- , Über den Einfluß des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Ebenda. 1875.
- , De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Arch. Néerland. 1876. 11.
- Wieler, A., Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. f. wiss. Bot. 1887. 18.
- , Analysen der Jungholzregion von *Pinus silvestris* und *Salix pentandra* nebst einem Beitrag zur Methodik der Pflanzenanalyse. Landw. Versuchs-Stationen. 1885.
- , Über Anlage und Ausbildung von Librifasern in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen. Bot. Zeitg. 1889.
- , Über die Beziehungen zwischen Wurzel und Stammholz. Tharands Jahrb. 1891. 41.
- , Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Ebenda. 1893. 42.
- , Holzbildung auf Kosten des Reservematerials der Pflanzen. Ebenda. 1897. 47.
- , Über die jährliche Periodizität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. Ebenda. 1898. 48.

## Tafelerklärung.

### Tafel III.

- Fig. 1—3. Querschnitt d. Nic. Tab.  $\times$  tom.  
Fig. 4—6. Querschnitt d. Nic. wigandioides.  
Fig. 7—12. Querschnitt d. Lantana Camara.

### Tafel IV.

- Fig. 1—9. Querschnitte d. Lantana Camara.  
Fig. 10. u. 11. Querschnitte d. Sparmannia afr.  
Genauere Erläuterung siehe im Text.

*Nic. Tabac. x tom. u. Nic. wigandioides.*

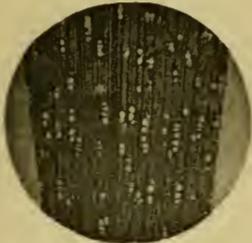


Fig. 1

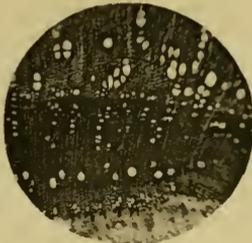


Fig. 2

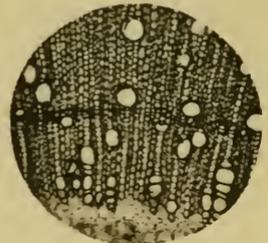


Fig. 3

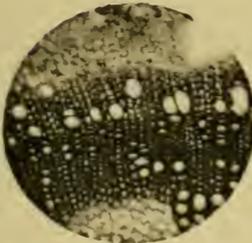


Fig. 4

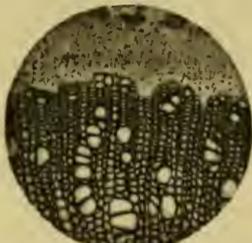


Fig. 5

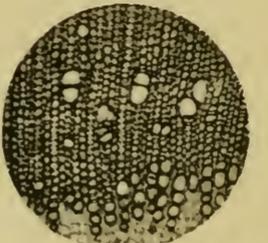


Fig. 6

*Lantana Camara.*

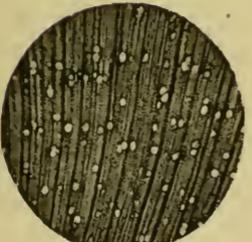


Fig. 7

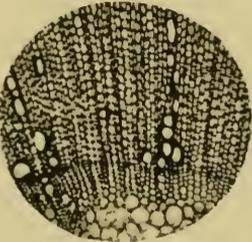


Fig. 8

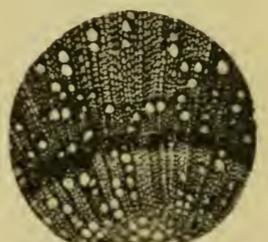


Fig. 9

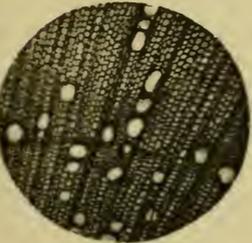


Fig. 10

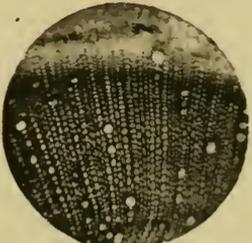


Fig. 11

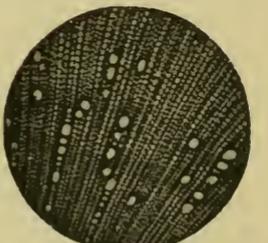


Fig. 12.

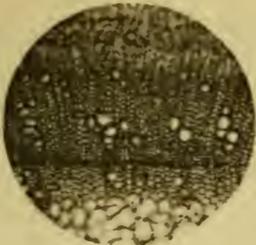


Fig. 1

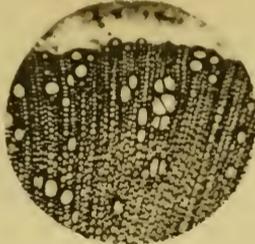


Fig. 2



Fig. 3

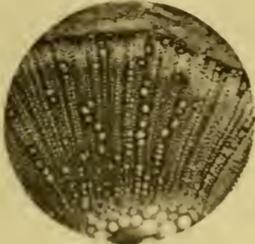


Fig. 4

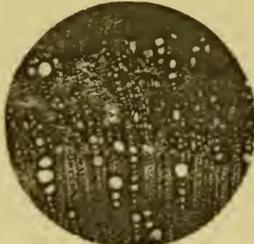


Fig. 5

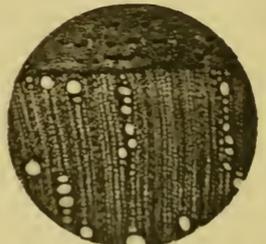


Fig. 6

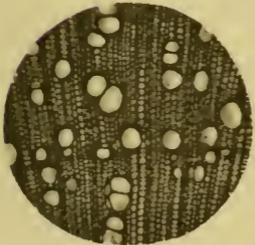


Fig. 7

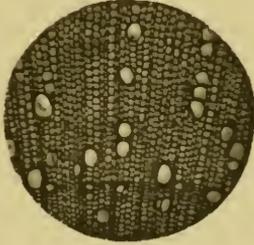


Fig. 8

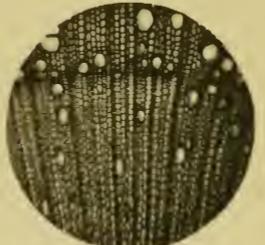


Fig. 9

*Sparmannia africana.*

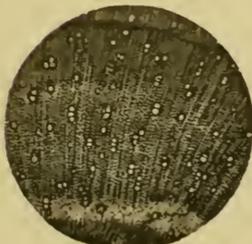


Fig. 10



Fig. 11

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): André Hans

Artikel/Article: [Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. 177-218](#)