

ZUR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER ZUWACHSZONEN- UND JAHRESRINGBILDUNG IN DEN TROPEN.

VON

CH. COSTER.

Fortsetzung von Vol. XXXVII.

IV. ZUSAMMENFASSUNG DER BEOBACHTUNGEN.

A. TROPISCHE ARTEN.

Wie man von vornherein wohl erwarten konnte, findet man in den Tropen, wo die Formen sich in endloser Fülle und Mannigfaltigkeit entwickelten, auch eine endlose Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen. Die Periodizität des Laubfalls und der Lauberneuerung bietet uns denn auch eine endlose Verschiedenheit der Erscheinungen, welche ganz allmählig in einander übergehen. Nicht allein das Verhalten der verschiedenen Arten ist ungleich, sondern auch das Verhalten derselben Art in der Jugend und im Alter, auf verschiedenen Standorten und in verschiedenem Klima ändert sich oft beträchtlich. Es ist daher nur ganz schablonenmässig, wenn ich hier versuchen werde, die Fülle der Erscheinungen zu klassifizieren, and man beachte wohl, dass die verschiedenen Klassen durch allmähliche Übergänge verbunden sind, dass auch viele Holzarten je nach äusseren Umständen bald in die eine, bald in die andere Klasse gestellt werden müssen. Ich werde erst von der Lauberneuerung das normale Verhalten der untersuchten Arten in einem periodisch trockenen Klima, wie Ost-Java es uns bietet, beschreiben, um dann später den Einfluss des Alters und des verschiedenen Standortes zu behandeln. Am Ende soll dann das Verhalten derselben Arten im feuchten Klima Buitenzorgs mit dem normalen Wachstum in Ost-Java verglichen werden.

Auch beim Dickenwachstum trifft man eine endlose Fülle allmählig ineinander übergehender Erscheinungen, sowohl bei dem Zusammenhang zwischen dem Dickenwachstum und der Zonenbildung als auch bei der Art der Zuwachszonen. In dieser Hinsicht findet man noch eine grössere Verschiedenheit als bei der Lauberneuerung, denn der Typus der Zuwachszonen ist oft bei verschiedenen Exemplaren innerhalb derselben Art, ja selbst oft auch in derselben Scheibe, grundverschieden, sodass man bei vielen Holzarten keine einheitliche Beschreibung der Zuwachszonen geben kann. Hieraus erhellt wohl, dass man ein ausgebreitetes Beobachtungsmaterial braucht, um einigermaßen zuverlässige Beschreibungen geben zu können. Dazu kommt dann noch, dass der Typus der Zuwachszonen in den dünneren Ästen oft von demjenigen im Hauptstamm sehr verschieden ist, sodass man auch hier wieder sehr vorsichtig sein muss beim Generalisieren, wie dies so oft von europäischen Botanikern infolge ungenügenden Beobachtungsmaterials getan wurde.

1. Die Lauberneuerung.

Von den untersuchten Arten beobachtete ich die folgenden ausschliesslich im feuchteren Klima West-Java's: *Pinus Merkusii* Jungh. et de Vr.; *Podocarpus cupressina* R. Br.; *Quercus pseudomolucca* Bl.; *Castanea argentea* Bl.; *Toona serrata* Roem.; *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.; *Alangium begoniifolium* Wang. Nur in Ost-Java kamen zur Beobachtung: *Acacia leucophloea* Willd.; *A. tomentosa* Willd.; *Cassia javanica* L.; *Butea monosperma* Taub.; *Azadirachta indica* Juss.; *Jatropha gossypifolia* L.; *Schleichera oleosa* Merr.; *Actinophora fragrans* R. Br.; *Eugenia cumini* Merr.; *Mimusops Kauki* L.

Die übrigen Arten wurden sowohl in Buitenzorg als in Ost-Java untersucht.

Das normale Verhalten in Ost-Java.

Viele Baumarten stehen in Ost-Java während längerer Zeit (1-3 Monate) kahl; diese Ruhe fällt dann immer in die Trockenzeit. Die Neubelaubung erfolgt entweder, nachdem die Regen wieder eingesetzt haben, oder sie vollzieht sich schon mitten in

der Trockenzeit oder am Ende derselben, wenn die Bodendürre also am grössten ist. In diese Gruppe fallen die Arten: *Moringa oleifera* Lam. (viele Vertreter werfen nicht alles Laub ab); *Albizia procera* Benth.; *Bauhinia malabarica* Roxb.; *Cassia javanica* L.; *C. Fistula* L.; *Erythrina spec. div.*; *Poinciana regia* Boj.; *Pterocarpus indicus* Willd.; *Toona Sureni* Roem. (nicht alle Vertreter stehen kahl); *Phyllanthus Emblica* L.; *Spondias dulcis* Forst.; *Lannea grandis* Endl.; *Gossampinus heptaphylla* Bakh.; *Ceiba pentandra* Gaertn.; *Homalium tomentosum* Bth.; *Lagerstroemia speciosa* Pers.; *Plumiera acuminata* Ait.; *Tectona grandis* L. f.; *Peronema canescens* Jack.

Im Allgemeinen fällt der Haupttrieb bei der Neubelaubung in den Anfang der Regenzeit, obschon *Pterocarpus indicus* Willd. sich schon im August wieder neu belaubt und viele andere Vertreter dieser Gruppe schon mehr oder weniger im September-Oktober treiben, bevor noch die Regen eingesetzt haben.

Eine zweite Gruppe umfasst die Arten, die während des Generalwechsels nur kurze Zeit (einige Tage bis etwa 2 Wochen lang) kahl stehen. Dieser Hauptwechsel fällt meistens in die Trockenzeit. Hieher gehören: *Enterolobium Saman* Prain.; *Pithecolobium umbellatum* Benth.; *Acacia leucophloea* Willd.; *Tamarindus indica* L. (der Generalwechsel fällt in die Monate September bis Dezember, der Baum steht aber nicht kahl); *Peltophorum ferrugineum* Benth. (davon gibt es aber auch Vertreter, die in der Regenzeit wechseln); *Butea monosperma* Taub. (fast nie ganz kahl, meistens aber kahle Blüten-Äste); *Melia Azedarach* L.; *Swietenia Mahagoni* Jack. (auch wohl Generalwechsel in der Regenzeit); *Azadirachta indica* Juss.; *Schleichera oleosa* Merr.; *Sterculia foetida* L.; *Terminalia Catappa* L. (zweimal pro Jahr Generalwechsel, einmal in der Regenzeit und einmal in der Trockenzeit); *Eugenia cumini* Merr. (im August Generalwechsel, bisweilen nochmals im März).

Bei der dritten Gruppe, den immergrünen Arten, gibt es verschiedene die sich stark lichten wenn die Dürre lange anhält, ohne jedoch ganz kahl zu stehen. Mit dem Einsetzen der Regen fängt dann eine energische Laubentfaltung an. Hierher gehören: *Artocarpus integra* Merr.; *Anona muricata* L.; *Acacia tomentosa*

Willd.; *Leucaena glauca* Benth.; *Sesbania grandiflora* Pers.; *Acalypha* spec. div.; *Jatropha gossypifolia* L. (in extremen Fällen ganz kahl); *Actinophora fragans* R. Br. (bisweilen ganz kahl); *Hibiscus tiliaceus* L.; *H. schizopetalus* Hook. f.; *Aegle marmelos* Correa. (oft kahl); *Psidium Guajava* L.; *Thevetia nerifolia* Juss.; *Lantana Camara* L. (bisweilen kahl, dann sind die feineren Ästchen vertrocknet); *Pluchea indica* Less.

Das ganze Jahr hindurch immer vollblaubt stehen: *Artocarpus communis* Forst.; *Ficus Kurzii* King.; *Streblus asper* Lour.; *Cassia siamea* L.; *Achras Sapota* L.; *Mimusops Kauki* L.

Von diesen immergrünen Arten gibt es verschiedene, die immerfort mehr oder weniger an allen Knospen treiben, soweit die Endknospe nicht in einen Blütenstand umgebildet wird (*Anona muricata* L.; *Artocarpus communis* Forst.; *Leucaena glauca* Benth.; *Sesbania grandiflora* Pers.; *Acalypha* spec. div.; *Hibiscus tiliaceus* L.; *H. schizopetalus* Hook. f.; *Thevetia nerifolia* Juss.; *Pluchea indica* Less.). Es gibt auch solche, die immerfort treibende nebst ruhenden Knospen aufweisen (*Achras Sapota* L.), während die übrigen dann und wann während kürzerer oder längerer Zeit keine Laubentfaltung aufweisen.

Einfluss des Alters und des Standortes.

Im Allgemeinen zeigen die jüngeren (kleineren) Exemplare einer beliebigen Art ein länger anhaltendes Sprosswachstum als die älteren Vertreter. So gibt es viele Bäume, bei denen die grossen Exemplare eine ausgeprägte periodische Laubentfaltung und Lauberneuerung zeigen, während die jungen Bäumchen ununterbrochen weiter wachsen. Besondere deutlich sieht man diese Erscheinung bei *Enterolobium Saman* Prain.; *Poinciana regia* Boj.; *Melia Azedarach* L.; *Schleichera oleosa* Merr.; *Terminalia Catappa* L.; *Tectona grandis* L. f. Mit dem weiteren Wachstum stellt sich dann allmählig bei den meisten Arten eine periodische Knospenruhe ein, die allmählig länger und fester wird. Es gibt nur wenige Ausnahmen, bei denen das Knospenwachstum vom ersten Anfang an sich schubweise vollzieht; es sind nur Arten, die eine sehr ausgeprägte schubweise Knospenentfaltung zeigen (*Mangifera*, *Brownea*, *Amherstia*, *Cynometra*, *Hevea*).

Diese Erscheinung rührt von dem Verhältniss zwischen Laub und Wurzel her: bei den jungen Pflänzchen sind die Wasser (und Nährsalz) aufnehmenden Organe im Verhältniss zu den wasserabgebenden stärker entwickelt als bei den älteren Exemplaren. Wenn wir jetzt an einem alten Baum dieses günstige Verhältniss wieder künstlich herstellen, z. B. durch eine Aufastung, dann zeigen die neu gebildeten Sprosse wieder die Jugendmerkmale: grössere Blätter, schnelles und lang anhaltendes ununterbrochenes Wachstum. Dasselbe zeigt sich auch, wenn der Baum autonom Äste entwickelt, die in günstiger Lage von Wasser- und Nährsalzversorgung sind (Wasserreiser). Endlich findet man auch analoge Erscheinungen bei gleich grossen Exemplaren, von denen das eine in gutem feuchten Boden wächst, das andere auf dürrem hageren Standort steht. Man kann also den Satz aufstellen, dass die Periodizität im Sprosswachstum desto stärker ausgeprägt sein wird, je älter (grösser) die Pflanzen werden und je dürre und magerer der Standort ist.

Vergleich zwischen der Laubperiodizität in Ost-Java und Buitenzorg.

Wie aus dem Vorhergehenden hervorgeht, haben diejenigen Arten, die ein periodisches Verhalten zeigen, sich in Ost-Java dem periodischen Klima angepasst. Die während längerer Zeit kahlstehenden Arten sind während der Trockenzeit kahl; bei den Arten, die periodisch einen Generalwechsel einhalten, fällt dieser Vorgang im Allgemeinen in die Trockenzeit. Nur bei *Terminalia Catappa* L. fällt der eine der halbjährigen Laubwechsel in die Regenzeit, während bei einigen anderen Arten die grösste Mehrzahl der Exemplare wohl in der Trockenzeit wechseln, aber es doch auch Vertreter gibt, die es in der Regenzeit tun (*Peltophorum ferrugineum* Benth.; *Tamarinthus indica* L.; *Swietenia Mahagoni* Jack.).

In Buitenzorg jedoch ist das Verhalten viel unregelmässiger: im Allgemeinen wird die etwa vorhandene Ruheperiode wohl eingehalten, sie ist aber für die verschiedenen Individuen oder oft schon für die verschiedenen Äste eines einzigen Baumes verschieden. Es gibt aber auch Arten, die sich in Buitenzorg und

in Ost-Java ganz gleich verhalten, während andere Arten eine Mittelstellung zwischen diesen beiden extremen Fällen aufweisen. Die in Ost-Java immergrünen Arten sind in Buitenzorg auch immergrün; die Erscheinung, dass einige davon in Ost-Java sich am Ende der Trockenzeit lichten, trifft man in Buitenzorg nicht an, dort ist die Krone immer vollbelaubt.

Von den in Ost-Java während längerer Zeit kahlstehenden Arten sind in Buitenzorg *Bauhinia malabarica* Roxb., *Cassia Fistula* L., *Phyllanthus Emblica* L., *Homalium tomentosum* Bth., *Lagerstroemia speciosa* Pers. und *Tectona grandis* L. f. meistens immergrün; der periodische Laubwechsel hat sich bei diesen Arten entweder ganz unregelmässig über die verschiedenen Ästen verteilt oder es vollzieht sich der Laubwechsel wohl innerhalb einer Frist von 1-2 Monaten, immerhin doch astweise und ohne dass der Baum ganz kahl steht. Die verschiedenen Exemplare zeigen aber oft ein recht verschiedenes Verhalten.

Von dieser Gruppe stehen andere Arten in Buitenzorg wohl meistens während kurzer Zeit kahl, aber diese Periode fällt nicht in die Trockenzeit, sondern ist für die verschiedenen Exemplare verschieden und unregelmässig über das ganze Jahr oder einen grossen Teil des Jahres verteilt: *Albizzia procera* Benth., *Pterocarpus indicus* Willd., *Toona Sureni* Roem. Diese letzte Art wechselt in Ost-Java einmal pro Jahr das Laub, während sie es im Urwalde von Tjibodas alle 8 Monate tut (für die verschiedenen Exemplare jedoch zu verschiedenen Zeiten). Ein ganz analoges Verhalten zeigt auch *Toona serrata* Roem., die in Buitenzorg auch ungefähr alle 8 Monate das Laub wechselt, während sie es einmal pro Jahr im periodisch winterkalten Klima Vorder-Indiens tut.

Endlich gibt es in dieser Gruppe aber auch eine Anzahl Arten, die ganz wie in Ost-Java während der Trockenzeit lange kahl stehen. Es sind dies: verschiedene *Erythrina*-Arten, *Poinciana regia* Boj., *Spondias dulcis* Forst., *Lannea grandis* Endl. (von dieser Art kann man sowohl Vertreter finden, die sich in der Trockenzeit nur lichten als auch solche, die 2-3 Monate lang kahl stehen, während ich auch kleinere Krüppelbäumchen sah, die während der Regenzeit lange ohne Laub standen!), *Gossam-*

pinus heptaphylla Bakh., *Ceiba pentandra* Gaertn. (die Vertreter dieser Art stehen meistens nur einige Wochen kahl gegen einige Monate in Ost-Java), *Plumiera acuminata* Ait. und *Peronema canescens* Jack.

Von der zweiten Gruppe, die in Ost-Java meistens in der Trockenzeit einen Generalwechsel hält, wobei der Baum oft kurze Zeit kahl steht, gibt es Arten, die in Buitenzorg in denselben Monaten das Laub wechseln wie in Ost-Java. Es sind dies: *Enterolobium Saman* Prain. (Juli-August); *Sterculia foetida* L. (Mai-Juni); *Terminalia Catappa* L. (ungefähr im März und im August-September). Es ist wohl wahrscheinlich, dass die schwach ausgeprägte Trockenzeit in Buitenzorg genügt, um für diese Arten die Periodizität des Laubwechsels festzustellen, zumal da z. B. *Enterolobium Saman* Prain. in Burma seinen Generalwechsel in einem anderen Monat (April-Mai), aber auch während der Trockenzeit, abhält.

Die anderen Vertreter dieser Gruppe zeigen in Buitenzorg auch wohl einen Generalwechsel, dieser ist aber nicht so fest bestimmt, sondern fällt auch oft ausserhalb der Trockenzeit oder ganz regellos durch das ganze Jahr hindurch. Dabei gibt es Arten, die astweise wechseln (*Peltophorum ferrugineum* Benth.). Es gibt Arten, bei denen ich mit Gewissheit verfolgen konnte, dass der Generalwechsel in Buitenzorg auch einmal pro Jahr geschieht (*Melia Azedarach* L. und aus der ersten Gruppe *Albizzia procera* Benth. und *Pterocarpus indicus* Willd.; wahrscheinlich auch *Lagerstroemia speciosa* Pers.), aber auch solche, bei denen ich eine kürzere Dauer zwischen zwei aufeinander folgenden Generalwechseln beobachtete (*Tamarindus indica* L.).

Man sieht aus dem Vorhergehenden, dass auch hier wieder das Verhalten der verschiedenen Arten ganz verschieden ist, dass es solche gibt, bei denen die Periodizität so fest durch innere Ursachen bestimmt wird, dass sie über der ganzen Insel Java dasselbe Verhalten zeigen, während andere im feuchteren Klima West-Javas ihre Periodizität teilweise verlieren, teilweise nach den Ästen verlegen, sodass diese ein autonomes Verhalten zeigen. Dazu gibt es alle möglichen Zwischenstufen, sowohl innerhalb derselben Art als auch zwischen den verschiedenen

Arten. Es stellt sich auch hier wieder heraus, wie immer, wenn man sich mit einer grossen Gruppe von Erscheinungen befasst, dass man nicht verallgemeinern darf, sondern dass es alle denkbaren verschiedenen Reaktionen der Lebewesen auf dieselben äusseren Umstände gibt, Reaktionen, die, wurzelnd in der erblich fixen Anlage, durch die äusseren Umstände ausgelöst werden.

2. Das Dickenwachstum.

Gerade wie es von der Laubperiodizität gesagt werden konnte, dass man hier eine endlose Fülle allmählig ineinander übergehender Erscheinungen antrifft, so ist es auch mit dem Dickenwachstum und der daraus hervorgehenden Zonenbildung bewandt. Da aber das Dickenwachstum in enger Beziehung zur Lauberneuerung steht, werden wir erst diesen Zusammenhang näher erörtern, um uns dann dem Verhältniss der Kambialtätigkeit zur Zonenbildung zuzuwenden. Weiter werden wir die anatomischen Merkmale der Zuwachszonen beschreiben, die verschiedenen Typen und die Variationen innerhalb einer Art, um schliesslich den Einfluss der äusseren Umstände auf die Ausbildung dieser Zuwachszonen zu besprechen, die paläoklimatologische Frage zu berühren und nachzugehen, in wie weit die Abzählung der Zuwachszonen einen brauchbaren Masstab für die Altersbestimmung ergibt.

a. Zusammenhang zwischen der Lauberneuerung und der Kambialtätigkeit.

Es besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Ausbildung neuer Laubtriebe und dem Dickenwachstum, wie dies von Jost schon im Jahre 1891 für europäische Verhältnisse nachgewiesen wurde. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Ausbildung neuer Laubtriebe auch ein starkes Dickenwachstum zufolge hat. Wenn die Blattbildung aufhört, aber die Blätter selbst noch gut funktionieren, nimmt das Dickenwachstum wohl ab, aber es fährt der Baum doch noch immer fort, in die Dicke zu wachsen. Wenn dann aber die Blätter alt und funktionsunfähig werden, nimmt auch das Dickenwachstum ab und hört allmählig auf; wenn der Baum kahl steht, ist im Allgemeinen auch das Dickenwachstum ganz eingestellt. In wie weit zwischen beiden Vorgängen ein

Kausalzusammenhang besteht, werden wir im zweiten, experimentellen Teil näher erörtern, hier genüge nur die Feststellung der Tatsachen.

Die erörterten Verhältnisse lassen sich ganz gut an den verschiedenen Gruppen der untersuchten Baumarten verfolgen. Die immergrünen Arten, die immer mehr oder weniger an allen Knospen treiben, oder solche, die immer treibende nebst ruhenden Knospen aufweisen, zeigen auch ein ununterbrochenes Dickenwachstum; wenn durch Dürre oder andere äussere Umstände das Sprosswachstum herabgemindert oder ganz eingestellt wird, nimmt auch das Dickenwachstum ab oder es hört auf. Die Immergrünen, die periodisch, aber mit kurzen Intervallen treiben, zeigen auch ein immerwährendes Dickenwachstum (*Ficus Kurzii* King.); diejenigen aber, bei denen die auf einander folgenden Treibperioden weit auseinander liegen, zeigen wohl eine periodische Stockung im Dickenwachstum (*Actinophora fragrans* R. Br.; *Tamarindus indica* L.). Von diesen Arten bis zur anderen Gruppe, welche die Bäume mit einem periodischen Generalwechsel des Laubes umfasst, wobei sie oft während einiger Tage kahl stehen, ist nur ein geringer Übergang. Viele Vertreter dieser Gruppe sind immergrün, indem das alte Laub noch nicht ganz abgeworfen ist, bevor das neue wieder hervorsprosst. Doch zeigen sie alle während des Generalwechsels eine deutliche Stockung im Dickenwachstum. Die Vertreter der Gruppe endlich, welche die lange kahlstehenden Arten umfasst, zeigen das besprochene Verhalten am schönsten: Ruhe des Kambiums während des Kahlstehens, kräftiges Dickenwachstum in der ersten Periode der Neubelaubung, allmähliche Herabminderung des Dickenwachstums mit dem Alterwerden des Laubes und gänzlichliches Aufhören des Dickenwachstums gegen Ende der Vegetationsperiode.

In seltenen Fällen glaube ich, dass einigen Arten während des Kahlstehens noch die letzten abgeschiedenen Elemente nachträglich verholzen und verdicken. Ich habe nämlich bei lange laublos stehenden Arten im Anfang der Ruheperiode noch öfters halbverdickte Holzzellen an der Peripherie gesehen, die sich später nicht mehr auffinden liessen (*Moringa oleifera* Lam.; *Erythrina*; *Spondias dulcis* Forst.; *Gossampinus heptaphylla* Bakh.; *Plumiera*

acuminata Ait.). Wahrscheinlich werden diese letzten Elemente noch nachträglich beendet.

β. *Zusammenhang zwischen der Kambialtätigkeit und der Ausbildung von Zuwachszonen.*

REICHE hat in seiner Abhandlung über das Dickenwachstum chilenischer Holzgewächse auf S. 107 ein Schema aufgestellt, wie vom logisch-formalen Standpunkte aus die in den successiven Vegetationsperioden gebildeten Zuwächse sich aneinander legen können. Es zeigt sich, dass alle als logisch möglich hingestellten Fälle in unserem Beobachtungsmaterial auch tatsächlich verwirklicht sind, obwohl REICHE selber zweifelte, ob alle aufgestellten Möglichkeiten auch in der Natur verwirklicht sein würden; ein schöneres Beispiel für die endlose Mannigfaltigkeit der tropischen Natur könnte es kaum geben! Im Folgenden werden ich die Reiche'sche Einteilung beibehalten.

Man beachte aber wohl, dass der Typus der Zuwachszonen innerhalb derselben Art, ja oft an derselben Scheibe ganz verschieden sein kann, dass überdies die kleineren Äste oft eine ganz verschiedene Zonenbildung zeigen als der Hauptstamm, sodass in den verschiedenen Abteilungen genannten Arten nur nach dem Verhalten eines bestimmten Typus ihrer Zuwachszonen dazu gestellt werden können, dass man aber immer andere Beispiele derselben Art mit abweichendem Typus finden kann.

I. DAS DICKENWACHSTUM ERFÄHRT ZU KEINER ZEIT EINE UNTERBRECHUNG.

A. DIE ZU VERSCHIEDENEN ZEITEN GEBILDETEN ZUWÄCHSE SIND UNTER SICH GLEICH.

Hierher gehören: Die meisten der immergrünen Holzarten unter günstigen, gleichmässigen äusseren Umständen, besonders *Anona muricata* L. (in West-Java) *Jatropha gossypifolia* L., *Acalypha* sp., *Hibiscus schizopetalus* Hook. f., *Alstonia scholaris* R. Br., *Pluchea indica* Less.

B. DIE ZU VERSCHIEDENEN ZEITEN GEBILDETEN ZUWÄCHSE SIND UNTER SICH UNGLEICH.

Hierher gehören die unter I A genannten Arten, wenn sie sich unter ungünstigen, ungleichmässigen äusseren Umständen befinden. Weiter gehören hierher alle anderen immergrünen Arten. Die Zonenbildung wird hervorgerufen durch:

1. *Ungleiche Qualität der Elemente.*

Das reinste Beispiel dieser Art bilden die Coniferen *Pinus Merkusii* Jungh. et de Vr. und *Podocarpus cupressina* R. Br., bei denen die Zuwachszonen nur durch qualitativ verschiedene Tracheiden hervorgerufen werden.

Als anderes Beispiel nenne ich *Psidium Guajava* L.

2. *Ungleiche Quantität der Elemente.*

Es gehören (mehr oder weniger rein) in diese Gruppe: *Artocarpus communis* Forst; weiter *Ficus Kurzii* King., *Streblus asper* Lour.; auch die Leguminosen, bei denen die abwechselnden Libriform- und Parenchymbänder aus gleichartigen Zellen bestehen, die aber in verschiedener Anzahl vertreten sind, sodass die Streifen im Herbstholz schmaler sind: *Cassia siamea* Lam., bisweilen aber auch mit einem Parenchymbändchen; *Sesbania grandiflora* Pers.

3. *Ungleiche Qualität und Quantität der Elemente.*

Viele der Immergrünen gehören in diese Gruppe, wenn die Zuwachszone gebildet wird sowohl durch z. B. grössere Gefässe im Frühholz als auch durch eine Anhäufung derselben, oder wo ein Parenchymband zusammengeht mit einer Anhäufung von Gefässen oder von Libriformfasern. Einige Beispiele sind: *Quercus pseudomolucca* Bl.; *Castanea argentea* Bl.; *Artocarpus integra* Merr.; *Acacia tomentosa* Willd.; *Thevetia nerifolia* Juss.

II. DAS DICKENWACHSTUM WIRD DURCH EINE IN BESTIMMTEN INTERVALLEN WIEDERKEHRENDE RUHEPERIODE DES KAMBIUMS UNTERBROCHEN.

A. DIE PERIODISCHEN ZUWÄCHSE SIND EINANDER GLEICH.

Obschon dieser Fall auf den ersten Blick sehr unwahrscheinlich scheint, ist er doch an vielen tropischen Arten mehr oder weniger schön aufzufinden. Am reinsten trifft man ihn bei *Plumiera acuminata* Ait., wo das Holz fast keine Zonenbildung aufweist und doch das Kambium mehrere Monate hintereinander ruht. Aber auch *Erythrina spec.*, *Lannea grandis* Endl., *Spondias dulcis* Forst., *Gossampinus heptaphylla* Bähk. und *Ceiba pentandra* Gaertn. zeigen diese Erscheinung oft stellenweise oder in verschiedenen Jahren.

B. DIE PERIODISCHEN ZUWÄCHSE SIND VON EINANDER VERSCHIEDEN.

1. Nach Qualität.

Hierher gehören die Arten, bei denen der Zuwachsring nur durch ein Parenchymbändchen oder durch eine radiale Verkürzung der letzten Librifasern in übrigens homogenem Holz angedeutet wird, wie z. B. *Albizzia procera* Benth.; *Tamarindus indica* L.; *Poinciana regia* Boj.; *Azadirachta indica* Juss.; *Schleichera oleosa* Merr.; *Aegle marmelos* Correa.; *Homalium tomentosum* Bth.

2. Nach Quantität.

Hier könnte man die Holzarten unterbringen, die eine Zonenbildung aufweisen, nur angedeutet durch das Schmälerwerden der abwechselnden Librifasern- und Parenchymstreifen im Herbstholz (*Barhinia malabarica* Roxb.; *Cassia Fistula* L. und *C. javanica* L.) oder solche, bei denen die Gefässe im Spätholz dichter aneinander gerückt sind (*Enterolobium Saman* Prain.).

3. Nach Qualität und Quantität.

Der häufigste Typus in dieser Gruppe umfasst die Holzarten, deren Frühholz von grösseren und mehreren Gefässen gebildet wird, die in einem Parenchymstreifen eingebettet sind: *Toona serrata* Roem. und *T. Sureni* Roem.; *Melia Azedarach* L.; *Lager-*

stroemia speciosa Pers.; *Alangium begoniifolium* Wang.; *Tectona grandis* L. f.; *Peronema canescens* Jack. Aber es gibt noch andere Typen, die in diese Gruppe gehören, so z. B. *Pterocarpus indicus* Willd. mit schmäleren Librifasernbündchen im Spätholz und grösseren Gefässen im Frühholz.

Wenn wir uns jetzt einmal statistisch die Beziehung zwischen Kambiumruhe (oder zwischen Kahlstehen der Bäume) und Ausbildung von Zuwachszonen in einer Tabelle zusammenstellen, dann lassen sich vielleicht doch Gesetzmässigkeiten aufzeigen, die sonst in der Fülle der Erscheinungen unbeobachtet bleiben würden. Die Tabelle gibt für alle untersuchten tropischen und eingeführten Arten die Beziehung zwischen zeitweiliger Kahlstehen und Zonenbildung an. Die erste Gruppe umfasst die Arten, die während längerer oder kürzerer Zeit kahl stehen. Die zweite Gruppe umfasst die Arten, die meistens wohl nicht kahl stehen, sich aber beim periodischen Laubwechsel doch stark lichten. Die dritte Gruppe umfasst die Immergrünen im engeren Sinne. Selbstverständlich gibt es viele Arten, von denen je nach äusseren Umständen die einzelnen Vertreter einmal in die eine Gruppe, ein anderes Mal in die andere Gruppe gehören; sie wurden dann aber da untergebracht, wo sie meistens hineinfallen. Eine Unterscheidung zwischen Ost- und West-Java wurde nicht gemacht, weil eben die Lauberneuerung und daher auch die Kambialtätigkeit bei den meisten, in Ost-Java periodisch kahlstehenden oder periodisch das Laub wechselnden Arten, dieselbe Erscheinung auch in West-Java zeigen, wenn auch dort oft unregelmässiger oder astweise autonom. So wurden auch die Holzarten, bei denen sich der Laubwechsel astweise vollzieht (die aus den gemässigten Gegenden in Tjibodas eingeführten Arten), die also als Ganzes betrachtet nicht kahl stehen, wohl aber astweise, in die Gruppe der kahlstehenden Arten untergebracht. (Siehe Tabelle S. 14 und 15).

Aus der Tabelle geht hervor, dass man scharfe, deutliche und ringsum geschlossene Zuwachszonen bei den tropischen Arten nur bei zeitweise kahlstehenden Bäumen findet, ausgenommen bei der sehr plastischen Art *Lantana*, wo die Zuwachszonen auch (und sehr leicht) ausgebildet werden, obschon die Pflanze nicht

	I kahlstehend			II laubwechselnd			III immergrün		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1. <i>Pinus Merkusii</i> Jungh. et de Vr.								×	
2. <i>Podocarpus cupressina</i> R. Br. . . .									×
3. <i>Quercus pseudomolucca</i> Bl.									×
4. <i>Castanea argentea</i> Bl.						×			
5. <i>Artocarpus integra</i> Merr.									×
6. <i>A. communis</i> Forst.									×
7. <i>Ficus Kurzii</i> King.								×	
8. <i>Streblus asper</i> Lour.									×
9. <i>Magnolia Blumei</i> Prantl.					×				
10. <i>Anona muricata</i> L.									×
11. <i>Moringa oleifera</i> Lam.			×						
12. <i>Enterolobium Saman</i> Prain.						×			
13. <i>Pithecolobium umbellatum</i> Benth.						×			
14. <i>Albizia procera</i> Benth.		×							
15. <i>Acacia tomentosa</i> Willd.									×
16. <i>Acacia leucophloea</i> Willd.						×			
17. <i>Leucaena glauca</i> Benth.									×
18. <i>Adenanthura microsperma</i> T. et B.					×				
19. <i>Tamarindus indica</i> L.					×				
20. <i>Bauhinia malabarica</i> Roxb.		×							
21. <i>Cassia Fistula</i> L.		×							
22. <i>Cassia javanica</i> L.		×							
23. <i>Cassia siamea</i> Lam.									×
24. <i>Erythrina</i> sp. div.			×						
25. <i>Poinciana regia</i> Boj.			×						
26. <i>Peltophorum ferrugineum</i> Benth.					×				
27. <i>Sesbania grandiflora</i> Pers.									×
28. <i>Pterocarpus indicus</i> Willd.	×								
29. <i>Butea monosperma</i> Taub.			×						
30. <i>Toona serrata</i> Roem.	×								
31. <i>Toona Sureni</i> Roem.	×								
32. <i>Melia Azedarach</i> L.	×								
33. <i>Swietenia Mahagoni</i> Jack.		×							
34. <i>Azadirachta indica</i> Juss.					×				
35. <i>Phyllanthus Emblica</i> L.		×							
36. <i>Hevea brasiliensis</i> Muell. Arg. . .		×							
37. <i>Jatropha gossypifolia</i> L.									×
38. <i>Acalypha</i> spec. div.									×
39. <i>Spondias dulcis</i> Forst.			×						
40. <i>Lansea grandis</i> Endl.		×							
41. <i>Schleichera oleosa</i> Merr.		×							
42. <i>Actinophora fragrans</i> R. Br. . . .					×				
43. <i>Hibiscus tiliaceus</i> L.									×
44. <i>Hibiscus schizopetalus</i> Hook. f. . .									×

1) scharfe, ringsum geschlossene Zuwachszonen. 2) weniger scharfe, etwas unregelmässige Zuwachszonen.
3) sehr unscharfe oder stellenweise gar keine Zuwachszonen.

	I kahlstehend			II laubwechselnd			III immergrün		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
45. <i>Gossampinus heptaphyllu</i> Bakh. . .			×						
46. <i>Ceiba pentandra</i> Gaertn.			×						
47. <i>Sterculia foetida</i> L.			×						
48. <i>Aegle marmelos</i> Correa.		×							
49. <i>Homalium tomentosum</i> Bth.	×								
50. <i>Lagerstroemia speciosa</i> Pers.	×								
51. <i>Terminalia Catappa</i> L.			×						
52. <i>Eugenia cumini</i> Merr.					×				
53. <i>Psidium Guajava</i> L.									×
54. <i>Alangium begoniifolium</i> Wang. . .	×								
55. <i>Achras Sapota</i> L.									×
56. <i>Mimusops Kauli</i> L.								×	
57. <i>Alstonia scholaris</i> R. Br.									×
58. <i>Thevetia nerifolia</i> Juss.									×
59. <i>Lantana Camara</i> L.					×				
60. <i>Plumiera acuminata</i> Ait.			×						
61. <i>Tectona grandis</i> L. f.	×								
62. <i>Peronema canescens</i> Jack.	×								
63. <i>Pluchea indica</i> Less.								×	
	9	10	10	1	7	4	0	4	18
1. <i>Pinus halepensis</i> Mill.									×
2. <i>Pinus palustris</i> Mill.									×
3. <i>Taxodium distichum</i> Rich.							×		
4. <i>Cupressus fastigiata</i> D. C.									×
5. <i>Cupressus funebris</i> Endl.									×
6. <i>Salix babylonica</i> L.							×		
7. <i>Alnus maritima</i> Nutt.									×
8. <i>Fagus sylvatica</i> L.	×								
9. <i>Castanea sativa</i> Mill.						×			
10. <i>Quercus pedunculata</i> Ehrh.						×			
11. <i>Morus alba</i> L.	×								
12. <i>Magnolia obovata</i> Thunb.	×								
13. <i>Magnolia grandiflora</i> L.					×				
14. <i>Berberis vulgaris</i> L.	×								
15. <i>Pirus Malus</i> L.		×							
16. <i>Rosa</i> spec. div.									×
17. <i>Prunus Puddum</i> Roxb.	×								
18. <i>Prunus persica</i> Stokes.	×								
19. <i>Buxus sempervirens</i> L.									×
20. <i>Acer palmatum</i> Thunb.								×	
21. <i>Ilex latifolia</i> Thunb.									×
22. <i>Sambucus canadensis</i> L.									×
	6	1	0	1	2	0	2	1	9

1) scharfe, ringsum geschlossene Zuwachszonen. 2) weniger scharfe, etwas unregelmässige Zuwachszonen.
3) sehr unscharfe oder stellenweise gar keine Zuwachszonen.

kahl steht, sondern nur eine Zuwachsstockung durchmacht. Das will aber nicht sagen, dass es keine Vertreter der kahlstehenden Arten gibt, die, auch wenn sie das Laub nicht ganz abwerfen, sondern nur eine Zeitlang das Wachstum einstellen, keine scharfen Zuwachszonen ausbilden; unsere Tabelle befasst sich nur mit der Art als Ganzes und die einzelnen Vertreter können ein recht abweichendes Verhalten zeigen.

In der Gruppe der kahlstehenden Arten findet man etwa ebenso viele Arten, die scharfe, wie solche, die weniger scharfe und etwas unregelmässige Zuwachszonen bilden, und auch solche, die sehr unscharfe oder stellenweise gar keine Zuwachszonen zeigen. Bei den nicht kahlstehenden, aber das Laub wechselnden Arten brachte ich *Lantana Camara* unter, obwohl diese Art schwer bei einer der drei Gruppen untergebracht werden kann; eigentlich ist die Art im gleichmässigen Klima immergrün, aber in Ost-Java wirft sie in der Trockenzeit sehr viel Laub ab und steht dann fast kahl. Deshalb stelle ich die Art nur in die zweite Gruppe.

Diese Art ist dann die einzige in der zweiten Gruppe, die scharfe geschlossene Zuwachszonen ausbildet. Die anderen Arten bilden entweder ziemlich deutliche Zonen aus (7) oder sehr unscharfe (4).

Die Gruppe der Immergrünen umfasst endlich keine Arten mit scharfen deutlichen Zuwachszonen, nur wenige (4) mit ziemlich scharfen und die Mehrzahl (18) mit undeutlichen Zuwachszonen. Es zeigt sich also aus der Tabelle eine schöne Übereinstimmung zwischen Lauberneuerung und Zuwachszonen, aber nur in dem Sinne, dass die Arten mit sehr deutlichen Zonen alle kahl stehen, solche mit ziemlich deutlichen Zonen zum grössten Teil kahl stehen oder einen ausgesprochenen Laubwechsel zeigen, während die Arten mit unscharfen oder gar keinen Zuwachszonen grösstenteils zu den Immergrünen gehören. Es darf der Satz aber nicht umgekehrt werden, denn auch bei einem Drittel der kahlstehenden Arten werden keine scharfen und deutlichen Zuwachszonen ausgebildet.

Bei den aus der gemässigten Zone eingeführten Arten treffen wir eine analoge Erscheinung; auch hier scharfe Zuwachszonen

meistens bei den kahlstehenden Arten, unscharfe bei den Immergrünen. Dieser Satz soll aber mit einiger Einschränkung aufgefasst werden, denn die Beobachtungen beziehen sich nur auf das gleichmässige Gebirgsklima von Tjibodas, während viele dieser Immergrünen in einem periodischen Klima wohl scharfe Zuwachszonen ausbilden (Europa). Dann fällt uns noch die Erscheinung auf, dass zwei Immergrünen, *Salix* und *Taxodium*, doch scharfe und deutliche Zuwachszonen ausbilden, ohne kahl zu stehen. Man wir dies vielleicht einer erblich fixierten Periodizität der Kambialzone zuschreiben müssen, die nur in schwachem Zusammenhang mit der Laubperiodizität steht.

γ. Anatomische Merkmale der Zuwachszonen.

Eines der am meisten hervortretenden Merkmale der Zuwachszonenbildung in den Tropen ist die grosse Verschiedenheit der anatomischen Verhältnisse, die das Hervortreten verschiedener Bänder oder Linien im Holze verursachen, aber nicht nur eine Verschiedenheit, die sich auf die verschiedenen Arten beschränkt, sondern die man auch innerhalb derselben Art antrifft. Bei den europäischen Holzarten findet man viel konstantere Merkmale des Jahresringes. Die folgenden Merkmale trifft man sehr oft, entweder nur allein oder kombiniert mit anderen Merkmalen, bei der Ausbildung der Zuwachszonen:

Eine radiale Verkürzung der letzten Spätholz-Libriformfasern (oder Spätholz-Tracheiden). (Tafel III, Fig. 1).

Diese Verkürzung, eines der häufigsten Merkmale bei den europäischen Holzarten, trifft man auch bei den tropischen *Koniferen*, weiter bei *Schleichera oleosa* Merr., *Homalium tomentosum* Bth. und gelegentlich bei sehr vielen anderen Arten, z. B. *Phyllanthus Emblica* L., *Spondias dulcis* Forst. und vielen anderen. Diese radiale Verkürzung geht oft zusammen mit einer Wandverdickung; bisweilen aber bleiben die Zellwände gleich dick, ja man trifft selbst Fälle, in denen die Wände der radial verkürzten Libriformfasern dünner sind als sonst. Dies traf ich z. B. bei einer Scheibe von *Hibiscus tiliaceus* L. und regelmässig findet man es an entblätterten oder aufgeasteten Pflanzen (auch wohl

an Stecklingen), wo dann augenscheinlich die Ernährung nicht ausreicht, um diese letzten Elemente normal zu verdicken; oft wird dann auch die radiale Streckung eingeschränkt.

Ein rund herumlaufender schmaler Parenchymstreifen.
Tafel III, Fig 2 und 3).

Diese Erscheinung ist sehr häufig bei den Tropenhölzern, besonders bei den Leguminosen, aber auch bei vielen anderen Arten. Dieser Streifen kann verschieden breit sein, von einer Zellbreite (viele Leguminosen) bis zu 10-30 Zellen (*Azadirachta indica* Juss.; *Aegle marmelos* Correa). Sehr oft werden diese Parenchymzellen als letzte Elemente des Dickenwachstums vor der Ruhe ausgebildet; es werden oft grosse Kalkoxalat-Kristalle darin abgelagert. Bei dem erneuten Dickenzuwachs schliessen daran dann entweder unmittelbar die anderen Elemente des Frühholzes oder es bilden sich erst noch eine bis mehrere Reihen dieser Parenchymzellen aus.

Einen ganz besonderen Fall findet man bei der Ausbildung von einem Streifen weniger verholzter und verdickter Elemente; diese bilden sich aus der Zwischenzone von unverdickten und noch nicht ausgewachsenen Zellen zwischen Kambium und Altholz, die während der Ruhe unverändert liegen bleiben. Es macht den Eindruck, alsob diese Zellen die Fähigkeit zum weiteren Wachstum verlören, sodass sie im halbfertigen Zustand fixiert bleiben. Man trifft diese Erscheinung bei *Gossampinus heptaphylla* Bakh., *Ceiba pentandra* Gaertn., *Sterculia foetida* L. und vielleicht auch bei *Moringa oleifera* Lam.

Oft findet man auch den Parenchymstreifen (aber dann nicht schmal) kombiniert mit einer ringförmigen Anhäufung vieler und grösser Gefässe im Frühholz die in dem Parenchym eingebettet liegen; das Parenchym wird dann aber nicht vor der Ruhe, sondern nachher ausgebildet, nachdem die ersten grossen Gefässe schon angelegt und als feine Fäden sichtbar sind, die an der Oberfläche des Altholzes liegen (*Toona*, *Tectona*, *Pernonia*, u. s. w.) (Tafel II, Fig. 1).

Ein schmaler Streifen Libriform ohne Gefässe oder Parenchym
(Tafel III, Fig. 3 und 4).

Auch dies ist eine ziemlich häufige Erscheinung bei den untersuchten Tropenhölzern. Man findet dann, dass die ersten Elemente des Frühholzes vorwiegend oder ausschliesslich aus Libriformfasern bestehen (*Adenanthera microsperma* T. et B.; *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.; *Lannea grandis* Endl.; *Actinophora fragrans* R. Br.; *Aegle marmelos* Correa; *Eugenia cumini* Merr, und gelegentlich bei sehr vielen anderen Holzarten). Aber in anderen Fällen besteht auch das letzte Altholz allein oder zusammen mit dem ersten Frühholz vorwiegend aus Libriform, bisweilen durch ein feines Parenchymbändchen auf der Zonengrenze durchsetzt (*Tamarindus indica* L.; *Swietenia Mahagoni* Jack.; *Actinophora fragrans* R. Br. u. a.).

Eine Periodizität in der Breite der abwechselnden Libriform- und Parenchymbänder. (Tafel III, Fig. 4; Tafel IV, Fig. 1-2).

Viele Holzarten (*Anonaceae*, *Ficus* Arten, *Leguminosae*, u. a.) zeigen eine feine Bänderung von abwechselnden, tangential gestreckten Streifen von Libriformfasern und Holzparenchym, worin die Gefässe bisweilen regellos zerstreut liegen. Diese Bänder sind breit, wenn der Baum ein kräftiges Dickenwachstum zeigt, im Frühholz also, während bei langsamem Dickenwachstum die Bänder auch schmaler werden (und oft auch weniger quer gestreckt oder umgekehrt eben tangential verlängert), sodass das Spätholz sich durch eine andere Zeichnung vom Frühholz abhebt. Oft ist die gebänderte Zeichnung wellenförmig (*Leguminosae*); die regelmässige Wellenzeichnung wird dann auf der Grenze zwischen Spät- und Frühholz jäh abgebrochen, indem das Frühholz entweder mehr oder weniger Wellenzeichnung zeigt, indem es tangential breitere oder schmalere Streifen aufweist. Wenn aber die Zuwachszonen schmal sind, ist auch die Grenze weniger deutlich, der Wachstumsunterschied zwischen Spät- und Frühholz ist dann auch weniger ausgeprägt.

Eine Periodizität in der Gefässgrösse oder Gefässanordnung
(Tafel IV, Fig. 2-3-4).

Wenn man bei europäischen Holzarten eine Periodizität in der Gefässgrösse oder der Gefässanordnung antrifft, findet man immer, dass das Frühholz reicher an Leitungsbahnen ist; diese Erscheinung hat man schon mit dem Bedürfnis nach einer guten Wasserversorgung des jungen Laubes in Beziehung gebracht. Aber bei den Tropenhölzern trifft man oft sehr abweichende Verhältnisse!

Sehr oft ist das Frühholz gerade ausgesprochen gefässarm, indem die ersten Elemente vorwiegend aus Libriform bestehen; dieser Fall ist oben schon ausführlich behandelt.

Ziemlich häufig findet man auch, dass die Gefässe in der Mitte der Zuwachszone am grössten sind; im Frühholz nehmen sie dann allmählig ein wenig an Grösse zu, im Spätholz aber nimmt die Grösse oft jäh und beträchtlich ab. Es macht dann wohl den Eindruck, alsob das Frühholz (durch den unvermittelten Übergang zwischen Spätholz und Frühholz) die grössten Gefässe besässe, aber bei einer genauen Betrachtung sieht man doch, dass der mittlere Teil der Zuwachszone sie enthält (verschiedene *Leguminosae* wie *Cassia fistula* L.; *Pterocarpus indicus* Willd.; *Erythrina* spec.; weiter z. B. *Actinophora fragrans* R. Br.).

Öfters sieht man eine Anhäufung kleinerer Gefässe im Spätholz, während das Frühholz dann wohl grössere Gefässe aufweist, die aber viel weiter auseinandergerückt sind. Diese Erscheinung trifft man öfters bei immergrünen Holzarten, die während der Trockenzeit eine Wachstumstockung zeigen; es macht dann ganz den Eindruck, alsob die Anlage der Gefässe durch das herabgesetzte Wachstum nicht beeinträchtigt würde, ihre normale Vergrösserung aber wohl, sodass eine Anhäufung von vielen, aber kleineren Gefässen resultiert. (*Artocarpus integrus* Merr.; *A. communis* Forst.; *Acacia tomentosa* Willd.; *A. leucophloea* Willd.; *Leucaena glauca* Benth.; *Sesbania grandiflora* Pers.). An Stecklingen kann man oft eine analoge Erscheinung beobachten: beim Abschneiden eines Astes gibt es eine Anzahl Gefässanlagen in der Kambialzone, die infolge der Unterbrechung der Ernährung nicht normal auswachsen; auch das dazwischenliegende Gewebe

wächst nicht in voller Breite aus, sodass man eine Zone von etwas unregelmässigem Gewebe mit vielen kleineren Gefässen bekommt. Wenn dann der Ast bewurzelt ist und Blätter ausgebildet hat, bekommt das Kambium wieder gehörige Ernährung und wird wieder normales Holz ausgebildet.

Der in Europa so häufige Fall, dass man im Frühholz eine Anhäufung grösserer Gefässe antrifft, kommt auch bei den Tropenhölzern ziemlich häufig vor. Oft sind sie zu mehreren Reihen hintereinander gestellt (*Toona serrata* Roem und *T. Sureni* Roem; *Melia Azedarach* L.; *Alangium begoniifolium* Wang; *Tectona grandis* L. f.; *Peronema canescens* Jack.), bisweilen aber auch hauptsächlich nur in einer Reihe (*Lagerstroemia speciosa* Pers.); in weitaus den meisten Fällen sind diese Gefässe in Parenchym eingebettet, mitunter aber ist das umgebende Gewebe dem Übrigen ganz gleich (*Pterocarpus indicus* Willd., *Phyllanthus Emblica* L.). Man findet alle möglichen Übergänge zwischen Holzarten, bei denen die ersten Frühholzgefässe bedeutend grösser sind als die Späthholzgefässe, bis zu solchen, bei denen der Unterschied nur sehr gering ist (*Phyllanthus Emblica* L.; *Actinophora fragrans* R. Br.).

Im Obenstehenden wurden die Merkmale des Holzes im Hauptstamm besprochen; das Holz der dünneren Äste weicht aber oft beträchtlich im Bau davon ab. Im Allgemeinen ist die Zonenbildung in den dünneren Ästen deutlicher und schärfer. An Bäumen, die eine astweise Periodizität zeigen, haben die Äste oft eine ringsum geschlossene Zonenbildung, der Hauptstamm keine oder eine unregelmässiger. In den dünneren Ästen trifft man weiter sehr oft im Frühholz eine ringförmige Anordnung vieler und grösserer Gefässe, während dieses Merkmal in den Zuwachszonen des Hauptstammes bestimmter Arten meistens fehlt (*Albizzia procera* Benth.; *Poinciana regia* Boj.; *Swietenia Mahagoni* Jack.; *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.; *Schleichera oleosa* Merr.; *Actinophora fragrans* R. Br.; *Gossampinus heptaphylla* Bakh. u. a. m.). Die Merkmale des Hauptstammes, ein schmaler Streifen Libriform, ein breiteres Parenchymband oder ein jäher Übergang zwischen der Breite und Anordnung der Späthholz- und Frühholzbänderung fehlen dann meistens mehr oder weniger in den dünnen Ästen.

δ. Einfluss der äusseren Umstände auf die Ausbildung von Zuwachszonen.

Es gibt nur verhältnismässig wenige Arten, bei denen die Ausbildung der Zuwachszonen unter gleichmässigen äusseren Umständen ausbleibt während bei ungleichmässigen Aussenfaktoren schöne Zuwachszonen ausgebildet werden. Am schönsten findet man diese Erscheinung bei *Hibiscus tiliaceus* L., *Lantana Camara* L., *Tectona grandis* L. f. und *Pluchea indica* Less., weniger ausgeprägt auch bei *Pinus Merkusii* Jungh. et de Vr., *Podocarpus cupressina* R. Br., *Anona muricata* L., *Sesbania grandiflora* Pers., *Jatropha gossypifolia* L. und *Acalypha* spec. Von diesen genannten Arten hat *Tectona grandis* L. f. die stärkste Tendenz zur Zonenbildung, sodass es ausserordentlich günstiger Umstände bedarf, soll die Ringbildung ganz und gar ausbleiben, besonders bei älteren Exemplaren; aber GEIGER hat doch Bäume gefunden, bei denen bis 12 Jahre hintereinander die Ringe fehlten. Die jüngeren Bäumchen zeigen im Buitenzorger Klima ganz allgemein das Unterbleiben der Zonenbildung.

Bei *Pluchea indica* Less., *Lantana Camara* L. und den beiden Coniferen ist die Neigung zur Zonenbildung weniger stark, aber doch noch ziemlich ausgeprägt, bei den übrigen genannten Arten ist gerade die Anlage zum fortwährenden undifferenzierten Wachstum sehr stark und muss eine erhebliche Schwankung im Klima oder in den anderen äusseren Umständen eintreten, um eine scharfe Zuwachszone hervorzurufen.

Als anderes Extrem findet man die Arten, die selbst im gleichmässigsten Klima noch ebenso schöne Zuwachszonen ausbilden wie im periodisch trockenen Klima. Hieher gehören: die beiden *Toona*-Arten, *Melia Azedarach* L., *Alangium begoniifolium* Wang., vielleicht auch *Peronema canescens* Jack. Ferner auch eine Anzahl Arten, die in Ost- und West-Java gleich deutliche Zuwachszonen ausbilden, bei denen die Zonen aber nicht so deutlich sind wie bei den erstgenannten Arten: *Enterolobium Saman* Prain., *Albizia procera* Benth., *Tamarindus indica* L., *Poinciana regia* Boj., *Hevea brasiliensis* Muell. Arg., *Lannea grandis* Endl., *Gossampinus heptaphylla* Bakh., *Cerbera pentandra* Gaertn., *Terminalia*

Catappa L. und *Psidium Guajava* L. Daneben gibt es auch eine Anzahl Arten, bei denen die Zuwachszonen in Ost- und West-Java gleich scharf sind, wo aber die West-Java-Scheiben eine unregelmässigere (und bisweilen ringsum nicht geschlossene) Zonenbildung aufweisen als die Ost-Java-Scheiben. Es sind dies: *Streblus asper* Lour., *Bauhinia malabarica* Roxb., *Cassia Fistula* L., *Peltophorum ferrugineum* Benth., *Pterocarpus indicus* Willd., *Homalium tomentosum* Bth. und *Lagerstroemia speciosa* Pers. Von den übrigen untersuchten tropischen Arten sind die Zuwachszonen in Ost- und West-Java wohl nicht gleich deutlich, aber sie werden doch nicht ausschliesslich durch die äusseren Umstände bestimmt.

Bei allen Holzarten, die mehr oder weniger deutliche Zuwachszonen ausbilden, wird die Periodizität dieser Ausbildung in Ost-Java durch die Periodizität des Klimas bestimmt, auch bei jenen Holzarten, die in Buitenzorg eine ebenso deutliche Zonenbildung aufweisen wie in Ost-Java. Dies tritt besonders klar hervor bei den beiden *Toona*-Arten, die in West-Java eine 8 monatliche Periode einhalten; in Ost-Java ist diese Periode für *Toona sureni* Roem. aber jährlich geworden und TROUP berichtet, dass die Periode für *Toona serrata* Roem. in dem periodisch kalten Klima Vorder-Indiens auch jährlich ist. Aber auch bei anderen Arten ist diese Erscheinung sehr auffallend (*Tamarindus indica* L., *Peltophorum ferrugineum* Benth., *Pterocarpus indicus* Willd., *Melia Azedarach* L., *Homalium tomentosum* Bth. und *Lagerstroemia speciosa* Pers.).

Unter dem „Einfluss der äusseren Umstände“ in weiterem Sinn könnte man auch den Einfluss des Baumalters auf die Ausbildung von Zuwachszonen verstehen. Es handelt sich hier doch höchstwahrscheinlich um eine reichlichere Versorgung mit Wasser und Nährsalzen in der Jugend als Folge der relativ grösseren Wurzelausbreitung bei den jungen Pflanzen. In Gegensatz zu den europäischen Verhältnissen sieht man in den Tropen sehr oft, dass die Ausbildung von Zuwachszonen in der Jugend ausbleibt. Dies ist nicht nur der Fall bei den Holzarten, die später leicht durch äussere Umstände beeinflusst werden (*Tectona*), sondern auch bei solchen, die später eine feste Periodizität aufweisen (*Toona*, *Melia*). Das Ausbleiben der Zuwachszonen hängt mit

dem fortwährenden Sprosswachstum zusammen, das diese Arten im Jugendstadium aufweisen; wenn das Sprosswachstum ganz oder bis zu einem gewissen Grade unterbrochen wird, bildet sich auch ein Zuwachsring aus, wie ich es für *Tectona grandis* L. f. zeigte. Da aber diese Erscheinung des ununterbrochenen Treibens während der Jugend sehr häufig vorkommt, darf man auch das Ausbleiben der Zuwachszonen in der Jugend ganz allgemein erwarten. Oft auch sind die inneren Ringe unscharf, verwaschen, was sich auf dieselbe Ursache zurückführen lässt. Mit Sicherheit habe ich die Erscheinung an den folgenden Arten konstatiert: *Adenantha microsperma* T. et B., *Cassia javanica* L., *Toona Sureni* Roem., *Melia Azedarach* L., *Swietenia Mahagoni* Jack., *Schleichera oleosa* Merr., *Homalium tomentosum* Bth., *Lagerstroemia speciosa* Pers., *Eugenia cumini* Merr., *Tectona grandis* L. f. und *Peronema canescens* Jack.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, ganz ebenso wie wir es bei der Besprechung der Laubperiodizität fanden, dass man nicht verallgemeinern darf, sondern dass bei einem genügend vollständigen Beobachtungsmaterial die verschiedenen Möglichkeiten tatsächlich alle verwirklicht sind, sowohl beim Zusammenhang zwischen Kambialtätigkeit und Ausbildung der Zuwachszonen als auch bei dem Zusammenhang zwischen klimatischen Einflüssen und Zuwachszonenbildung. Bis jetzt war man oft geneigt, über die Lebensvorgänge in den Tropen theoretische Betrachtungen anzustellen und wegen des ungenügenden Beobachtungsmaterials zu verallgemeinern. So sagt z. B. KLEBS in seiner Abhandlung über das Treiben der Buche auf S. 89: „In tropischen Gegenden mit ausgesprochenem Wechsel einer trockenen und feuchten Periode beobachten wir einen regelmässigen Wechsel von Eng- und Weitholz..... In den feuchttropischen Gegenden, z. B. in West-Java, zeigen die dort einheimischen Bäume keinen regelmässigen Wechsel der beiden Holzarten, weshalb von Jahresringen nicht gesprochen werden kann“. Die Zuwachszonen der einheimischen Arten *Toona Sureni* Roem., *Alangium begonifolium* Wang., *Peronema canescens* Jack. wiederlegen diese Behauptung zur Genüge.

Es scheint mir hier der richtige Ort um Stellung zu nehmen

in der in den letzten Jahren wiederholt diskussierten Frage nach der Bedeutung der Zuwachszonen für die Paläoklimatologie. Besonders ANTEVS, der sich früher ablehnend gegen deren Verwertung verhielt, hat sich dem Standpunkt seines Gegners GOTHAN in seiner letzten Abhandlung (Amer. Journ. Sc. 1925, 5 serie N^o. 9) bedeutend genähert. Ohne hier weiter auf die Literatur einzugehen, werde ich meinen eigenen Eindruck kurz betonen.

Aus vereinzelt Beobachtungen über Fehlen oder Vorkommen von Zuwachszonen wird man keine Schlüsse ziehen dürfen, wohl aber wenn man über eine grosse Anzahl Beobachtungen verfügt. Dann wird m. E. das Auftreten von scharfen, ringsum geschlossenen Zuwachszonen bei den grössten Mehrzahl der Arten, auf ein periodisch kälteres Klima weisen.

Wenn dagegen die Mehrzahl der Arten keine oder nur unscharfe Zuwachszonen aufweist, wird man auf ein warmes Klima ohne Winter schliessen dürfen. Auch schärfere, aber ringsum nicht geschlossene Zonen weisen daraufhin. Die Entscheidung ob in diesem Klima periodische Trockenzeiten auftreten wird viel schwerer zu entscheiden sein. Ein Überwiegen der Holzarten mit deutlichen ringsum geschlossenen Zuwachszonen, ohne aber die Schärfe und Regelmässigkeit zu zeigen die man in winterkalten Gegenden findet, würde auf eine periodische Trockenzeit hinweisen.

e. Möglichkeit der Altersbestimmung durch Abzählung der Zuwachszonen.

Bei den meisten Arten ist die Ausbildung der Zuwachszonen so unregelmässig und verwaschen, dass man bei aufeinander folgenden Abzählungen an derselben Scheibe oft ganz verschiedene Zahlen bekommt; man kann dann nicht mehr von einer „Abzählung“ reden, sondern nur von einer „Abschätzung“. Solche Abschätzungen werden bei den meisten Arten nicht zur Altersbestimmung gebraucht werden können, weil dazu die Zonenbildung zu unregelmässig ist. Es gibt aber auch Holzarten, zumal im periodischen Klima Ost-Javas, bei denen die Ringzählung ganz brauchbare Resultate zur Altersbestimmung liefert. Ganz so deutlich wie in Europa sind die Zuwachszonen aber fast nie, daher muss man, um einigermaßen zuverlässige Resultate zu

bekommen, die Scheiben sehr glatt abhobeln und womöglich nass untersuchen; wenn sie schon ausgetrocknet sind, kann eine spätere Benetzung gut nachhelfen. Es ist oft günstig und bisweilen notwendig, eine etwa 10-fach vergrößernde Lupe zu gebrauchen; oft wird es auch notwendig sein, die Zuwachszonen ringsum die Scheibe herum zu verfolgen, um zu sehen, ob man es mit geschlossenen oder nur offenen oder miteinander verschmelzenden Zuwachszonen zu tun hat, welche letztere oft keine echten „Jahresringe“ sind. Jedenfalls ist die Sache nicht so einfach wie in Europa und es gehört einige Übung dazu, um das Alter vieler Holzarten einigermaßen genau abzuschätzen. Man wird z. B. bei verschiedenen Holzarten 1-3 Jahre zu den abgezählten Zuwachsringsen zuzählen müssen, wenn sie um das Mark herum einige undeutliche verwaschene Zonen zeigen, die dann höchstwahrscheinlich von einem ununterbrochenen Jugendwachstum herrühren.

Zu den Holzarten, die in Ost-Java echte Jahresringe bilden, die dort also bis auf einige Jahre genaue Resultate geben, gehören: *Cassia Fistula* L., *Pterocarpus indicus* Willd., *Toona Sureni* Roem., *Melia Azedarach* L., *Homalium tomentosum* Bth., *Lagerstroemia speciosa* Pers., *Tectona grandis* L. f. und *Peronema canescens* Jack. Weniger genaue Resultate, aber m. E. noch innerhalb einer Fehlergrenze von etwa 20-30 % werden die folgenden geben: *Albizzia procera* Benth., *Adenanthera microsperma* T. et B., *Bauhinia malabarica* Roxb., *Cassia javanica* L., *Swietenia Mahagoni* Jack., *Phyllanthus Emblica* L., *Hevea brasiliensis* Muell. Arg., *Schleichera oleosa* Merr., *Actinophora fragrans* R. Br., *Eugenia cumini* Merr.; weiter vielleicht auch: *Ficus Kurzii* King., *Streblus asper* Lour., *Enterolobium Saman* Prain., *Tamarindus indica* L., *Poinciana regia* Boj., *Peltophorum ferrugineum* Benth., *Butea monosperma* Taub., *Gossampinus heptaphylla* Bakh., *Ceiba pentandra* Gaertn., *Mimusops Kauki* L. Von den letztgenannten Arten habe ich aber keine Altersbestimmungen an Scheiben bekannten Alters vorgenommen, oder es stimmte die Altersbestimmung an der Probe nur mässig gut, sodass diese Vermutung sich auf das Verhalten der Arten und die Deutlichkeit ihrer Zuwachszonen in Ost-Java stützt.

In West-Java ist die Abzählung der Zuwachszonen für viele dieser Arten sicher nicht mehr zuverlässig. Bis auf einige Jahre genaue Resultate wird man erhalten bei: *Magnolia Blumei* Prantl., *Melia Azedarach* L. und den beiden *Toona*-Arten, wenn man dabei beachtet, dass diese letzteren alle 8 Monate das Laub wechseln und in den ersten 1-3 Jahren keine scharfe Zuwachszonen ausbilden. Weniger genaue Resultate, aber immerhin noch wohl innerhalb einer Fehlergrenze von 20-30 %, geben wahrscheinlich: *Cassia Fistula* L., *Pterocarpus indicus* Willd., *Hevea brasiliensis* Muell. Arg., *Gossampinus heptaphylla* Bakh. und *Ceiba pentandra* Gaertn. Vielleicht sind unter den anderen Arten auch noch solche, die innerhalb dieser ziemlich weiten Fehlergrenze noch brauchbare Resultate liefern (z. B. *Peronema canescens* Jack. und *Lagerstroemia speciosa*), aber für diese Arten sind meine Beobachtungen zu lückenhaft, um es mit einiger Wahrscheinlichkeit behaupten zu können.

B. DIE AUS KÄLTEREN GEGENDEN EINGEFÜHRTEN HOLZARTEN.

1. Laubperiodizität.

Die weitaus grösste Mehrzahl dieser Arten habe ich im gleichmässigen Gebirgsklima von Tjibodas untersucht, wo alle diese Holzarten, sowohl Coniferen wie Laubhölzer, immergrün sind. Die einzigen Ausnahmen bilden *Berberis vulgaris* L. und *Prunus Puddum* Roxb., die periodisch kahl stehen; in geringerem Masse auch *Magnolia obovata* Thunb.

Bei den Coniferen habe ich die Knospenentfaltung nicht näher verfolgt, aber ich habe wohl den Eindruck bekommen, dass die Bäume immer mehr oder weniger treibende Äste aufweisen. Die Laubhölzer zeigen auch meistens das ganze Jahr hindurch treibende Knospen, ausgenommen natürlich die zwei periodisch kahlstehenden Arten. Obwohl aber die Pflanze als Ganzes betrachtet nie ohne Laub steht, so zeigen doch wohl die verschiedenen Teile der Pflanze, namentlich die Äste, oft eine selbständige Periodizität. Darin zeigt sich wiederum die grosse Unabhängigkeit der verschiedenen Teile eines Baumes voneinander. Die folgenden Arten zeigen diese astweise Periodizität: wahr-

scheinlich alle untersuchten *Coniferen*; die älteren Vertreter von *Salix babylonica* L.; *Fagus sylvatica* L.; *Castanea sativa* Mill.; *Quercus pedunculata* Ehrh.; *Morus alba* L.; *Magnolia obovata* Thunb. und *M. grandiflora* L.; *Pirus Malus* L.; *Prunus Persica* Stokes.; *Ilex latifolia* Thunb.; *Buxus sempervirens* L.; *Acer palmatum* Thunb. *Berberis vulgaris* L. hat seine Periodizität an die sehr mässige Trockenzeit in Tjibodas angepasst, sodass der Strauch im Juli-August kahl steht. *Prunus Puddum* Roxb. zeigt eine vom Klima ganz unabhängige, sehr schöne Periodizität der Belaubung und der Blüte. Die übrigen Arten treiben immerfort, bis die Endknospe durch irgend eine Ursache abstirbt oder durch eine Blüte abgeschlossen wird. Es sind dies: *Alnus maritima* Nutt.; *Rosa spec. div.*; *Sambucus canadensis* L.

Aus früheren Jahren finden sich kurze Notizen über das Wachstum eingeführter Holzarten im Berggarten von Tjibodas bei SCHIMPER in seiner Pflanzengeographie und bei KLEBS. Diese Beobachtungen geben wesentlich gleiche Resultate. Die Beobachtungen jedoch, die DINGLER im Gebirgsklima Ceylons anstellte, geben für die dortigen Verhältnisse ein anderes Bild. Er fand: „abgesehen von wenigen Ausnahmen, deutliche Periodizität einer „Anzahl aus gemässigtem Klima stammender sommergrüner „Bäume im tropischen Gebirgsklima Ceylons. Der in Europa einmalige Kreis ihrer Lebensfunktionen wird, abgesehen vom Fruchten, in Ceylon zweimal im Jahre durchlaufen. Die Bäume werden von ‚sommergrünen‘ d. h. einfach sommergrünen zu ‚zweifach sommergrünen‘“. Diesen Fall der Verdoppelung des Vegetationszyklus fand ich in Tjibodas nur bei *Prunus Puddum* Roxb. und weniger scharf ausgeprägt auch bei *Magnolia obovata* Thunb.; von den übrigen Arten zeigte *Berberis vulgaris* L. eine jährliche Vegetationsperiode und die anderen Holzarten waren immergrün. Sie zeigten entweder eine astweise Periodizität der Belaubung oder ein ununterbrochenes Wachstum. Woher dieser markante Unterschied gegenüber dem Verhalten der Bäume in Hakgalla (Ceylon) rührt, lässt sich nicht ohne weiteres bestimmen. Das Klima stimmt ziemlich gut mit dem Klima von Tjibodas überein, es ist auch sehr feucht und weist in den Monaten Februar-März nur eine mässige Trockenzeit auf; der einzige Unterschied

ist, dass Hakgalla etwas kälter ist als Tjibodas (das Jahresmittel liegt etwa 2-3 Grad C. niedriger). Hakgalla liegt auf etwa 7 Grad nördl. Breite, Tjibodas 7 Grad südl. Breite, dies macht also auch keinen Unterschied aus. Es mag sein, dass für einige Arten die Beobachtungsdaten in Tjibodas abweichen, weil dort die vorhandenen Exemplare zu jung waren (*Quercus pedunculata* Ehrh.); für andere Arten hatte vielleicht der magere Boden Einfluss auf das Wachstum (*Pirus*), während wieder andere Arten im Verhalten übereinstimmen (*Castanea*, *Fagus*). Ich meine, dass die Behauptung DINGLERS: „Die Bäume werden von sommergrünen „zu zweifach sommergrünen“ nicht in ihrer Allgemeinheit gültig ist, sondern nur für ziemlich wenige Arten zutrifft. Die Mehrzahl der Arten wird eine astweise Periodizität aufweisen, einige werden immerfort wachsen.

Die Bäume weisen (soweit ich es aus der Literatur beurteilen kann) denselben Knospenschutz auf wie in ihrer Heimat. Schön ausgebildete Knospenschuppen findet man an: *Fagus*, *Quercus*, *Pirus*, *Prunus Persica* Stokes., *Acer*, während die beide *Magnolia*-Arten ihre Knospen in den verwachsenen Scheidenteilen des darunterstehenden Blattpaares fest verschliessen. Einen etwas geringeren Knospenschutz fand ich bei: *Pinus*, *Taxodium*, *Salix*, *Castanea*, *Morus*, *Berberis*, *Rosa*, *Prunus Puddum* Roxb. und *Ilex latifolia* Thunb. (wo die Knospenschuppen wohl fest sind, aber grün bleiben). Keine oder nur sehr wenig Knospenbedeckung fand sich bei *Cupressus*, *Alnus*, *Buxus* und *Sambucus*.

2. Dickenwachstum und Zuwachszonen.

Mit der Laubperiodizität steht die Periodizität der Kambialtätigkeit in engem Zusammenhang: im Allgemeinen leitet die sich entfaltende Knospe das neue Dickenwachstum ein, das sich fortsetzt, solange das Laub noch funktioniert, um sich mit dem Aufhören der Laubaktivität auch einzustellen. Das Dickenwachstum vollzieht sich denn auch bei den astweise autonomen Arten auch astweise verschieden, sodass in den dünneren Ästen die Zahl der Triebabsätze überhalb der Schnittstelle, soweit sie ersichtlich sind, mit der Zahl der Zuwachszonen übereinstimmt. Es wurde dies kontrolliert an: *Fagus*, *Morus*, den beiden *Magnolia*-

Arten; *Pirus*, den beiden *Prunus*-Arten und *Ilex*. Bei *Quercus* stimmt es nicht (Johannistriebe!), bei den übrigen Holzarten sind die Triebabsätze nicht oder ungenügend erkennbar. Wenn aber das Wachstum zu schwach ist, erreicht der neue Holzring oft die mehr basal gelegenen Partien des Astes nicht mehr, sodass dann der Ast weniger Zuwachszonen als Triebabsätze aufweist. Das Kambium bildet bei den meisten Arten periodisch verschiedene Elemente aus die eine Zuwachszone hervorrufen, die in Aufbau und Habitus dem Jahresring derselben Art in winterkalten Gegenden meistens gleich ist. Bei den tropischen Holzarten findet man oft, dass der Zuwachsring von einem schmalen Band Librifasern markiert wird, anstatt von dem in Europa so häufigen ersten Gefässring; dazu sind dann die Merkmale der Zuwachszonen nicht so konstant, sondern man findet oft in derselben Scheibe Zonengrenzen von verschiedenem Typus. Diese letztere Erscheinung trifft man jetzt auch einigermaßen bei einigen der beschriebenen Holzarten, wie *Alnus*, weniger auch bei *Castanea* und *Quercus*, während die erstere bei *Prunus Puddum* Roxb. vorkommt. Diese Zuwachszonen werden meistens aber nicht gerade einmal pro Jahr gebildet, (wie man dies aus der unregelmässigen Breite der verschiedenen Zonen und aus dem sonstigen Verhalten wie Verschmelzung zweier Ringe ableiten kann), sondern die Anlage zur Periodizität wird in unregelmässigen Zeitabständen ausgelöst. Es ist hier nicht die Stelle, weiter zu diskutieren, ob man diese Auslösung ausschliesslich äusseren Umständen oder inneren Ursachen zuschreiben muss; im letzten Abschnitt wird diese Frage weiter erörtert.

Natürlich müssen, wenn zwei Gabeln eines Hauptastes eine verschiedene Periodizität aufweisen, sodass der eine zu anderer Zeit und mit anderer Frequenz treibt als der andere, die Zuwachszonen, die infolge dieser Tätigkeit ausgebildet werden, dann im Hauptast einen unregelmässigen Verlauf haben. Es wird vielleicht eine Zone nur unterhalb des gerade im Treiben begriffenen Ästes ausgebildet werden und weiter im Querschnitt unterhalb des anderen Ästes wird sie sich auflösen (im Gewebe verlieren); oder es werden zwei Zuwachszonen verschmelzen. Diese Unregelmässigkeiten findet man nun auch tatsächlich sehr oft bei den

meisten Arten. Auch findet man (namentlich oft bei den *Coniferen*), dass die Zuwachszone nach beiden Seiten unscharf abgegrenzt ist (Tafel VI, Fig. 1); diese Erscheinung lässt sich vielleicht aus einer allmählig herabgesetzten Kambialtätigkeit erklären, die aber, bevor sie ganz eingestellt wird, schon wieder durch ein partielles Treiben der oben gelegenen Teile zu neuer Aktivität erwacht.

Ringsum geschlossene und scharfe Zuwachszonen, die ganz den europäischen Jahresringen gleichen, werden von *Fagus* und *Berberis* ausgebildet. Es sind höchstwahrscheinlich echte Jahresringe, d. h. es wird jedes Jahr eine Zuwachszone ausgebildet. Der Apfelbaum auf dem Gipfel des Pangerango bildet auch solche „europäische“ Zuwachszonen aus, die vielleicht auch echte Jahresringe sind. Auch *Prunus Persica* Stokes hat schöne scharfe Zuwachsringe, von denen ich aber nicht weiss, ob sie einmal pro Jahr gebildet werden. *Prunus Puddum* Roxb. zeigt ringsum geschlossene, aber oft etwas unscharfe Ringe, die aber keine Jahresringe, sondern „Halbjahresringe“ sind, d. h. es werden deren zwei pro Jahr gebildet.

Immer scharf begrenzte, aber bisweilen zusammenfliessende oder blind im Gewebe eindigende Zuwachszonen werden gebildet von: *Taxodium*, *Salix*, und den beiden *Magnolia* Arten. *Taxodium* zeigte aber weniger markantes Spätholz als in der Heimat. Die Zuwachszonen der folgenden Arten sind nicht immer scharf begrenzt und ausserdem fliessen sie bisweilen zusammen oder endigen blind im Gewebe: *Pinus*- und *Cupressus*-Arten (sehr oft verwaschen und unregelmässig); *Alnus*, *Castanea*, *Quercus*, *Morus*, *Pirus* im Berggarten Tjibodas, *Bucrus* (meistens unscharf), *Ilex* (sehr oft verwaschen) und *Acer*.

Keine Zuwachszonen oder nur eine vage Andeutung derselben wurden in Tjibodas von *Rosa* und *Sambucus* gebildet.

V. EXPERIMENTELLER TEIL.

Die Frage nach der Bildung der Zuwachszonen gliedert sich in verschiedene Abschnitte. Vorerst kann man sich mit der Beziehung zwischen Laubtrieb und Dickenwachstum befassen und untersuchen, inwieweit das erneute Dickenwachstum eine directe

Folge der erneuten Blattbildung ist, oder ob beide Erscheinungen auf gemeinsamen Ursachen beruhen, also keine directe Korrelation darstellen. Dann aber kann man sich auch mit der Ursache der qualitativen Differenzen im Jahresring, in Früh- und Spätholz, in Libriform- und parenchymatischen Zonen, befassen. Schliesslich kann man durch verschiedene künstliche Eingriffe im Leben der Pflanze versuchen, ein künstliche Zuwachszone herzustellen.

A. ZUSAMENHANG ZWISCHEN LAUBTRIEB UND DICKENWACHSTUM.

Wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, steht das Dickenwachstum in sehr enger Beziehung zur Laubentfaltung. Bei allen untersuchten, zeitweise kahlstehenden Bäumen ruht das Kambium während des Kahlstehens, um wieder zu neuer Aktivität zu erwachen, nachdem das neue Laub hervorbrach. Die Erscheinung, welche so häufig in Europa beobachtet wurde, dass das Dickenwachstum schon anfängt, bevor noch die Knospen sich entfaltet haben, habe ich in den Tropen nie angetroffen.

Wird also bei diesen Bäumen das Dickenwachstum durch die Laubentfaltung eingeleitet (später werden wir sehen, ob der Laubtrieb die directe Ursache ist), so ist das spätere Dickenwachstum nicht mehr an die Laubentfaltung gebunden, denn es geht fort, nachdem das Treiben schon aufgehört hat, um nur allmählig mit dem Altern des Laubes abzunehmen.

Bei den Immergrünen ist der Zusammenhang dieser zwei Prozesse weniger deutlich, denn bei den periodisch treibenden Immergrünen wie z. B. *Ficus Kurzii* King. geht die Kambialtätigkeit ununterbrochen weiter, solange die äusseren Umstände (Trockenheit, u. s. w.) das Dickenwachstum nicht beeinträchtigen. Nur bei den Arten, die gewissermassen einen Übergang zu den periodisch kahlstehenden Bäumen bilden, wie z. B. *Tamarindus indica* L. und *Eugenia cumini* Merr., findet man oft eine Wachstumsstockung während des Generalwechsels.

Im dritten Teil dieses Abschnitts werde ich einige Versuche beschreiben die an voll belaubten Bäume die Beziehung zwischen Dickenwachstum und absteigenden Saftstrom darlegen.

Es fragt sich nun, ob die erneute Aktivität des Kambiums

eine direkte Folge der erneuten Laubbildung ist, oder ob beide Erscheinungen nur auf die gleichen gemeinsamen Ursachen zurückzuführen sind. Diese Frage lässt sich sehr gut experimentell untersuchen.

Aus der Tatsache, dass die erste Ausbildung der neuen grossen Frühholzgefässe, soweit meine Beobachtungen an Tropenhölzern reichen, von den dünnen Ästen abwärts fortschreitet, lässt sich schon vermuten, dass der Reiz zur erneuten Holzbildung bei den periodisch kahlstehenden Arten von der sich entfaltenden Knospe ausgeht. Wenn man dazu noch beobachtet, dass bei *Tectona grandis* L. f. die Siebgefässe in der Rinde während der Ruhe stark reduziert und fast leer sind, während mit dem erneuten Dickenwachstum die Siebgefässe wieder normal aussehen, dann lässt sich vermuten, dass irgendwelche Stoffe, die in der sich entfaltenden Knospe gebildet und in der Rinde abwärts geleitet werden, das Dickenwachstum anregen.

Auf die verschiedenen Angaben aus der Literatur über Beziehungen zwischen Laubtrieb und Dickenwachstum werde ich hier nicht weiter eingehen; im theoretischen Teil werden diese Fragen näher erörtert, hier soll nur das experimentelle Ergebnis besprochen werden.

1. Rindenringelungsversuche.

Bei verschiedenen zeitweise kahlstehenden Arten wurde während der Ruhe, entweder am ganzen Baum oder an dünneren Ästen, eine Rindenringelung vorgenommen, sodass die Rinde ringsum bis auf das Holz entfernt wurde. Je nach dem Durchmesser des Holzkörpers betrug die Breite des entnommenen Baststreifens $\frac{1}{2}$ bis 5 cm. Diese Ringelungen wurden kurz vor dem Laubausbruch vorgenommen und es wurde darauf geachtet, dass keine schlafenden Knospen unterhalb der Ringelung sich zu Laubtrieben entwickelten; sobald eine schlafende Knospe auswuchs, wurde sie ausgeschnitten oder abgebrochen. Immerhin kam es bisweilen doch vor (besonders wenn die Versuchspflanzen weit im Walde oder im botanischen Garten standen), dass eine Knospe schon einige junge Blätter entfaltet oder einen Laubtrieb bis zu einer Länge von bisweilen 5-10 cm entwickelt hatte, bevor sie abge-

brochen wurde. Die Resultate wurden hiedurch jedoch nicht beeinträchtigt, weil die Gefässe, welche die ersten Bildungen des Jungholzes darstellen, immer im Anschluss an die Blattspuren dem Stamm entlang herunter verlaufen, sodass sie bis an die sich entwickelnde Knospe weiter verfolgt werden können.

Tectona grandis L. f. In den Jahren 1921 und '22 wurden in Toeban 3 Bäume im Alter von 16, 20 und 20 Jahren mit einem Durchmesser von etwa 12, 22 und 24 cm am Ende der Trockenzeit geringelt, bevor noch das junge Laub hervorgebrochen war. Die Breite des auf Brusthöhe weggeschittenen Baststreifens betrug 10-15 cm. Das Splintholz war bis zu einer Tiefe von $2\frac{1}{2}$ -3 cm ziemlich voll Stärke. Nachdem das Laub durchgebrochen war, wurde dem Stamm mit einem Presslerschen Zuwachsbohrer jeden Monat ein Bohrspahn entnommen, sowohl oberhalb als unterhalb der Ringelungsstelle. Es bildete sich sehr reichlich Kallusgewebe an den Wundrändern, besonders an der oberen Seite. Diese Kallusbildung konnte ich bis etwa 20 cm oberhalb der Wunde verfolgen.

Es zeigte sich, dass mit dem Hervorspriessen des jungen Laubes die Stärke, auch unterhalb der Ringelung, zum Teil aus dem Splintholz verschwand. Die Reservestoffe in dem Stamm werden also, ganz wie in Europa, teilweise für den neuen Laubtrieb verwendet; der Transport kann dann im Holze stattfinden. Unterhalb der Ringelungsstelle trieben viele schlafende Knospen aus, die aber jeden Monat abgebrochen wurden, sodass sie fast gar keine Nährstoffe produzieren konnten, zumal da sie durch die Krone stark beschattet wurden.

Im Laufe von etwa 5-6 Monaten bildete sich oberhalb der Ringelung ganz normales Holz aus; der neue Holzring erhielt eine Breite von 3-6 mm. Unterhalb der Ringelung blieb das Kambium in Ruhe und bildete gar kein Holz, obwohl dort noch wohl Stärke im Holz und in der Rinde vorhanden war; die Wurzeln enthielten sogar sehr viel Stärke. Nur hie und da fand man vereinzelt die Anlage eines ersten Gefässes, das ganz isoliert dem alten Holz auflag. Die Ursache für die Ausbildung dieser vereinzelt ersten Gefässe habe ich damals nicht weiter verfolgt, aber wahrscheinlich muss man sie suchen in den unter-

halb der Ringelung ausgetriebenen schlafenden oder Adventivknospen, aus denen einige Gefässe entsprangen.

Bei einem der drei Versuchsbäume wurden zwei Baststreifen weggeschnitten, die ein unverletztes Stück von etwa 30-40 cm einschlossen; auf dieser Insel entwickelten sich verschiedene Laubtriebe, die nicht entfernt wurden. Dort stellte sich denn auch eine normale Holzbildung ein.

Der eine Baum starb nach 5 Monaten, die zwei anderen nach etwa 10 Monaten, infolge einer reichlichen Entwicklung von Thyllen, welche die Gefässe ausfüllten, sodass der Transpirationsstrom unterbrochen wurde und die Blätter verwelkten.

Toona serrata Roem. Auch diese Art bildet, wie *Tectona*, eine bis mehrere Reihen sehr grosser Gefässe im Frühholz aus, sodass die Bildung der ersten Holzelemente sehr deutlich zu verfolgen ist. An einem grossen Baum wurden zwei etwa 2 cm dicke Äste für den Versuch verwendet; an beiden wurde während des Kahlstehens an zwei Stellen eine Rindenringelung von etwa $\frac{1}{2}$ -1 cm Breite vorgenommen, sodass eine Insel von etwa 20 cm Breite dazwischen eingeschlossen wurde. Nachdem die Knospen wieder austrieben, wurden unterhalb der oberen Ringelung die austreibenden schlafenden Augen weggeschnitten oder abgebrochen, sodass sowohl die Insel als auch die Basis des Astes nach dem Hauptast zu, ohne Laubtriebe blieb. Nach etwa 3 Monaten, als das Laub schon voll ausgewachsen war, wurden die Äste untersucht. Es zeigte sich, dass oberhalb der oberen Ringelungsstelle das junge Holz normal entwickelt war; hier waren ein bis zwei Reihen der grossen Frühholzgefässe gebildet. Auf der Insel und unterhalb der zweiten Ringelungsstelle (wo der Ast in den Hauptast auslief), hatte sich kein neuer Holzring gebildet. Das Kambium war etwas angeschwollen und hatte sich augenscheinlich etwas geteilt, sodass etwa 7-10 Reihen parenchymatischer Elemente vorhanden waren, die aber weder verholzt noch ausgewachsen waren.

Nur hie und da fand man ein ausserordentlich kleines Gefäss oder eine einzige verholzte kleine Zelle, die wahrscheinlich neu gebildet waren (Tafel V, Fig. 1). Etwa 5 cm unterhalb der unteren Ringelung waren bei einem der zwei Versuchäste zwei

Knospen ausgetrieben, die nicht weggenommen wurden. Unterhalb dieser sich entwickelnden Laubtriebe fand man wieder normales Jungholz, oberhalb dieser Stelle fehlte es, ohne aber durch eine Rindenringelung abgeschlossen zu sein.

Pterocarpus indicus Willd. Von einem grossen Baum im botanischen Garten wurden am 20. April 1925 zwei 5 cm dicke Äste zweifach geringelt, sodass der eingeschlossene Teil etwa 1 m lang war. Der erste Ast wurde vor dem Laubausbruch geringelt, als er ganz kahl war, der zweite, nachdem die ersten Blätter schon hervorgesprossen und einige wenige erste Gefässe des Frühholzes schon ausgebildet waren. Im Oktober desselben Jahres gelangten die zur Untersuchung. Der erste Ast zeigte oberhalb der Ringelung ein ringsum geschlossenes schmales Band Jungholz, darunter fast gar kein Jungholz. Hie und da fand man ein einzelnes erstes Gefäss mit dem umgebenden Parenchym; viele, aber nicht alle dieser Gefässe liessen sich beim Abschälen der Rinde auf eine Stelle zurückverfolgen, wo einige Male hintereinander ein junger Laubtrieb aus einer schlafenden Knospe hervorgegangen war. Der zweite Ast zeigte oberhalb der Ringelung nur wenig Dickenwachstum; hie und da einige der ersten Frühholzgefässe. Unterhalb der Ringelungsstelle fand man keine Vermehrung der anfangs schon vorhandenen ersten Gefässe. Beide Äste waren zur Zeit der Untersuchung im Absterben begriffen.

Terminalia Catappa L. Vier etwa fingerdicke Äste an drei verschiedenen Bäumchen wurden während des Laubwechsels an zwei Stellen geringelt; die Breite der eingeschlossenen Insel betrug etwa 10 cm. Oberhalb der oberen Ringelungsstelle liefen die Knospen normal aus, auf der Insel und eine Strecke (40 cm) unterhalb der unteren Ringelung wurden die Kurztriebe, woran sich die Blätter entwickeln, abgeschnitten. Die Äste ergaben alle das gleiche Resultat: Oberhalb der oberen Ringelung bildete sich normales Jungholz, das aber nach dem Wundrande zu etwas unregelmässig und kallusartig wurde. Auf der Insel zwischen den beiden Ringelungsstellen bildete sich kein normales Holz, sondern entweder etwas kallusartiges Gewebe (mehr an den Wundrändern) oder viele Gummigänge und parenchymatisches Gewebe. Unterhalb der unteren Ringelung blieb das Kam-

bium in Ruhe oder es bildete sich nur ganz vereinzelt ein einziges Gefäss oder einige Librifasern aus. Sobald man aber einen Schnitt unterhalb eines ausgetriebenen Kurztriebes anfertigte, fand man wiederum reichliche Jungholzbildung.

Alangium begoniifolium Wang. An einem grossen Baum im Berggarten Tjibodas wurden während des Kahlstehens zwei etwa 3 cm dicke Äste verwendet; es wurden an jedem Ast wieder zwei Streifen der Rinde weggeschnitten, welche etwa 30 cm voneinander entfernt waren. Nach einem Monat, als die Blätter voll ausgewachsen waren, wurden sie untersucht. Oberhalb der Ringelungsstelle fand man normales Jungholz, d. h. es hatte sich bereits der erste Ring der grossen Frühholzgefässe ausgebildet. Auf der Insel zwischen den beiden Ringelungsstellen und unterhalb derselben hatte sich kein Jungholz gebildet; nur hie und da fand man sehr vereinzelt ein sehr kleines schon verholztes Gefäss oder einige parenchymatische Zellen.

Wie obenstehende Versuche einheitlich ergeben, bleibt die Holzbildung vollständig oder doch zum weitaus grössten Teil aus, wenn man durch eine Rindenringelung einen Teil des Astes von den austreibenden Trieben abtrennt; wenn aber auf der isolierten Partie des Astes schlafende Knospen auslaufen und sich weiter entwickeln, wird wiederum normales Holz ausgebildet.

2. Entknospung und Verdunkelung.

Wie aus den vorhergehenden Versuchen hervorgeht, bleibt die erneute Holzbildung grösstenteils oder vollständig aus, wenn man einen Teil des Hauptstammes oder eines Astes durch eine Rindenringelung von den neu austreibenden Knospen isoliert. Weil der absteigenden Saftstrom durch die Rinde befördert wird, so läge die Meinung nahe, dass es ein Mangel an Assimilaten ist, welcher die erneute Holzbildung unterdrückt. Zwar findet man im Holzkörper meistens sehr viel Stärke, welche oft oberhalb der Ringelungsstelle grösstenteils verschwindet und unterhalb derselben intakt bleibt, sodass allenfalls ein genügender Vorrat Kohlenhydrate zur Holzbildung vorhanden ist; es wäre aber nicht unmöglich, dass es andere notwendige Assimilate gäbe, die im Holz nicht in genügender Menge vorhanden sind. Es ist aber

sehr leicht zu untersuchen, in wie weit die Assimilation der neuen Triebe zur Holzbildung notwendig ist. Dazu wurden von verschiedenen zeitweise kahlstehenden Arten während des Kahlstehens einige kleinere Äste in einer Blechbüchse oder in grossen dunklen Papierdüten eingeschlossen. Nachdem der Baum wieder ganz getrieben hatte, und auch die verdunkelten Äste etioliierte Triebe ausgebildet hatten, wurden sie (nach 1½-2 Monaten) abgeschnitten und untersucht. An einigen Ästen wurde noch unterhalb der Blechbüchse oder der Papierdüte eine Rindenringelung vorgenommen, sodass eine eventuelle Zufuhr von Nährstoffen durch die Rinde abgeschnitten wurde.

Alle Äste, die im Dunkel austrieben und einen etioliierten Spross bildeten, zeigten normales Dickenwachstum. Von *Toona serrata* Roem. waren es fünf Äste an verschiedenen Bäumen, die, auf diese Weise behandelt, etioliierte Triebe bis zur Länge von etwa 10 cm ausbildeten mit stark reduzierten, bald abgestossenen Blättern mit schuppenartiger Lamina. Das Dickenwachstum verlief normal; an einem der Äste war in der halben Länge eine Rindenringelung angebracht, und unterhalb dieser Stelle hörte auch das Dickenwachstum auf.

Bei *Albizzia lebbek* Bth. wurden zwei Äste eingeschlossen, von denen der eine einen grossen 33 cm langen etioliierten Trieb bildete; dort fand man ein ausgiebiges Dickenwachstum am Ast. Alle Nährstoffe waren aus dem Holz verschwunden und das neue Holz war sehr weiflumig und dünnwandig. Der andere Ast trieb nicht aus, die Knospen starben ab. Hier fand man absolut keine Spur des Dickenwachstums, das Kambium ruhte vollständig und war mit dem Holz verklebt, es war also typisch in Ruhe. Auch *Alangium begoniifolium* Wang. zeigte an den eingeschlossenen Ästen grosse etioliierte Triebe und ein ganz normales, ausgiebiges Dickenwachstum.

Pterocarpus indicus Willd. zeigte auch normales Dickenwachstum an einem in einer Papierdüte eingeschlossenen Ast, der einen etioliierten Spross von etwa 8 cm Länge gebildet hatte. Bei *Terminalia Catappa* L. habe ich auch zwei Äste eingeschlossen, die Knospen trieben aber nicht aus, das Kambium blieb in Ruhe.

Diese Versuche zeigen eindeutig, dass die Assimilation der

neuen Triebe nicht die Ursache des neuen Dickenwachstums bildet. Damit ist nicht gesagt, dass in normalen Fällen die Assimilate, die in dem neuen Laubtrieb gebildet werden, nicht teilweise zur Ausbildung des neuen Holzringes verwendet werden, aber wenn diese Assimilate ausbleiben und andere Bedingungen erfüllt sind, so erfolgt das Dickenwachstum auf Kosten der im Holzkörper vorhandenen Assimilate (und vielleicht auch mit Hilfe von aus dem Hauptstamm zugeführten Nährstoffen). Welche sind aber diese „anderen Bedingungen“, die zum Dickenwachstum notwendig sind? Diese Frage werden wir weiter unten erörtern, vorerst sei aber noch eine Serie Versuche angeführt, die u. a. auch darauf hinweisen, dass das Dickenwachstum nicht durch die in dem neuen Trieb gebildeten Assimilate angeregt wird.

Bei verschiedenen Baumarten wurden während des Kahlstehens von einigen Ästchen die Knospen abgebrochen oder ausgeschnitten. Nachdem der Baum wieder ausgetrieben hatte, waren verschiedene schlafende Augen oder Adventivknospen vorhanden, die sich entwickelten; diese wurden auch wieder abgebrochen, sobald nur ein kleiner grüner Punkt zu sehen war; mitunter kam es aber auch vor, dass einige dieser Knospen schon bis zu einer Länge von 5 cm ausgetrieben hatten. Nach 1-2 Monaten wurden diese Äste untersucht. Bei *Toona serrata* Roem. wurden an drei Ästen alle Knospen entfernt; in den Intervallen zwischen zwei aufeinander folgenden Inspectionen trieben viele Knospen aus, die dann wieder abgebrochen wurden. Die Äste zeigten denn auch ein, wenn auch geringes, Dickenwachstum. An einem dieser Äste wurde eine Rindenringelung vorgenommen; unterhalb derselben waren keine Knospen ausgetrieben und dort fand man auch fast keine Holzneubildungen.

Albizzia lebbek Bth. zeigte an dem aller Knospen beraubten Ast, wo sich aber auch mehrere kleine Triebe entwickelt hatten, ein ziemlich starkes Dickenwachstum. *Alangium begoniifolium* Wang. zeigte an zwei von Knospen befreiten Ästen, an denen sich nur sehr kleine grüne Pünktchen entwickelten, eine sehr schwache Holzneubildung. Diese bestand stellenweise aus abnorm kleinen Gefässen und ein wenig Libriform oder Parenchym.

Pterocarpus indicus Willd. zeigte an dem der Knospen beraubten Ast nur die Bildung eines vereinzelt kleinen Gefässes, bei *Terminalia Catappa* L., wo die Kurztriebe abgeschnitten worden waren und sich keine Adventivknospen bildeten, blieb das Kambium völlig in Ruhe.

Aus dieser Versuchsreihe geht hervor, dass eine ausgiebige Assimilation zur Anregung des Dickenwachstums nicht notwendig ist, denn dort, wo die schlafenden und Adventivknospen ein wenig austrieben, ohne aber allem Anschein nach imstande gewesen zu sein, Assimilate in irgend einer ansehnlichen Menge zu bilden, (bekanntlich assimilieren jungen Blätter nur schwach) traf man doch Dickenwachstum. Andererseits ging aus dieser Versuchsreihe hervor, dass die Kambialtätigkeit ungefähr proportional der Knospenentwicklung stattfand: dort, wo fast keine sich entfaltenden schlafenden oder Adventivknospen vorhanden waren, blieb das Kambium in Ruhe, dort aber, wo die Knospen sich schnell und kräftig entwickelten, war auch das Dickenwachstum ziemlich kräftig, obschon immer weniger kräftig als in den normalen unverletzten Ästen.

Diese drei Versuchsreihen geben uns jetzt einen Einblick in den Prozess des Dickenwachstums. Die erste Reihe zeigt, dass das Dickenwachstum durch in der Rinde transportierte Stoffe oder Reize angeregt wird, die von der sich entfaltenden Knospe ausgehen. Die zweite Reihe zeigt, dass diese Stoffe oder Reize keine Assimilate sind, wie dies auch einigermaßen aus der dritten Versuchsreihe abzuleiten ist. Die dritte Reihe endlich zeigt, dass das Dickenwachstum schon durch die sich entfaltenden Knospen angeregt wird, die schon wieder abgebrochen werden, bevor sie zu Laubtrieben auswachsen; dabei zeigte sich, dass die Kambialtätigkeit einigermaßen proportional der Knospenentfaltung verlief.

3. *Versuche über den Einfluss der Unterbrechung des absteigenden Saftstromes auf das Dickenwachstum bei immergrünen und laubverlierenden Baumarten.*

Von einigen Immergrünen und auch von laubverlierenden Arten habe ich erst das Dickenwachstum von einigen vollbe-

laubten Ästen verfolgt und nachher eine Rindenringelung unterhalb der Belaubung angelegt oder das Laub ganz entfernt. Das Dickenwachstum nach diesem Eingriff gab dann einen Aufschluss über den Einfluss dieser Massnahme. Ich verwendete dünnere Äste von grösseren Sträuchern und Bäumen, einerseits weil mir nicht genügend Material zur Verfügung stand, um ganze Bäume zu verwenden, andererseits aber, weil das Instrument das ich zur Dickenmessung verwendete, keine grösseren Messungen als bis 25 mm zulässt; ich meine aber, dass die an Ästen gefundenen Resultate unbedingt auch für den ganzen Baum gelten. Zur Dickenmessung verwendete ich das Mikrometer „Calipers with ratched stop“ von „Brown and Sharpe, Providence, R. I., U. S. A.“ Eine feine Schraube mit grosser rundlaufender Skala ermöglicht die Ablesung der Dicke eines zwischen Schraube und Widerlager gelegten Gegenstandes, bis auf 0.01 mm genau, während eine Freilauf-Vorrichtung beim Andrehen der Schraube bewirkt, dass man bei jeder Messung genau denselben Druck anwendet. Bei der Messung von Ästen muss man die Messtelle anzeichnen damit man die Messung jedesmal an genau derselben Stelle vornimmt; überdies soll der Ast an der Messtelle weder Unregelmässigkeiten noch eine schnell zunehmende Dicke aufweisen, damit kleine Abweichungen von der genauen Messtelle keine erheblichen Fehler zur Folge haben. Dazu kommt dann noch die Tatsache, dass der Durchmesser eines Astes im Laufe des Tages Schwankungen ausgesetzt ist, die sehr wahrscheinlich von Austrocknung infolge Verdunstung herrühren, sodass man am besten jede Messung um genau dieselbe Stunde frühmorgens vornimmt, wenn der Turgor nachts wieder hergestellt ist. Ich nahm meine Messungen morgens um 7-7 $\frac{1}{2}$ Uhr vor. Immerhin bleibt die Messung, mit allen Vorsorgen, doch weniger genau als die Skala es ermöglichen würde, aber die Fehlergrenze bleibt doch bei genauem Verfahren unter 0.05 mm, was für unseren Zweck ausreicht.

Von den untersuchten Arten habe ich jedesmal mindestens zwei Äste von jedem Exemplar gemessen; erst wurde das normale Dickenwachstum während einer Woche verfolgt, dann wurde einer der zwei gemessenen Äste durch eine 1-2 mm breite Rin-

denringelung etwa 20 cm oberhalb der Messtelle isoliert und das Dickenwachstum weiter verfolgt. Der normale Ast gab die Kontrolle.

Nach drei Wochen habe ich dann den Kontrollast, der in der Zwischenzeit stark in die Dicke gewachsen war, ganz entblättert und das weitere Dickenwachstum verfolgt.

In der folgenden Tabelle sind die Resultate zusammengestellt.

	Dicke der Versuchsäste in mm. am Anfang des Versuches und wöchentliche Dickenzunahme.										
	<i>Ficus ampe- las</i> Burm.		<i>Sambucus canadensis</i> L.		<i>Acalypha Wilkesiana</i> M. Arg.		<i>Cassia Fistula</i> L.				
	1	2	1	2	1	2	1	2	3	4	
Anfangs des Versuches											
1. I. '26	23.80	14.78	19.68	15.40	17.42	13.68	19.44	16.60	23.41	22.60	
Dickenzuwachs 1. Woche.	0.41	0.16	0.75	0.44	0.08	0.18	0.38	0.06	0.26	0.14	
Die X Äste wurden jetzt											
8. I. '26, geringelt . . .	X		X		X		X		X		
Dickenzuwachs 2. Woche.	-0.02 ¹⁾	0.21	0.20	0.08	-0.01 ¹⁾	0.06	-0.05 ¹⁾	0.07	-0.07 ¹⁾	0.08	
Dickenzuwachs 3. u. 4e											
Woche	0.07	0.82	0.02	0.56	0.16 ²⁾	0.61	-0.02 ¹⁾	0.30	0.07	0.40	
Die X Äste wurden jetzt,											
29. I. '20, entblättert .		X		X		X				X	
Dickenzuwachs 5. Woche.	0.05	0.06	0.01	0.11	0.19 ³⁾	0.00	0.06	0.09	0.01	0.01	
Dickenzuwachs 6. Woche.	0.15 ²⁾	0.01	-0.02 ¹⁾	0.01	0.20	0.02	0.04	0.13	-0.05 ¹⁾	-0.04 ¹⁾	
Dickenzuwachs 7. Woche.	0.14	0.06 ⁴⁾	0.18 ²⁾	0.17 ⁴⁾	0.27	0.12 ⁴⁾	0.14 ¹⁾	0.05	0.10 ²⁾	0.01	
Dickenzuwachs 8. Woche.	0.27 ³⁾	0.04	0.70 ³⁾	0.08	0.22	0.10	0.09	0.09	0.08	-0.02 ¹⁾	

1) Der Ast war dünner geworden.

2) Die Ringelung ist stellenweise überwachsen.

3) Die Ringelung ist fast ganz überwachsen.

4) Die Knospen sind ausgelaufen und haben wieder einige jungen Blätter gebildet.

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, hört das Dickenwachstum nach erfolgter Rindenringelung oder Entblätterung bei drei der vier untersuchten Arten sofort ganz auf, während *Sambucus canadensis* L. noch während etwa einer Woche ein schwaches nachträgliches Dickenwachstum zeigt, dass dann aber auch ganz ein-

gestellt wird. Die unverletzten Kontrolläste führen kräftig fort, in die Dicke zu wachsen, während die Äste, die durch eine Rindenringelung isoliert wurden, nach erfolgter Überwachsung der Wundstelle mit Kallusgewebe, sofort wieder kräftig das Dickenwachstum aufnahmen. Auch die entblätterten Äste zeigten wieder Dickenwachstum, nachdem die Knospen ausgetrieben hatten und junge Blätter bildeten.

Von den Versuchspflanzen zeigen *Sambucus* und *Acalypha* ein ununterbrochenes Sprosswachstum; *Ficus* zeigt eine periodische Laubentfaltung; die Ruhe zwischen den aufeinander folgenden Blattschüben was beim Versuchsbäumchen aber nur sehr kurz. Ganz anders war dies aber bei *Cassia Fistula* L.; die Versuchsäste stammten von einem grossen Baum hinter dem Treub-Laboratorium, der in den Monaten September-Oktober 1925 das Laub abgeworfen hatte und einige Wochen lang kahl stand. Die Blüten brachen etwa gleichzeitig mit dem jungen Laube hervor, das Sprosswachstum hielt noch bis Anfang Dezember an, nachher hörte es aber auf und der Baum stand nun im vollen grünen Laub, aber mit ruhenden Knospen. Die Versuche an diesem Baum beweisen also: dass das Dickenwachstum, sobald das Kambium nach der Ruhe wieder tätig wird, nicht mehr an Laubentfaltung (oder mehr allgemein gesagt an Organneubildung) gebunden ist, sondern jetzt in direktem Zusammenhang mit dem funktionierenden Laube steht. Bei allen Versuchspflanzen ist das Dickenwachstum ganz und gar abhängig vom absteigenden Saftstrom, sodass eine Unterbrechung desselben das sofortige oder schnelle Erlöschen des Dickenwachstums bedingt, das aber nach erneuter Herstellung des Saftstromes wieder sofort aufgenommen wird.

Bei einer Konifere, *Cupressus glauca* Lam., habe ich einen ähnlichen Versuch angestellt; zwei Äste wurden gemessen. Während der ersten Woche wuchs der erste Ast von 17.63 bis 17.71 mm in die Dicke, also 0.08 mm, der Zweite von 16.23 bis 16.42 mm, also 0.19 mm. Jetzt wurde der zweite Ast geringelt, und nach einer Woche war sein Durchmesser 16.39, er war also 0.03 mm dünner geworden, während der nicht geringelte Ast 0.21 mm in die Dicke gewachsen war. Das weitere Wachstum konnte ich nicht weiter verfolgen. Also auch hier dasselbe Resultat.

Dann habe ich im Berggarten Tjibodas noch an einigen Pinusarten dergleiche Messungen angestellt; weil die Äste aber zu langsam wuchsen, konnte ich keine Resultate innerhalb zwei Wochen erzielen. Von einem Exemplar von *Pinus Thunbergii* Parl., *P. canariensis* C. Sm. und *Pinus spec.* wurden zwei Äste markiert und gemessen; einer wurde dann geringelt, und nach drei Monate wurden die Äste an derselben Stelle wieder aufgemessen. Die drei geringelten Ästen waren in dieser Zeit resp. 0.05; 0.03 und 0.06 mm in die Dicke gewachsen, während die unverletzten Ästen resp. 0.85; 0.78 und 0.17 mm im Durchmesser zugenommen hatten.

Um jetzt einigermaßen einen Eindruck zu bekommen, inwieweit bei den Immergrünen das Dickenwachstum durch die Organneubildung verursacht wird, und in welchem Masse es von der schon ausgewachsenen Blattmasse abhängig ist, wurden von sechs verschiedenen Versuchsarten erst das Dickenwachstum der normalen Äste während einer Woche kontrolliert und nachher Äste bis auf die jüngsten Endblättchen entblättert. Die abgebrochene Blattmasse betrug ungefähr 80-90% der anfangs an den Ästen vorhandenen Blattmasse. Von anderen Ästen wurden nur die jungen treibenden Spitzen abgebrochen; der Verlust an Blattmasse betrug ungefähr 10-20%.

		Die Äste 1 und 3 der Versuchspflanzen wurden bis auf die jüngsten Endblättchen entblättert, den Ästen 2 und 4 wurden alle Sprosse entnommen, sodass nur altes Laub übrig blieb. Diese erste Manipulation ist mit X verzeichnet, die zweite mit 0.													
		<i>Ficus ampelae</i> Burm.		<i>Sambucus canadensis</i> L.		<i>Acalypha Wilkesiana</i> M.A.		<i>Albizzia falcata</i> Backer.				<i>Homalanthus populneus</i> O. K.		<i>Villebrunea rubescens</i> Bl.	
		1	2	1	2	1	2	1	2	3	4	1	2	1	2
Anfang		10.80	8.78	13.95	13.78	9.39	9.58	13.82	13.58	16.48	15.56	8.09	7.82	9.80	13.60
Dickenzuwachs 1e Woche		0.02	0.09	0.12	0.24	0.13	0.31	0.15	0.12	0.22	0.13	0.07	0.22	0.13	0.10
		X	0	X	0	X	0	X	0	X	0	X	0	X	0
Mittlerer Dickenzuwachs 2-3-4e Woche		0.07	0.06	0.07	0.05	0.06	0.11	0.09	0.10	0.04	0.15	0.08	0.10	0.11	0.05

1) Wahrscheinlich ein Messfehler.

Wie aus der Tabelle ersichtlich, ist das Dickenwachstum infolge der Entblätterung wohl schwächer geworden, aber nicht soviel als der entnommenen Blattmasse entsprechen würde. Die Äste denen nur die treibenden Spitzen gelassen wurden, verloren etwa 80-90% ihrer Blattmasse; der Zuwachs wurde im Mittel auf etwas mehr als die Hälfte herabgesetzt. Entgegengesetzt verhielten sich die Äste denen nur die treibenden Spitzen genommen wurden, und die etwa 10-20% ihrer Laubmasse verloren; hier wurde auch das Dickenwachstum bis ungefähr auf etwas mehr als die Hälfte reduziert. Dieser Versuch stimmt also in beiden Teilen gut überein. Bei den Immergrünen sind es also hauptsächlich die auswachsenden Organe die den Reiz zum Dickenwachstum abgeben. Die alte Blattmasse verursacht auch wohl Dickenwachstum, aber sehr viel weniger als die jungen Triebe.

Die mikroskopische Untersuchung der entgipfelten und der bis auf die Spitze entblätterten Zweige zeigte, dass die Rinde und bisweilen auch das Holz der bis auf die Spitze entblätterten Ästen fast oder ganz stärkeleer waren; bei den enggipfelten Ästen waren die Gewebe stärkereich. Die zuletzt ausgebildeten Holzelemente waren bei den entgipfelten Ästen von *Albizzia falcata* Backer (Syn. *A. moluccana* Miq.) deutlich englumiger und dickenwandiger, bei den übrigen Versuchsarten war der Unterschied mit den vor dem Eingriff gebildeten Elemente nicht oder nur schwach vorhanden. Bei den bis auf die Spitze entblätterten Ästen von *Ficus* und *Acalypha* zeigte sich dass die letzt ausgebildeten Holzelemente deutlich weitlumiger und dünnwandiger waren als die alten Holzelemente; bei den anderen Versuchsarten war der Unterschied auch wieder nicht oder nur schwach ausgeprägt.

Ein anderer Versuch mit Tiekpflänzchen, die bis auf der treibenden Spitze entblättert wurden, zeigte auch dass das jetzt ausgebildete Holz weitlumiger, dünnwandiger und Gefäßreicher wurde. Umgekehrt zeigten die Pflanzen, denen alle treibende Knospen genommen wurden, englumigere Elemente in dem letzt ausgebildeten Holz.

Wenn wir uns jetzt der Frage zuwenden, wie die Kambial-

zone sich verhält, wenn das Dickenwachstum durch irgendeine Ursache plötzlich eingestellt wird (z. B. durch eine Rindenringelung), dann geben andere Beobachtungen darüber Aufschluss. Ende November 1925 schnitt ich zwei Äste von je einem Exemplar von *Acalypha Wilkesiana* Muell. Arg., *Ficus glomerata* Roxb., *Cassia Fistula* L. und *Melia Azedarach* L. unterhalb der unteren Blätter ab und fertigte davon einige Schnitte an, die eingeschlossen wurden. Nachher wurden die Äste wieder Mitte Dezember und Anfang Januar untersucht und die Schnitte, die möglichst nahe der alten Schnittfläche angefertigt wurden, mit den ersten Schnitten verglichen. In der Zwischenzeit wurden die austreibenden Knospen sofort abgebrochen, sodass das Dickenwachstum von November an eingestellt worden war.

Es zeigte sich, dass die noch nicht ganz ausgewachsene Zone zwischen Kambium und fertigem Holz bei *Acalypha* unverändert geblieben war. Bei *Cassia*, *Melia* und weniger auch bei *Ficus* hatten sich die jüngsten Holzgefässe mit dem unmittelbar daran anschliessenden paratrachealen Parenchym verdickt und verholzt, sie waren aber nicht auf die volle Grösse ausgewachsen und in radialer Richtung eng aneinander gerückt. Die Wandungen der dazwischenliegenden Elemente waren dünn und unverholzt geblieben, es hatten sich hie und da nachträglich noch einige Reihen unverholzter dünnwandiger und radial wenig gestreckter parenchymatischer Elemente abgesetzt.

Auch bei Stecklingen findet man derartige Erscheinungen: viele Arten bilden einen Ring kleinerer aber dicht aufeinander stehender Gefässe aus, andere aber (meistens solche die nur eine sehr schmale Zone unverdickter Elemente zwischen Kambium und ausgewachsenem Holz aufweisen) bleiben entweder einfach in Ruhe oder bilden die letzten Elemente nachträglich noch aus, sodass das Kambium unvermittelt an die ausgewachsenen Zellen anschliesst.

Auch bei unseren Beobachtungen in der freien Natur haben wir eine derartige Erscheinung angetroffen bei *Gossampinus heptaphylla*, *Ceiba pentandra* und *Sterculia foetida* (gelegentlich auch bei anderen Arten), wo die Zone zwischen dem Kambium und den ausgewachsenen Holzelementen während der Ruhe un-

verändert liegen bleibt und zu Anfang der neuen Vegetationsperiode allem Anschein nach die Fähigkeit eingebüsst hat, weiter zu wachsen, sodass sie im halbfertigen Zustand fixiert bleibt. HOLTERMANN zeigt uns in seinem „Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe“ auf Tafel XVI, Fig. 119 eine Zuwachszone von *Sterculia arabica* (?) aus Aden, die anscheinend dieselbe Eigenartigkeit aufweist. Die Zone wird hier durch 2-3, im Querschnitt etwa rechteckige Elemente mit dünner Wand gebildet, die ganz den Eindruck einer solchen Zwischenzone machen, die im halbfertigen Zustand fixiert ist.

4. Blütenbildung und Dickenwachstum.

Es ist aber nicht nur die Laubentfaltung, die das erneute Dickenwachstum anreizt, sondern auch andere Wachstumsvorgänge können erneute Kambialtätigkeit auslösen. Über den Einfluss der Blütenbildung an kahlen Bäumen habe ich nur wenige aber doch unzweideutige Beobachtungen gemacht. Im Berggarten Tjibodas stehen einige Pflanzen, die oft Blüten an den noch ganz kahlen Ästen hervorbringen; es sind dies die vorher beschriebene *Prunus Puddum* Roxb., die blüht, wenn sie kahl steht, und auch *Magnolia obovata* Thunb., die oft ihre grossen Blüten an noch ganz kahlen Ästen entfaltet. Bei beiden Arten fand ich, dass das ruhende Kambium durch diese Blütenbildung zu erneuter Tätigkeit angeregt wurde: es bildeten sich schon die ersten weiten Frühholzgefässe aus, die sich an den kleinen Ästchen von *Prunus Puddum* bis 20 cm herunter verfolgen liessen. Bei *Magnolia obovata*, wo das Fortschreiten des Dickenwachstums dem Aste entlang viel langsamer vor sich geht, fand ich die erste Anlage dieser Frühholzgefässe bis etwa 4 cm herunter noch schwach angedeutet.

Da man aber die Blüten als metamorphosierte Laubsprosse betrachten kann, in denen auch die Gefässbündel gut entwickelt sind, kann uns diese Erscheinung nicht wundernehmen. Leider habe ich versäumt dergleiche Beobachtungen auch an den anderen tropischen, in kahlem Zustand blühenden Arten vor zu nehmen, sodass ich nur wenige weitere Daten anführen kann. Nur an *Bombax album* Bakh., *Jacaranda ovalifolia* R. Br. und *Gliricidia*

sepium Stend. habe ich kurz vor meiner Abreise noch dieselbe Erscheinung auffinden können.

B. VERSUCHE ZUR KÜNSTLICHEN HERSTELLUNG VON ZUWACHSZONEN.

Durch verschiedene Eingriffe habe ich versucht, Zuwachszonen im Holz verschiedener Holzarten künstlich hervorzurufen; meistens erhielt ich wohl Zuwachszonen, die oft mit dem blossen Auge nicht von normalen Zuwachszonen zu unterscheiden waren, meist liess sich dann aber unter dem Mikroskop doch eine Abweichung vom normalen Bau konstatieren. Dies war immer der Fall, wenn bei den Versuchen die Assimilation plötzlich verhindert wurde oder wenn der absteigende Saftstrom der Assimilate plötzlich unterbrochen wurde. Nur durch gewisse Massnahmen, bei denen dies nicht der Fall war, gelang es mir einige Male einen normalen Zuwachsring zu erzielen. Bevor ich aber auf diese Versuche eingehe, möchte ich eine Beobachtung in Toeban, Ost-Java, aus der Natur anführen, wo durch Witterungseinflüsse ein Doppelring bei dem *Djati* hervorgerufen wurde. Im Jahre 1923 war der Monat April sehr trocken, Mai wieder feucht, aber von ungefähr halben Mai bis halben Juni gab es wieder keinen Regen. An vielen Stellen warfen die Djatibäume normal ihr Laub ab, als Ende Juni und im Juli plötzlich wieder 16 Regentage mit 150 mm Regen auftraten. Viele der Bäume, die schon kahl standen, trieben wieder aus, ganz wie es normalerweise im Anfang der Regenzeit geschieht, und diese Bäume bildeten dann auch den Anfang einer neuen Zuwachszone aus. Als dann Ende Juli die Trockenzeit definitiv einsetzte, vertrocknete das Laub wieder und stellte das Dickenwachstum wieder ein, sodass nur der Anfang einer neuen Zuwachszone ausgebildet war; dieser war aber ganz normal. Auch in Europa hat man öfters eine Ringverdoppelung infolge von Witterungseinflüssen beobachtet.

1. Entblätterung (ganz oder teilweise).

Tectona grandis L. f. Am 16. Januar 1923 entblätterte ich vier einjährige Pflanzen dieser Art; zwei wurden ganz entblättert und der Vegetationspunkt abgeschnitten, zwei bis auf die zwei jungen oberen Blattpaare und den Vegetationspunkt. Die ganz

kahlen Bäumchen trieben viele Knospen, die zu kräftigen Seitentrieben auswuchsen. Die zwei anderen Pflanzen mit unverletzter Spitze wuchsen einfach weiter, ohne stark in ihrem Längswachstum beeinträchtigt zu werden, denn die Internodien die nach der Entblätterung gebildet wurden, waren ungefähr ebenso lang wie die vorigen.

Nach ungefähr zwei Monaten wurden die Pflanzen untersucht. Es zeigte sich, dass die zwei ganz entblätterten Pflanzen einen ringsum geschlossenen, etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{3}$ mm breiter Ring gebildet hatten, der aus viele eng aneinander gerückten Gefässen bestand. Die Gefässe waren nicht grösser als die übrigen, die vor der Entblätterung gebildet waren; sie waren oft nicht in einer Parenchymschicht eingebettet, wie dies in normalen Zuwachszonen der Fall ist. Das Libriform ist in normalen Fällen am Ende der Zuwachszone radial etwas verkürzt und dickwandiger; das war hier nicht der Fall, im Gegenteil, das Libriform auf der Innenseite der Gefässzone war dünnwandiger als im übrigen Holz.

Die zwei Pflanzen, denen die Endblätter gelassen waren, hatten nach diesem Eingriff einen breiteren Holzring ausgebildet, eben weil das Wachstum hier weniger beeinträchtigt wurde; der Ring war hier etwa 2—4 mm breit. Mit dem blossen Auge war ein nicht immer ganz deutlicher und im unteren Teil des Stammes oft nur teilweise ausgebildeter Ring zu sehen, der als eine unscharfe helle Linie im Holz sichtbar war. Unter dem Mikroskop zeigte sich, dass diese Linie durch eine ringförmige Zone hervorgerufen wurde, in welcher die Gefässe etwas enger aneinander gerückt waren, ohne jedoch so dicht angeschlossen zu sein als bei den beiden vorigen Pflanzen. Weiter nach aussen war das Holz wieder normal. Bisweilen fand man auch eine etwas unregelmässige Gewebeanordnung in dieser gefässreicheren Zone, während das Libriform, das unmittelbar an der Innenseite daran anschloss, meistens sehr regelmässig war und mehr oder wenig die Form der Kambialzellen (im Querschnitt) aufwies. Diese Versuche habe ich noch an verschiedenen Pflanzen wiederholt, aber immer mit dem gleichen Resultat: vom normalen Typus abweichende Zonen, die durch eine Anhäufung mehrerer aber oft nicht grösserer (oft sogar etwas kleinerer) Gefässe hervor-

gerufen wurden; oft Fehlen des Parenchymstreifens und der Wandverdickung der Spätholzelemente, oft sogar eine deutlich dünnere Wand derselben. (Tafel V, Fig. 2).

Melia Azedarach L. Von dieser Art züchtete ich etwa 20 einjährige Sämlinge in Töpfen. Zwei davon wurden am 16. April 1925 entblättert, der Vegetationspunkt mit den ganz kleinen ersten Blättchen wurde ihnen jedoch belassen. Am 16. Juni wurde die eine Pflanze, am 23. September die andere untersucht; beide waren normal weitergewachsen und hatten wieder viel grünes Laub gebildet. Die Entblätterung hatte eine deutliche Zuwachszone im Holz verursacht, die im Wurzelhals etwas undeutlicher wurde. Sie wurde durch eine ringförmige Anhäufung sehr vieler, aber im Anfang kleinerer Gefässe gebildet, die in Parenchymgewebe, das von Stärke strotzte, eingelagert waren. Das Librifasern auf der Innenseite dieser Zone war stellenweise etwas dünnwandiger als sonst, zumeist aber von gleicher Wanddicke. Das Gewebe in dem Gefässstreifen war etwas unregelmässig angeordnet. Der Unterschied gegenüber einer normalen Zuwachszone wurde wieder durch das Spätholz gebildet, das in der normalen Zone dickwandigere und (oder) radial verkürzte Librifasern aufweist und weniger und kleinere Gefässe; ausserdem ist die Gefässanordnung in der normalen Zone regelmässiger, die Gefässe sind unvermittelt viel grösser als diejenigen im Altholz, sie sind regelmässig nach innen durch eine ziemlich scharfe Kreislinie begrenzt, während in der künstlichen Zuwachszone die Gefässe nach innen oft unregelmässig vorspringen und unregelmässig viele kleinere und grössere Querschnitte aufweisen. (Tafel V, Fig. 3.)

Albizia lebbek Bth. Es wurden zwei kleine Pflanzen entblättert und nach ungefähr zwei Monate, als sie wieder kräftige Seitentriebe ausgebildet hatten, untersucht. Auch hier war eine Ringbildung durch eine unregelmässige Anhäufung mehrerer, aber oft kleinerer Gefässe hervorgerufen, nach innen oft durch eine Zone dünnwandigeres Gewebe abgeschlossen. Bisweilen war die Gefässanhäufung nur gering.

Dann habe ich noch einige Äste von *Acalypha Wilkesiana* Muell. Arg. und von *Anona muricata* L. bis auf die äussere Spitze

entblättert. Nach zwei Monaten, nachdem sie normal weiter gewachsen waren und wieder viel neues Laub ausgebildet hatten, wurden sie untersucht. Es zeigte sich, dass im Holz der *Acalypha* eine Zuwachszone gebildet war, die ausschliesslich dadurch von dem normalen Holz abwich, dass sie weniger verholzt war. Dieser Unterschied trat in Jodjodkalium deutlich hervor; die Schichte adsorbierte das Jod weniger und war deshalb heller als das normale Gewebe. Diese Zone war besonders in den dünneren Ästen deutlich, in den dickeren weniger.

Die *Anona* zeigte auch eine, wenn auch ziemlich undeutliche Zuwachszone, die durch eine unregelmässige Anhäufung mehrerer aber kleinerer Gefässe hervorgerufen wurde, während das Gewebe innerhalb dieser Zone oft dünnwandiger und bisweilen auch radial kürzer war als sonst.

Schliesslich ergab eine totale Entblätterung mit nachherigem Laubausbruch bei einer 2 m hohen Pflanze von *Vitex pubescens* Vahl. auch analoge Resultate.

2. Verdunkelung.

Tectona grandis L. f. Es wurden zwei Reisser von einem Stockausschlag mit Matten verdunkelt und einen Monat lang so gelassen; nachher wurden sie einen Monat lang frei stehen gelassen und untersucht. Es zeigte sich, dass die Reisser während der Verdunkelung etiolierten und zwei lange dünne Internodien bildeten.

In dem Teil des Astes, der schon vor dem Anfang der Probe ausgewachsen war, hatte sich ein deutlicher Ring gebildet, der hauptsächlich aus einer ringförmigen Anordnung vieler kleineren und auch grösseren Gefässe bestand. Das Gewebe war an dieser Stelle etwas unregelmässig, man traf sowohl parenchymatische Elemente als auch Librifasern an. Oben im Ast war der Ring viel weniger deutlich und scharf als unten.

Melia Azedarach L. Von dieser Art wurden vier Töpfe mit einjährigen Versuchspflanzen verdunkelt; zwei davon wurden sofort in das Dunkelzimmer gestellt und dort zwei Wochen gelassen, bis sie vollständig das Laub abgeworfen hatten. Zwei

andere wurden im Laboratorium etwas dunkel gestellt und dort 3-4 Wochen gelassen, bis fast alles Laub abgeworfen war. Nachher wurden sie während einiger Monate dem vollen Tageslicht ausgesetzt; jetzt zeigten sie einen kräftigen Wuchs.

Bei der Untersuchung zeigte sich, dass alle vier Versuchspflanzen eine Zuwachszone ausgebildet hatten, die sich durch eine ringförmige Anhäufung sehr vieler aber oft kleinerer Gefässe auszeichnete. Dieser Streifen wurde an vielen Stellen nach innen durch eine 0.1-0.15 mm breiten Zone von dünnwandigem Gewebe abgegrenzt, das bisweilen von Stärke strotzte. Auch hier also wieder dasselbe Bild, wie wir es auch bei der Entblätterung trafen, mit dem Unterschied, dass der Streifen von dünnwandigem Gewebe hier oft noch deutlicher war. Die Breite dieser Zone stimmt mit der Breite der Zone der noch nicht ganz ausgewachsenen Zellen zwischen dem Kambium und dem fertigen Holz überein, der auch 0.1-0.15 mm breit war.

Sambucus canadensis L. Von dieser Art wurden drei ungefähr einjährige Versuchspflanzen verwendet; eine wurde 23 Tage ins Dunkelzimmer gestellt, bis das Laub ganz welk war, nachher für 4 Monate ans Licht. Die zwei anderen wurden 24 Tage und zwei Monate an einer dunklen Stelle in dem Laboratorium aufgestellt, nachher zwei Monate im Gewächshaus aufbewahrt. Diese Pflanzen hatten nicht alles Laub abgeworfen, viele Blätter waren jedoch vergilbt und abgestossen.

Alle drei Pflanzen zeigten eine undeutliche Zonenbildung; diejenige, die im Dunkelzimmer aufgestellt worden war, hatte noch die deutlichste. Die Grenze dieser Zone wurde durch eine etwas dichtere Anhäufung von Gefässen angedeutet, die ungefähr gleich gross oder ein wenig grösser, unregelmässig in einer Kreislinie angeordnet waren. Das Gewebe an dieser Stelle war etwas unregelmässig, die letzten Elemente innerhalb dieser Zone hatten gleich dicke Wände. Wenn wir dieses Bild mit einem normalen Jahresring vergleichen (ich verwendete ein authentisches Muster von *S. nigra* L. aus Deutschland, dessen Holz dem *S. canadensis* L. sehr ähnlich ist, weil mir kein Muster des *S. canadensis* aus kälteren Gegenden zur Verfügung stand), dann finden wir, dass es sehr abweicht. Der normale Jahresring zeigt gefässarmes

Spätholz, radial stark verkürzte Spätholzelemente und eine regelmässige kreisförmige Anordnung viel grösserer Frühholzgefässe.

3. Rindenringelung.

Diese Versuchsserie bestand daraus, dass unterhalb der Krone am Hauptstamm eine Rindenringelung vorgenommen wurde, indem ringsum ein schmaler Streifen der Rinde abgeschält wurde. Nach einiger Zeit hatte die Wunde sich mit Kallusgewebe verschlossen, sodass jetzt der jah abgebrochene Strom der Assimilate wieder durchgehen konnte. Das Holz unterhalb dieser Ringelungsstelle wurde einige Zeit nach dem Wundverschluss untersucht.

Tectona grandis L. f. Es wurden zwei kräftige, ungefähr einjährige Versuchspflanzen von 1½-2 m Höhe geringelt; nach etwa zwei Wochen war die Wunde überwachsen. Nach zwei Monaten wurden die Pflanzen untersucht. Es zeigte sich unterhalb der Ringelungsstelle ein für das blosse Auge sehr deutlicher Ring, der im unteren Teil des Stammes etwas undeutlicher wurde. Unter dem Mikroskop zeigte sich, dass diese Zone durch eine ringförmige Anhäufung vieler (aber nicht grösserer) Gefässe gebildet wurde, die unregelmässig, oft in einer schmalen Zone Parenchym, angeordnet waren und nach innen durch eine ziemlich breite Zone dünnwandigeren Gewebes abgegrenzt wurden. Die äusseren Zellschichten dieser dünnwandigen Zone waren radial abgekürzt und viereckig, regelmässig angeordnet wie die ersten Abspaltungsprodukte des Kambiums.

Derselbe Versuch wurde später noch mit einem etwa 2-jährigen Stämmchen in Buitenzorg wiederholt, mit ungefähr gleichem Resultat. Es war die Gefässanhäufung geringer und die Zone des dünnwandigen Gewebes innerhalb dieses Ringes fehlte oder war sehr undeutlich. Diese Zuwachszone näherte sich also mehr dem Typus der normalen Ringe.

Melia Azedarach L. Es wurde eine der Versuchspflanzen geringelt, aber weil das Stämmchen an dieser Stelle nur etwa 4 mm dick war, vertrug es den Eingriff nicht und starb oberhalb der Wunde ab. Es entwickelten sich aber einige kräftige Sprosse unterhalb dieser Stelle, sodass sich bei der Untersuchung nach 4½ Monaten eine deutliche Zone von demselben, schon oft

beschriebenen Typus zeigte: etwas dünnwandigeres Gewebe, nach aussen durch eine unregelmässige Gefässanhäufung abgegrenzt.

4. *Vertrocknung.*

Melia Azedarach L. Zwei der Versuchspflanzen in Töpfen wurden 14 Tage lang vor Regen geschützt und nicht begossen; während dieser Zeit wurden alle Blätter welk und vertrockneten, und auch der Vegetationspunkt trocknete ein. Als die Pflanzen wieder begossen wurden, trieben sie viele Knospen aus. Es wurde hier auch wieder eine Zuwachszone vom selben Typus ausgebildet, nur war die Zone dünnwandigerer Elemente weniger deutlich.

Die vorhergehenden Versuche gaben alle ein einheitliches Resultat; bei allen angewendeten Eingriffen: Entblätterung, Verdunkelung, Rindenringelung und Eintrocknung, wurde die Zufuhr der Assimilationsprodukte nach dem Kambium mehr oder weniger plötzlich abgeschnitten. Später wurde dann diese Zufuhr wieder hergestellt, entweder durch erneute Laubbildung infolge des Auswachsens schlafender Knospen, oder durch Überwachsen der Ringelungsstelle mit Kallusgewebe. Diese Eingriffe hatten zur Folge, dass oft eine Zone dünnwandiges Gewebe gebildet wurde, und daran nach aussen anschliessend eine Zone mehrerer Gefässe. Wie sind diese Erscheinungen nun zu deuten?

Wie aus den vorhergehenden Versuchen hervorgeht, wird das Dickenwachstum bei den meisten Arten sofort eingestellt, wenn die Pflanze entblättert wird oder wenn eine Rindenringelung stattfindet, im Allgemeinen wenn der absteigende Saftstrom unterbrochen wird. Und im ersten Abschnitt haben wir bei einigen Baumarten gefunden, dass die Zwischenzone noch nicht ganz ausgewachsenen Gewebes während der Trockenzeit, da der Baum kahl steht, oft unverändert liegen bleibt und nachträglich nicht mehr weiter wächst (*Gossampinus heptaphylla* Bakh., *Ceiba pentandra* Gaertn., *Sterculia foetida* L. u. a. m.). Dieselbe Erscheinung haben wir in diesem Abschnitt unter A. 3 an Aststümpfen gefunden, wobei die Zone der noch nicht ganz ausgewachsenen Zellen beim Abschneiden des Astes nicht weiter auswächst, sondern nur bisweilen einige Zellgruppen eine nachträgliche Wandverdickung und Verholzung zeigen. Die Wan-

dungen der Gefässe, die gerade in der Ausbildung begriffen sind, verholzen dann meistens wohl, die Gefässe selbst bleiben aber klein.

Diese Erscheinungen erklären die eigenartige Struktur der Zuwachszonen, die nach plötzlich erfolgter Unterbrechung des absteigenden Saftstromes ausgebildet werden. Um ganz normale Zuwachszonen (Jahresringe) zu erhalten, muss man anders verfahren; der absteigende Saftstrom soll nicht plötzlich unterbrochen werden, sondern allmählig, während diese Herabminderung von einer Zuwachsstockung der Sprosse begleitet sein muss, weil eben ein kräftiges Sprosswachstum die Ausbildung von weitlumigen Elementen befördert. Nachher, wenn das Kambium eine Zeitlang in dieser Weise künstlich „Spätholz“ ausgebildet hat, soll dann auf einmal das Sprosswachstum kräftig einsetzen, wodurch eine Zone „Frühholz“ gegen die Altholzzone abgesetzt wird. Im Folgenden werde ich die diesbezüglichen Versuche beschreiben.

5. *Die künstliche Herstellung normaler Zuwachszonen.*

Die oben umschriebenen Bedingungen zur Herstellung normaler Zuwachszonen habe ich gemeint folgendermassen zu verwirklichen: von kräftig wachsenden Exemplaren verschiedener Baumarten habe ich alle jungen Sprossenden abgeschnitten, und dann ein bis zwei Monate lang alle austreibenden Knospen sofort abgebrochen, sodass die Pflanze nur im alten Laub weiter wuchs. Nachher habe ich dann die austreibenden Knospen durchwachsen lassen, und nachdem die jungen Reissige kräftig ausgetrieben waren wurde die Pflanze untersucht. Ich meinte, dass das Abbrechen der treibenden Teile zur Folge haben würde, dass die weitlumigen Frühholzelemente durch weniger weitlumige Mittel- oder Spätholzelemente ersetzt würden. Wenn dann nachher die treibenden Knospen wieder an der Pflanze gelassen würden, so würde auch wiederum Jungholz ausgebildet werden.

Melia Azedarach L. Von einer etwa 2½ m hohen, sehr kräftig treibenden Pflanze, wurden alle treibenden Sprossenden Ende November 1925 abgebrochen; die jetzt massenhaft austreibenden Knospen wurden bis zum Ende desselben Jahres etwa alle drei bis vier Tage abgebrochen. Während dieser Zeit wuchs der Baum

im alten Laub weiter; Anfang Januar stand er noch voll im sattgrünen Laub. Jetzt wurden die austreibenden Knospen gelassen, sodass sich bald kräftige junge Reisige entwickelten. Anfang Februar wurde der Baum untersucht.

In den dünneren Zweigen fand man makroskopisch sehr deutliche Zuwachszonen, die nach unten aber undeutlicher wurden und im Hauptstamm fast ganz verschwunden waren. Unter dem Mikroskop zeigte sich, dass die Zuwachszonen in den ganz dünnen Zweigen nicht ganz den normalen Zuwachszonen entsprachen: man fand wohl einen deutlichen Übergang von etwas dickwandigerem Gewebe mit etwas kleinerem Zellumen in einer Zone, wo die Librifasern weitlumiger waren, dieser Übergang war aber nicht so scharf wie in normalen Fällen; auch fehlten die in normalen Zuwachszonen oft vorkommenden radial verkürzten letzten Librifasern. Die grossen Gefässe des Jungholzes, die in dieser Weitholzzone auftraten, lagen auch nicht unmittelbar dem Altholz angeschlossen, sondern einige Zellreihen davon entfernt; sie waren auch nicht viel grösser als die Altholzgefässe, während die Gefässe, die unmittelbar an das Altholz anschlossen, bisweilen viel kleiner waren, augenscheinlich in der Entwicklung gehemmt. An anderen Ästen fand man z. B. nur den Übergang von englumigeren in weitlumigere Librifasern, oder man fand nur eine etwas unregelmässige Anordnung mehrerer Gefässe. Es waren nur die kleinsten Äste, die eine Zuwachszone aufwiesen, die der normalen sehr nahe kam.

Ein zweiter Versuch wurde mit einer etwa 1½-jährigen Topfpflanze angestellt, die am 27. XI. 1925 entgipfelt wurde, und der die nachher austreibenden Achselknospen zweimal ausgeschnitten wurden. Nach diesem zweiten Male kamen aber keine weiteren Knospen zum Austreiben, auch nicht, als ich endlich Mitte Januar 1926 drei grosse Blätter abschnitt. Nachdem ich aber die zwei letzten und jetzt schon alten Blätter entfernte, wuchs eine Achselknospe Ende Februar zu einem kräftigen Laubtrieb aus. Die Pflanze wurde Mitte März untersucht. Es zeigte sich, dass sich eine Zone grösserer Gefässe dem Altholz anschloss. In den oberen Partien des Stämmchens bestand das Altholz aus ziemlich weitlumigem Librifasern, wie dies auch der Fall ist bei normalen

Zuwachszonen in diesen Teilen der Stämmchen. Im unteren Teil aber bestand das Altholz aus englumigem dickwandigem Librifasern, woran sich unvermittelt die ersten weiten Elemente des Frühholzes anschlossen. Hier wurde also eine normale Zuwachszone erzielt.

Toona serrata Roem. Von einem grossen Baum, der im Oktober das Laub gewechselt hatte, wurde ein kräftiges Wasserreisig im November entgipfelt, sodass nur ausgewachsenes Laub übrig blieb. Die später austreibenden Knospen in den Achseln dieser Blätter wurden entfernt, aber nachdem dies zweimal geschehen war, blieb der Zweig weiter in Ruhe. Anfang Januar entnahm ich dem Zweige die Hälfte der Blätter und jetzt trieben wieder einige Knospen aus, die jetzt stehen gelassen wurden. Im Februar wurde er untersucht.

Es zeigte sich eine breite Zone englumigerer Librifasern, in der nur sehr kleine Gefässe vorhanden waren; diese Zone war in der Zeit der Entknospung ausgebildet worden. Nach aussen ging diese Zone in eine Zone vieler und sehr grosser Gefässe über, die regelmässig ringförmig angeordnet waren; der Übergang war aber nicht unvermittelt, besonders fehlte die scharfe Linie, wo das erste Parenchym an die dickwandigen Altholzlifrifasern grenzt. Überdies schloss sich die erste Reihe der grossen Frühholzgefässe nicht unmittelbar an jene Altholzzone an, sondern es zeigte sich eine allmähliche, wenn auch schnelle Zunahme der Grösse dieser Gefässe. Mehr abwärts im Ast fand man eine analoge Zonenbildung, aber weniger deutlich ausgeprägt.

Schleichera oleosa Merr. Von dieser Art wurden zwei etwa 2 m hohe Pflanzen verwendet, die sich dicht über dem Boden in zwei Hauptäste verzweigten. Beide Pflanzen wurden Ende November 1925 entgipfelt und der eine Hauptast beider Pflanzen wurde jetzt nicht mehr berührt, sodass die Knospen sofort zu Laubtrieben auswuchsen. Der andere Hauptast wurde bis 31. Dezember 1925 förtwährend entknospet, sodass er in dieser Periode nur im alten Laub weiter wuchs. Nachher wurden die austreibenden jungen Triebe stehen gelassen und die Pflanzen im Februar untersucht.

Die beiden Äste, die nur einmal ohne weitere fortgesetzte

Entknospung entgipfelt wurden, zeigten keine Zonenbildung im Holze; die beiden anderen Hauptäste jedoch zeigten im Gipfelende eine deutliche Zuwachszone, die nach unten jedoch weniger scharf wurde, um endlich ganz zu verschwinden. Diese Zone wurde in dem einen Ast durch eine Zone Spätholz mit kleineren Gefässen und etwas dickwandigerem Libriform gebildet; hieran schloss ziemlich unvermittelt eine Zone Frühholz mit viel größeren Gefässen und Libriform, das ein wenig weitleumiger und dünnwandiger war als im Spätholz. Stellenweise war diese Grenze scharf und ziemlich deutlich, ganz so wie sie auch wohl bei normalen Zuwachszonen in Ästen gefunden wird; weiter wurde sie dann wieder weniger scharf, indem der schroffe Übergang zwischen Spät- und Frühparenchym weniger scharf wurde.

Der andere Hauptast zeigte im Gipfelende stellenweise eine sehr scharfe und schöne Ausbildung von dickwandigem, radial verkürztem Spätholzlibriform; hieran schloss sich aber kein normales Jungholz an, denn die weiten Gefässe fehlten und das Libriform war unregelmässig und sehr weitleumig, etwas kallusartig, vielleicht infolge der Entgipfelung. Weiter herunter war die Grenze unscharf.

Vitex pubescens Vahl. Von dieser Art wurden drei etwa 2-2½ m hohe Pflanzen zum Versuch verwendet. Ende November 1926 wurden die treibenden Sprossenden abgeschnitten; an einer der Versuchspflanzen wurden jetzt die austreibenden Knospen stehen gelassen, bei den zwei anderen wurden sie bis zum 1. Januar immer wieder abgeschnitten. Nachher liess ich die treibenden Knospen durchwachsen, sodass sich bald kräftige junge Sprosse entwickelten, und Anfang Februar wurden die Pflanzen untersucht.

Es zeigte sich, dass die Pflanze, der nur einmal die Sprossgipfel abgeschnitten wurde, keine deutliche Zuwachszonen ausgebildet hatte. Stellenweise fand man eine Andeutung einer Zuwachszone, die durch eine etwas ringförmige Anhäufung gleichgrosser Gefässe hervorgerufen wurde, im Allgemeinen fand man aber keine Zonen.

Bei den beiden anderen Versuchspflanzen, denen länger als ein Monat alle nachher austreibenden Knospen genommen waren, fand man sehr schön ausgebildete Zuwachszonen von ganz nor-

malen Typus. (Tafel VI, Fig. 2). Allerdings fand man diese Zonen nur in den dünneren Zweigen, während im Hauptstamm die Zonen weniger scharf wurden und auch nicht mehr dem normalen Typus entsprachen, aber in diesen dünneren Zweigen waren die Zuwachszonen nicht nur normal, sondern auch ringsum geschlossen. Das Spätholz bestand aus einer Zone, in welcher die Gefässe kleiner und die Libriformfasern etwas dickwandiger waren; daran schloss dann scharf und unvermittelt das Jungholz, aus dünnwandigerem Libriform und weiteren Gefässen bestehend, während die ersten Gefässe auch einigermaßen ringförmig dem Altholz entlang angeordnet waren. Die letzten Altholzlibriformfasern waren jedoch meistens radial nicht verkürzt; offenbar war das Wachstum noch zu energisch, weil das ausgewachsene Laub noch nicht alt war, um diese radiale Verkürzung hervorzurufen.

Tectona grandis L. f. Von dieser Art wurden am 10. März 1926 bei zwei etwa drei Monate alte Pflänzchen (Höhe etwa 45 cm) die Endknospen entfernt; es trieben jetzt die Achselknospen aus, aber diese wurden jede Woche bis zum 10. April ausgeschnitten. Nachher wurden die austreibenden Knospen stehen gelassen, und Mitte Mai wurden die Pflanzen untersucht. Die eine Pflanze hatte in den Achseln des oberen Blattpaares zwei Achselknospen ausgetrieben, die zu etwa 15 cm langen Jungtrieben ausgewachsen waren, die andere Pflanze zeigte nur einen solchen, aber noch kräftigeren Trieb an der Spitze.

Im oberen Stammteil zeigte sich die ausgebildete Zuwachszone nur ziemlich undeutlich, im mittleren Stammteile aber sehr deutlich und scharf, während sie im Wurzelhals wieder allmählich undeutlicher wurde. Im oberen Stammteil zeigte sich deutlich, dass nur an den Seiten, wo die Knospen ausgetrieben waren, auch die Grenze scharf und deutlich war, um sich auf der anderen Seite im Holzgewebe zu verlieren. Mehr im unteren Teil des Stammes war aber diese Zuwachszone ringsum geschlossen.

Die Zuwachszone war vom normalen Typus: die Altholzlibriformfasern waren radial verkürzt, die letzten Gefässe englumig und die letzten Markstrahlzellen auch radial stark verkürzt; der Wand dieser letzteren Elemente war aber gar nicht oder nur

unbeträchtlich dicker als im Frühholz. Die ganz unvermittelt an diese Zone anschliessende Frühholzzone zeigte weitlumiges Libriform, weite Gefässe und radial gestreckte Markstrahlzellen. Die Parenchymschicht, worin die ersten Gefässe oft eingebettet sind, fehlte im mittleren Stammteile, im unteren Stammteile und im Wurzelhals war sie aber ausgebildet (Tafel VI, Fig. 3).

Die Versuche ergaben, dass eine Nachahmung des Spätholzes durch die Assimilationstätigkeit der älteren Blätter hervorgerufen wurde, während der junge Laubtrieb die Ausbildung weiterer Gefässe und dünnwandigeren Libriforms anregte. Es zeigte sich auch einheitlich, dass der Einfluss dieser künstlichen Massnahmen sich nur eine Strecke weit herunter (also hauptsächlich in den dünneren Ästen) geltend macht.

Wenn wir bedenken, dass das erneute Dickenwachstum meistens auch nur allmählig herunter fortschreitet, wenn wir dazu ins Auge fassen, dass in der Stammbasis das Dickenwachstum im Herbst später erlischt als in den Zweigen, sodass wir eine Verzögerung der Einflüsse, die vom Laube ausgehen, annehmen müssen, so wird auch diese Erscheinung begreiflich. Die abnormen Bedingungen durch künstliche Eingriffe wie Entblätterung u. s. w. dauern nicht lange an; schon innerhalb einiger Wochen sind sie beseitigt, sodass es nicht wundernimmt, dass dieser Einfluss sich oft nicht weit herunter geltend macht.

Bei dem normalen Jahresring oder der normalen Zuwachszone entstehen die Veränderungen im Laub, welche die Spätholzbildung verursachen, ganz allmählig; der erste Laubtrieb und das kräftige Sprosswachstum im Anfang der Neubelaubung entstehen aber schnell und sind für die Ausbildung des Frühholzes verantwortlich. Allmählig ältert das Laub, und mit diesem Älterwerden wird auch das Spätholz je länger desto typischer ausgebildet, bis endlich die letzten radial verkürzten Elemente ausgebildet werden, wenn das Laub ganz alt geworden ist, kurz vor oder zugleich mit dem Vergelben. Wenn wir jetzt diese verschiedenen Stadien künstlich hervorrufen wollen, so ist es klar, dass uns dies nur sehr partiell gelingen wird; der schroffe Übergang zwischen Altlaub und kräftiges Treiben ist schwer zu erzielen und besonders die letzten Stadien des Altholzes, die

radial verkürzten Libriformfasern, werden wir nur erwarten können, wenn das Laub auch schon im Laufe des Versuches ganz alt geworden ist. Dann kann man aber kaum mehr von „künstlichen“ Zuwachszonen reden.

Auf diese Weise erhielt ich eine künstliche Zuwachszone bei *Cassia Fistula* L. die fast nicht von einer normalen Zone zu unterscheiden war. Der grosse Baum hinter dem Treub-Laboratorium hatte in den Monaten September-October 1925 das Laub geworfen und sich Ende October wieder neu belaubt. Das Sprosswachstum hielt noch bis Anfang December an, nachher hörte es aber auf und der Baum stand nun im vollen grünen Laub, aber mit ruhenden Knospen. Anfang Februar wurde ein grosser Ast entblättert; das Kambium hatte schon längst die Zone des Weitholzes fertig ausgebildet und war jetzt beschäftigt mit der Ausbildung von engeren Libriformfasern und kleineren Gefässen im Spätholz. Es trieben doch einige Knospen aus, obwohl nicht so schnell nach der Entblätterung als es einige Monate früher der Fall sein würde. Mitte März wurde der Ast untersucht, als er schon kräftige junge Sprosse ausgebildet hatte. Es zeigte sich, dass sich eine Zone Jungholz mit grossen Gefässen und weiterem Libriform ausgebildet hatte, die scharf gegen der Altholzzone abstach. Die letzten Zellreihen des Altholzes waren voll Stärke und teilweise in Parenchym umgebildet; man sah hier nicht die bei Entblätterung so häufig auftretende Zone dünnwandigerem Holze, eben weil das Dickenwachstum zur Zeit der Entblätterung nicht stark war, sodass fast keine halbfertige Zellen zwischen dem fertigen Holz und dem Kambium vorhanden waren. Der einzige Unterschied mit normalen Zonen war nur, dass die letzten Zellen des Altholzes nicht radial verkürzt waren, wie dies gewöhnlich der Fall ist beim normalen Zuwachsring. (Tafel V, Fig. 4).

Diese künstliche Zuwachszone setzte sich aber nur eine Strecke weit herunter fort.

Aus allen in diesem fünften Abschnitt besprochenen Versuchen geht hervor, dass ein intimer Zusammenhang zwischen dem Laub und dem Dickenwachstum besteht, nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ. Die Organbildung regt das erneute Dickenwachs-

tum an, der absteigende Safstrom steht in direkter Beziehung zu dem Dickenwachstum, endlich fanden wir eine Beziehung zwischen kräftigem Sprosswachstum und Frühholz, ebenso wie zwischen Altlaub und Altholz.

VI. THEORETISCHE BETRACHTUNGEN ÜBER PERIODIZITÄT UND DICKENWACHSTUM.

A. DIE PERIODIZITÄTSFRAGE.

In einer früheren Arbeit (COSTER N^o. 1) habe ich zur Frage der Periodizität schon Stellung genommen; meine Behauptung war:

„Die Rhythmik ist nicht im Wesen des Organismus begründet, sondern kann aufgehoben werden. Sie ist nicht „Ursache“, sondern sie ist Folge des Zusammenwirkens äusserer und innerer „Bedingungen.

„Die *Anlage* zur Rhythmik (zum rhythmischen Wachstum) ist „erblich, die Periodizität selbst aber kann man nicht als erblich betrachten, denn durch geeignete Eingriffe kann sie aufgehoben werden“. (S. 187.)

Dieser Standpunkt wurde noch weiter an einem Beispiel erläutert: Die Fähigkeit zur Bildung des Chlorophylls nannte ich für die grüne Pflanze eine erbliche Anlage, die Chlorophyll-Ausbildung selbst aber nicht, denn sie setzt gewisse Aussenbedingungen voraus, ohne welche sie nicht zustande kommt.

Nun erwidert aber JOST in seiner Besprechung dieser Arbeit (Zeitschr. f. Bot. 16; 1924, S. 284): „Wenn bei dieser Gelegenheit Verf. sagt: ‚die Periodizität selbe kann man nicht als ‚erblich betrachten, denn durch geeignete Eingriffe kann sie ‚aufgehoben werden‘ — so wird man dem entgegenhalten, dass ‚sehr viele zweifellos erblichen Erscheinungen durch geeignete ‚Eingriffe aufgehoben werden können“.

Es dreht sich die Sache um den Begriff der Erbllichkeit, und zweifelsohne muss man JOST beipflichten, dass, wenn man im Allgemeinen über Erbllichkeit spricht, dieser Begriff nicht auf die Erscheinung beschränkt werden darf, sondern dass er der Anlage gilt. Aber in diesem besonderen Fall habe ich gemeint, zwischen der Anlage und der Erscheinung unterscheiden zu

müssen, eben weil SCHIMPER und VOLKENS meinten, dass die Erscheinung selbst nie aufgehoben werde. Nun gibt es unzweifelhaft erbliche Eigenschaften, die sowohl der Anlage als auch der Erscheinung nach immer erblich sind, z. B. die Ausbildung eines Knochengerüstes bei Säugetieren, die Ausbildung von Gefässbündeln im Stengel der Phanerogamen. Man kann durch geeignete Eingriffe wohl das Mass der Ausbildung beeinflussen, aber diese Bildungen ganz aufheben kann man nicht. Für unser Studium hat es jetzt wenig Zweck, diese feineren Unterscheidungen beizubehalten, ich machte sie nur um eine m. E. verfehlte Meinung zu beseitigen. Im Folgenden werde ich aber noch kurz auf die verschiedenen Auffassungen früherer Autoren eingehen müssen, um in der Periodizitätsfrage nochmals Stellung zu nehmen.

Die Auffassung von SCHIMPER und VOLKENS ging dahin, dass die Periodizität der Lauberneuerung nie aufgegeben wird: „Aufgegeben wird solche Rhythmik jedoch niemals, denn sie ist im „Wesen des Organismus und nicht in den äusseren Bedingungen „begründet“ (SCHIMPER, S. 262). „Ich meine, die Rhythmik ist da, „sie ist das Primäre. Die wenigen Fälle, bei denen ich Unperiodizität der Blattentwicklung feststellen könnte, wollen dagegen „nichts sagen“. (VOLKENS S. 142).

SIMON meint, dass die Periodizität eine erbliche Eigenschaft vieler Arten ist, wobei aber der Zeitpunkt der Ruhe nicht streng fixiert ist, sondern weitgehend von äusseren und inneren Faktoren beeinflusst wird.

KLEBS endlich sieht in der periodischen Ruhe keine erbliche Eigentümlichkeit, sondern er meint, dass die Ruhe durch die Einwirkung der Aussenwelt auf die Erbanlagen hervorgerufen wird, bei denen aber kein besonderes Gen für die Periodizität anwesend ist.

Die Meinung, dass die Rhythmik im Pflanzenleben nie aufgegeben wird, ist nicht haltbar, wie die späteren Beobachtungen gezeigt haben, denn es gibt viele Pflanzen, die an allen Knospen eine stetige Laubentfaltung zeigen.

Die Meinungen von SIMON und KLEBS differieren wesentlich nur in einem Punkt: ob es eine besondere Erbanlage (Gen) gibt die für die Periodizität verantwortlich ist, oder nicht. Diese Frage

ist zurzeit nicht zu entscheiden. KLEBS stützte sich auf seine Versuche an Pflanzen mit einer sehr festen Ruheperiode (sowohl tropische als europäische Gewächse), die er durch verschiedene Eingriffe (Entblätterung, Nährsalzdüngung, kontinuierliche Beleuchtung) zum Treiben und zum kontinuierlichen Wachstum zwang. Daraus folgerte er, dass es keine in der spezifischen Struktur wurzelnde Rhythmik gebe, sondern dass dieselbe durch die Einwirkung der Aussenwelt auf die spezifische Struktur hervorgerufen werde, oder mit anderen Worten, es gibt keine spezifischen Periodizitäts-Gene. Gegen diese Folgerung wendet JOST (S. 197) ein: „Bei Gegenwart eines solchen auf Periodizität „hinarbeitenden Genes musste dann noch lange nicht immer und „notwendig auch äusserlich eine Periodizität zu Tage treten. „Denn wir wissen ja, dass jedes Gen seine Entfaltungsbedingungen hat“. Bei diesem Einwand bleibt dann natürlich, auch wenn es gelänge, alle bekannten stossweise treibenden Pflanzen eine Zeit lang ununterbrochen fortwachsen zu lassen, noch immer die Möglichkeit offen, die Periodizität auf eine Erbanlage zurückzuführen. Es hat wohl wenig Zweck hierüber weiter zu theoretisieren.

Der scharfe Streit war indess nicht so sehr eine Folge dieser theoretischen Grundlagen, (denn in dieser Hinsicht stehen die Auffassungen von KLEBS und SIMON einander sehr nahe), sondern mehr eine Folge der Interpretierung dieser Grundlagen. Für KLEBS und seine Schule war die Hauptsache: die Beeinflussung durch äussere Faktoren. Es sollte nämlich die Ruhe eine Folge sein von einem Missverhältniss zwischen Nährsalzen und organischen Nährstoffen, und wenn dem Vegetationspunkt wieder genügend Nährsalze zugeführt werden (und im Falle der festen Ruhe die Fermente, die durch dieses Missverhältniss inaktiviert wurden, wieder aktiv geworden sind), so sollte ein weiteres Wachstum erfolgen. Für SIMON dagegen waren diese äussere Faktoren wie Nährsalzversorgung u. s. w. bei den Arten mit beschränkten Knospen nur von untergeordneter Bedeutung, die erbliche Anlage zum stossweisen Wachstum war die Hauptsache.

Wenn wir die Pflanzen beachten, die eine feste Ruheperiode zeigen und doch in allen verschiedenen Jahreszeiten treiben

(*Toona*, *Terminalia Catappa* L.) und wenn wir bedenken, dass die meisten europäischen Baumarten eine feste aber jetzt astweise Periodizität im tropischen Gebirgsklima aufweisen, dann ist es wohl sehr unwahrscheinlich, dass alle diese Erscheinungen auf ein Missverhältniss zwischen Nährsalzen und organischer Nahrung zurückzuführen wären. Die Meinung von KLEBS findet ihre Hauptstütze in den Versuchen, die er anstellte, um die Ruhe bei verschiedenen Pflanzen aufzuheben. Ich meine aber hierauf nicht weiter eingehen zu brauchen, weil JOST in seiner Pflanzenphysiologie III Auflage, Bd. II, S. 202 ff. ausführlich diese Hypothese besprochen hat.

Auf allen Fällen ist die Periodizität der Lauberneuerung eine sehr komplizierte Erscheinung, die einerseits mit vielen Aussenfaktoren eng zusammenhängt, wie z. B. mit Wasserversorgung und Transpiration, Nährsalzzufuhr und Beleuchtung, andererseits in sehr hohem Masse von Artunterschieden beeinflusst wird. (Wobei man dann entweder an ein bestimmtes Periodizitäts-Gen bei bestimmten Arten denken kann, oder an eine Reaktion der ganzen Erbmasse auf äussere Umstände). Dazwischen stehen dann die Organisations-Unterschiede, die innerhalb einer Art die Periodizität weitgehend beeinflussen (Alter, Wasserreiser) und die man entweder auf äussere Umstände, wie reichliche Wasser- und Nährsalzzufuhr, zurückführen kann, oder auf vielleicht erblich fixierte Jugendformen.

Wie dem auch sei, die weitere Untersuchung wird sich mit der experimentellen Beeinflussung der periodischen Erscheinungen zu befassen haben; die Frage nach der erblich fixierten Periodizität vieler Arten muss hiebei dann vorläufig in den Hintergrund treten; denn als Arbeitshypothese kann sie keine fruchtbaren Anregungen geben. Immerhin bleibt noch immer der psychologische Faktor, dass die Untersucher, die sich auf den Standpunkt erblich fixierter Periodizität stellen, von vornherein vielleicht mit weniger Freude das Problem anfassen werden, weil sie keine positiven Resultate erwarten. Das Feld des Unbekannten ist aber so gross, dass sie anderswo ihre Betätigung finden können, während die schönsten Untersuchungen in dieser Hinsicht von denjenigen zu erwarten sind, die mit voller Über-

zeugung einer, wenn auch vielleicht einseitigen, Meinung anhängen.

B. BEZIEHUNG ZWISCHEN LAUBTRIEB UND HOLZBILDUNG.

Schon im Jahre 1891 hat Jost (1) eine Anzahl Experimente angestellt, um die Beziehungen zwischen der Gefäßbildung im Stamm und der Organbildung zu erörtern. Er zeigte durch seine Versuche u. a. an im Dunkeln erwachsenen *Phaseolus multiflorus*-Keimpflanzen, dass die Entwicklung der im Stengel verlaufenden Blattspuren von der Entwicklung der Blattspreite abhängig ist.

„Auch die Gefäßbündel erfahren in solchen Stengeln, denen man die Blätter nimmt, eine Veränderung; sie werden reduziert und wachsen nicht in die Dicke. Es besteht also eine Beziehung zwischen dem Blatt und der im Stengel verlaufenden Blattspur, der in sehr anschaulicher Weise am Epikotyl von *Phaseolus multiflorus* studiert werden kann. Entfernt man eines der beiden Primärblätter in früher Jugend und sorgt gleichzeitig für die Entfernung der ganzen Stammspitze (deren Weiterentwicklung den Versuch komplizierter gestalten würde), so sieht man im Epikotyl auf der einen Seite des Querschnittes die Gefässteile ganz ausserordentlich reduziert, während sie auf der unter dem ausgebildeten Blatt liegenden Hälfte normal ausgestaltet werden und auch noch sekundär in die Dicke wachsen. Der Erfolg dieses Versuches ist ohne Zweifel nicht durch die Verwundung allein bedingt, sondern durch Aufhebung der Funktionen, speziell wohl des Wachstums des Blattes. Das geht mit Evidenz daraus hervor, dass man die gleiche Stammstruktur auch dann erzielen kann, wenn man das Blatt nicht wegschneidet, sondern nur durch Eingipsen am weiteren Wachstum hindert“. (BENECKE und JOST, II, S. 103/4).

In einer späteren Arbeit hat Jost dann seine Versuche an *Phaseolus* erweitert und bestätigt. Auch Verwundungen veranlassten Wachstumsthätigkeit und Holzbildung bei den Phaseolusepicotylen. Die erneute Tätigkeit des Kambiums, die nach Verwundung zur Kallusbildung führt, konnte er jederzeit, auch im Winter, an ruhenden Zweigen verschiedener Baumarten erzielen.

Dann hat er noch an ein- bis mehrjährigen Zweigen von *Pinus Laricio*, *Corylus avellana*, *Aesculus Hippocastanum*, *Populus nigra*, *Betula alba*, *Quercus pedunculata*, *Sambucus nigra* und *Pinus sylvestris* sehr früh vor Beginn der Knospenentfaltung eine Ringelung angelegt. „Alle diese zeigten nach dem Abdürren, oder wenn dies nicht eintrat, am Ende des Sommers untersucht, oberhalb der Ringelung starkes Dickenwachstum, unmitttelbar an der Ringelwunde aber meist einen mächtigen Callus; unterhalb war Callus nur bei der *Eiche* und bei der *Hasel*, schwaches Dickenwachstum in einiger Entfernung von der Wunde nur bei der *Birke*, *Kiefer* und *Holunder* zu bemerken, alle anderen Zweige hatten unter der Ringelung keine Spur Holz gebildet. Ältere Äste und ein starker Stamm konnten bisher nur an *Roskastanien* geringelt werden. Hier tritt überall ein schwaches Dickenwachstum unter der Ringelung ein.“ (JOST, 4, S. 120).

Dann hat er noch einige Pflanzen von *Aesculus Hippocastanum*, *Acer pseudoplatanus* und *Fagus sylvatica* im Frühjahr vor der Knospenentfaltung ins Dunkelzimmer gestellt. Sie alle zeigten Dickenwachstum dicht unterhalb der austreibenden Knospen, welche etiolierten und natürlich nicht assimilieren konnten; oft aber wurde die Hauptmenge der Reservestoffe zur Triebbildung verwendet, sodass dann das Dickenwachstum sich nur eine kurze Strecke am Stamm herunter ausdehnte.

Entknospungsversuche hat er schliesslich auch angestellt. TH. HARTIG¹⁾ berichtet, dass der Zuwachs an *Weymouthkiefern*, die im Februar entknospt wurden, ganz ausblieb und NÖRDLINGER beobachtete, dass die meisten Bäume, die im Winter ganz aufgeastet wurden, in der folgenden Vegetationsperiode praktisch keinen Dickenzuwachs zeigten, obschon in einigen wenigen Fällen ein geringes Dickenwachstum auftrat. R. HARTIG aber fand an etwa 100 jährigen *Buchen*, *Kiefern*, *Fichten* und *Weisstannen*, die vor Beginn der Vegetationsperiode entastet wurden, eine sehr deutliche Ausbildung eines neuen Zuwachsringes. Die Versuche, die Jost an ein- und mehrjährigen Zweigen von *Syringa vulgaris* und *Paulownia imperialis* anstellte, zeigten aber, im Gegensatz zu den R. Hartigschen Versuchen, gar keinen Dickenzuwachs.

Ähnliche Versuche wiederholte er an *Pinus* und *Rhododendron*-arten, wo die Knospen entfernt, aber das vorjährige Laub gelassen wurde. Es zeigte sich einheitlich, dass die schwachen entknospten Zweige gar nicht in die Dicke wuchsen, die stärksten Zweige nur in sehr geringem Masse. Wurden die Knospen gelassen und das vorjährige Laub entfernt, dann zeigten diese Äste sowohl im Freien als auch im Dunkelzimmer immer ausgiebiges Dickenwachstum nach dem Austreiben dieser Knospen.

Es gibt aber noch viele andere Angaben in der Literatur über das Dickenwachstum, nachdem der Zusammenhang mit treibenden Knospen durch eine Rindenringelung abgeschnitten worden war. Meistens wurde bei diesen Versuchen aber nicht scharf auf nachträglich sich entwickelnde Triebe geachtet, wodurch die Resultate beeinträchtigt wurden. Ich werde der diesbezüglichen Zusammenstellung von ANTEVS (S. 321-322) einige Daten entnehmen:

„R. HARTIG (1889) und STRASBURGER (1891) untersuchten eine „18 Jahre nach der Ringelung gefällte, gegabelte *Kiefer*, deren „einer Stamm 7.8 m über dem Boden (3.3 m über der Gabelungsstelle) ringsum 30 cm hoch von der Rinde entblösst war. „Unter der Ringelungsstelle hatte nur ein minimales Dickenwachstum stattgefunden. In dem auf die Operation folgenden „Jahre hatte das abgesetzte Holz zunächst unter dem Ringe „noch annähernd normales Aussehen. Durchweg waren doch die „Elemente dünnwandiger als gewöhnlich. Die folgenden Jahresringe waren sehr unvollkommen entwickelt und von sehr schmalen und kurzen Tracheiden gebildet. Die Grenzen liessen sich „kaum unterscheiden, und alles Wachstum hatte seit Jahren „aufgehört. Die Anzahl ausgebildeter Jahresringe war hier „(während 17 Jahre) 11, während dieselbe auf der Seite, von „welcher der geringelte Stamm ausging, etwas unterhalb des „Gabelungspunktes auf 9 und bei der Stammbasis stellenweise „auf 2 Ringe herabgesunken war. Unterhalb des unberührten „Gabelstammes wurden alle Jahresringe vorgefunden, und von „dieser Seite ausgehend verminderte sich ihre Zahl, je mehr „man sich der gegenüberliegenden näherte.

„Interessanterweise fand TH. HARTIG (1863b, p. 286) im Gegen-

„satz zu anderen Forschern, dass geringelte Kiefernäste sich „über der Ringwunde durchaus normal entwickelten. Unter der „Ringwunde, zwischen dieser und dem Stamme, zwischen dem „geringelten Zweig und dem am nächsten unter demselben befindlichen Aste hatte dagegen jede Holzbildung seit dem Jahre „der Verwundung aufgehört, mit Ausschluss einer schmalen „Schicht unfertiger Holzfasern aus dem Jahre der Ringelung.

„Schliesslich hat MER (1892b, p. 502) eine interessante Angabe „über die Zeit der Kambialtätigkeit unter der Operationsstelle „bei zeitig im Frühjahr (?) geringelten Birken gebracht. Während „des Frühlings und Sommers befand sich das Kambium hier „in völliger Ruhe, und erst um Mitte August fingen Elemente „ähnlich denjenigen im Weitholz an abgesetzt zu werden“. — Es wäre m. E. nicht unmöglich, diese Mitte August anfangende Absetzung von Weitholzelemente auf ein Austreiben schlafender Knospen zurückzuführen.

VÖCHTING fand an kräutigen Gewächsen, denen die Spitze und Achselknospen genommen waren, sodass nur Laubblätter übrig blieben, dass der Stiel keine mechanischen Elemente mehr ausbildete, obschon der Durchmesser noch durch eine Vergrösserung der Markröhre und des Rindenparenchyms zunahm. Nachdem die Pflanzen wieder Knospen ausgetrieben hatten, erwachte das Kambium zu erneuter Tätigkeit und zeigte wieder normales Dickenwachstum.

LUTZ hat schliesslich eine Serie Entknospungs- und Entblätterungsversuche an 6-10jährigen *Buchen* und 5-17jährigen *Kiefern* angestellt. Die Buchen wurden resp. am 20. März, 20. Mai, 15. Juni, 1.-15. und 30. Juli und am 28. August entblättert oder entknospet. Die Buche, die 20. März vor dem Anfang der Vegetationsperiode entknospet wurde, bildete wohl Präventivknospen aus, sie blieb auch in allen Teilen gesund aber bildete kein Holz, obschon im Herbst noch viel Reservestärke vorhanden war.

Die anderen Buchen, die nach Ausbruch des Laubes entblättert wurden, zeigten einen verschiedenen Holzzuwachs, je nach dem Intervall zwischen Vegetationsanfang und Entblätterung. Die Buche, die am 20. Mai entblättert wurde, bildete nur wenig Holz; der neue Zuwachs war in den Trieben verschieden gross,

im Stämmchen nahm er von oben nach unten ziemlich regelmässig ab. Bei der am 15. Juni entblätterten Buche betrug der neue Jahrring in den Trieben und der oberen Hälfte des Stämmchens ca. 50%, im unteren Teil desselben ca. 25% des vorigen. Die anderen später entlaubten Buchen wurden dadurch nicht beträchtlich im Dickenzuwachs beeinträchtigt.

Die Versuche an den Kiefernbaumchen gaben etwas abweichende Resultate. Wohl unterblieb auch hier jedes Dickenwachstum, wenn die Knospen nicht zur Entfaltung kamen; wo aber die Entnadelung nach dem Anfang der neuen Vegetationsperiode vorgenommen wurde, wurden sämtliche Reservestoffe zur Bildung von Holzelementen verwendet. Mit erfolgter Entnadelung, gleichviel zu welcher Zeit der Vegetationsperiode dieselbe ausgeführt wurde, entstand typisches Frühlingsholz.

Die oben zitierten Versuche weisen grösstenteils daraufhin, dass das erneute Dickenwachstum nach der Ruheperiode vollständig oder zum weitaus grössten Teil ausbleibt, wenn der Zusammenhang mit austreibenden Organen verbrochen ist oder wenn die Pflanze vor dem Vegetationsbeginn entknospet wurde. Nur die erwähnten Versuche von R. HARTIG stehen hiermit in schroffer Gegensatz.

A. WIELER (3) hat die Frage zu entscheiden versucht durch eine grosse Anzahl Versuche, die er im Jahre 1897 veröffentlichte. Vorerst hat er eine grosse Serie von Versuchen mit vor dem Vegetationsbeginn verdunkelten Pflanzen angestellt. Darüber berichtet er (S. 216 u. 218): „Überblicken wird die Ergebnisse „der mit *Salix*, *Cytisus Laburnum*, *Robinia Pseud' Acacia*, *Quercus sessiliflora*, *Fagus silvatica*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Vitis vinifera*, *Pinus silvestris*, *Abies pectinata* und *Picea excelsa* „angestellten Versuche, so finden wir durchgehend eine sehr „geringe Holzbildung; bei *Pinus silvestris* ist noch am meisten „Holz entstanden, ein vollständig geschlossener Holzmantel um „den Stamm. Bei den anderen Versuchsobjekten ist die Holzbildung im Allgemeinen am mächtigsten in der Nähe der Anhangsorgane am Stamm. Oben am Stamm finden wir eine breitere „Holzmasse und einen mehr geschlossenen Ring, während weiter „abwärts die Mächtigkeit des Ringes abnimmt und sich eventuell „in einige Gruppen auflöst.

„Die Holzmasse, welche an unseren im Dunkeln befindlichen „Pflanzen gebildet wurde, ist deshalb so gering ausgefallen, weil „der Vorrath an Reservestoffe doch nur ein verhältnissmässig „geringer ist. Er reicht zur Entwicklung der jungen Triebe mit „ihren Blättern, soweit sie sich im Dunkeln bilden können, zur „Bildung der geringen beobachteten Holzmasse und zum Unterhaltung der Athmung aus, *denn die vorhandenen Reservestoffe „sind vollständig aufgebraucht worden*“.

Eine zweite Serie umfasste total entnadelten und entknospten Pflanzen. „Es kamen je drei Exemplare von *Fagus silvatica*, „*Tilia europaea*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* und *Pinus „Strobus* zur Verwendung; sie standen im Garten der Technischen Hochschule zwischen gleichaltrigen nicht entlaubten „Exemplaren, sodass ein einwandsfreier Vergleich entlaubter und „normaler Pflanzen möglich war. *Fagus* und *Acer* wurden in dem „Jahre 6, *Pinus* und *Fraxinus* 5 und *Tilia* 4-jährig. Auf Neubildungen wurde scharf acht gegeben und sie sofort entfernt; „Sprosse von bedeutender Grosse kamen nicht zur Entwicklung, „hin und wieder mag eine Knospe über das Bildungsstadium „hinübergelangen sein. Jedenfalls hat eine Bildung assimilatorischer Flächen nicht stattgefunden. Vollständig zu beseitigen „sind bei den Laubhölzern Neubildungen nicht, da ja immer „mindestens ein Überwallungsprozess stattfindet, dem sich einer „Anlage neuer Knospen anschliessen kann. (S. 225/26)“. Alle die Versuchspflanzen, mit Ausnahme der drei *Pinus Strobus* Baumchen, bildeten, wenn auch nur stellenweise und in sehr geringem Masse, neues Holz aus. An den dickeren Wurzeln fand man oft geschlossene Ringe von Jungholz, *entsprechend der Neubildung von Wurzeln*. „Bei geringer Holzbildung treten einzelne „Gefässe mit den benachbarten Zellen oder Gefässgruppen auf, „während bei etwas mächtigerer Holzbildung auch zwischen „diesen Gruppen Gewebe entstehen..... Die an den verdunkelten Exemplaren gebildeten Elementarorgane, z. B. die Gefässe, sind ebenso gestreckt wie beim normalen Holze; bei den „entknospten Exemplaren sind sie in radialer Richtung weniger „gestreckt als beim normalen Holz, der Querschnitt der Gefässe „ist bedeutend kleiner“.

War bei den verdunkelten Exemplaren nach einiger Zeit die ganze Stärke vorrath verschwunden, bei den entknospten Exemplaren fand man im Allgemeinen noch Stärke im Holze, teilweise auch in der Rinde.

Auch die Schlussbetrachtungen werde ich etwas ausführlicher zitieren: (S. 241/43) „Die Entknospung der Bäumchen hat eine „Bildung neuer Wurzeln nicht gehindert. Entsprechend dieser „Neubildungen ist das Cambium der Wurzeln, welche diese neuen „Wurzeln tragen, lebhaft thätig gewesen und hat einen theil- „weise ziemlich ansehnlichen Holzkörper hervorgerufen. Aber „dieser Holzcylinder erstreckt sich nicht sehr weit aufwärts an „der Wurzel. . . . Weiter deutet diese Erscheinung darauf hin, „dass die kambiale Thätigkeit von zwei entgegengesetzten Seiten „beginnt, von Seiten der Blätter und von Seiten der Wurzeln „oder allgemein gesprochen von den Stellen aus, wo Anhangs- „organe entstehen.

„Wie auch immer die Vertheilung des neuen Holzes an den „Exemplaren sein mag, das Ergebniss meiner Versuche ist, dass „alle die Laubbäumchen in die Dicke gewachsen sind; unter „ihnen ist freilich an dem Stamme der einen Linde das Dicken- „wachstum ausgeblieben, aber die Wurzeln sind auch hier in „die Dicke gewachsen. Was hat den Anstoss zu diesem Wachs- „tum gegeben, ist es das Auftreten von Neubildungen gewesen, „oder hat das Dickenwachstum aus inneren Ursachen stattge- „funden? Die Versuche waren dazu angestellt worden, um diese „Frage zu entscheiden. Hätte an den 12 Pflanzen überhaupt „kein Dickenwachstum stattgefunden, dann wäre die Frage ein- „deutig entschieden gewesen dass die Ausbildung der Anhangs- „organe den Anstoss zu dem Dickenwachstum giebt, so aber „muss die aufgeworfene Frage unentschieden bleiben. Denn die „Holzbildung kann in unsren Fällen ebenso gut eine Folge der „Neubildungen wie aus inneren Ursachen aufgetreten sein. Wenn „auch die Knospen nicht austreiben konnten, eine Neubildung „von Knospen möglichst vermieden war, so waren doch immer „Schnitt- und Wundflächen zu vernarben, eine Wachstumser- „scheinung, welche wohl den Anstoss zum Dickenwachstum im „Sinne Jost's gegeben haben könnte. Die Notwendigkeit für das

„Laubholz, die Wundflächen zu vernarben, machen es mit zwei- „felhaft, ob es je gelingen wird, die aufgeworfene Frage an ihm „zu entscheiden. Viel eher eignen sich dazu die Nadelhölzer, „welche ihre Wunder durch Harzausscheidung schliessen. An „den 3 Exemplaren von *Pinus Strobus* im entknospten und „entnadelteten Zustand war kein Holz gebildet worden, aber aus „den oben angegebenen Gründen halte ich diese Versuche nicht „für beweiskräftig.

„Zu Gunsten von Jost's Ansicht, dass die Entwicklung der „Anhangsorgane den Anlass zum Dickenwachstum geben, spricht „das Verhalten der Wurzelsysteme unserer Pflanzen — denn „was nach Jost für die Blätter gilt, muss natürlich auch für „die Wurzeln gelten. An den die neuen Wurzeln tragenden „alten Wurzeln haben wir wenigstens auf kurze Strecken einen „ansehnlichen Holzkörper erhalten. Ein zwingender Beweis für „die Richtigkeit der Jost'schen Ansicht ist natürlich auch das „nicht“.

Wenn seine Versuche also auch nicht ausreichen um zu ent- scheiden ob Dickenwachstum absolut ausbleibt beim Ausbleiben der Neubildungen an den Pflanzen, so bestätigen sie doch völlig die weniger scharf formulierte Stellung, dass das Dickenwachstum entweder vollständig oder zum grössten Teil ausbleibt, wenn der Zusammenhang mit wachsenden Organen verbrochen ist. Meine eigene Versuche, die im vorigen Abschnitt dargelegt sind, ergaben auch ganz denselben Resultat. Bei den 5 untersuchten periodisch kahlstehenden tropischen Laubholzarten fand kein oder nur sehr minimales Dickenwachstum statt wenn die Knospen ausgeschnitten wurden oder wenn der betreffende Holzteil durch eine Rindenringelung von treibenden Knospen abgeschnitten wurde. Wenn aber die Knospen im Dunkel austrieben und gar nicht assimilieren konnten, so zeigte der Ast doch ausgiebiges Dickenwachstum, das jedoch bei Isolierung des Astes durch eine Rindenringelung wieder ausblieb.

Und auch bei den 4 untersuchten immergrünen Holzarten und bei *Cassia Fistula* L., als sie in vollem Laube stand, zeigte sich, dass das Dickenwachstum sofort oder nach sehr kurzer Zeit ganz aufhörte, sobald der absteigende Strom der Assimi-

late unterbrochen wurde, um wieder aufgenommen zu werden, wenn entweder die Rindenringelung überwachsen war oder wenn die entblätterten Äste wieder zu treiben anfangen.

Alle diese Untersuchungen, mit einziger Ausnahme der zitierten R. HARTIG'schen Aufastungsversuche an etwa 100-jährigen *Buchen*, *Kiefern*, *Fichten* und *Weisstannen*, ergaben die enge Beziehung zwischen Laubenfaltung und Kambiumerwachen einerseits, wie auch zwischen Belaubung und Dickenwachstum andererseits. Gegen die R. HARTIG'schen Versuche sind einige Einwände zu erheben, wie WIELER schon hervorhebt. In HARTIG'S Bäumen sind sämtliche Reservestoffe verzehrt worden, während WIELER und auch ich fand, dass bei entknospten Ästen die Reservestoffe zum grössten Teil im Holzkörper unberührt bleiben. Anders ist es aber, wenn sich Laubtriebe entwickeln; dann werden die Reservestoffe dazu verbraucht. Hieraus darf man erwarten, dass sich doch an den Versuchsbäumen von HARTIG Laubtriebe entwickelt haben. Dazu kommt noch, dass die Versuchsbäume von HARTIG bis 20 Meter und höher waren, sodass die sich in den oberen Partien des Baumes entwickelnden Triebe von unten wohl erst wahrgenommen wurden, als sie schon eine ansehnliche Grösse erreicht hatten. Ich werde denn auch seine Versuche bis auf weiteres beiseite lassen.

Wenn wir uns jetzt den Beobachtungen in der Natur zuwenden, dann finden wir auch im Allgemeinen einen intimen Zusammenhang zwischen dem Ausschlagen des Laubes und dem Kambiumerwachen. Bei den von mir untersuchten tropischen Laubhölzern, die periodisch kahlstehen, habe ich immer gefunden, dass das Kambium seine Tätigkeit erst wieder nach dem Ausbruch des jungen Laubes aufnimmt; im Allgemeinen fängt das Dickenwachstum in den jüngsten Zweigen an und breitet sich allmählich nach unten aus. Auch die eingeführten Holzarten im Berggarten Tjibodas verhielten sich in ihrer astweisen Periodizität ähnlich. Der Zeitraum zwischen dem Laubausschlag und dem Kambiumerwachen, die Geschwindigkeit, womit das Dickenwachstum sich nach abwärts ausbreitet, und die Intensität des ersten Wachstums sind sehr verschieden, aber der obengenannte Verlauf des Dickenwachstums wird doch, soweit meine Beobach-

tungen reichen, wohl in weitaus den meisten Fällen eingehalten.

Aber auch in Europa hat man im Allgemeinen einen ähnlichen Verlauf des Dickenwachstums gefunden; der diesbezüglichen Zusammenstellung von ANTEVS (S. 336—340) werde ich einige Daten entnehmen. „Das Kambiumerwachen beginnt früher, gleichzeitig oder später als das Ausschlagen des Laubes . . . Im Allgemeinen ist der Zeitunterschied zwischen den beiden genannten Prozessen unbedeutend, aber es gibt Beispiele dafür, dass er einen ganzen Monat betragen kann“. Die Erscheinung, wobei das Kambium schon Holzelemente bildet, bevor noch die Blätter sich entfaltet haben, hat man besonders bei *Koniferen* und weiter bei der *Eiche*, der *Esche*, dem *Christusdorn* und dem *Ahorn* gefunden. Im Allgemeinen fand man aber doch wohl, dass die Knospen schon zu schwellen angefangen hatten. ANTEVS sagt aber weiter: „Nach meinen eigenen Untersuchungen beginnt in jungen Zweigen in der Regel das Absetzen von Holzzellen erst nachdem die neuen Blätter mehr oder weniger entwickelt sind“.

„Gewöhnlich dürfte die Kambialtätigkeit in den jüngsten Zweigen anfangen und sich nach abwärts verbreiten. Ein derartiges Verhältnis fanden TH. HARTIG (1857) bei den vorerwähnten *Lärchen* und *Ahorn*, MER (1892 a, 1892) bei jungen Bäumen (bei freistehenden erfolgte doch das Kambiumerwachen in den erweiterten Zweigbasen ungefähr gleichzeitig mit dem in den jüngsten Zweigen) und AMILON (1910) bei der *Kiefer*; und nach R. HARTIG (1885; 1888 b; 1891), GULBE (1888; 1888 a) STRASBURGER (1891), JOST (1893) und HASTINGS (1900) ist dies Regel“.

Man hat aber auch oft Abweichungen von dieser allgemeinen Regel gefunden.

„So fand TH. HARTIG (1857) bei der *Kiefer* dass es an der Stammbasis anfing. N. J. C. MÜLLER (1875) beobachtete es bei der *Fichte* zuerst in Stamm, dann in den Zweigen und am spätesten in den Ästen erster Ordnung, und RUSROW (1882) machte dieselbe Beobachtung bei *Kiefer*, *Fichte*, *Eiche*, *Esche* u. a. m.“

„Zuweilen hängt das Absetzen der ersten Elemente nicht ringsum den Stamm zusammen, sondern erfolgt an getrennten Punkten (HASTINGS 1900)“.

Auch über den Verlauf der Kambialtätigkeit und das Auf-

hören der Xylembildung sind viele Beobachtungen angestellt worden, die je nach Baumart, Individuum, Alter und Standort auch sehr abweichende Resultate geliefert haben. ANTEVS fasst alle Beobachtungen im Folgenden zusammen, wobei er auch den Zusammenhang zwischen der Kambialtätigkeit und der Triebperiodizität bespricht (S. 347/48):

„Das Absetzen von Xylem beginnt gewöhnlich in den jüngsten Zweigen und breitet sich nach abwärts aus. Die Schnelligkeit, mit der sich das Kambiumerwachen verbreitet, ist in hohem Grade von mehreren äusseren Umständen abhängig. So können bald einige Tage, bald ein ganzer Monat zwischen dem Erwachen in den dünnen Zweigen und im unteren Teil des Stammes verfließen.

„Die Wachstumsintensität ist anfänglich recht schwach, nimmt aber rasch zu und erreicht gewöhnlich im Juni ein Maximum. Hierauf sinkt sie nach einigen Verfassern, bis sie gegen den Herbst ganz aufhört, während sie nach anderen Forschern, nachdem sie sich einige Zeit im Fallen befunden, von neuem steigt, um im Juli ein zweites Maximum zu erreichen, bevor das schliessliche Sinken eintritt.

„Der Zeitpunkt des Aufhörens der Kambialtätigkeit ist ebenso wie der des Kambiumerwachens durch verschiedene Faktoren bestimmt und trifft sehr verschieden ein, aber gewöhnlich im August oder September. Im jungen Zweigen ist der Jahresring gerade fertig, wenn die Blätter anfangen gelb zu werden.

„Aus dem Gesagten dürfte hervorgehen, dass ein intimerer Zusammenhang zwischen der Kambialtätigkeit und der Triebbildung nicht existiert. Manche Verfasser haben freilich einen solchen vermutet, aber sie dürften die Zeitrelation nicht genug berücksichtigt haben. Als voneinander unabhängig dürfen sie doch natürlich nicht angesehen werden. Sie besitzen die Fähigkeit sich gegenseitig zu beeinflussen und sich einander anzupassen. Eine grössere Blättermasse entspricht beispielsweise einer kräftigeren Entwicklung des Jahresringes, und ungefähr gleichzeitig damit, dass sich ein ansehnliches Laubwerk rasch entwickelt, setzt das Kambium weiltumige Elemente ab um den gesteigerten Wasserbedarf zu decken.

„Die hier mitgeteilten Angabe stammen ausschliesslich aus den gemässigten Zonen, hauptsächlich aus Mitteleuropa.“

Wenn wir alle die in diesem Abschnitt angeführten Tatsachen ins Auge fassen, dann ist es wohl klar, dass ein intimer Zusammenhang zwischen Laubtrieb und Dickenwachstum besteht; in dieser Hinsicht kann ich der oben zitierten Meinung von ANTEVS denn auch nicht beipflichten. Durch die vielen Versuche ist vorerst unzweideutig bewiesen, dass der Anfang des neuen Dickenwachstums bei periodisch kahlstehenden Laubhölzern von einem Reiz abhängig ist, der von den sich entfaltenden Knospen oder anderen auswachsenden Organen ausgeht. Die Beobachtung an vielen Laubhölzern in Europa, wobei man schon Dickenwachstum fand, bevor noch die Blätter sich entfaltet hatten, braucht noch nicht gegen diese Auffassung zu sprechen, denn in vielen Fällen fand man doch schon eine deutliche Anschwellung der Knospen. Angaben, dass das Dickenwachstum schon einsetzte, bevor noch äusserlich eine Schwellung der Knospen sichtbar war, liegen aber auch von Lauhölzern vor, z. B. für *Fraxinus excelsior*; TH. HARTIG hat es auch an KIEFERN beobachtet (ANTEVS S. 336). Aber wenn auch äusserlich keine Schwellung ersichtlich sei, dann kann doch im Innern das Wachstum schon kräftig eingesetzt haben, wie auch bekanntlich die Knospen im Winter nicht vollständig ruhen, sondern sich noch langsam weiter entwickeln. Diese Frage ist sehr leicht zu entscheiden, wenn man bei einigen Bäumen die diese Erscheinung gewöhnlich zeigen, lange vor dem Vegetationsanfang, z. B. im März, einige Äste oder Stammstücke durch eine Rindenringelung von den Knospen am Ende der Zweige isoliert, und alle schlafenden Augen auf dieser isolierten Strecke ausschneidet. Dann darf das Dickenwachstum auf dieser isolierten Strecke nicht einsetzen, auch wenn es an anderen Stellen noch vor der Knospenschwellung einsetzt. Dr. NYDAM, Assistent am botanischen Laboratorium der landwirtschaftlichen Hochschule in Wageningen, hatte die Güte dieser Versuch auf meiner Bitte auszuführen. Er verwendete drei Versuchspflanzen, zwei Eschen (*Fraxinus excelsior* L.) und eine Eiche (*Quercus pedunculata* Ehrh.) wovon er einige Äste am 27 Februar 1926 durch ein oder zwei Rindenringelungen von den obenliegenden Knospen isolierte. Das

Kambium war damals noch völlig in Ruhe. Am 16 März kontrollierte er die Kambialtätigkeit an unverletzten Ästen dieser drei Bäume, aber alles war noch in Ruhe. Erst am ersten April zeigte eine der beiden Eschen die Ausbildung der ersten neuen Gefässe, obschon die Knospen äusserlich noch keine Schwellung zeigten, während am 12 und 13 April alle drei Versuchsbäume eine mehr oder weniger kräftige Kambiumtätigkeit in den nicht geringelten Ästen zeigten. Die Knospen waren jetzt noch nicht geöffnet aber doch schon mehr oder weniger angeschwollen. Bei allen Versuchsästen, sowohl der Eiche als der Eschen, zeigte sich aber unterhalb der Ringelungstelle keine Spur von Holzbildung, während, wie Herr NYDAM an eine der Eschen kontrollierte, das Kambium oberhalb der Ringelungsstelle wohl tätig war und schon zahlreiche Gefässe ausgebildet hatte. Auch ein Ast der nicht geringelt wurde, sondern welchem alle Knospen entnommen waren, zeigte keine Spur von Kambiumtätigkeit. Es geht aus diesen Versuche also unzweideutig hervor, dass auch bei den Bäumen die schon Dickenwachstum zeigen bevor noch die Knospen geöffnet oder sogar angeschwollen sind, der Reiz zum Kambiumerwachen doch von den Knospen ausgeht. Sehr wahrscheinlich wird dieser Reiz verursacht durch die Wachstumsprozesse die sich in der noch geschlossenen Knospe abspielen.

Wenn also eine Korrelation zwischen dem Laubtrieb oder dem sich entfaltenden Organ und dem Anfang des Dickenwachstums wohl sicher festgestellt ist, so ist diese Korrelation nicht der einzige Faktor der den Anfang der Dickenwachstums bestimmt. Es können auch andere Reize, wie z. B. Verwundung, das Kambium zu erneuter Tätigkeit anregen. JOST zeigte, dass selbst während der Ruheperiode eine Verwundung Anlass zu Kallusbildung gab. Und dann gibt es noch verschiedene Beobachtungen, wobei Dickenwachstum ohne Organbildung auftrat. Vorerst schon die (wenn auch sehr geringe) Bildung erster Frühholzgefässe an entknospten oder geringelten Zweigen, die sowohl JOST als auch ich selber in meinen Versuchen konstatierte.

Dann die Beobachtung JOSTS, dass einige zweijährige Blätter (*Rhododendron*, *Hedera*) auch im zweiten Jahr noch in den Ge-

fässbündeln von Blattstiel und Lamina Holz bilden, ohne dass sie sonst irgendwelche Veränderungen erfahren.

Man braucht es aber gar nicht so weit zu suchen, denn die Erscheinung, dass viele Baumarten noch in die Dicke wachsen, wenn schon längst die Organneubildung eingestellt ist, ist allgemein bekannt. Wie aber meine Versuche gezeigt haben, geht in diesem Fall der Reiz zum Dickenwachstum doch noch immer vom Laub aus und eine Unterbrechung des absteigenden Saftstromes oder Entblätterung hat eine sofortige Einstellung des Dickenwachstums zufolge.

Neben dem Reiz, der von den sich entfaltenden Knospen ausgeht, müssen natürlich noch verschiedene andere Bedingungen erfüllt sein, bevor Dickenwachstum eintreten kann. Deutlich zeigt sich dies bei den Angaben verschiedener Verfasser über den Anfang der Kambialtätigkeit im Zusammenhang mit der Temperatur. So gibt KNUDSON für die amerikanische Lärche an, dass die dunkleren Rindenpartien mehr Licht absorbieren und eher Dickenwachstum zeigen. AMILON meint, dass für den Stammfuss die Bodentemperatur wichtig ist. Andere Untersucher meinten, dass das Kambium an der Südseite freistehender Bäume, an der Seite also, die der Sonnenbestrahlung im Frühjahr am meisten ausgesetzt ist, früher erwacht als an der Nordseite.

Diese Frage ist von Herrn Oberförster J. P. SCHUITMAKER untersucht, aber nicht veröffentlicht worden; seine Resultate hat er mir gütigst zur Verwendung überlassen. Er untersuchte ein bis mehrere Exemplare von *Salix*, *Tilia*, *Populus*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Fagus*, *Acer pseudoplatanus* und *A. platanooides*, *Ulmus*, *Betula* und *Robinia*. In den Monaten April und Mai 1920 wurden von diesen Bäumen zugleichzeit an der Nord- und Südseite des Stammes Bohrspähne mit einem Presslerschen Zuwachsbohrer entnommen und auf Kambialtätigkeit untersucht. Es zeigte sich, dass bei 12 von 14 Exemplaren, die zur Zeit der Untersuchung schon das erste Dickenwachstum zeigten, die Südseite beträchtlich im Wachstum voraus war. Der Unterschied betrug bald nur ein oder zwei Reihen schon ausgebildeter Elemente, bald aber (bei einer *Populus*) war die Jungholzzone auf der Südseite bis dreimal so breit als an der Nordseite. Bei den

zwei übrigen Stämmen war kein Unterschied aufzufinden. Auch die dünneren Ästchen der meisten Exemplaren fingen an der Südseite der Krone eher ihr Dickenwachstum an als an der Nordseite.

Es fragt sich jetzt, welcher Art die Beziehung zwischen Laubtrieb und Dickenwachstum ist. Jost (1891, S. 544) hat sich darüber früher schon ausgesprochen, welche Stelle ich hier zitieren werde: „Bis jetzt scheinen mir keine thatsächlichen „Anhaltspunkte vorzuliegen, die eine Entscheidung zwischen den „beiden möglichen Hypothesen herbeiführen könnten, nämlich „derjenigen einer Stoffübertragung und der anderen einer Bewegungsübertragung von den jugendlichen Organen aus nach den „bildungsfähigen Zellzügen des Stammes. Die erste dieser „Vorstellungen muss die Annahme machen, dass von den jugendlichen Organen Stoffe erzeugt werden, die nach unten wandernd „Gefässbildung bedingen. Man müsste dann also nicht nur wurzelbildende, man müsste auch gefässbildende, parenchymbildende, „siebröhrenbildende etc. Stoffe annehmen. In Anbetracht der „Complication einer derartigen consequenten Weiterbildung der „bekannten Sachs'schen Theorie gewinnt, wie mir scheint, die „zweite mögliche Anschauung, die eine Übertragung von Bewegungszuständen annimmt, an Wahrscheinlichkeit“.

In den Jahrzehnten aber, die seitdem verflossen sind, hat die Wissenschaft sich doch so entwickelt, dass wir jetzt die erste Auffassung der stofflichen Übertragung des Wachstumsreizes als die wahrscheinlichste annehmen müssen, wie es Jost selber denn auch in seinem bekannten Handbuch tut (II, S. 106).

Die schönen Untersuchungen von HABERLANDT haben gezeigt, dass in verletzten Zellen gewisse Stoffe gebildet werden, welche die Nachbarschaft zu anomalen Teilungen anregen; diese Stoffe nennt er Wundhormone und er zeigte, dass auf Riss- und Bruchflächen, die keine verletzten Zellen aufweisen, auch keine neuen Zellteilungen auftreten. Dies ist aber wohl der Fall, wenn man die Wundflächen mit hormonhaltigen Gewebesäften einschmiert. An mit Wasser abgespülten Wundflächen treten keine Zellteilungen auf, wenn man aber hormonhaltigen Gewebesäfte aufträgt, so zeigen sich wieder Zellteilungen.

Eine andere Art Zellteilungsstoffe werden nach HABERLANDT

im Leptomteil der Leitbündel gebildet: dünne, aus dem Mark der Kartoffelknollen geschnittene Gewebeplättchen zeigen nur dann Zellteilungen, wenn in den Plättchen Siebröhren mit den Geleitzellen enthalten sind. Es gelang, Zellen bündelfreier Gewebeplatten durch Auflegen bündelenthaltender zu Zellteilungen zu bringen; die Versuche gelingen auch dann, wenn zwischen den beiden Gewebeplatten eine dünne Schicht Agar-Agar sich befindet. Er meint, dass diese Lepto-Hormone in den Geleitzellen gebildet und von diesen den Siebröhren übermittelt werden, die sie dann weiterleiten. Schliesslich meint er, dass Zellteilungshormone auch im Urmeristem und in allen primären embryonalen Geweben entstehen, dagegen muss das Dauergewebe vom Leptom aus versorgt werden.

Wenn wir diese, allerdings noch hypothetischen, weil noch nicht isolierten Stoffe, deren Existenz aber doch durch jene Versuche sehr wahrscheinlich gemacht ist, zu allen Versuchsergebnissen über das Dickenwachstum in Beziehung setzen, so ist es m. E. gar keine zu gewagte Hypothese, wenn wir analoge Stoffen nicht nur bei der Wundholzbildung eine Rolle zuschreiben, sondern auch beim normalen Dickenwachstum. Aus dem vorhergehenden wäre dann abzuleiten, dass die sich entfaltende Knospe oder das auswachsende Organ Reizstoffe bildet, die in den Siebteil fortgeleitet werden und das Kambium zu erneutem Wachstum anreizen. Es wäre dann gar nicht nötig, spezifische gefässbildende, siebröhrenbildende u. s. w. Stoffe anzunehmen; es genügt, solche Hormone vorauszusetzen, die nur einen Teilungsreiz ausüben. Dann werden die inneren und äusseren Umstände die Kambialzellen zur Bildung von Gefässen, Libriform, Parenchym oder Siebröhren veranlassen.

Überdies wird dann noch eine andere Tatsache erklärlich, die sonst Schwierigkeiten bereiten würde: dass unterhalb der Ringlungsstelle oder an entknospten Ästen doch oft ein, wenn auch sehr geringer Dickenzuwachs auftritt. Dieser wäre dann vielleicht die Folge von Leptohormonen, die selbsttätig im Siebteil gebildet werden, aber nicht ausreichen, um ein normales Dickenwachstum zu erzielen. Das normale kräftige Dickenwachstum wäre dann eine Folge der in den embryonalen Geweben der

Sprossspitzen gebildeten Hormone. Es ist dann gar nicht nötig mit E. KASTENS anzunehmen, dass die Holzbildung unterhalb der Ringelung nur bei Pflanzen mit bikollateralen Gefässbündeln auftritt und eine Folge des unverletzten Markphloëms ist; diese Annahme trifft denn auch gar nicht zu, wie aus die vielen Versuchen an Pflanzen ohne Markphloëm hervorgeht.

Die Hypothese ist nicht neu, sondern wurde schon von VAN DER LEK aufgestellt, um den fördernden Einfluss der austreibenden Knospen auf die Wurzelbildung an Stecklingen zu erklären. Er erhielt die Wachstumsförderung auch, wenn die Knospen im Dunkeln austrieben, wenn also eine Assimilationswirkung ausgeschlossen war. Er meint auch, dass die treibende Knospe Hormone bildet, die im Phloëm abwärts geleitet werden.

Schon früher stellte GROSSENBACHER auch eine analoge Hypothese auf, obschon er die Reizstoffe Enzyme nennt. Nun glaube ich aber, dass der Begriff „Hormon“, der aus der zoologischen Literatur stammt, für Stoffe angewendet wird, die mit den Körpersäften zirkulieren und auf bestimmte Organe oder Zellen spezifische Korrelationen übertragen. Enzyme dagegen üben mehr eine örtliche Wirkung aus, während ihre Funktion weniger mit Übertragung von Korrelationen als mit chemischen Prozessen in Beziehung steht. Daher bevorzuge ich in diesem Falle den Ausdruck Hormon.

GROSSENBACHER sagt (S. 68): „The experiments by Jost and by „LÜTZ also give support to the idea that radial growth is largely „controlled by enzymotic activities which are somehow dependent „upon the process of terminal elongation. Perhaps the enzymes „concerned are liberated or activated in enlarging and bursting „buds in different parts of trees and are carried downward in „the metabolized food, or possibly enzymes produced in the „enlarging buds simply initiate certain activities which are „transmitted without the further aid of the enzymes as was „assumed by FICK regarding the action of the enzymes which „coagulate blood and milk“.

Schliesslich hat EMMA KASTENS eine gute Arbeit über die Funktion der Siebröhren veröffentlicht, in welcher sie auch die Meinung vertritt, dass die Siebröhren als Leitungsbahnen der

Zellteilungshormone auftreten, die in den Vegetationspunkten entstehen. Ausser diesen Zellteilungshormonen nimmt sie im Siebteil noch andere Hormone an, die im Stoffwechsel der Pflanzen eine Rolle spielen, welche die Tätigkeit der Fermente auslösen oder hemmen.

Die Hypothese stimmt gut mit allen bekannten Tatsachen überein; sie erklärt, warum das erneute Dickenwachstum an austreibenden Knospen gebunden ist, warum eine Unterbrechung in den Leitungsbahnen (Rinde) auch das Dickenwachstum beeinträchtigt, warum das Dickenwachstum wohl auf Kosten der im Holzkörper vorhandenen Reservestoffe vor sich gehen kann, wenn nur die Hormone vorhanden sind (z. B. beim Austreiben der Knospen im Dunkeln), und unterbleibt, wenn die Hormone fehlen, auch wenn sonst genügend Reservematerial anwesend ist. Mit der Hypothese ist auch die Erscheinung in Einklang, dass das Dickenwachstum im Allgemeinen von den sich entfaltenden Knospen allmählig abwärts fortschreitet. Die entgegengesetzten Beobachtungen, wobei das Dickenwachstum zuerst an der Stammbasis beobachtet wurde, brauchen aber noch nicht mit unserer Hypothese in Widerspruch zu stehen, denn das Dickenwachstum an der Stammbasis kann durch Wurzelwachstum eingeleitet sein. Die Beobachtungen über das erste Auftreten des Dickenwachstums im Hauptstamm stützen sich entweder auf der Messung der Diameter des Stammes, wobei man zugleich mit dem Holze auch die Rinde misst, sodass das Dickenwachstum auf einer Schwellung oder auf dem Wachstum der Rinde selbst beruhen kann, oder man fertigte Schnitte durch die Kambialzone an und beobachtete das erste Auftreten der verholzten Gefässe. Diese Verholzung ist aber die letzte Phase der Ausbildung der Gefässe, und es braucht gar nicht der Fall zu sein, dass dort, wo diese letzte Phase schneller erreicht wird, auch das Dickenwachstum eher einsetzt; der erste Anfang des Dickenwachstums, die ersten Teilungen des Kambiums, können sehr gut in den jungen Ästchen eher anfangen, und doch kann die Ausbildung der Elemente langsamer vor sich gehen. Solange keine genauen Beobachtungen vorliegen, die alle diese Faktoren berücksichtigen, darf man sie nicht als Einwand gegen die Hypothese anführen.

Wir müssen jetzt nachgehen, inwieweit diese Hypothese sich auch auf das weitere Wachstum der periodisch ruhenden Bäume und auf die Immergrünen und fortwährend durchwachsenden Bäume ausdehnen lässt. Bei jenen Immergrünen, die fortwährend oder mit kurzen Intervallen junge Laubtriebe entfalten, begegnet man keine Schwierigkeiten, denn es werden dann auch fortwährend jene Wuchshormone ausgebildet. Anders ist es aber mit den periodisch treibenden Bäumen, die nur einen oder wenige Laubtriebe im Anfang der Vegetationsperiode ausbilden. Wie die Beobachtungen in Europa zeigten, „steigt die anfänglich verhältnismässig schwache Wachstumsintensität schnell und erreicht „gewöhnlich im Juni oder Juli ein Maximum. Hierauf nimmt „sie nach einigen Verfassern nach und nach ab, bis sie im Herbst „ganz aufhört. Andere Forscher sind jedoch der Meinung dass „das Dickenwachstum zwei Maxima mit zwischenliegender mehr „oder minder ausgeprägter Wachstumsverminderung aufweist“. (ANTEVS, S. 340). Nach den eigenen Erfahrungen von ANTEVS „geht die Kambialtätigkeit der jungen Zweigen schon von Anfang „recht rasch von statten. Sie nimmt an Lebhaftigkeit zu und „erreicht ein Maximum Mitte Juni. Darauf scheint sie recht „gleichmässig fortzugehen (S. 341). Eichenzweige, welche Johannistriebe entwickeln, zeigen zwei Maxima, solche, die dies nicht „tun, ein Maximum“ (S. 342).

In den Tropen habe ich bei den periodisch kahlstehenden Bäumen auch ein lang anhaltendes Wachstum beobachtet, das allmählig mit dem Älterwerden des Laubes abnahm. Aus alledem geht wohl hervor, dass das Dickenwachstum nicht ausschliesslich an die Periode der Knospenentfaltung gebunden ist, sondern dass noch lange, nachdem der neue Laubtrieb fertig ausgebildet wurde, das Dickenwachstum fortgesetzt wird. Auf unserer Hypothese fortbauend, könnten wir jetzt zwei verschiedene Annahmen machen, um diese Tatsachen zu erklären: erstens wäre es möglich, dass die Hormone das Dickenwachstum auslösen, dass dann aber die stattfindenden Zellteilungen des Kambiums für sich genügen, um den Teilungsreiz eine Zeitlang aufrecht zu erhalten (auch vielleicht durch Ausbildung spezifischer Stoffe). Diese Annahme wird durch die Beobachtung von Lutz an *Pinus*

sylvestris gestützt, dass dort, wo die Knospen sich entfalteten, auch sämtliche Reservestoffe zur Holzbildung verwendet wurden, wenn auch sofort nach der Knospenentfaltung der ganze Baum entnadelt und entknospet wurde.

Meine Versuche aber an Immergrünen, sowohl Nadel- als Laubhölzer, und an einem Exemplar von *Cassia Fistula* L., das im vollen alten Laub stand, und wobei gezeigt wurde, dass das Dickenwachstum sofort eingestellt wird, sobald der absteigende Saftstrom unterbrochen oder der Ast entblättert wird, widerlegen diese Auffassung zur Genüge.

Dann bleibt uns noch die zweite Möglichkeit übrig, dass das Laub, auch wenn es schon ausgewachsen ist, noch fortfährt, Hormone auszubilden, welche das Dickenwachstum anregen, und erst allmählich beim Altern diese Bildung einstellt.

Die Beobachtungen und Versuche stimmen zum weitaus grössten Teil mit dieser zweiten Annahme überein; es ist natürlich wohl möglich, wie ich es bei *Sambucus canadensis* L. schon einigermaßen konstatierte, dass das Dickenwachstum bei einigen Arten nicht sofort nach der Unterbrechung des absteigenden Saftstromes eingestellt wird, aber diese Erscheinung wird wahrscheinlich von einer Speicherung des Reizstoffes oder Stoffgemisches herrühren. Allerdings bleibt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bei gewissen Arten, wie z. B. bei *Pinus sylvestris*, die erste Anregung des Dickenwachstums schon genügt, um noch eine Zeitlang Kambialtätigkeit zu ermöglichen, nachdem der absteigende Saftstrom unterbrochen oder eingestellt ist; bei den meisten Arten wird diese Eigenschaft jedoch fehlen oder doch stark in den Hintergrund treten.

Im Vorausgehenden habe ich mich absichtlich ferngehalten von allen Spekulationen über die Ursachen der Jahresringbildung, d. h. über die Ursachen der Ausbildung verschiedener Elemente in verschiedenen Teilen der Zuwachszone, weil diese Betrachtungen im folgenden Abschnitt untergebracht sind. Auch diese Diskussion wird, wie es sich zeigen wird, eine Stütze für die zweite Auffassung geben, dass nämlich das schon ausgewachsene Blatt fortfährt, Hormone zu bilden, und dass diese Fähigkeit erst allmählich beim Altern verschwindet.

C. DIE URSACHEN DER AUSBILDUNG VON ZUWACHSZONEN
RESP. JAHRESRINGEN.

Schon lange ist die Jahresringbildung Gegenstand des lebhaften Interesses gewesen und zahlreich sind die Versuche, sie entweder entwicklungsphysiologisch oder betriebsphysiologisch zu erklären. Alle diese Erklärungen stützen sich jedoch ausschliesslich auf die in Europa oder in der gemässigten Zone beobachteten Tatsachen weil aus den Tropen nicht genügend Beobachtungsmaterial vorhanden war. Wenn wir aber die im ersten Teil dieser Arbeit angeführten Beobachtungen mit in Betracht ziehen, dann wird sich zeigen, dass schon durch eine einfache Ausbreitung des Beobachtungsmaterials schwerwiegende Einwände gegen viele dieser Hypothesen vorgebracht werden können. Ich werde die verschiedenen Hypothesen nicht alle ausführlich besprechen, sondern sie nur, soweit es für unseren Zweck förderlich ist, berühren.

Bei der Erklärung der Jahresringbildung haben wir uns nicht mit dem periodisch unterbrochenen Dickenwachstum zu befassen. Wir haben gesehen, wie das Dickenwachstum an und für sich von der Lauberneuerung und von den absteigenden Saftstrom abhängig ist; diese periodische Unterbrechung braucht aber noch keine Zonenbildung hervorzurufen, wofür wir früher auch schon Beispiele gefunden haben. Die Zonenbildung ist eine Folge der anatomischen Unterschiede im Früh- und Spätholz, welche Unterschiede durch eine verschiedene quantitative sowohl als qualitative Ausbildung der Elemente verursacht werden können. Die Erklärungshypothesen werden sich mit diesen Unterschiede zu befassen haben; da aber die Zuwachszonen bei den verschiedenen Baumarten durch sehr verschiedene anatomische Merkmale verursacht werden (siehe S. 128—132 dieser Abhandlung), so kann man schon von vornherein vermuten, dass in erster Linie die spezifische Struktur oder erbliche Anlage der verschiedenen Arten massgebend ist, und erst in zweiter Linie die äusseren Faktoren, wie Klima, modifizierend darauf einwirken.

Die Rindenspannung.

SACHS und DE VRIES haben den Unterschied im Bau des Spät-

und Frühholzes auf ein verschiedenes Mass der tangentialen Rindenspannung zurückzuführen versucht. Weil sie meinten dass die Spannung der Rinde vom Frühling an bis in den Sommer infolge des Dickerwerdens des Holzkörpers zunimmt, komme die Erzeugung des aus grossen Gefässen und in radialer Richtung weiten Holzzellen bestehenden Frühholzes bald zum Stillstande und gehe in die Formation des Spätholzes über, wo die Zellen in radialer Richtung zusammengedrückt erscheinen, und endlich verhindere der gesteigerte Rindendruck das Dickenwachstum gänzlich. KRABBE hat aber diese Auffassung durch den experimentellen Nachweis widerlegt, dass die tangentialen Rindenspannung im Herbst annähernd ebenso gross ist wie im Frühjahr.

Aber auch ohne diese experimentelle Widerlegung Krabbes wäre die Hypothese für den Tropen nicht recht haltbar, denn dort findet man periodisch wachsende Baumarten, die wohl, andere aber, die keine Zuwachszonen ausbilden; man findet Zuwachszonen, die nur durch einen schmalen Streifen Parenchym im übrigens homogenen Holz angedeutet werden, wobei diese letzten Parenchymzellen oft radial gar nicht verkürzt sind; andere Holzarten bilden die Ringgrenze durch einige wenige Reihen radial verkürzter Librifasern im übrigens homogenen Holze aus. Es ist gar nicht einzusehen, woher in diesem letzteren Falle plötzlich der gesteigerte Rindendruck kommen sollte, weil doch das Dickenwachstum stetig vor sich ging und daher der Rindendruck allmählich zunehmen müsste.

Der Turgor der Jungholzzellen.

RUSSOW meinte, dass die Engholzbildung eine Folge von dem im Herbst sinkenden Turgor der Jungholzzellen wäre. WIELER hat aber plasmolytische Versuche angestellt, durch die er zeigte, dass der osmotische Druck der Jungholzzellen im Herbst nicht geringer ist als im Frühling. RUSOW stellte seine Untersuchungen an einigen Abietineen an und meinte, dass in dem Inhalt der sich entwickelnden Zellen die Anwesenheit einer stark was-seranziehenden Substanz in grösserer oder geringerer Menge die Ursache des verschiedenen Turgors sein könnte. Wenn er die Menge dieser Substanz mit dem Klima in Zusammenhang bringt

(was aus seiner Abhandlung nicht klar hervorgeht), so würde diese Annahme durch meine Beobachtungen im Berggarten Tjibodas an *Taxodium distichum* Rich. und *Cupressus* Arten widerlegt werden, wobei sich zeigte, dass verschiedene Äste am selben Baum zu gleicher Zeit in der Ausbildung verschiedener Teile einer Zuwachszone begriffen waren. Wenn er aber meint, dass die verschiedene Menge dieser wasseranziehenden Substanz korrelativ durch die Belaubung des Baumes (oder Astes) verursacht wird, so steht diese Hypothese in Einklang mit allen Befunden über Einfluss der Belaubung auf das Dickenwachstum, wobei aber allerdings die Annahme, dass es wasseranziehende Substanze sind, durch eine Hypothese über hormonale oder enzymatische Substanzen ersetzt werden muss.

Die Ernährung des Kambiums.

Andere Hypothesen, die besonderen Wert auf den Ernährungszustand des Kambiums legen, wurden von SCHACHT, R. HARTIG, WIELER und KLEBS aufgestellt.

SCHACHT und R. HARTIG meinten, dass das Kambium während des ersten Teiles der Vegetationsperiode schlechter ernährt sei als während des letzten Teiles. WIELER und KLEBS dagegen vertreten die entgegengesetzte Meinung, dass die Ernährungsbedingungen des Kambiums im Frühjahr am günstigsten sind. Es fragt sich jetzt nur, was man unter „Ernährungsbedingungen“ zu verstehen hat; SCHACHT und HARTIG meinten sich hauptsächlich auf die organische Ernährung beschränken zu dürfen, und ohne Zweifel stehen viele Beobachtungen über den Einfluss der organischen Nährstoffe auf die Wanddicke der ausgebildeten Holzelemente mit der Hartigschen Auffassung in Einklang. So fand ich an etiolierten Sprossen, die doch ein lebhaftes Dickenwachstum aufwiesen, sehr dünnwandige Elemente in dem Holze das während der Verdunkelung gebildet worden war. Aber im Allgemeinen darf man die Beobachtungen über vermehrte oder verminderte Wanddicke der Holzelemente infolge besserer oder schlechterer Ernährung nicht ohne weiteres der Zufuhr organischer Baustoffe, speziell Kohlehydrate, zuschreiben, denn die Eingriffe, die ein besseres Wachstum zufolge haben, verursa-

chen auch ein stärkeres Sprosswachstum und daher korrelative Beeinflussung des Dickenwachstums. Und schliesslich findet man in den Tropen sehr viele periodisch kahlstehende Arten, die gar keine Verschiedenheit in der Wanddicke der Früh- und Spätholzelemente aufweisen, wie z. B. *Homalium tomentosum* Bth., *Plumiera acuminata* Ait., u. s. w., ganz in Übereinstimmung mit WIELERS Bemerkung: „Hiernach legt HARTIG den Hauptnachdruck auf die verschiedene Wanddicke, trotzdem SANIO gezeigt hat, dass gerade dieses Merkmal bei den verschiedenen Hölzern „nicht durchstehend ist“ (S. 87).

WIELER und KLEBS dagegen beschränken sich nicht auf den Einfluss der organischen Nahrung auf die Ausbildung der Holzelemente; WIELER nannte eine günstige Ernährung denjenigen Zustand, in welchem das üppigste Wachstum erfolgt, und ungünstig, wenn irgend ein Faktor ins Minimum gerät und das Wachstum der Zelle einschränkt. KLEBS schliesst sich dieser Auffassung an, er hebt aber noch besonders die Wirkung der Fermente und die Wachstumshemmung durch Kohlehydrat-Speicherung hervor. Bei dieser Auffassung ist auch Raum gelassen für alle, den Wachstumsprozess beeinflussenden Stoffe, wie z. B. Hormone, und auch der Wassergehalt des Kambiums wird hier mit inbegriffen. Diesen letzteren Faktor werde ich aber später noch gesondert besprechen.

Im Allgemeinen stimmt die Periode des lebhaftesten Wachstums wohl mit der Frühholzbildung überein, während Spätholz ausgebildet wird, wenn das Wachstum stark herabgesetzt ist; in diesem allgemeinen Sinn wird die obenstehende Hypothese denn auch wohl richtig sein, aber diese Interpretation gibt uns noch keinen Einblick in den Prozess. Wenn wir dann aber die einzelnen Faktoren der Ernährung weiter analysieren, dann gestaltet sich die Sache viel komplizierter. WIELER legte das Hauptgewicht auf den verschiedenen Wassergehalt der Kambialzone, KLEBS meint, dass für das Wachstum ein gewisses Konzentrationsverhältnis zwischen C-Assimilaten und Nährsalzen (bes. N-Verbindungen) nötig ist, wobei die Nährsalze in relativ grösserer Menge vorhanden sein müssen als bei anderen Lebensprozessen. Dazu müssen die Fermente lebhaft tätig sein. Dann

aber meinen Beide, dass die Bildung des Früh- und Spätholzes ausschliesslich von äusseren Bedingungen abhängt.

Dass diese letztere Meinung unrichtig ist, beweisen die Beobachtungen an Tropenhölzern. KLEBS (3) meinte: „In tropischen Gegenden mit ausgesprochenem Wechsel einer trockenen und einer feuchten Periode beobachten wir einen regelmässigen Wechsel von Eng- und Weitholz“. „In den feuchttropischen Gegenden, z. B. in West-Java, zeigen die dort einheimischen Bäume keinen regelmässigen Wechsel der beiden Holzarten.“ (S. 89). Diese beiden Behauptungen sind unrichtig. In Ost-Java trifft man verschiedene Arten, die während der Trockenzeit lange kahl stehen und doch keine deutlichen oder gar keine Zuwachszonen ausbilden, so dass man von Eng- und Weitholz nicht reden kann (*Plumiera acuminata* Ait. und eine ganze Menge anderer Arten). In West-Java dagegen trifft man sehr viele Arten, die eine sehr schöne Differenzierung in Eng- und Weitholz aufweisen, und daher sehr schöne Zuwachszonen aufweisen (*Toona*, *Melia*, und viele andere).

Dazu kann man noch aus den Arbeiten von WIELER und KLEBS ersehen, dass ihrer Meinung nach der Klimaunterschied im Frühling, Sommer und Herbst für die verschiedene Ernährung des Kambiums verantwortlich wäre. So sagt KLEBS (3) z. B. auf S. 88-89 seiner Abhandlung: „Bei steigender Lichtmenge im Frühsommer nimmt die C-Assimilation der Laubblätter zu, es wird der grosse Überschuss von ihnen in der Rinde und dem Holz abgelagert. In dem Masse, wie die C-Assimilate überwiegen, müssen sich die Wachstumsbedingungen für das Kambium ändern, es bildet Holzelemente, die langsam den Charakter des Spätholzes annehmen. . . . Da im Juli oder August der Wassergehalt des Bodens im Durchschnitt sehr gering ist. . . .“ Diese Meinung wird durch die Beobachtung im Berggarten Tjihodas an europäischen Holzarten widerlegt, wobei sich herausstellte, dass alle die verschiedenen Stadien der Zonenbildung, sowohl Engholz als Weitholzbildung, am selben Baum an verschiedenen Ästen aufzufinden waren; das Klima hatte hier also absolut keinen Einfluss auf die Zonenbildung.

HANS ANDRÉ, ein Schüler von KLEBS, hat im Jahre 1920 eine

Arbeit veröffentlicht, in der er mit vielen Versuchen an *Nicotiana*, *Lantana Camara* L. und *Sparmannia africana* die Hypothese von KLEBS bewiesen zu haben meint. Er fand, dass durch optimale Wachstumsbedingungen, d. h. durch einen relativen Überschuss von anorganischen Salzen und eine gute Wasserversorgung, Weitholz ausgebildet wird. Wenn aber durch verschiedene Eingriffe die Nährsalzversorgung herabgesetzt wurde, bildete sich Engholz aus. Daraus folgert er ohne weiteres, dass es die Versorgung des Kambiums mit Wasser und Nährsalzen ist, die direct die Ausbildung der verschieden gestalteten Holzelemente bedingt; er hat aber nicht auf die Belaubung geachtet. Es hängt aber das Sprosswachstum unmittelbar mit diesen beiden Faktoren zusammen, und das erhöhte Sprosswachstum bei guten Wachstumsbedingungen, das herabgesetzte Sprosswachstum bei schlechten Wachstumsbedingungen sind m. E. das Zwischenglied in der Kausalkette, das für die Ausbildung verschiedener Holzelemente verantwortlich ist. Diesen Faktor erledigt er mit wenigen Worten; es haben aber meine Versuche gezeigt, dass das Dickenwachstum sofort eingestellt wird, wenn eine Rindenringelung vorgenommen wird, wenn also der aufsteigende Strom des Wassers mit den Nährsalzen ununterbrochen fortgeht und nur der absteigende Saftstrom allein unterbrochen wird.

Wohl hat ANDRÉ einen einzigen Versuch mit *Lantana* angestellt, wobei eine Rindenringelung vorgenommen wurde; dieser Versuch ist aber nicht recht zu beurteilen, weil er nicht angibt, inwieweit sich nachträglich Laub unterhalb der Ringelungsstelle entwickelt hat. Es wurde an einem älteren Exemplar eine Ringelung vorgenommen, und nach 4 Monaten wurde der Stamm untersucht. Er sagt: „Unterhalb des Ringes war die Pflanze nur mässig in die Dicke gewachsen, wie ich durch Mikrometermessung feststellte, etwas über $\frac{1}{2}$ mm.“ Unterhalb der Ringelungsstelle bildete sich dünnwandiges Weitholz; „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“. Er hat aber nicht untersucht ob wirklich alle Reservestoffe an dieser Stelle verbraucht waren.

Wenn man die diesbezügliche Figur betrachtet, bekommt man eher den Eindruck, als wäre das Wachstum auf einmal eingestellt worden und daher eine schmale Zone etwas dünnwandigeren Gewebes unverändert geblieben und dass sich nach aussen daran eine schmale Zone von nachträglich gebildeten, mehr normalem Gewebe anschliesst, deren Bildung vielleicht durch austreibende Knospen angeregt wurde.

Seine Entblätterungs- und Beschattungsversuche zeigen analoge Bilder, wie andere Untersucher sie auch erhielten, und die mit mehr Recht den wechselnden Laub- und Sprosswachstumsverhältnissen als direct dem wechselnden Nährsalzgehalt zuzuschreiben sind. Wie dem auch sei, die Versuche selbst geben einen wertvollen Beitrag zur experimentellen Bestimmung der Faktoren, die auf die Zonenbildung Einfluss ausüben.

Wassergehalt der Jungholzregion.

Während R. HARTIG, WIELER und KLEBS dem Wechsel des Wassergehaltes des Stammes nur eine untergeordnete Bedeutung zuschreiben, legt LUTZ das ganze Gewicht auf diesen. Die Weitholzbildung im Frühjahr wäre dann durch einen hohen Wassergehalt der Rinde und Jungholzregion verursacht, die Engholzbildung durch Feuchtigkeitsmangel.

Gegen diese Hypothese bilden die Beobachtungen in den Tropen einen schwerwiegenden Einwand. In Ost-Java findet der Laubwechsel oder die Neubelaubung sehr vieler Holzarten in der dürrsten Periode des Jahres statt und zugleich mit dieser Neubelaubung wird auch Frühholz ausgebildet (*Pterocarpus indicus* Wild.; *Schleichera oleosa* Merr.; *Melia Azedarach* L. u. a. m.). Die Spätholzbildung fällt dann oft ans Ende der Regenzeit, wenn die Dürre noch nicht eingesetzt hat. Man könnte wohl meinen, dass dieser Laubwechsel eine Folge einer durch irgendwelche Ursachen erhöhten Wurzelaktivität sei, sodass die Rinde und die Jungholzregion wohl einen erhöhten Wassergehalt aufweisen würden; aber diese Meinung trifft für die einzige Art, über welche einwandfreie Bestimmungen vorliegen, nicht zu. Ich habe in einer früheren Abhandlung einige Bestimmungen über den Wassergehalt der Rinde und des Holzes von *Tectona grandis* L. f.

im Laufe des Jahres veröffentlicht (CH. COSTER N° 3) woraus ich folgende Daten entnehme:

Jeden Monat, von April 1922 bis April 1923, wurden zwei 20-jährige Teakbäume von einer Höhe von 18½-19 m gefällt und auf ½ und 3½ m Höhe Querscheiben daraus entnommen, die auf den Wassergehalt des Holzes und der Rinde untersucht wurden. Ich werde im Folgenden das Mittel des Wassergehaltes der 8 Proben in jedem Monat für die Rinde und die äussere Holzschicht von 1 cm Dicke angeben. Die Trockenzeit dauerte im Jahre 1922 von Juni bis November; im Oktober gab es gar keinen Regen, im November fiel 116 mm Regen. Ich werde die Daten in den Monaten September bis Januar angeben, damit man den Übergang von der Trockenzeit bis in die volle Regenzeit hinein beurteilen kann.

4. IX. 1922. Die zwei untersuchten Bäume sind ganz kahl. Wassergehalt der Rinde: 138%; Wassergehalt der äusseren Holzschicht 83%.

10. X. 1922. Die Knospen in der Krone zeigen die ersten grünen Pünktchen.

Rinde: 139%. Äusseres Holz: 77%.

5. XI. 1922. Die Bäume tragen noch sehr kleines, unausgewachsenes Laub; nur einige Blätter sind auf die halbe Grösse ausgewachsen. Die Ausbildung der ersten grossen Gefässe des Jungholzes hat angefangen. *Es hat noch nicht geregnet.*

Rinde: 133%. Äusseres Holz: 79%.

6. XII. 1922. Der eine der Probestämme trägt über die ganze Krone halb ausgewachsenes Laub, der andere zeigt noch das Stadium der ersten Laubentfaltung. Die erste Jungholzschicht ist angelegt.

Rinde: 183%. Äusseres Holz 82%.

6. I. 1923. Beide Bäume stehen im vollen Laub; sie zeigen noch kräftiges Sprosswachstum aber fangen noch nicht zu blühen an. Das Dickenwachstum ist kräftig, die erste Hälfte der Zuwachszone ist schon ausgebildet.

Rinde: 231%. Äusseres Holz 109%.

Wie aus diesen Daten folgt, ist die Rinde und das äussere Holz noch sehr trocken, wenn das Dickenwachstum und damit

die Ausbildung der ersten weiltumigen Elemente schon anfängt, und erst wenn der Baum im vollen Wachstum steht und das Weitholz schon grösstenteils ausgebildet ist, steigert sich der Wassergehalt der Rinde und des äusseren Holzes beträchtlich. Es ist sehr wahrscheinlich, obschon ich hierüber keine Daten ermittelte, dass auch die anderen Arten, die ihr Laub schon in der dürrsten Periode des Jahres noch stärker als *Tectona* treiben, auch das Jungholz ausbilden, wenn die Rinde und das äussere Holz noch relativ trocken sind.

Betriebsphysiologie des Jahresringes.

HABERLANDT, STRASBURGER, R. HARTIG und HOLTERMANN haben versucht, den verschiedenen Bau von Früh- und Spätholz vom Nützlichkeitsstandpunkt aus zu erklären. HABERLANDT äussert sich in seiner Pflanzenanatomie folgendermassen (6^e Auflage S. 638): „In jedem Jahr vergrössert sich die transpirierende Laubkrone des Baumes. Als nächstes Bedürfniss nach dem Wiedererwachen der Vegetation im Frühjahr stellt sich demnach eine Vermehrung der Wasserleitungsbahnen heraus. Diesem Bedürfniss wird im Frühjahr und Frühsommer durch die Bildung des Gefässreichen Frühlingsholzes entsprochen. Wenn dann in den heissesten Sommermonaten, im Juli und August, die Transpiration der Laubkrone ihr Maximum erreicht, dann ist die Vermehrung der Leitungsbahnen des Wassers bereits erfolgt, die neuen Gefässe sind schon funktionstätig geworden. Nunmehr kann die Pflanze auf die Erhöhung der Festigkeit des Stammes bedacht sein. . . .“

Aber auch diesem Satz sind schwerwiegende Bedenken entgegenzustellen, wenn man das tropische Beobachtungsmaterial mit in Betracht zieht. Es ist mir daher auch unbegreiflich, dass HOLTERMANN, der doch eine Anzahl Beobachtungen über Lauberneuerung und Zuwachszonen in den Tropen angestellt hat, die diese Hypothese in ihrer Allgemeinheit entkräftigen, doch auf S. 189/190 seines Buches sich in demselben Sinne äussert. Er hebt z. B. hervor, dass die jungen Blätter weit mehr transpirieren als im späteren Alter, dass das Laub bei einigen Arten wie z. B. *Ficus*arten sich nach dem Laubfall sehr schnell entfaltet. „Mit

„absoluter Notwendigkeit müssen nun schnell neue Leitungsbahnen angelegt werden. . . .“ *Ficus* aber bildet keinen Zuwachsring nach dem Laubfall aus, ebensowenig viele andere Arten wie *Enterolobium Saman* Prain.; bei sehr vielen anderen Leguminosen ist die Zuwachszone nur durch einen schmalen Streifen Holzparenchym markiert, ohne Gefässreichtum im Frühholz. Ja, es gibt selbst Arten, die in der dürrsten Periode des Jahres ihr junges Laub entfalten und doch keine Gefässvermehrung im Frühholz zeigen, ja oft selbst anstatt Gefässe ausschliesslich einen schmalen Streifen Libriform als erste Bildung aufweisen (*Adenanthera microsperma* T. et B.; *Actinophora fragrans* R. Br.; *Eugenia cumini* Merr.). Hieraus erhellt wohl, dass die Hypothese nicht allgemein gültig ist, wenn auch die Tatsache, dass die dünneren Äste von den meisten Bäumen eine viel deutlichere ringförmige Anordnung mehrerer und oft auch grösserer Gefässe im Frühholz zeigen, auch wenn der Hauptstamm keine oder unscharfe Ringe aufweist, wohl darauf hinzuweisen scheint, dass eine gewisse Beziehung zwischen Transpiration und Ausbildung neuer Leitungsbahnen wohl besteht.

JACCARD hat in einer reich belegten Arbeit zu zeigen gesucht, dass der Stamm eine konstante Leitungskapazität der verschiedenen Zuwachsschichten aufweist. Diese Gesetzmässigkeit wird durch mechanische Reize, die ein excentrisches Wachstum hervorrufen, durch locale Unregelmässigkeiten des Baumschaftes, Leitungshemmungen und verschiedene anatomische Struktur des Holzes, u. s. w. verdeckt. Seine Hypothese basiert sich aber auf der Annahme, dass es nur die äussere Zuwachszone (oder die 2-3 letzten Zuwachszonen) ist, die das Wasser befördert; es ist nicht unmöglich, dass dies der Fall ist, aber besonders bei Splintholzbäumen muss man bedenken, dass die inneren Holzschichten immer noch Jahre lang die Fähigkeit behalten, das Wasser zu leiten, wie sich bei einer Ringelung durch die Rinde und die äusseren Holzschichten zeigt.

Sein Schüler RÜBEL hat bei *Helianthus annuus* L. dieselbe Hypothese zu erweisen gesucht, dass nämlich zwischen der Transpirationsfläche und der Leitungsfläche (der Querfläche sämtlicher Gefässe eines bestimmten Stengelquerschnittes) eine gesetzmässige

Beziehung besteht. Bei starker Transpiration oder schwieriger Wasserbezug nimmt der Anteil der Gefässe im Holze zu.

Besonders diese letzten Versuche haben gezeigt, dass eine Beziehung zwischen der Transpiration und der Ausbildung der Gefässe wohl besteht; inwieweit diese Beziehung aber eine directe ist, wurde nicht näher untersucht; es wird ohne weiteres angenommen, dass sie direct sei, während aber die Möglichkeit gross ist, dass auch das Mass der Laubentfaltung grossen Einfluss ausübt.

Gegen diese Auffassung lassen sich dieselben Einwände erheben, die schon oben angegeben wurden; es gibt Arten, die in der Trockenzeit sich neubelauben und doch kein gefässreiches Frühholz ausbilden. Ausschlaggebend bleibt die erbliche Anlage, die anderen Factoren wirken nur modifizierend.

Wenn wir die verschiedenen Hypothesen zur Erklärung der Jahresringbildung überblicken, dann zeigt sich dass sie viele Factoren hervorheben, die alle vielleicht immer oder nur bisweilen, bei allen Arten oder bei nur wenigen, eine grössere oder geringere Rolle spielen. Der Fehler war aber derjenige, den man beim Aufschliessen einer neuen Frage so leicht begeht, dass man nur einen oder wenigen Faktoren heraushebt und dieser in allen Fällen als die einzige Ursache ansieht. Es ist auch sehr schwer, diesen Fehler zu umgehen, wenn man noch nicht über genügend Material und Versuchsergebnisse verfügt. Ich zitiere hier denn auch mit voller Einstimmung den diesbezüglichen Absatz des Grossmeisters der Pflanzenphysiologie, W. PFEFFER: „Auf Grund dieser Erwägungen lässt sich also voraussagen, dass „keine der zahlreichen Theorien richtig sein kann, in welchen „ein Erfolg, der sich als das Resultat verwickelter und veränderlicher Verhältnisse ergibt, auf einen einzelnen Factor geschoben wird. Ich beschränke mich desshalb auf eine kurze „Andeutung des Wesens dieser unzureichenden Theorien. Auch „sei nur beiläufig erwähnt, dass bei der Interpretation der „Experimente öfters vergessen wurde, dass ein formal ähnlicher „Erfolg auf verschiedene Weise zu Stande kommen kann, dass „also aus der Verkleinerung der Zellen bei Wassermangel, Nahrungsmangel, mechanischem Widerstand u. s. w. nicht zu ent-

„nehmen ist, durch welche Combination von Factoren die Abnahme des Durchmessers der Spätzellen (Herbstholzzellen) im „Baume verursacht wird“.

Wenn wir die bunte Vielfältigkeit der Erscheinungen, besonders bei tropischen Laubhölzern, betrachten, wenn wir bedenken, dass alle theoretisch möglichen Fälle der Beziehung zwischen Kambialtätigkeit und Zonenbildung auch tatsächlich verwirklicht sind, dann bleibt uns nur die Erkenntnis übrig, dass in erster Linie die erbliche Anlage der Pflanze darüber bestimmt, ob und inwieweit Zuwachszonen ausgebildet werden. Es gibt Arten, die im gleichmässigen Buitenzorger Klima sehr schöne Zuwachszonen ausbilden (*Toona*, *Melia*, u. s. w.). Allerdings ist das Klima in Buitenzorg nicht ganz so gleichmässig, wie man es oft annahm; dabei muss man auch mit der Anpassung der Pflanzen an das Klima Rechnung halten, sodass ein Exemplar derselben Art, das in Ost-Java aufgewachsen ist, weniger auf eine geringe Trockenperiode reagieren wird, als ein Exemplar, das im gleichmässigeren Buitenzorger Klima aufwuchs. Diese Erscheinung ist sehr begreiflich, weil eben die Pflanze sich regulatorisch den äusseren Umständen anpasst, sodass in trockenem Boden und trockner Luft oder im vollen Lichte das Verhältniss der Wurzelmasse zur Laubmasse grösser ist, und der ganze Bau sich der grösseren Transpiration oder der schwereren Wasserbezug angepasst hat.

Aber auch wenn man diese Anpassung ans Buitenzorger Klima in Betracht zieht, dann noch zeigen z. B. *Toona Sureni* Roem und *T. serrata* Roem. eine weitgehende Unabhängigkeit vom Klima, weil dasselbe Exemplar ungefähr alle acht Monate das Laub wechselt, bisweilen in voller Regenzeit, bisweilen in der Trockenzeit.

Dann gibt es Arten, die bei der Ausbildung ihrer Zuwachszonen in weitgehendem Mass von äusseren Umständen abhängig sind, andere, bei denen das Laub periodisch längere Zeit hindurch abgeworfen wird und die doch keine oder fast keine Zuwachszonen ausbilden, u. s. w. So kommt es, das man „bei „jahresringbildenden Holzpflanzen in erster Linie eine Fähigkeit „voraussetzen muss, während verschiedener Teile der Vegetationsperiode verschiedenartige Elemente ab zu setzen“ (ANTEVS S. 357).

Diese erbliche Anlage der Zuwachszonen ausbildenden Holzarten, während verschiedener Teile der Vegetationsperiode verschiedenartige Elemente absetzen zu können, wird dann aber noch beeinflusst einerseits durch auswendige Faktoren, andererseits auch durch innere Korrelationen mit anderen Teilen der Pflanze, hauptsächlich, wie wir gesehen haben, mit den Anhangsorganen. Es sind in erster Linie die Versuche, in zweiter Linie die Beobachtungen der Holzarten unter verschiedenen äusseren Umständen, die uns einen Einblick in diese Beeinflussung der Erbanlage durch äussere und innere Umstände gewähren. Versuche liegen bis jetzt noch ziemlich wenige vor, Beobachtungen aber mehr. Wir werden sehen, inwieweit sie uns einigen Aufschluss geben.

Die Beobachtungen in der freien Natur, besonders meine Beobachtungen im ersten Teil dieser Arbeit, haben ergeben, dass man viele Arten findet, bei denen die Ausbildung der Zuwachszonen wenig oder gar nicht durch das Klima beeinflusst wird. Sehr viele Arten aus gemässigten Gegenden bildeten auch im gleichmässigen Gebirgsklima von Tjibodas schöne Zuwachszonen aus, wiewohl die Periodizität sich hier in die Äste verlegt hatte (*Fagus*, *Pirus*, *Prunus*, u. s. w.). Viele Arten aus dem periodisch trockenen Klima von Ost-Java bilden in Buitenzorg ebenso schöne Zuwachszonen aus wie dort. Die Ausbildung dieser Zuwachszonen steht aber in den meisten Fällen mit einer Periodizität der Belaubung in directem Zusammenhang, meistens in der Weise, dass die Pflanze längere oder kürzere Zeit kahl steht; bisweilen trifft man die Erscheinung aber auch bei immergrünen Pflanzen. Im letzteren Fall zeigt das Sprosswachstum dann aber eine Einschränkung oder ein Stillstand (*Salix babylonica*; vielleicht auch bei *Taxodium distichum*), oder der Baum wechselt das Laub (*Tamarindus indicus*). Bei anderen Arten wird die Ausbildung der Zuwachszonen mehr oder weniger durch das Klima beeinflusst, sodass unter gleichmässigen äusseren Umständen keine Zonen auftreten, unter ungleichmässigen Aussenbedingungen aber wohl Zonen gebildet werden. Diese Ausbildung der Zuwachszonen geht aber auch dann wieder mit einer Periodizität in der Belaubung Hand in Hand, entweder indem die

Pflanze infolge der Dürre ganz kahl steht, oder das Sprosswachstum mehr oder weniger einstellt und einen Teil des Laubes wirft (*Tectona grandis* L. f., *Hibiscus tiliaceus* L., *Lantana Camara* L.), oder indem die Pflanze infolge der Kälte das Dickenwachstum und das Sprosswachstum ganz eingestellt hat, während der Stoffwechsel im Blatt stark herabgemindert ist (*Pinus*arten, *Cupressus*arten in Europa).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Zonenbildung in weitaus den meisten oder vielleicht in allen Fällen an Periodizität im Sprosswachstum, an periodischen Blattfall, oder an eine periodische Herabminderung der Stoffwechselfvorgänge im Laub infolge von Dürre oder von Kälte gebunden ist. Dieser Satz darf aber nicht umgekehrt werden, denn eine Periodizität in der Belaubung oder im Sprosswachstum braucht noch nicht Zonenbildung zufolge zu haben.

Versuche über den Einfluss äusserer Umstände auf die Ausbildung von Zuwachszonen haben ziemlich viele Untersucher angestellt. Hauptsächlich befassen sich diese Versuche mit Eingriffe in die Assimilationstätigkeit der Pflanze, wie Entblätterung, Beschattung; mit Düngung, wie Nährsalzdüngung und Kultur in nährsalzarmen und -reichen Medien; schliesslich mit Ringelung, Einklemmung der Rinde, u. s. w. Wir werden die Versuche aber nicht nach diesen Gruppen einteilen und besprechen, sondern direct von der Ausbildung verschiedener Holzelemente ausgehen und diese auf die künstlichen Eingriffe beziehen.

Meine Dickenmessungen an entblätterten und geringelten Ästen ergaben, dass eine plötzliche Unterbrechung des absteigenden Saftstromes auch ein sofortiges oder doch baldiges Aufhören des Dickenwachstums zufolge hat. Dass diese Erscheinung nicht die Folge von eingestellter Wasser- oder Nährsalzzufuhr in die Kambialzone war (was die Folge der Entblätterung sein könnte), wird durch die Ringelung bewiesen, wobei die oberhalb der Ringelungsstelle stehenden Blätter ganz normal weiterwachsen und daher der aufsteigende Strom von Wasser und Nährsalzen nicht unterbrochen wurde.

Eine zweite Folge der plötzlichen Unterbrechung des absteigenden Saftstromes und der nachträglichen Wiederherstellung

der Verbindung; ist die häufige Ausbildung einer Zone dünnwandigen Gewebes, wie die Entblätterungsversuche und Beobachtungen in der Natur sowie auch meine Ringelungsversuche ergaben. Man wird diesen Vorgang wohl folgendermassen deuten müssen: wenn das Dickenwachstum infolge der Unterbrechung des absteigenden Saftstromes plötzlich eingestellt wird, befindet sich noch eine Zone von weniger verdickten und teilweise noch nicht ganz ausgewachsenen Zellen zwischen dem Kambium und dem fertigen Holz. Diese Zone bleibt meistens entweder ganz oder doch grösstenteils unverändert liegen und nachher, wenn die Zufuhr der Assimilate wieder hergestellt ist, wächst diese Zone offenbar meistens nicht weiter, sondern bleibt unverändert als eine Schicht von dünnwandigem Gewebe zwischen dem alten und neuen Zuwachs eingeschaltet.

Die Ausbildung von weitleumigen Elementen fällt, wie die Beobachtungen in der Natur zeigen, meistens mit dem Treiben des jungen Laubes zusammen. Sehr viele Arten zeigen eine Jungholzschicht mit weiten Gefässen und weitleumigen Parenchym- oder Libriformzellen, welche während einer Periode von Neubelaubung oder kräftigem Sprosswachstum gebildet wird. Und auch bei den Immergrünen, die im Hauptstamm nur schwach angedeutete Zuwachszonen aufweisen, sieht man die Erscheinung, dass mit einem neuen Schub weitleumigere Elemente gebildet werden, in den dünneren Ästen häufig auftreten. Diese Zone von weitleumigeren Elementen erstreckt sich dann oft nicht weit nach unten, sie umfasst dann nur einige Internodien, um in den dickeren Ästen oft wieder zu verschwinden. Und auch die Versuche zur künstlichen Herstellung von Zuwachszonen sowie die Beobachtungen an Immergrünen, denen entweder die treibenden Astspitze genommen wurde, oder bei denen das alte Laub bis auf diese Spitzen entfernt wurde, haben gezeigt, dass es das junge auswachsende Laub ist, das oft eine Bildung weiterer Elemente verursacht.

Dickenwachstum und Zuwachszonenbildung als hormonale Korrelation auswachsender Organe (Laubtriebe). Jetzt fragt es sich natürlich, inwieweit man von einem Kausalzusammenhang sprechen kann; viele Untersucher haben sich ja auf den Standpunkt

gestellt, dass die beiden Erscheinungen, das Treiben und die Ausbildung des Jungholzes, auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen sei, dass man also nicht von einem direkten Kausalzusammenhang sprechen kann. Wir sahen aber, dass die Weitholzzone nicht gebildet wurde, wenn der Zusammenhang zwischen den austreibenden jungen Organen und dem betreffenden Astteil durch eine Rindenringelung unterbrochen war, während wir umgekehrt (soweit meine Erfahrungen gehen) ohne erhöhtes Sprosswachstum kein Weitholz auftreten sehen. Die Versuche von WIELER (2) und HANS ANDRÉ über Ausbildung von Weitholz infolge guter Nährsalzversorgung haben das Sprosswachstum nicht beachtet. Nun ist es aber eine bekannte Tatsache, dass Nährsalzdüngung sofort ein lebhafteres Sprosswachstum herbeiführt, sodass die Weitholzschicht sehr wahrscheinlich nicht direct von der Nährsalzversorgung, sondern indirect von dieser und direct von dem erhöhten oder erneuten Sprosswachstum herrührt. Dies hat WIELER auch klar ausgesprochen: „Es gipfelt unsere „Anschauung in der Vorstellung, dass die Ausbildung des Holzes „abhängig sei von dem Tempo, in welchem sich die Anhangs-„organe entfalten. Dem Wasserbedürfniss derselben entspricht „die Querschnittsgrösse der Gefässe“. Hier führt WIELER einen anderen Faktor ein, nämlich die Transpiration der Blätter, die auch in den betriebsphysiologischen Erklärungstheorien der Jahresringbildung von HABERLANDT u. a. eine so hervorragende Rolle spielte. Wir haben aber gesehen, dass auch wenn das alte Laub abgeschnitten oder abgeworfen wurde und nur noch treibende Sprossspitzen vorhanden waren, wenn also die Transpiration stark herabgesetzt wurde, oft weitleumige Elemente ausgebildet werden. Dieser Widerspruch versucht WIELER zu erklären, indem er annimmt, dass jedes Blatt gewissermassen auf die Wasserversorgung durch die Gefässe, die von seiner eigenen Blattspur ausgehen, angewiesen ist. Dies ist aber nicht der Fall, wie einfache Versuche zeigen können. Wenn man die Blattspur eines Blattes durchschneidet, welkt das Blatt nicht. Wenn man einen Splintholzbaum bis zu einer Tiefe von einigen Zentimetern in das Holz hinein ringelt, bleibt auch das Laub noch monatelang leben. Schliesslich hat u. a. R. HARTIG beobachtet, dass der Jahresring

bei unterdrückten Bäumen oft im unteren Teil des Schaftes ganz auskeilt und aufhört.

Auch die Rindenringelungsversuche, durch die gezeigt wurde, dass das Dickenwachstum eingestellt wird, wenn der Zusammenhang der Rinde durch eine Ringelung unterbrochen wird, entkräftigen diese Behauptung. Denn bei diesen Versuchen bleibt die Blattmasse intakt, die Wasserversorgung der Blätter reicht aus, denn sie werden nicht welk, die Transpiration bleibt also annähernd gleich und doch werden keine Leitungsbahnen unterhalb der Ringelungsstelle mehr gebildet, während doch noch genügend Reservestoffe zu deren Ausbildung in Holz und Rinde vorhanden sind. Man kann also nicht umhin, die Laubentfaltung und nicht die Transpiration als die direkte Ursache der Bildung weitlumiger Elemente zu betrachten.

Wie der in der Rinde herabeförderte Reiz oder Reizstoff die Bildung der weitlumigen Elemente verursacht, können wir gar nicht besprechen, denn darüber liegen keine Beobachtungen vor. Eine Erhöhung des Turgors der Kambialzellen ist es nach WIELERS Untersuchungen nicht, ebensowenig eine Erhöhung des Wassergehaltes der Jungholzregion, wie meine Beobachtungen an *Tectona grandis* L. f. zeigten. Über die Art der Beeinflussung des Wachstums durch Hormone oder Reize sind wir noch ganz im unklaren.

Es können aber einige Einwände gegen der Auffassung erhoben werden, dass die Weitholzzone durch das kräftige Sprosswachstum hervorgerufen wird. So fand WIELER (4), dass die Bildung des Herbstholzes bei Koniferen ausserordentlich unregelmässig vor sich gehen kann; nicht nur bei verschiedenen Individuen derselben Art, sondern auch an einem und demselben Exemplar tritt sie an verschiedenen Stellen zu ungleicher Zeit ein. Bei *Quercus rubra* und *Q. pedunculata* kommt die Zone der weiten Gefässe auf Brusthöhe erst in der zweiten Hälfte des Juni zum Abschluss, also lange nachdem die Blätter ausgewachsen sind.

Diese Tatsachen brauchen aber noch nicht mit der Annahme eines von den wachsenden Organen ausgehenden Reizes oder Reizstoffes in Widerspruch zu sein, denn dieser Reiz kann sich

bei vielen Arten nur langsam abwärts weiterbewegen, sodass die oberen Partien vielleicht schon mit der Bildung von Engholz angefangen haben, während weiter nach unten der Reiz noch nicht ausgeklungen ist. Wohl aber liefert diese Beobachtung eine Stütze für die Auffassung, dass wir es mit einer stofflichen Übertragung des Reizes zu tun haben, ebenso wie auch die Beobachtung über das langsame Vorrücken der kambialen Tätigkeit von oben nach unten bei vielen Bäumen einerseits eine Stütze für die Annahme einer Hormonwirkung gibt, andererseits uns veranschaulicht, wie die unteren Partien des Baumes oft in der Ausbildung der Zuwachszone eine Verzögerung aufweisen. Dazu kommt dann noch, wie ich schon vorher betonte, dass zum Dickenwachstum und natürlich auch zur Ausbildung von Weit- und Engholz verschiedene andere Bedingungen erfüllt sein müssen, sodass z. B. bei ungenügender Wärme das Wachstum nicht stattfindet. Daher können lokale Ursachen eine lokale Verschiedenheit im Verhalten bedingen. So sieht man auch oft, dass einzelne Äste eines Baumes eher ihr Sprosswachstum einstellen als andere; die damit korrespondierenden Stellen im Baumkörper werden dann auch andere Verhältnisse aufweisen und so z. B. eher mit der Bildung von Engholz anfangen.

Die Bildung von Engholz werden wir bei solchen Holzarten, die zu seiner Ausbildung befähigt sind, auf die Tätigkeit der schon älteren Blätter zurückführen müssen. Meine Versuche, wobei die wachsenden Sprossspitzen bei verschiedenen Holzarten entfernt wurden, sodass nur ausgewachsenes Laub übrig blieb, und wobei sich zeigte, dass das Kambium dann bei einigen Arten englumigere Elemente bildete, geben eine Stütze für diese Auffassung. Bei den Holzarten, bei denen nach dem Kahlstehen die Laubtätigkeit noch lange anhält, werden wir erst eine Phase haben, in welcher der Baum nur Laub trägt, das im Auswachsen begriffen ist; nachher wird man ausgewachsenes nebst auswachsendem Laub finden, das Verhältniss wird sich immer mehr zugunsten des alten Laubes verschieben, bis man endlich nur altes Laub auffinden wird. Dann wird man erwarten dürfen, dass man keinen Schroffen Übergang zwischen Weit- und Engholz finden wird, sondern einen mehr oder weniger allmählichen Übergang

(*Tectona grandis*, *Melia Azedarach*, u. s. w.). Abermals betone ich aber nachdrücklich, dass in erster Instanz die erbliche Anlage darüber entscheidet, ob überhaupt und inwieweit Zuwachszonen gebildet werden. Ebenso wenig wie wir die abwechselnde Tätigkeit des Kambiums bei vielen Holzarten (z. B. *Anonaceae*, *Ficus*, *Leguminosae*) erklären können, bei welchen abwechselnd Libriform- und Parenchymbänder gebildet werden, ebensowenig können wir erklären, warum einige Arten bei der Neubelaubung eine Weitholzschicht bilden, andere aber einfach fortfahren, ungefähr gleiche Elemente wie vor der Ruhe auszubilden. Diese Erscheinung kann man nicht auf das schnellere oder langsamere Entfalten des Laubes zurückführen, wie es von verschiedenen Autoren, die sich mehr oder weniger der betriebsphysiologischen Erklärung der Jahresringe anschlossen, versucht worden ist; denn obwohl dieser Faktor wohl Einfluss ausüben wird, so ist er doch in vielen Fällen zur Erklärung nicht ausreichend.

Wie müssen wir uns aber diese Beeinflussung des Dickenwachstums durch die ausgewachsenen Blätter denken? Wie die Ringelungsversuche u. a. an *Cassia Fistula* ergaben, haben wir es auch hier unzweifelhaft mit einem von dem funktionierenden Laub ausgehenden Reiz zu tun; sehr wahrscheinlich werden es auch wieder chemische Reizstoffe sein, die diese Wirkung ausüben. Man muss dann aber annehmen, dass diese Hormone von denjenigen verschieden sind, die in auswachsenden Organen gebildet werden. Vielleicht werden im ausgewachsenen funktionierenden Laubblatt Lepto-Hormonartige Stoffe ausgebildet, in auswachsenden Organen dagegen andere Zellteilungs-Hormone. Bei einer Pflanze, die sowohl ausgewachsene als sich entfaltende Blätter aufweist, wird das Verhältniss der beiden Arten von Reizstoffen das Mass des Dickenwachstums und der Zellgrösse bestimmen. Wenn das Laub allmählig funktionsunfähig wird, hört auch das Dickenwachstum allmählig auf oder es wird, wie es bei den Immergrünen in winterkalten Gegenden der Fall ist, beim Sistieren der hauptsächlichen Funktionen der Blätter auch das Dickenwachstum ganz eingestellt.

Bei dem Dickenwachstum ist das Vorhandensein dieser Wuchshormone bis jetzt nur indirect gefolgert worden. Es wäre natür-

lich sehr wünschenswert, dass man sie auch direct nachweisen könnte. Zu diesem Zweck habe ich einige Versuche mit Ästen derselben Baumart angestellt, die einen von einem ruhenden, die anderen von einem gerade in der Neubelaubung begriffenen Exemplar. Von diesen letzteren Ästen wurde die innere Schicht der Rinde mit einem Messer herausgeschäbt und der Gewebebrei verwendet, um die Äste des ruhenden Exemplaren zum Dickenwachstum anzuregen. Auch wurden Transplantationsversuche mit Rinde von treibenden Äste auf noch ruhende Äste vorgenommen. Diese Versuche ergaben aber ein negatives Resultat, vielleicht infolge der Pilzinfektion die sich schwer vermeiden lässt. Dazu kommt noch, dass sich der Gewebebrei unter Einfluss der Luft verfärbt und die darin enthaltenen labilen Stoffe sehr wahrscheinlich schnell umgesetzt werden. Das negative Resultat war wohl von vornherein zu erwarten, es besagt aber noch nicht, dass wir hier einen unstofflichen Reiz anstatt Hormonwirkung annehmen müssen.

Gegen einen unstofflichen Reiz spricht sehr die Tatsache, dass der Wachstumsreiz bei vielen Arten nur sehr langsam herunterbefördert wird. Überhaupt, die langsame Art der Verbreitung, die sehr gehemmte seitliche Ausbreitung des Wachstumsreizes und das allmähliche Kräftigerwerden des Dickenwachstums bei allmählicher Überwachsung der Rindenringelung sprechen alle mehr für stoffliche Übertragung als für unstoffliche Reizwirkung. Dazu kommt dann noch die Beobachtung, dass ein geringelter Ast von *Sambucus canadensis* L. noch einige Zeit nach der Ringelung, unterhalb der Ringelungsstelle, ein ziemlich kräftiger Dickenwachstum zeigte, eine Erscheinung die sich eher durch Anhäufung von Wachstumshormone erklären lässt, als durch Reiznachwirkung.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Man findet im trockenen Monsungebiete Ost-Javas viele Baumarten, die während der Trockenzeit lange kahlstehen, nebst solchen, die während des Generalwechsels nur kurze Zeit kahl sind, und endlich eine dritte Gruppe von immergrünen Arten. Die Lauberneuerung vollzieht sich im Allgemeinen entweder mitten in der Trockenzeit oder am Ende derselben. Die Immergrünen treiben entweder immerfort an allen Knospen, soweit diese nicht in Blütenstände umgebildet werden, oder nur an einem Teil der Knospen, während bei noch anderen Arten dann und wann während einiger Zeit alle Knospen ruhen. Im Allgemeinen zeigen die jüngeren Exemplare einer beliebigen Art ein länger anhaltendes Sprosswachstum als die älteren Vertreter. Auch in feuchtem reichem Boden findet man dieselbe Erscheinung.

Im gleichmässigeren Buitenzorger Klima wird die Ruheperiode durch die in Ost-Java zeitweise kahlstehenden Arten auch wohl eingehalten, die Ruhe ist aber viel unregelmässiger und oft teilweise autonom, sodass dann der Baum als Ganzes nicht kahl steht. Andere Arten stehen in Buitenzorg aber in der Trockenzeit auch während längerer Zeit kahl. Die Immergrünen sind dort auch immergrün. Einige Arten wechseln im gleichmässigeren Klima von Buitenzorg und Tjibodas alle 8 Monate das Laub und stehen dann kahl, während sie im einem Klima mit Jahresperiode einmal jährlich das Laub wechseln.

2. Es besteht ein intimer Zusammenhang zwischen Lauberneuerung und Kambialtätigkeit in dem Sinne, dass bei kahlen Bäumen das Kambium ruht und bei belaubten Bäumen, solange das Laub noch nicht zu alt oder funktionsunfähig ist, das Kambium tätig bleibt. Bei den kahlstehenden Arten wird, soweit die Beobachtungen reichen, das Dickenwachstum durch die Laubentfaltung eingeleitet. Die in Europa häufig beobachtete Erscheinung, dass schon vor dem Knospenaufbruch das Dickenwachstum einsetzt, habe ich nie bei den kahlstehenden tropischen

Arten beobachtet. Im Allgemeinen ist das Dickenwachstum desto kräftiger, je kräftiger auch das Sprosswachstum ist.

3. Zwischen der Kambialtätigkeit und der Ausbildung von Zuwachszonen tropischer Holzarten besteht die Beziehung, dass im Allgemeinen nur solche Arten scharfe ringsum geschlossene Zuwachszonen ausbilden, die zeitweise kahl stehen, also zeitweise eine Kambiumruhe aufweisen. Aber umgekehrt bilden nicht alle Arten mit periodischer Kambiumruhe auch scharfe Zuwachszonen aus. Wenn wir ein Schema aufstellen von den logisch möglichen Beziehungen zwischen Kambialtätigkeit und Zonenbildung, dann zeigt sich dass alle Möglichkeiten auch tatsächlich in den Tropen verwirklicht sind.

4. Die Zuwachszonen tropischer Arten werden durch eine grosse Verschiedenheit anatomischer Merkmale ausgebildet, die sich nicht nur auf die verschiedenen Arten beschränkt, sondern die man auch innerhalb derselben Art antrifft. Diese Merkmale sind:

a. Eine radiale Verkürzung der letzten Spätholz-Libriformfasern.

b. Ein rund herum laufender schmaler Parenchymstreifen. Sehr oft werden diese Parenchymzellen als letzte Elemente des Dickenwachstums vor der Ruhe ausgebildet. Bisweilen entsteht eine Zone von dünnwandigem Parenchym aus der Zwischenzone von noch nicht ausgewachsenen Zellen zwischen Kambium und Altholz, die während der Ruhe unverändert liegen bleiben.

c. Ein schmaler Streifen Libriform ohne Gefässe oder Parenchym, oft als erste Bildung des Jungholzes.

d. Eine Periodizität in der Breite der abwechselnden Libriform- und Parenchymbänder.

e. Eine Periodizität in der Gefässgrösse oder der Gefässanordnung. Oft findet man im Frühholz eine Anhäufung grösserer Gefässe, ziemlich oft sind aber auch die Gefässe in der Mitte der Zuwachszone am grössten; bisweilen findet man eine Anhäufung kleinerer Gefässe im Spätholz, während das Frühholz dann wohl grössere Gefässe aufweist, die aber weiter voneinander entfernt sind. Bisweilen ist auch das Frühholz ausgesprochen gefässarm.

5. Es gibt nur verhältnissmässig wenige tropische Holzarten, bei denen die Ausbildung der Zuwachszonen unter gleichmässigen äusseren Umständen ganz ausbleibt, während bei ungleichmässigen Aussenfaktoren schöne Zuwachszonen ausgebildet werden. Die anderen Arten bilden entweder gleich deutliche Zuwachszonen in Ost- und West-Java aus (es sind dies die Arten mit fester Laubperiodizität) oder die Zonen sind im gleichmässigeren Klima von West-Java etwas weniger scharf oder etwas unregelmässiger als in Ost-Java.

Die Ausbildung von Zuwachszonen bleibt sehr oft in der Jugend aus, oder die in den ersten Lebensjahren gebildeten Zonen sind unvollkommen und verwaschen.

6. Die Altersbestimmung durch Abzählung der Zuwachszonen ist in den Tropen nicht so zuverlässig wie in den gemässigten Gegenden, weil oft die Zuwachszonen etwas unregelmässig sind und dabei die Zuwachszonen in der Jugend bisweilen fehlen. Es gibt aber eine Anzahl Holzarten, die im periodischen Klima von Ost-Java bis auf einige Jahre genaue Resultate geben, während bei anderen die Fehlergrenze innerhalb 20-30% bleibt. In West-Java ist die Abzählung der Zuwachszonen für viele dieser Arten nicht mehr zuverlässig; bei einigen Arten wird man jedoch auch dort bis auf einige Jahren genaue Resultate bekommen, bei anderen bis auf 20-30% genaue Resultate.

7. Die aus kälteren Gegenden in Tjibodas eingeführten Holzarten sind dort grösstenteils immergrün; die Laubhölzer jedoch zeigen meistens eine astweise Periodizität. *Alnus*, *Rosa* und *Sambucus* treiben immerfort an allen unverletzten Knospen.

Das Dickenwachstum steht in demselben Zusammenhang mit der Laubperiodizität, wie wir es für die tropischen Arten gefunden haben. Die meisten Laubholzarten mit astweiser Laubperiodizität bilden ganz normale Zuwachszonen aus, die meistens der Zahl der Triebabsätze entsprechen. In den dickeren Ästen und im Hauptstamm findet man dann aber bisweilen Unregelmässigkeiten, wie zusammenfliessende oder blind im Gewebe endigende Zonen. Die immer durchwachsenden Laubholzarten zeigten oft keine oder nur vage Zuwachszonen.

Die Koniferen zeigen dort sehr oft unscharfe Zuwachszonen, bei denen das Spätholz nach beiden Seiten allmählig in Frühholz übergeht.

8. Durch Rindenringelungs-, Entknospungs- und Verdunkelungsversuche an laubverlierenden und immergrünen tropischen Holzarten, sowie aus einer kritischen Übersicht der wichtigeren Literatur, ist festgestellt, dass das erneute Dickenwachstum nach der Ruhe durch in der Rinde weiter transportierte Stoffe oder Reize angeregt wird, die von den sich entfaltenden Organen ausgehen. Wenn die austreibenden Organen entfernt oder durch eine Rindenringelung isoliert werden, bildet sich kein oder nur sehr wenig neues Holz aus. Versuche haben festgestellt, dass auch bei Bäumen in Europa, die schon Kambialtätigkeit zeigen bevor noch die Knospen aufgebrochen sind, der Reiz zum Dickenwachstum von den Knospen ausgeht (S. 77/8).

Die Unterbrechung des absteigenden Saftstromes bei Immergrünen oder bei belaubten Exemplaren laubverlierender Arten, hat ein sofortiges oder sehr baldiges Einstellen des Dickenwachstums zufolge, das aber wieder aufgenommen wird, nachdem der Saftstrom wieder ungehindert durchgeht. Das Dickenwachstum tritt auch bei austreibenden verdunkelten Pflanzen auf, deren Assimilationstätigkeit verhindert ist.

Bei den Immergrünen sind es hauptsächlich die auswachsenden Organe und weniger die alten Blattmassen, die den Reiz zum Dickenwachstum abgeben.

Das erneute Dickenwachstum bei in kahlem Zustande blühenden Arten wird schon durch die auswachsenden Blüten angeregt.

9. Bei der plötzlichen Unterbrechung des absteigenden Saftstromes wird das Dickenwachstum, entweder sofort oder sehr bald, ganz eingestellt und bleibt die Zone halb ausgewachsener Zellen zwischen Kambium und fertigem Holze entweder unverändert liegen oder es wachsen die Gefässanlagen zu kleinen Gefässen mit paratrachealem Parenchym aus, während das zwischenliegende Gewebe parenchymatisch bleibt. Nach erneutem Dickenwachstum wächst diese Zone dann meistens nicht weiter aus.

Daher weisen bei plötzlicher Unterbrechung des absteigenden Saftstromes (z. B. bei Rindenringelung oder Entblätterung), die dadurch hervorgerufenen Zuwachszonen meistens, je nach der Wuchskraft, eine schmalere oder breitere Zone dünnwandigeren Gewebes auf.

10. Aus verschiedenen Versuchen und Beobachtungen geht hervor, dass die jungen sich entfaltenden Organe die Bildung des weitlumigen Frühholzes verursachen, während das englumigere Spätholz durch die Tätigkeit der älteren, schon ausgewachsenen Blätter hervorgerufen wird. Hieraus ergeben sich die Bedingungen zur künstlichen Herstellung von Zuwachszonen. Vor allem muss die Ausbildung des Spätholzes schon eingetreten sein. Wenn das nicht der Fall ist, kann sie künstlich durch das während einiger Zeit fortgesetzte Abschneiden der Sprossspitze und der treibenden Knospen hervorgerufen werden. Dann muss eine Zone Jungholz ausgebildet werden, indem ein kräftiges Austreiben der Knospen herbeigeführt wird. Solche künstliche Zuwachszonen wurden tatsächlich hergestellt.

11. Es wird die schon vorher durch andere Verfasser aufgestellte Hypothese verteidigt, dass das Dickenwachstum von der Laubtätigkeit verursacht wird, entweder durch Ausbildung von Hormonen oder durch einen in der Rinde herabbeförderten Reiz. Die Bildung von Hormonen ist wahrscheinlicher als Reizwirkung. Auch die Ausbildung von Zuwachszonen wird dieser Ursache zugeschrieben. Die von anderen Autoren angeführten Faktoren, die das Dickenwachstum und die Ausbildung von Zuwachszonen hervorrufen sollen, wie Rindenspannung, Turgor der Jungholz-zellen, Ernährung des Kambiums mit Nährsalzen und organischen Nährstoffen, Wassergehalt der Jungholzregion, haben entweder nur eine indirekte Wirkung, indem sie das Laubwachstum beeinflussen, oder sie werden selbst durch die vom Laube ausgehenden Stoffe oder Reize hervorgerufen. Ein gewisser Zusammenhang zwischen Transpiration und Ausbildung von Wasserleitungsbahnen ist in vielen Fällen auch nicht zu verkennen, aber dieser Zusammenhang ist wahrscheinlich nur indirect

und wird direct durch vom Laube ausgehende Reizstoffe oder Reize hervorgerufen. Die Frage des Dickenwachstums und der Jahresring (Zuwachszonen) bildung wird also zurückgeführt auf eine andere Erscheinung im Pflanzenleben, die Laubperiodizität; dieser letzte Satz aber mit der Einschränkung, dass in erster Instanz die erbliche Anlage darüber entscheidet, ob überhaupt, und in wie weit, Zuwachszonen ausgebildet werden können.

12. Es wird betont dass man keine palaöklimatologische Schlüsse aus vereinzeltten Beobachtungen ziehen darf; wenn man aber bei vielen Arten scharfen, ringsum geschlossenen Zuwachszonen antrifft, so darf man daraus wohl auf ein periodisch kälteres Klima schliessen.

LITERATUR.

- H. ANDRÉ, Über die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. Ztschr. f. Bot. XII, 1920, S. 177—218.
- E. ANTEVS, Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatischer Indikator. Progr. rei bot. V, 1917, S. 285—386.
- W. H. ARISZ, Onderzoekingen over het uitvloeien der latex, II. Meded. Bes. proefst. Rubberserie 33. 1924.
1. H. BERKMAN, Een onderzoek naar de meest juiste methode van opmeting van djatiboomen en djatiopstand. Meded. v. h. proefst. v. h. Boschwezen No. 1, 1915.
2. — 78 Preangerhoutsoorten. Meded. v. h. Proefst. v. h. Boschwezen No 5, 1920.
- BENECKE und JOST, Pflanzenphysiologie. 4e Aufl. 1923.
- L. G. DEN BERGER, Houtsoorten der cultuurgebieden van Java en van Sumatra's Oostkust. Meded. v. h. proefst. v. h. Boschwezen No 13, 1926.
- L. G. DEN BERGER en F. H. ENDERT, Belangrijke houtsoorten van Ned. Indië. Meded. v. h. proefst. v. h. Boschwezen No 11, deel I, 1925.
- J. L. BIENFAIT en J. PH. PFEIFFER, Herkenning van houtsoorten in de praktijk. De ingenieur 1923, nos. 47—48.
- BOBILIOFF, Anatomy and physiology of Hevea brasiliensis. 1924.
- E. BORDAGE, A propos de l'hérédité des caractères acquis. Bull. scientif. de la France et de la Belg. 7e serie 54, 1910, Bot. Centr. Bl. 116, S. 165.
- M. BÜSGEN, Bau und Leben unserer Waldbäume. 2e Aufl. 1916.
- H. CORDES, De djatibosschen op Java. Batavia 1881.
1. CH. COSTER, Lauberneuerung und andere periodische Lebensprozesse in dem trockenen Monsun Gebiete Ost-Javas. Annales du j. bot. d. Buitenzorg 33, 1923, S. 117—189.
2. — Iets over diktegroei en inhoudsstoffen van den djati (*Tectona grandis* L. f.). *Tectona* XVI, 1923, S. 1046—1057.
3. — Het watergehalte en de waterverdeeling van den verschen djatistam, *Tectona* XVI, 1923, S. 935—1045.
4. — Die Fettumwandlung im Baumkörper in den Tropen. Ann. d. jard. bot. d. Buitenzorg 35, 1925, S. 71—104.
5. — Die Buche auf dem Gipfel des Pangerango. Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg 35. 1926, S. 105—119.
- H. DINGLER, Über Periodizität sommergrüner Bäume Mitteleuropas im Gebirgsklima Ceylons. Sitz. ber. K. Bayer. Ak. d. Wiss. München, 2, 1911, S. 217—247.
- A. ENGLER, Tropismen und excentrisches Dickenwachstum der Bäume. 1918.
- J. S. GAMBLE, A manual of Indian timbers, 2e Aufl. 1922.
- F. GEIGER, Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis* L. f. Jahrb. f. Wiss. Bot. 55. 1915, S. 521—607.

- J. W. GONGGRIJP, Resultaten van een plaatselijk onderzoek in de Pinus Merkusii-bosschen der Gajoelanden. Meded. v. h. proefst. v. h. boschw. No 10, 1924.
- W. GOTHAN, Die Jahresringlosigkeit der palaeozoischen Bäume und die Bedeutung dieser Erscheinung für die Beurteilung des Klimas dieser Perioden. Naturw. Wochenschr. 10, 1911, No 28.
- J. G. GROSZENBACHER, The periodicity and distribution of radial growth in trees and their relation to the development of annual rings. Trans. Wisc. Ac. Sc. XVIII, 1916, S. 1—77.
- G. HABERLANDT, Zur Physiologie der Zellteilungen 1—6. Setz. ber. d. k. preuss. Ak. d. Wiss. 1913 S. 318—345, 1914 S. 1096—1111, 1919 S. 322—348; 721—733, 1920 S. 323—338. 1921 S. 221—234.
- Physiologische Pflanzenanatomie. 7e Aufl. 1924.
1. TH. HARTIG, Über die Entwicklung des Jahresringes der Holzpflanzen. Bot. Ztg. 1853. S. 553, 569.
2. — Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. Bot. Ztg. 1858, S. 329, 337.
1. R. HARTIG, Das Holz der deutschen Nadelwaldbäume. 1885.
2. — Das Holz der Rotbuche. Berlin 1888.
3. — Holzuntersuchungen, altes und neues. 1901.
- C. HOLTERMANN, Der Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.
- F. JACCARD, L'accroissement en épaisseur des arbres. 1919.
- H. H. JANSONIUS (MOLL J. W.), Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Bd. I—IV, 1906—1926.
1. L. JOST, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Ztg. 49, 1891, S. 485 ff.
2. — Über R. Hartigs Theorie des Dickenwachstums und der Jahrringbildung. Bot. Ztg. 50, 1892. S. 489 ff.
3. — Beobachtungen über den zeitlichen Verlauf des sekundären Dickenwachstums der Bäume. Ber. d. D. bot. Ges. 1892. S. 587—605.
4. — Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. Bot. Ztg. 51, 1893. S. 89—136.
- R. KANEHIRA, Anatomical characters and identification of Formosan woods. Taihoku 1921.
- E. KASTENS, Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. Mitt. a. d. Inst. f. Allgem. Bot. Hamburg 6. 1. 1924 S. 33—70.
1. G. KLEBS, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitz. ber. Heid. Ak. d. Wiss. Bd. 23 1911.
2. — Über die periodische Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Centr. Bl. 1912. S. 257—285.
3. — Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Abh. Heidelb. Ak. d. Wiss. No 2. 1914.
4. — Über periodisch wachsende Baumarten. Sitz. Ber. Heidelb. Ak. d. W. Math. Naturw. kl. B. 1926 No 2.
- L. KNY, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Berlin. 1882.
- S. H. KOORDERS en TH. VALTON, Bijdragen tot de kennis der boomsoorten op Java. I—XII 1893—1910.
- Ann. Jard. Bot. Buitenz. Vol. XXXVIII.

- R. KÜHNS, Die Verdoppelung des Jahresringes durch künstliche Entlaubung. *Bibl. Botan.* Bd. 70, 1910; *Referat Bot. Cbl.* 1911, Bd. 2, S. 625.
- A. LARKUM, Beiträge zur Kenntniss der Jahresperiode unserer Holzgewächse. Göttingen 1914.
- H. A. A. VAN DER LEK, Over wortelvorming van houtige stekken. *Meded. Landb. Hoogesch. Wageningen*, Bd. 28, Verh. I 1924.
- A. LINK, Über Ringbildung bei einigen Tropenhölzern. *Inaug. Diss. Heidelb.* 1915.
- K. G. LUTZ, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Fünfstücker Beitr. z. *Wiss. Bot.* Bd. 1 Vgl. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. 13, p. 74—79.
- MAC DOUGAL and FOREST SHREVE, Growth in trees and massive organs of plants. Publ. No 350 of the Carnegie Inst. Wash. 1924.
- Reversible variations in volume, pressure and movements of sap in trees. Publ. 365 of the Carn Inst. Wash. 1925.
- J. W. MOLL and H. H. JANSSONIUS, Mikrographie der auf Java vorkommenden Baumarten. Bd. I—IV, 1906—1926.
- H. NÖRDLINGER, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers. Stuttgart 1872.
- W. PFEFFER, Pflanzenphysiologie 2e Aufl. 1901.
- K. REICHE, Zur Kenntniss der Lebenstätigkeit einiger Chilenischer Holzgewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd 30, 1897, S. 71—115.
- E. RÜBEL Experimentelle Untersuchungen über die Beziehung zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus* L. *Beih. z. Bot. C. Bl.* 375. 1—62. 1920.
- E. RUSSOW, Über die Entwicklung des Hoftüpfels, u. s. w. *Sitz. Ber. Naturf. Ges. Dorpat* Bd. 6, S. 109. 1881.
- A. F. W. SCHIMPER, Pflanzen Geographie auf naturwissenschaftlicher Grundlage. 1898.
- S. SIMON, Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 54, 1914, S. 71—187.
- H. SPÄTH, der Johannistrieb. 1912. *Ref. in Bot. Centr. bl.* 123, 1913. S. 24.
- E. STRASBURGER, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena, 1891.
1. A. URSPRUNG, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. *Diss. Basel*, 1900.
2. — Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen. *Bot. Ztg.* 1904. S. 189—210.
- H. VÖCHTING, Zur experimentellen Anatomie. *Nachr. d. kgl. Ges. der Wiss. Göttingen*, 1902, S. 278—283.
- G. VOLKENS, Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.
1. A. WIELER, Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. *Jahrb. wiss. Bot.* 18, 1887, S. 70.
2. — Über den Antheil des secundären Holzes u. s. w. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 19. 1888. S. 82—137.
3. — Holzbildung auf kosten des Reservematerials der Pflanzen. *Tharandter forstl. Jahrb.* 1897. S. 172—245.
4. — Über die jährliche Periodizität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. *Thar. forstl. Jahrb.* 48, 1898 S. 49—139.
- R. WRIGHT, Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. *Ann. Roy. Bot. Gardens Peradeniya*, Vol. 2, 1905, S. 415—517.

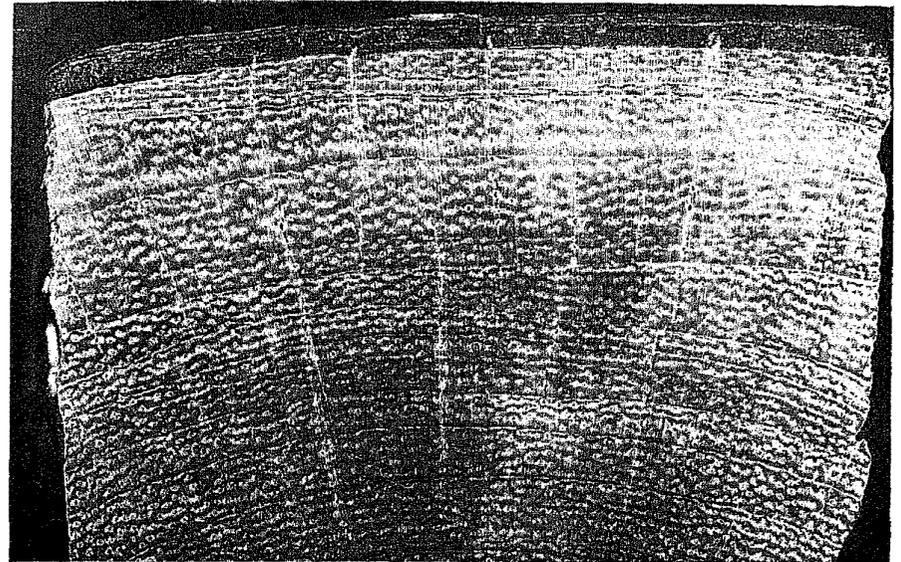


Fig. 1. Verg. 7 fach. *Peltophorum ferrugineum* Benth. aus Ost-Java; regelmässige Zuwachszonen.

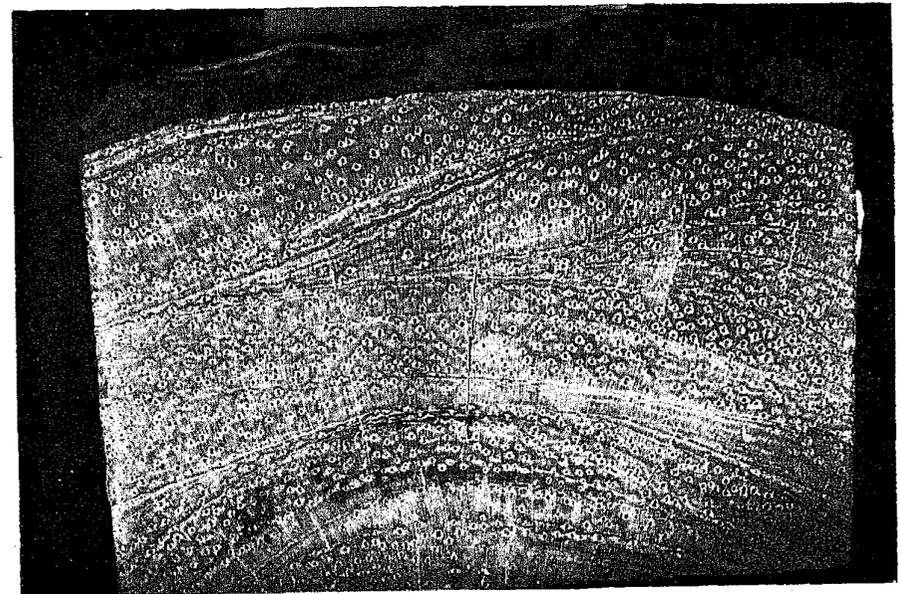


Fig. 2. Verg. 7 fach. *Peltophorum ferrugineum* Benth. aus Buitenzorg; unregelmässige, verzweigte und sich verlierende Zuwachszonen.

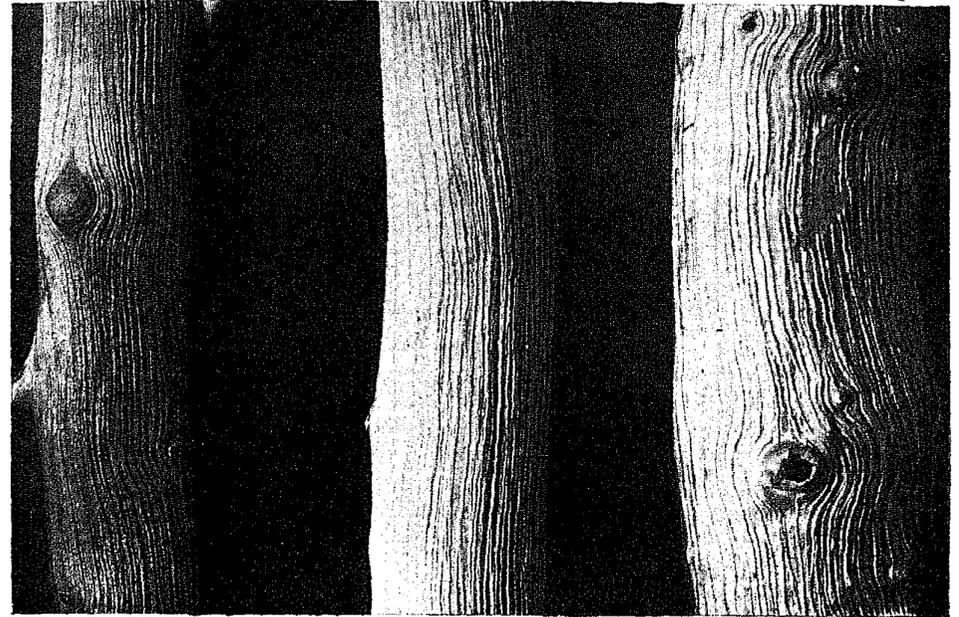


Fig. 1. *Toona serrata* Roem. Geschälte Aststücke, die Ausbildung der ersten grossen Gefässe des Frühholzes zeigend; öfters Anastomose der Gefässe.

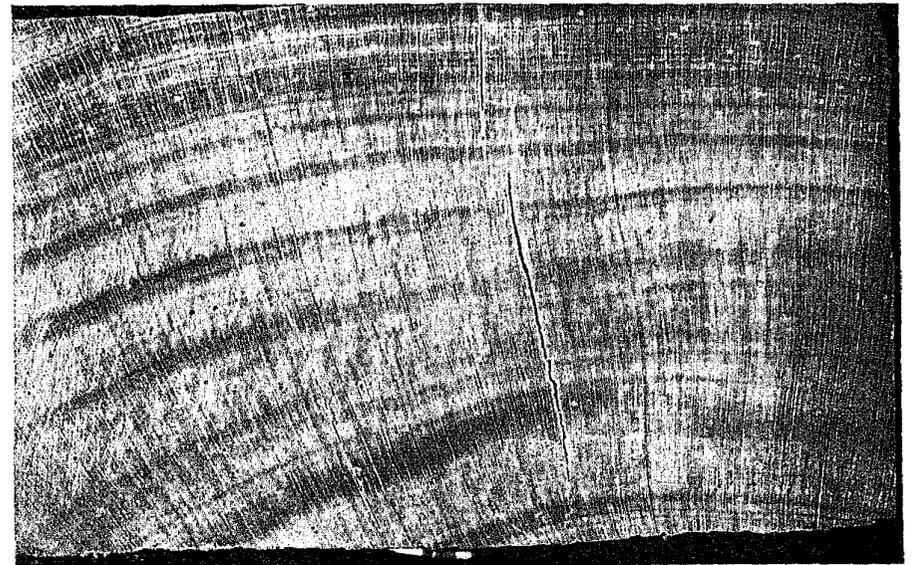


Fig. 2. Vergr. 7 fach. *Pinus palustris* Mill. Querscheibe aus Tjibodas mit unregelmässigen verwachsenen und schärferen Zuwachszonen.

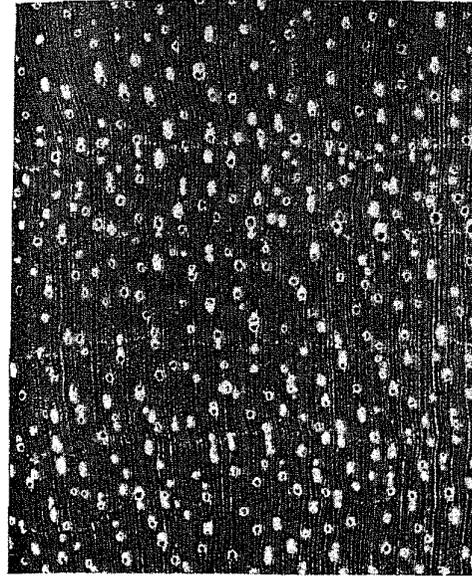


Fig. 1. Vergr. 10 fach. *Schleicheria oleosa* Merr.
Zuwachszonen markiert durch radiale Verkürzung
der letzten Spätholz-Libriformfasern.

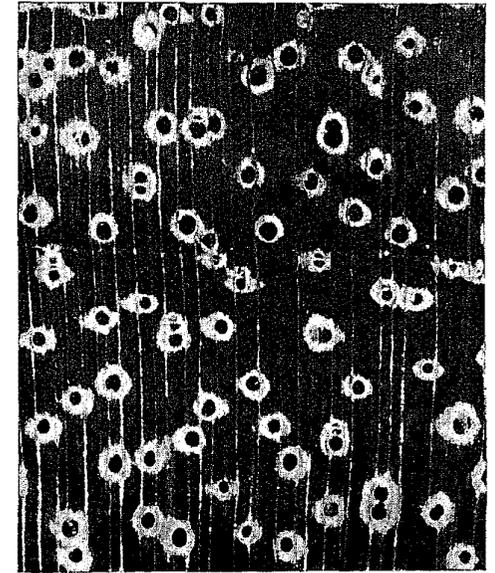


Fig. 2. Vergr. 10 fach. *Albizzia procera* Bth.
Zuwachszonen markiert durch einen schmalen
Parenchymstreifen.

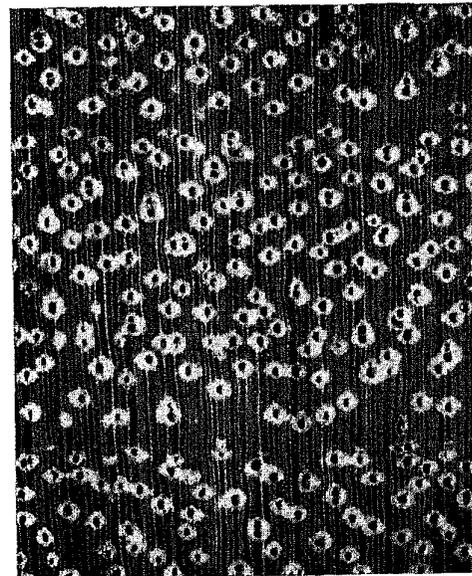


Fig. 3. Vergr. 10 fach. *Tamarindus indica* L.
Zuwachszonen markiert durch einen schmalen
Parenchymstreifen und einen Streifen Libriform
im Frühholz.

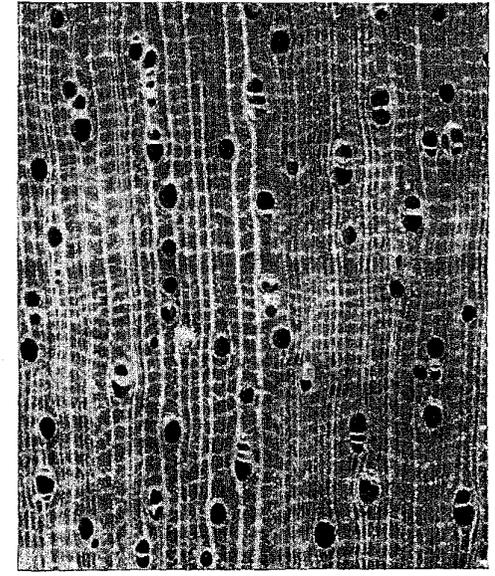


Fig. 4. Vergr. 10 fach. *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.
Zuwachszonen markiert durch einen Streifen
Libriform im Frühholz und durch engere
Bänderung im Spätholz.

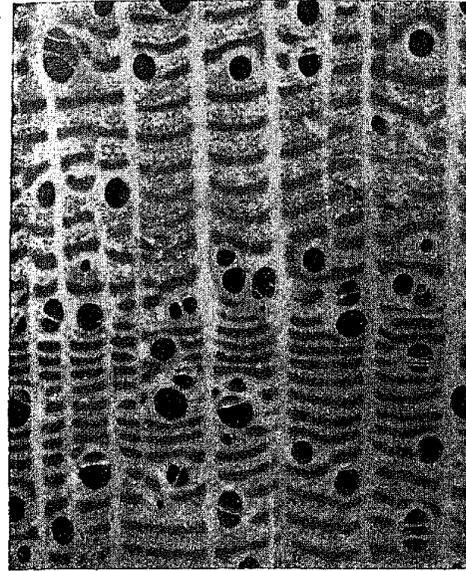


Fig. 1. Vergr. 10 fach. *Erythrina* spec.
Zuwachszone markiert durch eine Periodizität
in der Bänderung.

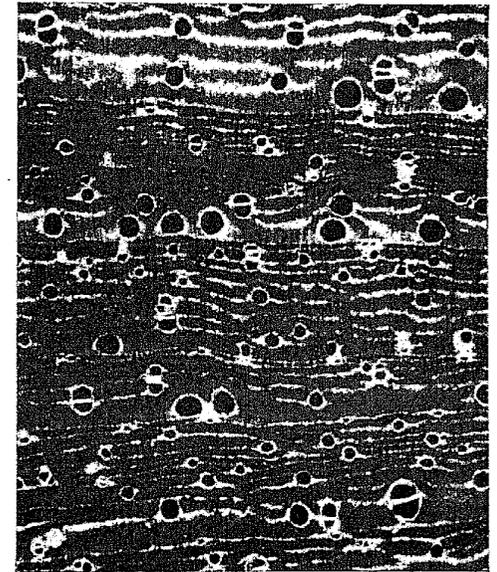


Fig. 2. Vergr. 10 fach. *Pterocarpus indicus* Willd.
Zuwachszonen markiert durch Periodizität in der
Bänderung und durch weite Frühholz-Gefässe.

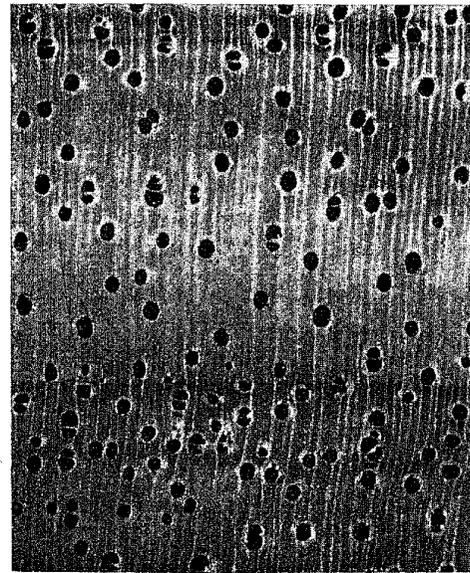


Fig. 3. Vergr. 10 fach. *Dracontomelum mangi-*
ferum Bl. Zonengrenze markiert durch eine
Anhäufung kleinerer Gefässe im Spätholz.

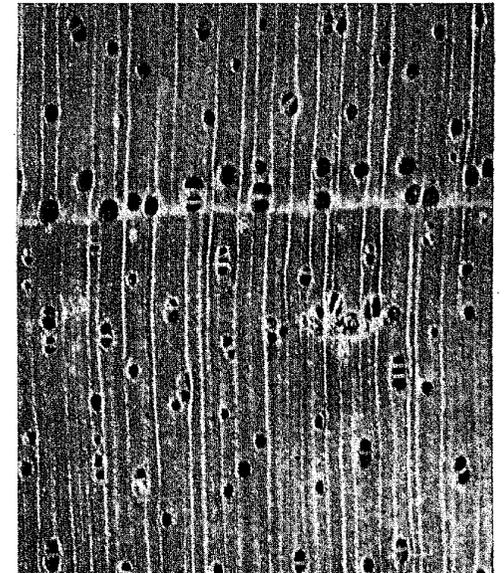


Fig. 4. Vergr. 10 fach. *Toona Soreni* Merr.
Zonengrenze markiert durch weite Frühholz-
Gefässe, in Parenchym eingebettet.

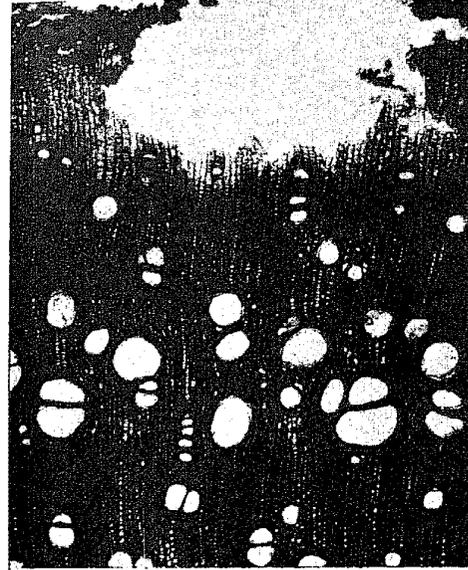


Fig. 1. Vergr. 40 fach. *Toona serrata* Roem.
Kambialzone eines ausgetriebenen Astes
nach Rindenringelung. Nur Parenchym
mit sehr kleinen Gefässen.



Fig. 2. Vergr. 30 fach. *Tectona grandis* L. f.
Zuwachszone nach Entblätterung. Zone
von dünnwandigerem Libriform
und Gefässanhäufung.

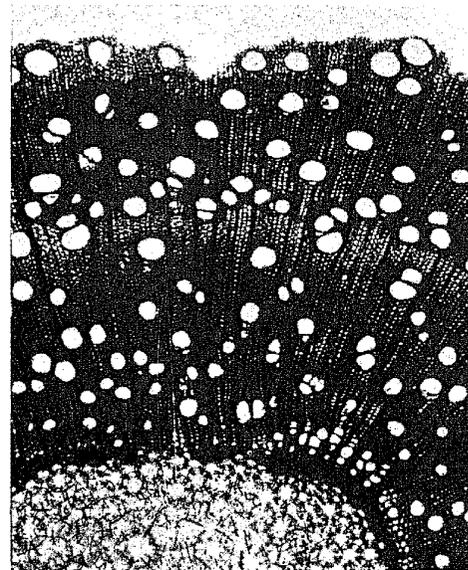


Fig. 3. Vergr. 40 fach. *Melia Azedarach* L.
Zuwachszone nach Entblätterung. Zone
von dünnwandigerem Libriform und Gefäss-
anhäufung im Parenchym.

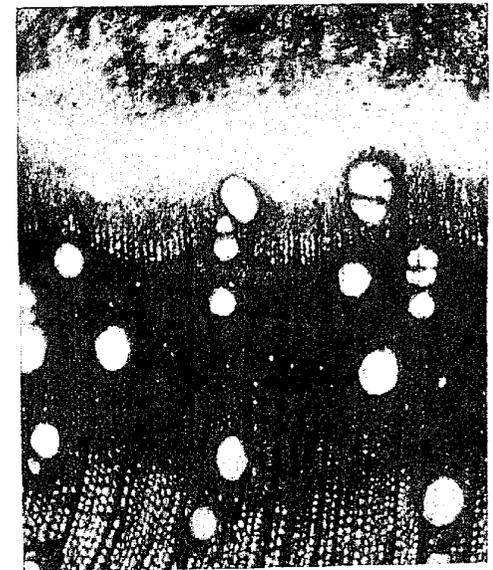


Fig. 4. Vergr. 72 fach. *Cassia Fistula* L.
Zuwachszone nach Entblätterung, die spät in der
Vegetationsperiode erfolgte. Spätholz schon
ausgebildet, daran anschliessend Frühholz.

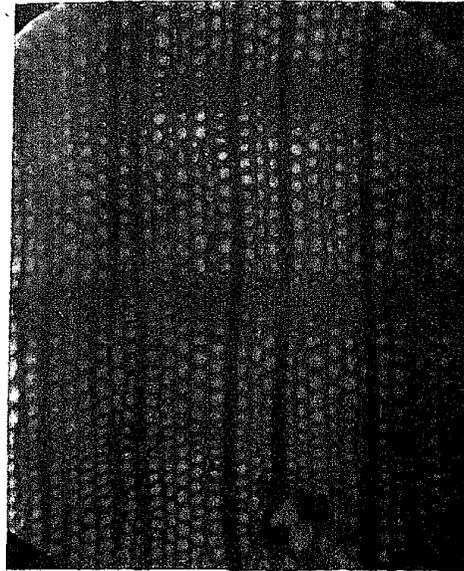


Fig. 1. Vergr. 60 fach. *Pinus Merkusii*
 Jungh. et de Vr.
 Spütholztracheiden, nach beiden Seiten allmählich
 in Weitholztracheiden übergehend.

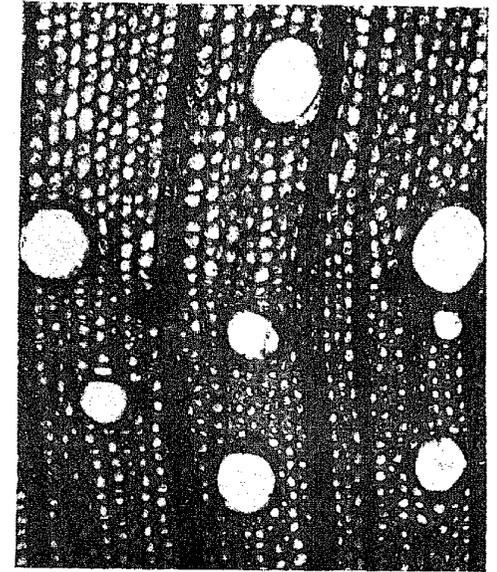


Fig. 2. Vergr. 135 fach. *Ficus pubescens* Vahl.
 Künstliche Zuwachszone vom normalen Typus.
 Die treibenden Knospen wurden während 1½ Monate
 entfernt, nachher stehen gelassen.

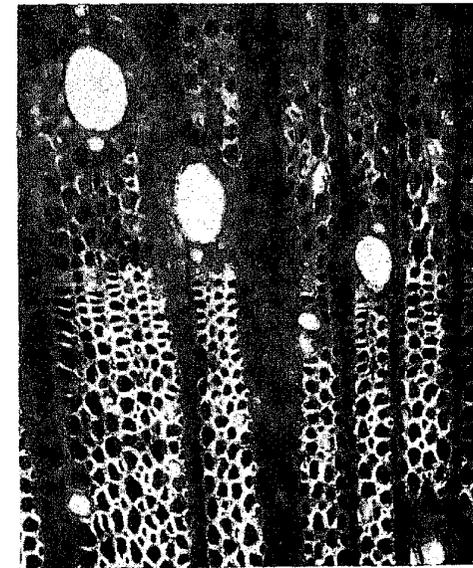


Fig. 3. Vergr. 140 fach. *Tectona grandis* L. f.
 Künstliche Zuwachszone vom normalen Typus an einer 5 Monate alten Pflanze.
 Die Endknospe und die austreibenden Knospen wurden während eines Monats
 ausgeschnitten, nachher stehen gelassen.