Über rhythmisches Dickenwachstum.

Von **Ernst Küster.**

(Mit 13 Abbildungen im Text.)

Unsere gewöhnliche Brennessel (Urtica dioica) betätigt an Wurzeln und Achsen ein lebhaftes Dickenwachstum, das im wesentlichen dem typischen der Kräuter gleicht: Faszikular- und Interfaszikularkambium produzieren sekundäres Xylem von gleicher Mächtigkeit, aber deutlich verschiedenartiger Zusammensetzung; im Faszikularbereich entsteht sehr festes, an Gefäßen und Holzfasern reiches Holz, im Interfaszikularbereich ein Ring von gefäßfreiem Holz, der dadurch eine besondere Differenzierung erfährt, daß in ihm die Verdickung der Wände und ihre Verholzung periodisch ausbleiben, so daß in der — mit Phloroglucin und Salzsäure sich rot färbenden — Gewebemasse nach Behandlung eines Achsenquerschnittes mit dem Holzstoffreagens rundliche oder längliche „Inseln" dünnwandiger unverholzter Xylemanteile sichtbar werden. Dünnwandiges unverholztes Xylem und das sklerosierte bestehen aus Elementen von ungefähr gleicher Größe und Form, d. h. aus 100—250 μ langen prismatischen Zellen, die — gemäß ihrer Entstehung — zu regelmäßigen radialen Reihen sich geordnet zeigen. Beide Gewebeformen wechseln regelmäßig miteinander, so daß ein periodisch gebautes Holz zustande kommt. Diese Rhythmik stellt aber eine Äußerung des Wachstums dar, an dem gewöhnlich nur das Interfaszikularbereich teilnimmt. Daß gelegentlich das Faszikularkambium von dem bisher geschilderten abweichen und sich ebenfalls rhythmisch betätigen kann, wird später zu schildern sein[1]).

Bei Urtica urens, unserer rundblätterigen Nessel, ist die soeben beschriebene Form des anomalen Dickenwachstums noch kräftiger aus-

1) Solereder (System. Anat. d. Dikot. 1899, pag. 874) stellt fest, daß die Holzstruktur der Urticeae noch wenig untersucht sei, und erwähnt — auch im Ergänzungsband 1908, pag. 303 ff. — nichts von den hier interessierenden Strukturen. Mitteilungen über den periodischen Bau der Urtica-Wurzeln bei Lohrer, Vergleichende Anatomie der Wurzeln. Dissert. Marburg 1886 und Losch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Urticineen-Wurzeln mit Rücksicht auf die Systematik. Dissert. Göttingen 1913.

gesprochen als bei Urtica dioica; bei letzterem übertrifft der periodische Bau der Rhizome an Deutlichkeit der Kontraste den der oberirdischen Achsen. Wir werden im folgenden vorzugsweise auf Wurzel und Achse — beide gleichen sich in den wesentlichen Punkten — von U. urens bezug nehmen; weitaus die größere Zahl meiner Untersuchungen bezieht sich auf diese.

Urtica urens erreicht zwar nicht so stattliche Höhe wie U. dioica; immerhin sind Exemplare der rundblätterigen Nessel, die in einer Vegetationsperiode eine Achse von 10—12 mm Durchmesser entwickeln, auf Lokalitäten, an welchen fruchtbares und lockeres Erdreich die Entwicklung der Pflanzen fördert, keine Seltenheit. Das Xylem solcher Achsen zeigt einen ringförmig gezonten Bau und läßt sieben bis neun konzentrische Zonen dickwandigen Gewebes in Wechsel mit dünnwandigen erkennen. Die anatomischen Einzelheiten entsprechen den an U. dioica gefundenen; das dünnwandige Xylem besteht sehr oft aus Elementen, die in radialer Richtung stark gestreckt sind (vgl. Fig. 2) und auf dem Achsenquerschnitt sich drei- bis fünfmal so lang wie breit zeigen; radiale Streckung dieser Art tritt auch bei U. dioica auf — sie ist aber bei U. urens erheblicher und trägt dazu bei, den Unterschied zwischen den beiden Holzgeweben besonders sinnfällig zu machen.

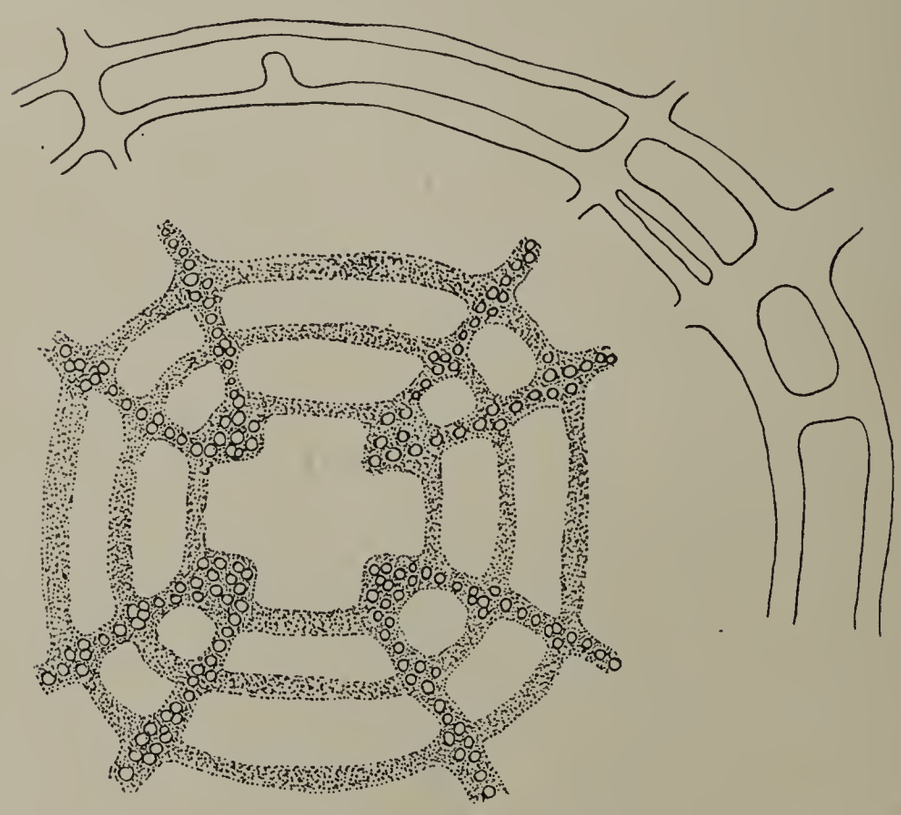


Fig. 1. Querschnitt durch einen Stengel von Urtica urens: regelmäßige Ausbildung eines dreigliedrigen Systems von konzentrischen Ringen (halbschematisch) und je acht Feldern zartwandigen Xylemgewebes. Die sklerotischen Gewebepartien sind durch Punktierung kenntlich gemacht, die größten Gefäße als Ringe eingetragen. — Aus der vierten und fünften Zone des sklerotischen Gewebes sind einige Anomalien (Aufspaltung und Anastomosen) veranschaulicht.

Über den periodischen Bau des urens-Holzes gibt Fig. 1 Aufschluß: es handelt sich um den Querschnitt durch einen noch zarten Sproß,

dessen Xylem erst wenig Zonen entwickelt hat. Diese sind rings um das vierkantig prismatische Mark außerordentlich regelmäßig entwickelt, d. h. jeder Ring ist auf dem ganzen Umkreis deutlich zu verfolgen, und der Abstand zwischen benachbarten Ringen ist ungefähr an allen Teilen des Systems derselbe. Mit großer Regelmäßigkeit sehen wir an den vier Kanten des Markzylinders bzw. über den vier starken Leitbündeln eine Spaltung in dem vom Faszikularkambium gebildeten gefäßhaltigen Holz erfolgen, derart, daß zwei radiale Streifen solchen Holzes und zwischen ihnen ein aus zartwandigem Parenchym gebildetes Feld sichtbar werden (Fig. 1) — mit anderen Worten: zwischen je

Fig. 3a.

Fig. 3b.

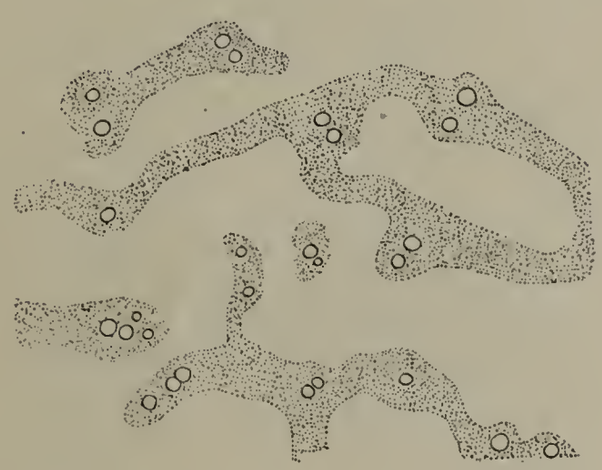


Fig. 2.

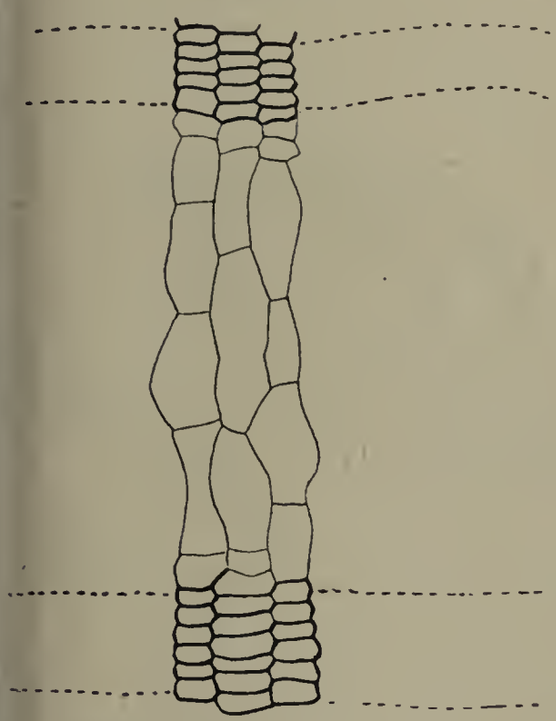


Fig. 2. Histologischer Bau der Zonen (Stengel von Urtica urens).
Fig. 3. Anomale Ausbildung der Xylemzonen (Stengel von Urtica urens): a Ringe, unvollkommener Ring und Anastomose; b unregelmäßige Verteilung der Gefäße. Auflösung der radialen Faszikularstücke. Ringfragmente.

zwei Zonen hartwandigen Xylems liegen acht Areale zartwandigen Xylems und zwar in regelmäßigem Wechsel ein kleines und ein größeres. Die ganze Masse des Xylemzylinders bekommt einen sehr regelmäßigen Gitterbau, über dessen Fähigkeit zur Variantenbildung einige der später gegebenen Abbildungen Aufschluß bringen.

Der bisher besprochene Teil von Fig. 1 stellt ein ungewöhnlich regelmäßig konstruiertes Achsenorgan dar. Viel häufiger als solche Regelmäßigkeit ist die Komplikation des bisher besprochenen Bildes:

1. Die Ringe des sklerotischen Holzgewebes erfahren streckenweise eine Aufspaltung.

2. die Ringe des sklerotischen Holzgewebes zeigen hier und da Unterbrechungen, so daß (in radialer Richtung) nebeneinander liegende Felder dünnwandigen Gewebes miteinander kommunizieren; die Ringe können auf diese Weise

3. durch Reihen inselförmiger rundlicher Gruppen sklerotischen Gewebes ersetzt werden;

4. benachbarte Ringe des sklerotischen Gewebes können miteinander durch radial verlaufende (Fig. 1 rechts) oder schräg eingestellte (Fig. 3a) Anastomosen miteinander in Verbindung kommen;

5. auch im Faszikularbereich kann an Stelle der Gefäße und anderer dickwandiger Xylemanteile dünnwandiges Holzparenchym: treten als-

Fig. 4.

Fig. 5.

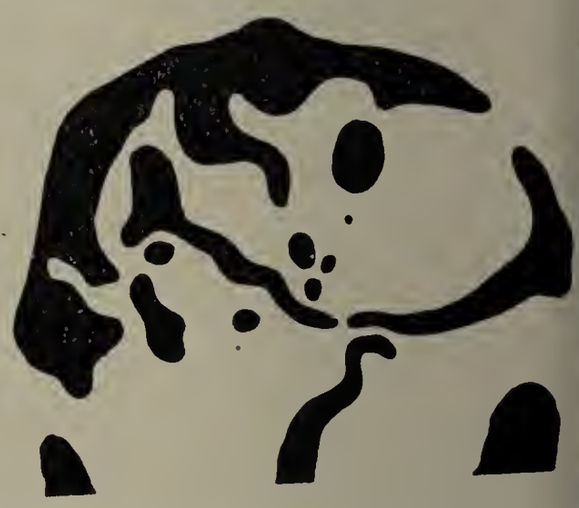


Fig. 4. Unregelmäßige Gitterstruktur des Xylems (Wurzel von Urtica urens).

Fig. 5. Anomale Ausbildung der Xylemfigur (aus einer Wurzel von Urtica urens): Vorherrschen radial gestreckter Xylemfiguren, T förmige sklerotische Gewebefelder, daneben gefäßführende Gewebeinseln.

dann kommen tangential nebeneinander liegende dünnwandige Areale des (in Fig. 1 dargestellten) Systems in Verbindung miteinander;

6. auch im Interfaszikularbereich können stellenweise Gefäße entstehen; an solchen Stellen pflegt das sklerotische Xylemband breiter auszufallen als an den typischen gefäßlosen Stellen; es entstehen knotenartige Schwellungen, sackgassenähnliche Vorsprünge (Fig. 1 oben) oder die sub 4 erwähnten Anastomosen;

7. schließlich kann die Verteilung der Gefäße gänzlich unregelmäßig werden (Fig. 3b).

In den Wurzeln treten ähnliche Mannigfaltigkeiten auf wie an Sprossen (vgl. 4). Dazu kommt, daß

8. in Wurzeln oft das dickwandige Gewebe radial gestreckte Figuren bildet, und dieses Motiv mit der Bildung von Ringen und Ringstücken sich verschiedenartig kombinieren kann (Fig. 5).

9. Von anderen Abweichungen wird später noch zu sprechen sein; vorläufig mag ein Hinweis auf die häufigen exzentrischen Figuren genügen. Bei solchen handelt es sich um Anomalien, die — im Gegensatz zu den bisher erörterten — stets auf das ganze System sich beziehen. Während die in Fig. 1—5 dargestellten Abweichungen auf den einanderfolgenden Präparaten einer Schnittserie auffällig wechselnde Formen zeigen, gehört die Exzentrizität des Ringsystems zu denjenigen Anomalien, die auf weite Strecken — unter Umständen durch mehrere Internodien hindurch — verfolgt werden können.

Exzentrisch gebaute Urticaachsen sind sowohl unter den vertikal nach oben strebenden Hauptachsen als auch unter den mit größerem oder kleinerem Winkel gegen den Horizont geneigten Seitenästen außerordentlich häufig anzutreffen.

Zwei Typen des exzentrischen Baues lassen sich unterscheiden.

Beim ersten Typus setzt das Kambium an allen Teilen seines Umfanges sein Wachstum fort, — an verschiedenen Stellen aber mit ungleicher Intensität; das Gefälle der Wachstumsintensität ist ein gleichmäßiges, so daß Zonen entstehen, deren Breite allmählich zu- und abnimmt. Ist der Breitenunterschied dickwandiger Xylembänder an gegenüberliegenden Stellen der Achse erheblich, so sehen wir, daß an den Stellen größter Breite sich in jene ein mondsichelförmiger, beiderseits spitz zukeilender Streifen dünnwandigen Xylems einschaltet; ja sogar zwei und drei unvollkommene Ringe dieser Art können auftreten; das Querschnittsbild gewährt dann den Eindruck, als habe sich ein Streifen des dickwandigen Xylems auf der geförderten Seite der Achse einmal oder wiederholt aufgespalten (Fig. 6).

Fig. 6. Exzentrisch gebaute Achse von Urtica urens — erster Typus (vgl. den Text).

Beim zweiten Typus liegen die Verhältnisse derart, daß entweder das Wachstum des Verdickungsringes zeitweilig nur an einer mehr oder minder eng bemessenen Stelle des Achsenumfanges sich fortsetzt, — oder daß das Wachstumsgefälle eines allseitig sich betätigenden Kambiums nicht mehr so gleichmäßig sich zur Geltung bringt wie vorhin, sondern an einer Stelle unverhältnismäßig stark wird. Behielten vorhin die Zonen noch regelmäßige, meist kreisähnliche Gestalt, so bekommen sie jetzt unregelmäßig gebuckelten Umriß: man gewinnt weniger den Eindruck, daß eine oder mehrere Zonen sich ein oder mehrere Male aufspalten, als daß irgendwo eine rhythmisch gebaute mondsichelförmige Gewebemasse sich auflagert (Fig. 7).

Fig. 7. Kamptotrophie (Urtica urens). Auch das Faszikularkambium ist an der konvexen Seite (oben) zur Bildung zartwandigen Gewebes übergegangen.

Beide Typen können natürlich ineinander übergehen; von scharfer Umgrenzung der Typen ist keine Rede.

Gleichviel wie das exzentrische Dickenwachstum der Urticastengel vor sich geht, — in beiden Fällen kann an der geförderten Seite eine Vermehrung der zart- und dickwandigen Zonen eintreten; Stengel, die an der geförderten Seite drei bis sechs dickwandige Gewebestreifen mehr entwickeln als an der anderen, sind keine Seltenheiten. —

Nach den Gründen, welche das stark exzentrische Dickenwachstum der Achsen veranlassen, fragt man bei Untersuchung vieler derartiger Stengel umsonst. Meine Versuche gingen dahin, exzentrisches Dickenwachstum willkürlich hervorzurufen.

Auf verschiedene Weise habe ich gegenüberliegende Flanken eines noch entwicklungfähigen Urticastengels ungleichartigen Bedingungen unterworfen. Die deutlichsten Reaktionen, d. h. die sinnfälligsten Unterschiede in der an gegenüberliegenden Teilen des Stengels wahrnehmbaren Struktur des sekundären Xylems erhielt ich an zwangsweise gekrümmten Stengeln.

Jugendliche Sprosse von Urtica urens wurden umgebogen und — mit der Spitze nach unten gewandt — festgebunden. Der Krümmungs-

radius war an dem Scheitelpunkt gering und maß 1—1½ cm. Drei bis vier Monate nach Anstellung des Versuchs wurden die Sprosse untersucht.

Bei sämtlichen Versuchsobjekten waren die Erscheinungen der Kamptotrophie, namentlich am Xylem, sehr deutlich. Seine Struktur entsprach im wesentlichen den in Fig. 7 und 8 dargestellten Verhältnissen.

An der konvexen Seite ist eine ausgesprochene Förderung der sekundären Xylemproduktion eingetreten. Sie äußert sich an verschiedenen Teilen des Kambiumringes nicht ganz gleich; in allen Fällen und für alle Teile des Stengels ist aber zu konstatieren, daß an der konvexen Seite des Stengels mehr Xylemzellen produziert werden als an der konkaven.

An der in Fig. 8 mit 1 bezeichneten Seite des vierkantigen Stengels ist die Produktion am stärksten, der Wechsel von dick- und zartwandigem Xylem am auffälligsten. Auf einen schmalen Streifen sklerosierten Xylemgewebes folgt eine mächtige — ungefähr den ganzen Raum zwischen benachbarten Kanten des Markprismas in Anspruch nehmende — Masse zartwandigen Xylems; dann folgt in hoch geschwungenem Bogen eine neue Zone sklerosierten Gewebes, dann — höckerartig aufgesetzt — nochmals zartes und nochmals sklerosiertes Gewebe.

Fig. 8. Kamptotrophie; Stengel von Urtica urens. Oben die konvexe, unten die konkave Seite. Vgl. den Text.

An der 2. Seite ist nur einmaliger Wechsel der beiden Gewebearten zu konstatieren. Ähnliches — bei schwächerer Gewebeproduktion — wiederholt Seite 3, während an der 4. nur eine einheitliche Zone sklerosierten Gewebes entstanden ist.

An der in Fig. 8 abgebildeten Achse betrug an Seite 4 die Mächtigkeit des Xylems 10—11 Xylemzellen, an Seite 2 bis 20 Zellen. Das Xylemband der 4. Seite war ungefähr 110—130 μ, das der 2. Seite 200 μ breit; ähnlich wie bei ihr lagen die Verhältnisse an der 3. Seite. An der 1. Seite maß ich 425 μ als größte Mächtigkeit; die fünf übereinander liegenden Gewebestreifen waren fünf bis sechs, [vier bis fünf], fünf bis sechs, [ein bis zwei] und drei bis vier Zellen mächtig. Die

in Klammern gesetzten Angaben beziehen sich auf die Zonen des dünnwandigen Gewebes.

An verschiedenen Stellen der gekrümmten Achse wechselt die Struktur des Xylembandes: An manchen bleibt die (an Seite 2 und 3 gefundene) Spaltung des sklerosierten Xylemstreifens aus, und es entsteht ein besonders mächtiges, einheitlich gebautes dickwandiges Zellenband. An der mit 1 bezeichneten Flanke bleibt hier und da der letzte „aufgesetzte" Bogen aus u. ähnl. m. Wo das Kambium sich so stark betätigt, wie an Seite 1, wird die Umrißlinie des Stengels (die in Fig. 8 daher ausnahmsweise mitgezeichnet wurde) stark alteriert, indem an eben jenen Stellen die Kanelluren des Stengelprismas ausgeglichen werden.

Fig. 9. Anomal gebauter exzentrischer Urtica-Stengel eines geknoteten Exemplars.

Ähnliche Xylemstrukturen wie an den beschriebenen Exemplaren entstehen — wie nicht anders zu erwarten — an Nesselstengeln, in die ein Knoten geschlagen worden ist. An geknoteten Pflanzen, die unter günstigen Bedingungen sich entwickeln konnten, fand ich — 5—6 Monate nach der Knotung — zuweilen Strukturen, die von der normalen stark abwichen, und deren Anomalie für die pathologische Pflanzenanatomie Interesse bot. Ich möchte mich hier auf eine Schilderung allzu vieler Einzelheiten nicht einlassen und begnüge mich mit einem Hinweis auf Fig. 9: die konkave Seite ist sehr viel schwächer entwickelt als die konvexe; Zonenbildung zeigt das Xylem auch an der ersteren; auffallend ist vornehmlich die sehr starke Vorwölbung der Xylemfelder auf der konvexen Seite, die durch ungewöhnlich starke radiale Streckung der zartwandigen Xylemelemente zustande kommt.

Ähnliche Erscheinungen der Heterotrophie, die mit analogen an anderen Gewächsen beobachteten Erscheinungen des Dickenwachstums[1]) zu vergleichen nicht ohne Interesse wäre, hier aber uns zu weit vom Thema abführen könnte, habe ich an geotropisch gekrümmten Stengeln beobachtet. Aber auch dann, wenn der Radius der unter

1) Vgl. z. B. Küster, Patholog. Pflanzenanat. 1916, 2. Aufl., pag. 394 ff.

dem Einfluß der Schwerkraft vollzogenen Krümmung nicht größer als 1 cm war, habe ich die Exzentrizität des sekundären Xylems niemals so deutlich werden sehen wie an den kamptotrophen Exemplaren. Der Frage nach den Ursachen dieses Unterschiedes bin ich nicht nachgegangen, da es sich nur um einen graduellen handelte.

Weiterhin untersuchte ich Hauptsprosse, die gewaltsam aus ihrer aufrechten Stellung in horizontale Lage gebracht worden waren und infolgedessen durch die tropistische Einstellung ihrer Blätter und zahlreichen Seitenzweige eine ausgesprochen dorsiventrale äußere Struktur angenommen hatten. Die Vermutung, daß auch die innere Stammstruktur dorsiventral wäre, ließ sich zwar bestätigen: an der dem Boden zugewandten Seite war die Holzproduktion etwas stärker als auf der oberen; der Unterschied war aber niemals so ausgesprochen wie die Heterotrophie der bogig gekrümmten Sprosse.

Schließlich erwähne ich noch die exzentrische Struktur, die an gröblich verwundeten und gespaltenen Sprossen von Urtica urens zu beobachten ist. Jeder Anteil des Stengels regeneriert sich zu einem histologisch einheitlichen Gebilde: an der nach außen gewandten Seite — an ihr sind Stücke des ursprünglichen Kambiumringes vorhanden und tätig — erfolgt die Xylemproduktion erheblich stärker als an der inneren (vgl. Fig. 10). Die Ähnlichkeit solcher Strukturen mit dem Querschnittbild mancher Lianenstämme ist nicht zu verkennen.

Fig. 10. Exzentrisch gebautes, durch Verwundung isoliertes Teilstück einer Achse von Urtica urens.

* * *

Gebändertes Xylem und gebänderte Rinden sind im Pflanzenreich außerordentlich weit verbreitet — namentlich für die Achsen vieler Holzpflanzen sind rhythmische Strukturen schon oft beschrieben worden. Ich habe geglaubt, dem periodisch gebauten Holz der Nesseln eine eingehende Beschreibung widmen zu sollen, weil an ihnen einige allgemeine entwicklungsmechanische Fragen besser behandelt werden können als mit Bezug auf viele andere mit gebänderten sekundären Geweben ausgestattete Pflanzen — schon deswegen, weil bei Urtica die Zonen

oft außerordentlich regelmäßig verlaufen, und das Strukturbild einfacher ist als z. B. bei den mit Desmogenband und Zwischenbündeln ausgestatteten Holzgewächsen.

Welche Ursachen liegen der rhythmischen Gewebebildung zugrunde?

Die Urticastengel sind einjährig; die Folgen des die Wachstumstätigkeit und Gewebeproduktion rhythmisch beeinflussenden Wechsels der Jahreszeiten kommen also für die kausale Erklärung der rhythmischen Xylembildung nicht in Betracht.

Sind vielleicht meteorologische Faktoren, die während einer Vegetationsperiode sich mehrfach wiederholen, für die ungleichartige Differenzierung des Xylems verantwortlich zu machen? Dagegen spricht der Umstand, daß zu verschiedenen Jahreszeiten die Rhythmik des Xylems in gleicher Weise zur Ausbildung kommt: Exemplare, die im Frühjahr sich entwickeln, zeigen dieselbe Struktur wie die im Spätsommer als zweite Generation heranwachsenden und diejenigen, welchen man auf dem Wege der Topf- und Gewächshauskultur die Fortsetzung des Dickenwachstums bis tief in den Winter (November, Dezember) hinein ermöglicht.

Gegen jene Annahme spricht ferner der Befund, daß Exemplare, die an den verschiedensten Standorten und unter ungleichen meteorologischen und klimatischen Bedingungen sich entwickeln, hinsichtlich ihrer Rhythmusbildung im wesentlichen miteinander übereinstimmen; ich hatte Gelegenheit, Pflanzen aus dem Rheintal, dem fränkischen Jura, den deutschen Alpen, von der pommerschen und holländischen Küste, aus Galizien und Polen, aus der Umgegend von Kristiania, Lund und Stockholm miteinander zu vergleichen — allen Freunden und Kollegen, die mich mit Material zu unterstützen die Güte hatten, sage ich meinen besten Dank — und konnte feststellen, daß nicht nur alle Exemplare die uns interessierende Rhythmik aufwiesen, sondern auch die Eigentümlichkeiten des gebänderten Xylems bei allen ungefähr dieselben waren.

Man könnte fragen, ob vielleicht in allen genannten Gegenden und Ländern Klima und Boden auf gleiche Weise rhythmische Änderungen in den Lebensbedingungen der Pflanzen zustande kommen lassen, durch welche der rhythmische Bau des sekundären Xylems bedingt wird.

Klebs hat wiederholt darauf hingewiesen, daß man den Veränderungen, die im Boden sich abspielen, allzu wenig Beachtung schenke,

obwohl seine eigenen und die von Lakon[1]) angestellten Versuche an der Bedeutung der Nährsalze für die Gestaltungsprozesse der Pflanzen — auch für solche, die sich beim normalen Fortgang der Entwicklung gewöhnlich abspielen — keinen Zweifel ließen.

Der Vergleich von Nesselexemplaren, die auch hinsichtlich der qualitativen und quantitativen Kennzeichen des Erdreichs unter sehr verschiedenen Bedingungen erwachsen waren (Kultur auf dem Komposthaufen, in Blumentöpfen, mit und ohne künstliche Zufuhr von Nährsalzlösungen), hat mich hinsichtlich der periodischen Xylemproduktion keine Wirkungen erkennen lassen, die mich veranlassen könnten, die rhythmische Gewebebildung ursächlich auf rhythmische Änderungen in den Qualitäten des Bodens, insbesondere auf rhythmische Schwankungen seines Salzgehaltes zurückzuführen. Klebs hat allerdings einmal darauf aufmerksam gemacht, daß schon durch das Wachstum der Pflanzen und ihren Nährsalzverbrauch periodische Veränderungen in dem das Wurzelsystem einer Pflanze umgebenden Erdreich zustande kommen können[2]): „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 Nährgehalt steigt über das Minimum, der Baum kann von neuem wachsen.“ Meines Erachtens vermag die Kombination aperiodischen Salzverbrauchs und einer auf dem Wege der Diffusion erfolgenden aperiodischen Salzzufuhr — wie auch immer diese Prozesse vor sich gehen mögen — keine rhythmischen Veränderungen der Außenweltsbedingungen herbeizuführen. Wollten wir rhythmische Äußerungen des Pflanzenlebens in ursächlichen Zusammenhang mit der Nährsalzversorgung bringen, so müßten wir prüfen, ob vielleicht die Aufnahme-

1) Vgl. Klebs, G., Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen (Sitzungsber. Heidelberger Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Klasse 1911, Abhandl. 23, pag. 53). Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen (Biol. Zentralbl. 1912, Bd. XXXII, pag. 257, 275). Lakon, G., Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze (Zeitschr. f. Bot. 1912, Bd. IV, pag. 561). Klebs, G., Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, Bd. LVI, pag. 734, 787).

2) Klebs, G., Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen (Sitzungsber. Heidelberger Akad. d. Wiss. 1913, Abhandl. 5, pag. 28).

fähigkeit der Pflanzen periodisch schwankt, oder auf anderem Wege dem genannten Komplex von Stoffwanderungsvorgängen die ihm zunächst fehlende Rhythmik beigebracht wird. Selbst für Exemplare, die im Topfe kultiviert werden und mit einer relativ geringen Menge von Nährsalzen auszukommen haben, vermag daher nach dem bisherigen Stand unserer Kenntnisse die Veränderung im Nährsalzgehalt der Umgebung die Rhythmik der Xylemproduktion nicht zu erklären.

Wachstum und Gewebebildung der Urticaachsen durch künstliche Darreichung von Nährsalzen, durch Kultur in nährsalzfreien Medien oder durch rhythmischen Wechsel salzhaltiger und salzfreier (bzw. sehr salzarmer) Nahrung zu beeinflussen, wurde auf verschiedenen Wegen versucht.

Am vorteilhaftesten erwies es sich, junge Nesseltriebe im Frühjahr von den Rhizomen abzutrennen und in Wasser oder in geeigneten Nährlösungen zu kultivieren. Versuche dieser Art wurden mit Urtica dioica erfolgreich durch 3 Monate durchgeführt. Eine Reihe der Versuchspflanzen wurde dauernd in destilliertem Wasser gezogen, so daß sie mit den in ihren Geweben enthaltenen Salzen haushalten mußten. Andere wurden in Knop'scher Nährlösung[1]), die ihnen in 0,25 %iger, also relativ hoher Konzentration geboten wurde, gezogen; noch andere wurden nach einer Frist von etwa 4 Wochen aus Aqua destillata in die genannte Nährlösung und nach der gleichen Frist wieder in reines Wasser übertragen.

Daß die Salzversorgung und ihr Wechsel auf Gewebebildung, Chlorophyllentwicklung und Stärkehaushalt der Pflanzen weitgehenden Einfluß haben, war zu erwarten. An dieser Stelle sei nur hervorgehoben, daß der Einfluß der Salzversorgung bei meinen Urticaversuchen auf die Rhythmik des Dickenwachstums stets gering war: auch die ständig in demselben Medium kultivierten Exemplare wiesen rhythmisches Holz auf; daß bei den in destilliertem Wasser erwachsenen die derbwandigen Schichten oft sehr schmächtig ausfielen, änderte an der Rhythmik selbst nichts; auch der Umstand, daß manche nährsalzlos erzogene Nesseln nur stellenweise derb- und zartwandiges Holz wechseln ließen und an anderen Teilen der Achse ein homogenes derbwandiges (bis 10 Zellen mächtiges) Xylemband entwickelten, konnte nach den an normal erwachsenen dioica-Individuen gesammelten Erfahrungen nicht überraschen. Nesseln, die den jähen Wechsel von H_2O und 25 %iger Nährlösung wiederholt durchgemacht — und ab-

1) Sie enthielt Kalziumnitrat, Kaliumnitrat, Magnesiumsulfat und Monokaliumphosphat im Verhältnis von 4 : 1 : 1 : 1.

gesehen von Störungen in der Chlorophyllbildung auch anstandslos vertragen hatten — zeigten üppiges Dickenwachstum, dessen Produkte während der salzfreien und der salzarmen Perioden dieselben Strukturen angenommen hatten; bei kräftigen Individuen wechselte im Holz derbwandiges und zartwandiges Gewebe dreimal so oft, wie in der Zusammensetzung des Nährmediums ein Wechsel eingetreten war.

Meine Versuche zeigen schon jetzt, daß zwischen der Rhythmik der Holzbildung und der Rhythmik der Salzversorgung durch die Außenwelt — so weit die in der Knop'schen Lösung enthaltenen Verbindungen in Betracht kommen — keine unmittelbaren Beziehungen bestehen. Auf die „Außenwelt" ist bei diesen Folgerungen der Nachdruck zu legen; denn darüber, ob die Salzverteilung oder Salzbewegung im Organismus — auch bei den unter konstanten Außenweltsbedingungen sich entwickelnden Exemplaren — unabhängig von dem die Wurzeln umgebenden Salzvorrat zu einer rhythmischen Beeinflussung des Kambiums bzw. seiner Abkömmlinge führen kann, geben Versuche der beschriebenen Art keinen Aufschluß. Ihre Ergebnisse lassen es aber als wenig wahrscheinlich erscheinen, daß die Rhythmik der Holzbildung unmittelbar von außen durch rhythmische Salzzufuhr induziert wird. —

Selbstverständlich kämen noch manche andere Faktoren der Außenwelt insofern in Betracht, als sie auf ihren Einfluß auf die Xylemproduktion, insbesondere bei rhythmisch wechselnder Einwirkung zu prüfen wären, und die neuen Mitteilungen Stoppel's lassen vollends daran denken, daß außer den von den Forschern bereits beachteten noch gar manche andere — unerkannte oder unzureichend studierte — ihre Rolle spielen und das Pflanzenleben beeinflussen können[1]). Es ist aber durchaus unwahrscheinlich, daß von irgendwie gearteten Faktoren, die den ganzen Pflanzenkörper gleichmäßig treffen und beeinflussen, eine positive Antwort auf die Frage, ob die rhythmische Betätigung und Differenzierung der Achsengewebe die Reaktion auf rhythmisch wechselnde Außenweltsbedingungen darstellen, zu erwarten sei. Zu dieser Vermutung führt neben anderen die Feststellung, daß die Ausbildung der oben beschriebenen sklerotischen Xylemzonen nicht immer synchron erfolgt, d. h. zu der nämlichen Zeit, zu der an irgendeiner Stelle das Kambium sklerotische Gewebe produziert, entstehen an anderen Teilen der Achse oft zartwandige Xylemmassen. Fig. 11 erklärt diese Verhältnisse: das Kambium ist in ihr als oft unterbrochene Linie eingetragen. Der Ab-

---

1) Stoppel, R., Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus multiflorus von verschiedenen Außenfaktoren (Zeitschr. f. Bot. 1916, Bd. VIII, pag. 609).

stand des Kambiums von den zuletzt gebildeten sklerotischen Zellen des Xylems ist an verschiedenen Teilen des Kambiumringes verschieden. Es können einzelne Bezirke des jungen Holzes sogar um einen halben oder nahezu einen ganzen Takt des Rhythmus anderen Stellen vorausgeeilt erscheinen. Da, wo die Differenz Bruchteile eines Taktes betragen, kommt es leicht zu scheinbaren „Verwerfungen", wie sie durch Fig. 12 veranschaulicht werden sollen: an einzelnen Stellen zeigen sich sklerotische und zartwandige Xylemstreifen in alternierender Folge einander gegenüber gestellt; ein mehr oder minder deutliches Zickzackband kann zwischen den sklerotischen Gewebestreifen die Verbindung herstellen (Fig. 12a).

Fig. 11a.

Fig. 11b.

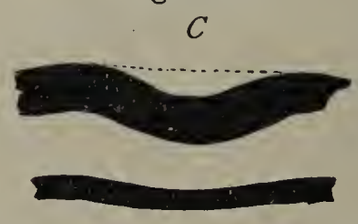


Fig. 11. Asynchrone Bildung der Xylemzonen im Stengel von Urtica urens. *C* Kambium.

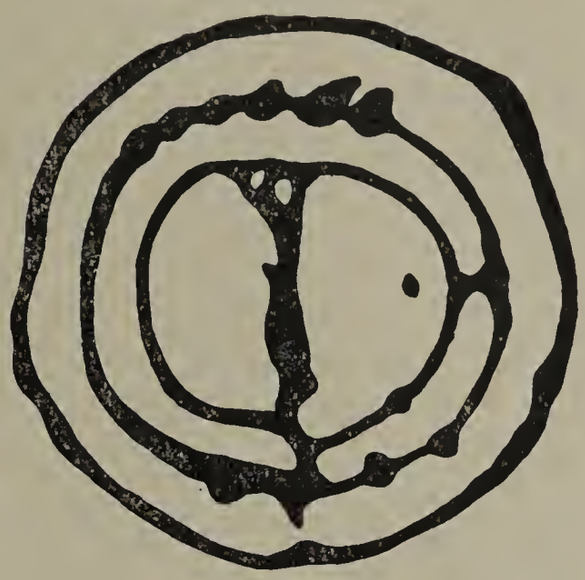
Sehr häufig ist der Fall, daß die zwischen zwei primären Gefäßbündeln bzw. zwischen den vom Faszikularkambium gelieferten Xylemsektoren liegenden Areale insofern eine gewisse Selbständigkeit aufweisen, als sie sich hinsichtlich der in ihnen gebildeten Spangen hartwandigen Xylems und überhaupt der in ihnen entstehenden Gewebedifferenzierungsfiguren verschieden verhalten. Dergleichen Unterschiede zwischen benachbarten Sektoren eines Organs sind bei Wurzeln und Achsen anzutreffen (Fig. 13a und b). Bei dem in Fig. 13b dargestellten Ausschnitt aus einem Urticastengel sehen wir einen Sektor (III) mit vier Spangen, den benachbarten Sektor (IV) mit drei Spangen ausgestattet usw.; die derbwandigen Spangen des letzteren sind erheblich mächtiger und bestehen aus mehr Zellenlagen als die zarteren des III. Sektors.

Die Breite der aus zart- oder der aus derbwandigen Zellen gebildeten Xylemstreifen wechselt zwar, wie aus dem Mitgeteilten bereits hervorgeht, innerhalb weiter Grenzen und mit ihr auch die Entwicklungsdauer, die ein Takt der Dickenwachstumsrhythmik beansprucht. Gleichwohl darf man sagen, daß — je lebhafter das Wachstum vor sich geht — um so mehr Zonen in der Zeiteinheit entstehen: besonders deutlich geht das aus denjenigen Fällen hervor, in welchen man durch

Verwundung (am besten durch Tangentialschnittwunden) das Kambium zu lokal stark gesteigerter Dickenwachstumstätigkeit und zur Bildung schichtenreicher Umwallungswülste angeregt hat (Gewächshauskulturen).

Diese und viele andere ähnliche Befunde sowie die vorhin geschilderten Erscheinungen der Heterotrophie zeigen, daß der Wechsel zwischen sklerotischen und zartwandigen Xylemzellen weder naturnotwendig eintreten muß, wenn von der einen der beiden Gewebesorten eine bestimmte Zahl von Zellen gebildet worden ist, noch die Bildung derbwandiger Zellen unbedingt wieder einsetzen muß, nachdem während einer bestimmten Frist zartwandige Elemente gebildet worden sind. Ja es läßt sich hinzu-

Fig. 12a.



✳

Fig. 12b.

Fig. 12. „Verwerfungen“ der Xylemschichten. a Querschnitt durch eine Wurzel von Urtica urens; die sklerotischen Xylembänder sind sehr regelmäßig geformt; das äußerste bildet einen geschlossenen, weder nach innen noch nach außen anastomosierenden Kreis; das innerste „neigt“ zur Umwandlung in eine Spirale. Unten bei ✳ „Verwerfungen“. b Teil eines Querschnittes durch einen starken Stengel von Urtica urens; an mehreren Stellen „Verwerfungen“.

fügen, daß der Rhythmus überhaupt höchst wahrscheinlich völlig ausgeschaltet werden kann, derart, daß nur sklerotisches oder nur zartwandiges Xylem entsteht. Meine Versuche, Kombinationen von Bedingungen zu finden, unter welchen einheitliches, nicht-rhythmisches Holz entsteht, haben bisher kein positives Ergebnis geliefert — wenn

man nicht die in H_2O destillat. gehaltenen Hungerkulturen und die Krümmungsversuche gelten lassen will, bei welchen wenigstens auf einer Flanke des Urticastengels einen streckenweise einheitlichen, derbwandigen Xylemstreifen zu erzielen möglich war. Durchmustert man eine große Zahl Urticastengel und -wurzeln, so begegnet man gelegentlich Exemplaren, deren Zonenbildung unvollkommen bleibt — zugunsten einer wenigstens lokal einheitlichen Ausbildung des Xylemgewebes. Bei Urtica dioica ist der Fall nicht selten, daß während der letzten Monate, in

Fig. 13a.

Fig. 13b.

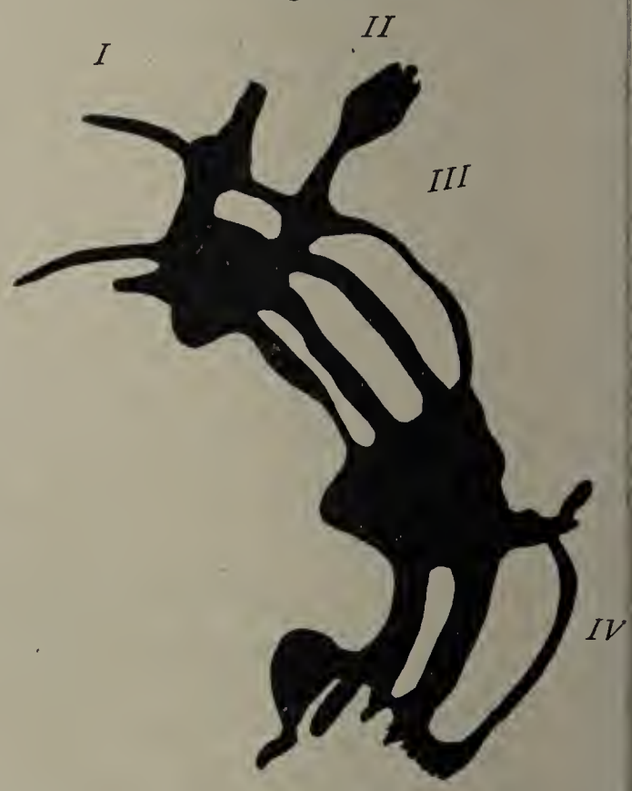


Fig. 13. Unterschiedliche Ausbildung benachbarter Xylemsektoren. a Querschnitt durch eine Wurzel von Urtica urens; der erste (innerste) Ring nur in zwei Quadranten regelmäßig ausgebildet. Der zweite und dritte ringsherum wohlentwickelt; b Querschnitt durch einen Stengel von U. urens; bei *I* zwei vollkommene Spangen und eine blind endigende, in dem zwischen den Schenkeln einer sich aufspaltenden Faszikulargewebemasse liegenden II. Sektor eine Spange; bei *III* vier, bei *II* drei Spangen. Vgl. den Text.

welchen das Achsenkambium sekundäres Xylem produziert, ein mächtiger Ring sklerotischen Holzes entsteht, der nirgends von zartwandigem Xylem unterbrochen wird. Bei derselben Spezies kann ferner in der ganzen Dicke des Xylemzuwachses die Bänderung undeutlich sein, derart, daß die Unterschiede zwischen derb- und zartwandigem Xylem nur gerade noch wahrnehmbar sind. Bei den Stengeln von Urtica urens ist das Auftreten abnorm dicker Bänder sklerotischen Holzes offenbar seltener; bei dieser Spezies fiel mir — allerdings nur einmal — eine Wurzel auf, in deren Zentralzylinder sich erst ein ansehnliches, ungezontes Massiv sklerotischen Gewebes gebildet hatte, bevor der typische Wechsel von zart- und derbwandigem Xylem eintrat. Durch Gewächs-

hauskultur gelang es mir andererseits wiederholt, die Bildung der sklerotischen Xylembänder zu hemmen und diese schmal und lückenhaft zu machen, derart, daß an bestimmten Stellen die Kambiumzellen mehr als doppelt so viel dünnwandige Xylemzellen und länger als die doppelte Zeitdauer nur dünnwandiges Gewebe entstehen ließen als die ihnen benachbarten Kambiumpartien; vermutlich ist die herabgesetzte Transpiration für diese Anomalien verantwortlich zu machen.

Die hier geschilderten atypisch gebauten Exemplare geben zwar keine Aufklärung darüber, welche Bedingungen und Zustände die Rhythmik der Gewebedifferenzierung nicht aufkommen lassen. Andererseits lassen sie keinen Zweifel daran, daß auch der hier geschilderte Rhythmus nicht unlösbar mit Leben und Entwicklung der Pflanze verbunden ist, daß er durch Umstände noch unbekannter Art unterdrückt werden kann, und daß er daher ebensowenig wie die von Klebs so erfolgreich bearbeiteten Erscheinungen rhythmischen Wachstums als „erblich fixiert" bezeichnet werden darf. Gleichwohl betrachte ich ihn als einen autonomen, d. h. als einen Rhythmus, der nicht Takt für Takt durch einen periodischen Wechsel der den in Entwicklung begriffenen Organismus umgebenden Außenweltsbedingungen (Licht, Wasserzufuhr, Salzzufuhr usw.) veranlaßt und angeregt wird. Ich glaube mich dabei einer Bezeichnungsweise und einer Unterscheidung zu bedienen, die zwar von Klebs wiederholt angefochten worden ist, die ich aber dennoch als logisch berechtigt, ja sogar als förderlich für die kausale Analyse der an Organismen beobachteten Wachstums- und Differenzierungsprozesse bezeichnen darf. Daß auch diejenigen Autoren, welche von autonomer Rhythmik im hier angeführten Sinne oder in einem ihm ähnlichen sprechen, das rhythmische Geschehen nicht anders als kausal bedingt verstehen, ist klar. Ebenso sind sich auch alle darin einig, daß nichts sich von selber ändert, daß jeder kleinste Anteil eines in Entwicklung, d. h. Veränderung begriffenen Gebildes nicht anders als „von außen" zu irgendwelchen Veränderungen gebracht wird. Für eine Kambiumzelle — um auf unseren speziellen Fall zurückzukommen — bedeuten jede benachbarte Kambiumzelle, die jungen Xylem- und Phloëmanteile usw. die Außenwelt: vielleicht gehen von dieser während der Entwicklung und des Dickenwachstums eines Nesselstengels rhythmische Wirkungen aus, welche der Betätigung des Kambiums die Form deutlich rhythmischer Reaktionen aufnötigen. Vielleicht müssen wir aber die Kambiumzelle selbst in noch kleinere Anteile uns zerlegt denken, um das Element bezeichnen zu können, welches durch rhythmische Anstöße von seiner „Außenwelt" zu rhythmischen Reaktionen gebracht wird.

Daß es logisch berechtigt ist, nicht nur die einen Organismus allseits umgebende tote Materie als seine Außenwelt zu bezeichnen, sondern auch jeden noch so kleinen oder großen lebenden Anteil eines Organismus als Außenwelt eines von ihm (dauernd oder vorübergehend physikalisch oder chemisch) beeinflußten anderen Anteils desselben Lebewesens in Rechnung zu setzen, wird man nicht bezweifeln; diese Gedankengänge führen zu der von Klebs für das am Organismus beobachtete autonome und aitionome Geschehen angestrebten einheitlichen Betrachtungsweise. Die Frage ist, ob diese Vereinheitlichung unter allen Umständen einen Gewinn bedeutet, und ob nicht auch ihre Ablehnung Vorteile haben kann. Um auch meinerseits durch ein Gleichnis meine Meinung zum Ausdruck zu bringen, schlage ich vor, einen Uhrmechanismus, der alle Stunden sein Läutewerk „spontan", „von selbst" oder „autonom" ertönen läßt, mit einem anderen zu vergleichen, der auch allstündlich in Tätigkeit tritt, aber nur dann, wenn „von außen her" – etwa durch die Hand des Menschen — allstündlich ein pünktlich sich wiederholender Eingriff vorgenommen wird. In beiden Fällen tönt die Glocke nur deswegen, weil für sie von außen, durch ein Hämmerchen etwa, der Anstoß kommt. Trotz dieser Übereinstimmung werden wir die beiden verglichenen Werke als durchaus verschieden bezeichnen, und aus ihrem unterschiedlichen Verhalten ohne weiteres auf wichtige Unterschiede in ihrem Bau, ihrer Struktur schließen wollen und dürfen. Analoge Unterschiede der Organismen in besonderen Terminis zum Ausdruck zu bringen, halte ich für den berechtigten Wunsch vieler Forscher; wenn sie sich hierbei des alten Ausdrucks der „Autonomie" bedienen, so mag man freilich bezweifeln, ob damit die Wahl auf den denkbar besten gefallen ist; ich bediene mich seiner, ohne ihn für sonderlich glücklich zu halten, und werde ihn fallen lassen, sobald ein besserer vorgeschlagen worden ist, der zu weniger Mißverständnissen Anlaß geben kann als er. An der Sache aber, d. h. an der terminologischen Unterscheidung eines durch rhythmische Veränderungen der einen ganzen Organismus umgebenden Außenwelt veranlaßten Periodik und derjenigen, die unabhängig von rhythmisch erfolgenden Wirkungen der Außenwelt zustande kommt, ist aber aus denselben Gründen festzuhalten, wie etwa an der Unterscheidung von Selbstdifferenzierung und abhängiger Differenzierung. Auch toten Systemen gegenüber trage ich kein Bedenken von autonomer Rhythmik zu sprechen, wenn ihre periodischen Reaktionen nicht die Antwort auf irgendwelche in gleichem Takt erfolgende Beeinflussungen seitens der das tote System umgebenden Außenwelt dar-

stellen: in diesem Sinne autonom erfolgt die Zonenbildung im Liesegang'schen Chromgelatinesystem[1]). Klebs' Einwand gegen meine Bezeichnungsweise[2]) kann ich nicht als zwingend anerkennen.

Die an Urtica gesammelten Beobachtungen lassen es ausgeschlossen erscheinen, daß irgendwelche rhythmisch wechselnde Außenweltsbedingungen — „Außenwelt" hier wie im folgenden als die Gesamtheit der außerhalb des ganzen Organismus liegenden Faktoren verstanden — die Anstöße zu einer im gleichen Takt erfolgenden rhythmischen Gewebedifferenzierung der Achsen und Wurzeln seien. Daher bezeichnen wir die Rhythmik, die in der Bänderung des Holzes sich ausspricht, als eine autonome. Hiermit soll aber nicht gesagt sein, daß die beobachtete Rhythmik von der Außenwelt unabhängig sei; vielmehr haben die vorhin mitgeteilten Beobachtungen es uns durchaus wahrscheinlich gemacht, daß bestimmte Kombinationen der Außenweltsbedingungen jene Rhythmik nicht zustande kommen und ein homogenes Gewebe entstehen lassen. Wollte man aus dem Umstand, daß bei bestimmten Außenweltsbedingungen kein Wechsel von zart- und derbwandigem Xylem sich geltend macht, folgern, daß dann, wenn solcher Wechsel auftritt, die Außenweltsbedingungen durch irgendwelchen rhythmischen Wechsel ihn unmittelbar veranlaßten, so läge ein Trugschluß vor. Vielmehr wird stets der Möglichkeit Rechnung zu tragen sein, daß — unabhängig von Konstanz oder Wechsel der Außenweltsbedingungen — im Organismus schon durch seine Lebenstätigkeit Veränderungen zustande kommen, und durch sie die Gewebedifferenzierung und andere Gestaltungsprozesse vorübergehend in andere Bahnen gelenkt werden, bis jene durch den Stoffwechsel des Organismus bedingte Veränderung wieder in Wegfall kommt oder wirkungslos wird[3]). Daß auch diese hypothetischen Stoffwechselprozesse — wie alle Lebensvorgänge — von der Außenwelt in der mannigfaltigsten Weise beeinflußt werden können, ist selbstverständlich, und die Annahme, daß bestimmte Außenweltsbedingungen jene periodischen Wirkungen vollkommen aufheben können, hat meines Erachtens nichts Gewaltsames. Auch anderen rhythmischen Prozessen gegenüber, z. B. bei Beurteilung

1) Küster, E., Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena 1913. — Ein Vergleich autonomer und aitionomer Zonenbildung in Gelatine bei Küster. Beiträge zur Kenntnis der Liesegang'schen Ringe und verwandter Phänomene II (Kolloid-Zeitschr. 1913, Bd. XIII, pag. 193).

2) Klebs, G., Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen (Biol. Zentralbl. 1917, Bd. XXXVII, pag. 373, 401).

3) Vgl. Küster, E., Über den Rhythmus im Leben der Pflanzen (Zeitschr. f. allg. Phys. 1916, Sammel-Ref., Bd. XVII, pag. 15, 39) und die dort zitierte Literatur.

des rhythmischen Wachstums, des Treibens und Ruhens usw., wird daran festzuhalten sein, daß bei denjenigen Objekten, bei welchen der Rhythmus durch bestimmte Außenweltsbedingungen aufgehoben und durch aperiodische Gestaltungsprozesse ersetzt werden kann, dann, wenn ihr Wachstum rhythmisch sich betätigt, keineswegs die Außenweltsbedingungen es sind, die durch rhythmischen Wechsel Takt für Takt jene Wachstums- und Gestaltungsrhythmik induziert hätten; vielmehr wird auch in solchen Fällen zu prüfen sein, ob die Rhythmik eine autonome ist, d. h. ob sie durch periodische im Innern des Organismus selbst zustande kommende Faktoren bedingt ist, deren Zustandekommen seinerseits freilich bestimmte Kombinationen der Außenweltsbedingungen, aber keinen rhythmischen Wechsel des letzteren voraussetzt. Sprossende Pilze wachsen rhythmisch: ihren Wachstumsrhythmus halte ich für einen autonomen, obwohl — wie bekannt — er sich durch bestimmte Außenwelts- oder Kulturbedingungen unterdrücken und sich das rhythmische sprossende Wachstum durch ein aperiodisches ersetzen läßt, das zylindrische Hyphen produziert.

Ungelöst bleibt die Frage, welcher Art die während des Wachstums und infolge der ihm zugrunde liegenden und durch sein Fortschreiten veranlaßten Stoffwechselvorgänge eintretenden Veränderungen der im Organismus waltenden Bedingungen sind, von welchen wir annahmen, daß sie in irgendwelchem Sinne rhythmisch sich ändern und das Kambium bzw. die von ihm gelieferten jugendlichen Zellen periodisch wechselnd beeinflussen. Wie bei allen autonom-periodischen Erscheinungen werden wir auch bei der hier behandelten annehmen dürfen, daß im Verlaufe der Entwicklung durch Bildung und Anhäufung irgendwelcher Stoffe oder durch Speicherung irgendwelcher Energie ein für uns vorläufig noch nicht umgrenzbares System aus einem labilen Gleichgewicht in ein stabiles übergeht[1]). Ob wir uns diesen Wechsel unter Zuhilfenahme übersättigter Lösungen und irgendwelcher Keimwirkungen[2]) — oder im Anschluß an die im Reich der Fermente anscheinend weit verbreitete Fähigkeit zu periodischem Wirken[3]) — oder auf anderen Ergebnissen der chemisch-physikalischen Forschung fußend von Fall zu Fall am einleuchtendsten erklären können werden, bleibt eine offene Frage.

---

1) Küster 1916, a. a. O.

2) Küster 1913, a. a. O.

3) Groll, J., Periodische Erscheinungen bei Fermenten als Folge ihrer kolloiden Beschaffenheit (Kolloid-Zeitschr. 1917, Bd. XXI, pag. 138).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: Über rhythmisches Dickenwachstum 621-640