NN2624

MEDEDEELINGEN
VAN DE
LANDBOUWHOOGESCHOOL
EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING

DEEL 44

Bibliotheek
der
Landbouwhoogeschool
Wageningen.

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN — 1940

INHOUD

1. CORNELIA A. GOUWENTAK und A. L. MAAS, Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff, II.

2. R. D. CROMMELIN und A. MAASKANT, Sedimentpetrologische onderzoekingen, V.

3. MARIE P. LÖHNIS, Histology of boron deficiency in plants.

4. G. ZUIDHOF en D. A. DE VRIES, Stralingsmetingen te Wageningen 1930—1940.

5. Dr J. J. M. REESINCK, Het verband tussen zonneschijnduur, bewolking en stralingsintensiteit in Nederland.

6. NEELTJE KRIJTHE l.i., De ontwikkeling der knoppen van enkele voorjaarsgewassen, III.

7. H. A. A. VAN DER LEK en ELTIEN KRIJTHE, Bevordering van de wortelvorming van stekken door middel van groeistoffen, II.

8. A. J. P. OORT, De vatbaarheid voor stuifbrand van in Nederland verbouwde of beproefde rassen van tarwe en gerst.

nr 2624

KAMBIUMTÄTIGKEIT UND WUCHSSTOFF II

(WITH SUMMARY IN ENGLISH)

VON

CORNELIA A. GOUWENTAK

UND

A. L. MAAS

Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool
Deel 44 — Verhandeling 1

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
GEN. FOULKESWEG 1a
WAGENINGEN

H. VEENMAN & ZONEN — WAGENINGEN — 1940

2019026

KAMBIUMTÄTIGKEIT UND WUCHSSTOFF II

(WITH SUMMARY IN ENGLISH)

VON

Cornelia A. Gouwentak und A. L. Maas

1. EINLEITUNG

Daß das Dickenwachstum im Frühling durch künstlich zugeführten Wuchsstoff angeregt werden kann (SNOW 1935, SÖDING 1936, GOUWENTAK 1936, REHM 1936 und BROWN and CORMACK 1937), wird heute allgemein angenommen (SÖDING 1938*a*).

Es kommt aber auch vor, daß der eine Autor keine Holzbildung hervorrufen konnte beim selbigen Genus, bei dem ein andrer Forscher neues Holz wohl erhielt. So fand GOUWENTAK (1935, 1936) bei einigen Linden (*Tilia platyphyllos* und *Tilia vulgaris*), daß die Kambiumzellen der Versuchszweige sich teilten und zwar mehr als in den Kontrollen, daß sie aber bloß unverholzte, nicht ausdifferenzierte Zellen in einem ziemlich breiten Band lieferten; SÖDING (1936) dagegen erhielt an einer Linde, Tilia spec., eine deutliche Holzbildung.

Die Ursache dieses so verschiedenen Verhaltens läßt sich vermuten in dem verschiedenen Stadium der Ruhe, in welchem sich die Zweige zur Zeit der Versuche befanden. Die Linden GOUWENTAK's waren künstlich, d.h. durch dauernden Aufenthalt im Gewächshaus in ihrer Hauptruhe gehalten worden; SÖDING's Linde hatte den Winter im Freien verbracht und befand sich während des Versuchs in der Nachruhe. Es lag daher der Gedanke nahe zu untersuchen, ob Bäume, deren Kambium im Frühling während der Nachruhe mit Heteroauxin reagiert, im Herbst, also während der Hauptruhe oder eben noch am Anfang derselben, dem Wuchsstoff gegenüber in derselben bezw. ähnlicher Weise wie die Linden GOUWENTAK's sich verhalten. GOUWENTAK hat deshalb im Herbst 1936 Zweige von *Fraxinus Ornus* L., desselben Baumes, an welchem sie im Vorfrühling desselben Jahres gut ausdifferenziertes Holz erhalten hatte, mit Heteroauxin behandelt. Es blieb tatsächlich, wie unten berichtet wird, eine richtige Holzbildung aus; es wurde nur in den obersten Millimetern unter der Wuchsstoffpaste etwas Holz gebildet.

Die künstliche Auslösung der Kambiumtätigkeit zeigt noch ein zweites Merkmal, das der Erklärung harrt. AVERY, BURKHOLDER und

CREIGHTON (1937) halten es für sehr wahrscheinlich, daß auch in der Natur die Kambiumtätigkeit durch Wuchsstoff angeregt wird; zur gleichen Zeit hat dieses SÖDING (1937, 1938*b*) in zwei ausführlichen Untersuchungen mit größter Wahrscheinlichkeit dargetan. Während nun aber eine im Frühling unter dem Einfluß der Knospen einsetzende Holzbildung sich bis zum Hochsommer oder noch länger fortsetzt, stellte sich die künstlich angeregte Kambiumtätigkeit bald ein, ohne über mehr als wenige Zentimeter hinunter zur Holzbildung angeregt zu haben. Diese Tatsache wurde von SÖDING (1937) den unnatürlichen Versuchsbedingungen zugeschrieben, eine Annahme, welche damals nicht unangebracht schien. Jetzt aber ist sie nicht mehr aufrechtzuhalten, da es uns in heurigem Frühling ohne weitere Eingriffe gelungen ist das Kambium bei allen drei geprüften Baumarten, *Fraxinus Ornus*, *Populus nigra* und *Salix fragilis*, über die ganze Länge der Versuchszweige zu normaler Frühholzbildung anzuregen.

Es blieb also jetzt zu erklären, warum die Kambiumtätigkeit sich das eine Mal den ganzen Zweig hindurch abwärts fortpflanzt, das andre Mal nur auf eine Entfernung von wenigen Zentimetern abwärts oder fast gar nicht wirksam ist.

2. DIE ANREGBARKEIT DES KAMBIUMS WÄHREND DER HAUPTRUHE

Zur Prüfung der Wirkung von Heteroauxin auf Kambium von Bäumen, welche kaum oder kurz zuvor in die Winterruhe eingegangen waren, wurden am 17ten Oktober und am 16ten November 1936 mit einer Gruppe von je 5 und 4 diesjährigen Eschentrieben Versuche angestellt.

Die Zweige wurden vom Baum geschnitten und sofort in Leitungswasser gestellt. Alle Seitenknospen wurden ausgebrochen (nur an einem Zweig waren irrtümlicherweise die Seitenknospen belassen, was übrigens das Ergebnis nicht beeinflußt hat); die Wundflächen trockneten von selbst aus und haben niemals Pilzverunreinigung veranlasst, trotzdem die Versuche im einem erwärmten Gewächshaus stattfanden. Die Endknospe wurde mit einem scharfen Messer entfernt; auf die glatt abgeschnittene Schnittfläche wurde eine Lanolinkappe mit 35 γ Heteroauxin aufgetragen. Ein Teil der Versuche dauerte 14 Tage, der andere Teil einen Monat.

Als Beispiel sei das Ergebnis der Versuche welche einen Monat dauerten, beschrieben. An den Rändern der Schnittfläche hat sich eine mächtige Kalluskuppel gebildet, deren Bau genau mit dem übereinstimmt, der schon früher von uns beschrieben wurde (GOUWENTAK 1936). Auch tiefer, wo die Kallusbildung schon nachgelassen hat, haben sich die Kambiumzellen geteilt und neues Holz geliefert. Man findet dieses in den ersten Millimetern in einer Schicht von 10 à 15

Zellen Dicke, tiefer wird die Schicht immer schmäler und in einer Tiefe von 1 cm unter dem Kallus findet man schon kein neues Holz mehr. Die Zellen sind hier ganz oder fast ganz in Ruhe.

Was die Elemente anbelangt, sind es nur die Gefäße, welche auffallend anders sind als im diesjährigen Holz, sowohl der Lage, als dem Bau nach (Tafel I, fig. 1 und 2). Während sie im Frühholz und im Spätholz in kurzen radialen Reihen von 1 bis wenigen Poren vorhanden sind, kommen sie in diesem Herbstholz in längeren Reihen von einigen bis mehreren Poren vor. Außerdem ist hier die Anzahl der Reihen so viel größer, zumal nahe an der Schnittfläche, daß sie oft radial aneinander schließen; mitunter wird dieser wundholzartige Bau auch tiefer beibehalten (Taf. I, Fig. 1). In den Regionen wo die Neubildung ausklingt, ist dann zwar die Anzahl der neuen Elemente geringer, der wundholzartige Bau (viele, mehr oder weniger viereckige, ziemlich enge Gefäßquerschnitte und ziemlich viel radiale Reihen von unverholzten, übrigens ausdifferenzierten Elementen dazwischen) wird beibehalten. Die Grenze des neuen Holzes gegen das alte wird von einer mit Plasma gefüllten Parenchymschicht gebildet.

Es kommt auch vor, daß tiefer unten der Wundholzkarakter verloren geht und mehr oder weniger folgeholzähnliches Xylem gebildet wird, wenn auch die Gefäßweite hier ebenfalls hinter der des alten Holzes zurückbleibt. Tafel I, Fig. 2 stellt einen solchen Fall dar. Da die Zellen durch eine der Färbung mit Hämatoxylin-Safranin vorangehende Behandlung mit Eau de Javelle entleert worden sind, hat in dieser Abbildung die obengenannte Grenze zwischen Alt- und Neuholz an Deutlichkeit eingebüßt. Nur die Tatsache, daß die vielen schmalen Enden der Libriformfasern zwischen den breiteren Mittelstücken ihrer Nachbarn, welche so auffällig sind im alten, im neuen Holz fehlen, läßt die Grenze unterscheiden. Außerdem speichern die Zellwände des neuen Holzes etwas mehr Farbstoff, sodaß sie auf dem Bilde etwas schwärzer aussehen. Die Gefäszreihen sind kürzer und spärlicher; die Menge des Parenchyms ist geringer, die Libriformfasern sind zahlreicher, während unverholzte Elemente fehlen.

Die anatomischen Untersuchungen der 14-tägigen Versuche lieferten im groszen und ganzen dasselbe Resultat. Es war nur die Holzbildung etwas weniger weit hinuntergegangen, da in einer Tiefe von ½ cm differenziertes Holz schon nicht mehr vorhanden ist.

Kontrollzweige bilden in dieser Jahreszeit auch etwas Holz, das dem oben beschriebenen gleicht, aber in viel geringerer Menge als in den Versuchszweigen vorhanden ist. Dieses Resultat ist anders als jenes, welches Gouwentak (1936) im Frühling, und wir im Vorfrühling 1939 erhalten haben, als Kontrollzweige nur kambiales Holz gebildet hatten. Es ist offenbar im Herbst in Eschenzweigen noch etwas Wuchsstoff vorhanden, wie es Söding (1937) mittels dem Avenatest

tatsächlich für viele Bäume hat zeigen können. Während des Winters verschwindet dieser Wuchsstoff ganz, wie GOUWENTAK's Frühlingsversuche mit Kontrollzweigen (1936) und die Avenatestversuche von ZIMMERMANN (1936), AVERY, BURKHOLDER und CREIGHTON (1937) und SÖDING (1937) zeigen, oder es bleibt immer noch etwas Wuchsstoff vorhanden, wie in den Kontrollversuchen BROWN's (1937) mit Pappeln der Fall sein muß.

Aus obigem ergibt sich, daß der Einfluß des Heteroauxins auf die Kambiumtätigkeit hier eine ganz andere ist als die, welche bisher im Vorfrühling und Frühling während der Nachruhe gefunden wurde, nicht nur mit andern Bäumen und andern Heteroauxinmengen (SÖDING 1936, BROWN and CORMACK 1937), sondern auch bei einem und demselbigen Baum und der gleichen Dosis von 35 γ (GOUWENTAK 1936). Heteroauxin im Frühling aufgetragen, regt immer zu Frühholzbildung mit weitlumigen Frühholzgefäßen an, obgleich auch diese Wirkung nicht sehr weit hinunter ging und von den genannten Forschern höchstens bis ungefähr 3 cm unter der apikalen Schnittfläche gefunden wurde.

Ähnliche Erscheinungen, wie hier für Herbstholz beschrieben, hat GOUWENTAK (1936) an Linden beobachtet. Diese Linden nehmen eine Sonderstellung ein, da sie in einem mäßig warmen Gewächshaus überwintert hatten und dadurch im Frühling nicht austrieben. Sie waren noch immer in vollständiger Winterruhe, als sie nachher im Herbst mit Heteroauxin behandelt wurden. Das Kambium war offenbar nicht zur Holzbildung imstande und brachte es nicht weiter als zu einem breiten Band von gänzlich unverholzten unausdifferenzierten, kambiumähnlichen Zellen.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß während der Hauptruhe eine ausgiebige Holzbildung durch Heteroauxinpaste künstlich nicht hervorzurufen ist. Eine Erklärung für die zwar vorhandene, aber geringe Reaktion wird im 4ten Abschnitt gegeben.

3. ANREGBARKEIT DES KAMBIUMS AM ENDE DER NACHRUHE

Als wir im Frühling 1939 nach dem sehr strengen Winter 1938/1939 die Wirkung des Heteroauxins auf das Kambium abermals untersuchten, hatten wir zum ersten Mal besseren Erfolg. Die Kambiumtätigkeit wurde bei allen drei untersuchten Arten in dem ganzen Zweig angeregt und überall setzte sich eine normale Holzbildung mit großen Frühholzgefäßen durch.

Der Wuchsstoff wurde auf zwei Weisen verabreicht. Neben einer Serie, wo 100 γ je Zweig in einer Lanolinkappe auf die apikale Schnittfläche aufgetragen wurde, stand immer eine Serie, wo die Zweige während 5 Stunden in einer wässerigen Lösung von 200 mg Heteroauxin je

Liter verblieben waren. Nur die erste Serie hat Erfolg geleistet. Während der Versuchszeit standen einige parallele Versuchs- und Kontrollreihen in einem Gemisch von Sand und Torf, andere in Wasser. Die Länge der Eschenzweige betrug 12–23 cm, die der andern Arten etwa 16 cm; alle Zweige waren einjährig.

Die Ergebnisse waren folgende:

a. *Fraxinus Ornus* L. Bevor die Experimente anfingen, wurde von neun willkürlich ausgewählten Zweigen der Zustand des Kambiums untersucht. Es zeigte sich in vollkommener Ruhe. Darauf wurde eine Gruppe von 20 Zweigen mit Lanolin-Wuchsstoffpaste versehen. Eine zweite Gruppe wurde erst in die obengenannte Lösung gestellt; es wurden dann von beiden Gruppen die eine Hälfte während der Dauer des Experimentes in Wasser, die andere in einem Sand-Torfgemisch gehalten. Eine gleich große Gruppe wurde in derselben Weise, aber ohne Wuchsstoff, behandelt.

Die Kontrollzweige haben niemals neues Holz gebildet, nur in der Nähe der oberen und unteren Schnittfläche in den ersten 1–3 mm fanden einige Kambiumteilungen statt, ohne daß sich normales Holz ausdifferenzierte; diese neuen Zellen behielten die Kambiumform bei, unterschieden sich mitunter nur dahin, daß sie verholzte Wände besaßen. Dieses Band war nur wenige Zellen breit.

Von den Versuchszweigen haben nur die mit Paste behandelten reagiert. Die Zweige, welche in Heteroauxinlösung gestanden hatten, verhielten sich wie die Kontrollen, nur daß sich an der basalen Schnittfläche bis 0,5 (Sand-Torfgemisch) bezw. bis 2 cm (Wasser) hinauf einige, oft bis 7 Reihen von engen Gefäßen gebildet hatten, welche weiter unten in eine breitere (bis 12 Reihen) Zone unausdifferenzierter Elemente übergehen und sich dann in den basalen Kallus verlieren; an dem oberen Ende dieses Kallus fanden sich mitunter einige zerstreut liegende Gefäße mit weiterem Lumen vor. Das Heteroauxin ist offenbar, wie es Hellinga (1937) an Internodialstecklingen bei Coleus gefunden hat, nicht in morphologisch apikaler Richtung hinaufgestiegen, weder im Kambium oder Phloem, noch im Holz. Daß der Wuchsstoff nicht im Holz aufsteigen könnte, war von vornherein zu erwarten, da Huber (1936) gefunden hat, daß im Frühjahr bei ringporigen Arten ein Wassertransport nur in den neugebildeten Gefäßen stattfindet. Wir haben diesen Befund mittels Eosin bestätigen können; der Farbstoff stieg nur bis ½ cm empor und nur bis auf dieser Höhe wurde bei der Wuchsstofflösung neues Holz beobachtet. In den mit Wuchsstoffpaste belegten Zweigen dagegen hat eine intensive Frühholzbildung über die ganze Länge stattgefunden. Nach 25 Tagen hatten sich überall im Zweig 1–3 Reihen von weiten Frühholzgefäßen gebildet, dazwischen Parenchym und verholzte oder unverholzte Markstrahlen; nach 38 Tagen hat das alles zwar nicht viel, aber noch

etwas in Menge zugenommen (Taf. I, Fig. 3). In der ersten Mitteilung (GOUWENTAK, 1936) ist über Versuche berichtet worden, in welchen nur in den ersten Zentimetern unter der apikalen Schnittfläche Frühholzgefäße gebildet wurden; auch SÖDING (1936) und BROWN and CORMACK (1937) haben eine Holzbildung nur in der Nähe der Wundflächen gefunden. Zwar dauerten die Versuche GOUWENTAK's nur höchstens 19 Tage; diejenigen SÖDING's und BROWN and CORMACK's dauerten aber über einen Monat, also ebenso lang wie die Experimente über welche hier berichtet wird. Daß überhaupt die Versuchsdauer nur eine untergeordnete Rolle spielt, wird unten in der Besprechung der Ergebnisse auseinandergesetzt.

Für die übrigen Wuchsstofferscheinungen wird, da sie bis in Einzelheiten übereinstimmen, nach der ersten obengenannten Mitteilung verwiesen, mit der Bemerkung, daß die Erscheinungen, welche in der Nähe der oberen Kalluswucherung auftreten, sich an der basalen Kallusregion, welche früher nicht untersucht worden ist, in entgegengesetzter Richtung wiederholen.

b. *Populus nigra* L. Weder die Kontrollen noch die Zweige, welche den Wuchsstoff hätten aus einer Lösung aufnehmen müssen, bildeten neues Holz, wenngleich bei dieser Art Wassertransport stattfindet, wie ein Versuch mit Zweigen in Eosinlösung lehrte. In 5 Stunden hatte sich eine solche Lösung fast im ganzen Holzkörper verbreitet. Ob der Wuchsstoff gar nicht hinauftransportiert war oder nur nicht in das Kambium übertreten kann, ist nicht untersucht worden.

Die Zweige wurden nach 15 und nach 22 Tagen untersucht. Mit Wuchsstoffpaste hatten sie nach 22 Tagen alle über ihre ganze Länge neues Holz gebildet, nach 15 Tagen auch schon, mit Ausnahme eines Exemplars. Die Gefäße sind im ganzen Zweig, außer in den obersten und untersten 5 mm, wo sie in längeren Radialreihen vorhanden sind, in 1–3 Schichten vorhanden, dünnwandig, meistens mehr oder weniger viereckig und bedeutend weiter als die Gefäße des vorjährigen Spätholzes.

Nebenbei sei bemerkt, daß an der Basis dieser Versuchszweige viele, bis 13 je Steckling, rein weiße Wurzeln vorhanden sind, welche Neubildungen darstellen. In dieser Region hatte sich das Kambium kaum geteilt. Zudem finden sich hie und da am Zweig verzweigte, graufarbige Wurzeln vor, welche aus vorgebildeten Wurzelanlagen hervorgegangen sind.

Zweige am Anfang der Versuche untersucht zeigten das Kambium in vollkommener Ruhe.

c. *Salix fragilis* L. Am Anfang der Versuche und in den Kontrollen war das Kambium nicht tätig; nur diejenigen Stellen, welche während der Versuchsdauer Wurzeln getrieben hatten, zeigten einige Teilungen. Die Versuchszweige verhielten sich in sofern abweichend

von den Eschen- und Pappelzweigen als auch nach 32 Tagen (Abschluß des Experimentes) die Kambiumtätigkeit sich zwar weit, aber noch nicht über die ganze Länge abwärts fortgepflanzt hatte: in den obersten 10 cm war das Kambium tätig, in den nächsten 4 cm nicht um dann in den letzten 2 cm des im ganzen 16 cm langen Zweiges aufs neue tätig zu sein. Über die ganze Strecke wo das Kambium tätig war, wurde genau wie bei den andern Arten gut ausdifferenziertes Frühholz gebildet.

Offenbar reagiert das Kambium der Weide langsam; nach 8 Tagen war noch sehr wenig Wirkung vorhanden und diese beschränkte sich auf einige Teilungen an den apikalen und basalen Schnittflächen ohne irgendwelche Ausdifferenzierung zu zeigen. Dagegen waren viele Wurzeln aus vorhandenen Wurzelanlagen ausgetrieben. Nach 21 Tagen waren an der unteren Schnittfläche viele, durchschnittlich 7 Wurzelneubildungen je Steckling ausgetrieben, während die Kambiumtätigkeit noch nicht weiter als auf 3 cm unter der apikalen Schnittfläche fortgeschritten war. Es scheint also, alsob der absteigende Wuchsstoff hier erst ausgiebig für Wurzelbildung verwendet wird und erst nachher das Kambium anregt. Bei der Pappel findet Wurzelbildung zwar auch statt, aber erst viel später und nachdem das Kambium schon einige Zeit tätig war.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei allen drei untersuchten Arten das Kambium im Frühjahr bis weit in den Zweig hinein künstlich durch Wuchsstoff zur Tätigkeit angeregt worden ist und überall ungefähr normales Frühholz gebildet hat.

4. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Nachdem es jetzt gelungen ist, mittels Heteroauxin das Kambium bis zum basalen Ende von Versuchszweigen anzuregen und über die ganze Länge der Zweige, genau wie unter natürlichen Bedingungen, normales Frühholz auftreten zu lassen, fragt es sich, woher es kommt, daß man bisher mit demselben Wuchsstoff höchstens bis auf einige Zentimeter abwärts Erfolg hatte. Von den Baumarten mit welchen gearbeitet wurde, sind es nur Linde, Esche und Pappel, welche von mehr als einem Autor untersucht wurden. SÖDING untersuchte auch andere Arten, erhielt aber damit die gleichen Resultate als an Linde und Pappel. Es genügt demnach das Verhalten von Linde, Esche und Pappel zu betrachten.

Die Resultate, welche die Autoren bei diesen drei Bäumen bekommen haben, sind nicht nur quantitativ in bezug auf die Fernwirkung, sondern auch qualitativ verschieden. So hat SÖDING (1936) bei der Linde Holzbildung auslösen können, GOUWENTAK (1936) aber nicht. SÖDING bekam bei der Pappel nur Holz nahe an der

behandelten Schnittfläche, BROWN and CORMACK (1937) außerdem ober- und unterhalb, aber immer nur in der Nähe einer weiter unten angelegten Ringelstelle, während wir jetzt die Kambiumtätigkeit im ganzen Zweig anregen konnten.[1]) GOUWENTAK (diese Arbeit, Abschn. 2) konnte bei der Esche mit derselben Dosis, welche im Frühjahr 1936 bis auf einige Zentimeter abwärts normales Frühholz gab, im Herbst nur Spätholz und dieses nur bis einigen mm unterhalb der Paste auslösen.

Wir wollen jetzt nacheinander die Faktoren besprechen, welche in den genannten Untersuchungen verschieden waren und zeigen, daß es weder die Konzentration des Wuchsstoffs, noch die Zeitdauer der Versuche, noch der Zeitpunkt an sich sein kann, der bestimmt ob und welches Holz gebildet wird, sondern der innere Zustand der Zweige am Versuchsanfang.

Die Konzentration. Die Wuchsstoffdosierungen waren verschieden groß, GOUWENTAK (1936) und die Autoren vorliegender Arbeit gaben 10–100 γ, SÖDING eine unkontrolierbare Menge, BROWN and CORMACK trugen reichlich eine 1 ‰ Paste auf. Bei allen diesen Konzentrationen, außer derjenigen von 100 γ, war das Kambium nur in den obersten Zentimetern unter der Applikationsstelle tätig. Daß die Konzentration eine große Rolle spielt, hat die eine von uns früher (1936) schon betont und wird von SÖDING (1937) zugegeben. Aus den damals publizierten Versuchen hat GOUWENTAK den Schluß gezogen, daß die Konzentration in der Wuchsstoffquelle darüber entscheidet, ob dicht in der Nähe (bei niedriger Konzentration) oder etwas weiter unten (bei hoher Konzentration) normales Holz gebildet wird. Die Länge, über welche die Konzentration der Wuchsstoffquelle ihren Einfluß ausübt, beschränkt sich aber in allen von GOUWENTAK und offenbar auch in den von SÖDING untersuchten Fällen auf die obersten Zentimeter. Es scheint, als ob im Baum selbst die Zufuhr des Wuchsstoffs aus der Quelle, jedenfalls aber die Benutzung desselben bald reguliert werden kann. Aus diesen Überlegungen ergibt sich, daß es nicht ohne weiteres anzunehmen ist, daß eben nur die *eine* bestimmte Konzentration von 100 γ bei der Esche eine sich weit abwärts fortpflanzende Kambiumtätigkeit auszulösen imstande ist. Man könnte noch einwenden, daß die früheren von GOUWENTAK gegebenen Wuchsstoffmengen zu gering waren, um alle Kambiumzellen im Zweig zu versorgen. Dieser Einwand läßt sich aber entkräften durch die Ergebnisse anderer Forscher, die mit weit größeren Mengen als 35 γ auch kein Resultat erzielten.

Die Versuchsdauer. Diese spielt zwar auch eine Rolle, wie wir in dieser Arbeit an den verschiedenen Ergebnissen bei Esche und Pappel

---

[1]) Bei Esche und Pappel, nur bei Salix nicht. Für die Erklärung siehe man S. 9.

einerseits, bei der Weide andrerseits gesehen haben; sie kommt aber hier nicht in Betracht. Die Versuchsdauer andrer Forscher war nl. manchmal zwar kürzer, öfter aber auch ebensolang, als die, welche jetzt eingehalten wurde. Das Fehlschlagen jener Untersuchungen läßt sich also beschwerlich einer unzweckmäßigen Versuchsdauer zuschreiben.

Der Zeitpunkt. SÖDING hat bei der Linde im Frühling nahe an der Applikationsstelle normales Holz bekommen; wir können hier mitteilen, daß ein gleicher von uns diesen Frühling angestellter Versuch dasselbe Resultat ergab. GOUWENTAK aber (1936) hat bei Linden welche sie künstlich in vollkommener Winterruhe gehalten hatte, nicht mehr als ein ziemlich breites Band von unverholzten, völlig unausdifferenzierten Zellen bekommen, welche im Querschnitt genau so aussahen, wie die Kambiumzellen, aus denen sie entstanden sind. In vorliegender Arbeit haben wir die Ergebnisse von Herbstversuchen mit Eschenzweigen, welche eben vor dem Versuchsanfang im Freien geschnitten waren, mitgeteilt. In diesen Versuchen wurde nur bis einige Millimeter hinunter neues Holz bekommen, während GOUWENTAK (1936) mit einer gleichen Menge Wuchsstoff im Frühling bis einige Zentimeter abwärts neues Holz bekam (veröffentlicht wurde bis 1,5 cm; da inzwischen mehr Exemplare desselben Materials untersucht wurden, wird dies bis 3 cm); im ersten Fall wurde normales Frühholz, im zweiten Fall nur Spätholz gebildet.

In allen oben besprochenen Frühlingsversuchen wurde nur in den obersten Zentimetern neues Holz gebildet, während in den Frühlingsversuchen der vorliegenden Arbeit neues Holz über die ganze Länge der Versuchszweige auftrat. Also sind auch in Versuchen, wo die Zeitpunkte die gleichen waren, die Ergebnisse andere.

Dieses verschiedene Reagieren kann u. E. nur durch die Annahme erklärt werden, daß außer dem Wuchsstoff noch eine zweite Bedingung für die Kambiumtätigkeit erfüllt sein muß. *Diese Bedingung muß der innere Zustand des Baumes sein.*

Es stellt sich dann von selbst heraus, daß dieser innere Zustand der einer mehr oder weniger tiefen Winterruhe sein muß. Wir nehmen also im Gegensatz zu DENNY and STANTON (1928) und in Übereinstimmung mit GARDNER (1929) an, daß nicht nur die Knospen, sondern auch die sekundären Meristeme in Stamm und Zweigen sich in der Ruhe befinden.

Daß diese Ruhe durch Heteroauxin allein aufgehoben werden kann, wie es BENNETT and SKOOG (1938) für Knospen gefunden haben, geht aus den bis jetzt bekannten Versuchen nicht hervor. Im Gegenteil: alle bisher im Frühling angestellte Versuche mit Heteroauxin hatten einen negativen Erfolg. Das abweichende Resultat der diesjährigen Frühlingsversuche kann nur erklärt werden, wenn man annimmt,

daß dieses Jahr der Ruhezustand früher als in vorigen Jahren und zwar vor dem Anfang der Versuche schon aufgehoben war.

Im Vorfrühling 1939 waren die Eschenzweige, als die Heteroauxinpaste aufgetragen wurde, so zu sagen schon wuchsstoffreif, während im Frühling 1936 solche Zweige desselben Baumes nur wenig auf Wuchsstoff reagierten.

Es muß eine Ursache vorhanden sein, durch welche die Zweige, welche ebenso wie 1936 kurz vor dem Versuchsanfang im Freien geschnitten waren, im Frühling 1939 so weit aus der Ruhe herausgetreten waren, daß sie, wie die Kontrollzweige zeigten, zwar noch kein Auxin von den Knospen empfangen hatten, wohl aber auf künstlich zugeführten Wuchsstoff reagieren konnten.

Bekanntlich wird von einem sehr strengen Winter die Nachruhe der Knospen gekürzt. Wir brauchen im Licht der oben entwickelten Gedanken nur anzunehmen, daß die für ~~Holland~~ abnormal niedrigen Temperaturen des Winters 1938/1939 das Kambium früher als sonst wuchsstoffempfänglich gemacht haben.

Ein ähnliches Zusammenarbeiten von Frühtreibmittel und Heteroauxin fand Amlong (1938) bei Stecklingen, die im Warmbad mit Heteroauxin behandelt, mehr Wurzeln trieben als mit Heteroauxin allein.

Eine Stütze für unsere Hypothese sind auch die Versuchsergebnisse von Brown and Cormack (1937). Diese Autoren haben Pappelzweige apikal mit Heteroauxinpaste versehen und die Zweige auf eine gewisse Strecke unterhalb der apikalen Schnittfläche bis auf das Holz geringelt, aber so, daß eine schmale Rindenbrücke stehen blieb. Es entstand neues Holz nicht nur in der Nähe der apikalen Schnittfläche, sondern auch über einige Zentimeter auf- und abwärts von der Rindenbrücke, sogar in der Brücke selbst. Brown and Cormack erklären dieses Ergebnis durch die Annahme, daß der Wuchsstoff, welcher durch das Phloem (Söding 1937) oder im Kambium selbst abwärts fließt (Huber, Schmidt und Jahnel 1937), sich an der oberen Seite der Ringwunde durch Stauung anhäuft und zu Holzbildung Anlaß gibt.

Diese Erklärung würde sehr annehmlich sein, wenn sich nicht auch in und dicht unterhalb der Brücke, also an Stellen, wo man eine Anhäufung kaum erwarten könnte, neues Holz gebildet hätte. Wir möchten darum die Ergebnisse dieser Autoren damit erklären, daß die Zweige durch die Verletzungen örtlich in einem wuchsstoffreifen Zustand gekommen sind. Verletzung ist bekanntlich ein lokal wirkendes Frühtreibmittel. Durch die Verwundung ist die Ruhe örtlich aufgehoben; der Wuchsstoff kann jetzt oben zur Holzbildung anregen, herunter fließen und abermals in der Nähe der Ringelstelle und an der basalen Schnittfläche Holzbildung veranlassen.

In derselben Weise ließe sich als dann auch der Unterschied zwischen den Herbst- und den Frühlingsversuchen erklären. In beiden Fällen

war durch das Abschneiden der Endknospen nebst den dazugehörigen Seitenknospen eine Wunde entstanden, welche bei den Herbstversuchen nicht als Frühtreibmittel wirken konnte, weil die Zweige in die Hauptruhe eingetreten waren. Anders bei den Frühlingsversuchen. Hier befanden sich die Zweige in der Nachruhe und wirkte die Verwundung frühtreibend, aber nur lokal, auf die obersten Zentimeter beschränkt. Bei den Linden in Dauerruhe war die Ruhe offenbar sehr tief, jedenfalls war die Verwundung hier nicht imstande die Zweige wuchsstoffreifzu machen.

Es führen diese Ergebnisse zu dem Schluß, daß das Heteroauxin erst zur Holzbildung anregen kann, wenn die Zweige aus der Ruhe herausgetreten sind. Ob das Aufheben der Ruhe, ebenso wie die Befähigung zur Blütenbildung (MELCHERS 1939), stofflich verursacht wird, oder ob es in den Zellen selbst an verschiedenen Zeitpunkten verschiedene Plasmazustände gibt (vgl. VON WETTSTEIN, 1939), läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Jedenfalls scheint es, daß ein Baum, was das Austreiben anbelangt, seinen eigenen Rhythmus beibehält, wie SÖDING (1939) an einem neuen Beispiel für Reis und Unterstamm einer Syringenpfropfung zeigt.

Offenbar wird der wuchsstoffreife Zustand gewöhnlich erst sehr kurze Zeit bevor die Knospen Auxin abzugeben anfangen, erreicht; nach einem strengen Winter geschieht dies viel früher. Lokal kann dieser Zustand künstlich durch Verwundung erreicht werden.

Wageningen, Dezember 1939. *Laboratorium voor Plantkunde.*

SUMMARY

Shoots of *Fraxinus Ornus* L., *Populus nigra* L. and *Salix fragilis* L. were completely disbudded. A freshly cut surface at the upper end of checks was smeared with a lanoline paste; at the end of the experiments these checks showed practically no cambial activity whatever, except for the usual 1–4 cambiallike lignified cellayers in the upper two millimeter. Test shoots were treated in the same way, but smeared with a lanoline paste containing 100 γ of heteroauxin. The experiments were carried out in March 1939 after a for the Netherlands extremely cold winter and ended a month afterwards. At that time a great amount of new early wood had been produced (Tafel I, Fig. 3) *along the whole length of test shoots.*

In literature no such succes has as yet been recorded.

Shoots of Fraxinus treated in autumn were not able to lay down more than a little quantity of xylem of not yet summerwood constitution in only the uppermost 2 or 3 millimeter (Tafel I, Fig. 1 and 2).

In spring experiments of GOUWENTAK (1936), SÖDING (1936) and BROWN and CORMACK (1937) development of new xylem had only been obtained locally in the neighbourhood of upper and lower cut surfaces; after BROWN and CORMACK also in relation to a ringwound.

Wounding, a well-known rest-breaking treatment for buds can evidently be locally involved in the resumption of cambial growth, but is only effective at the end of the rest period of trees and not in autumn, nor in summer with treated limetrees whose rest period had been artificially prolonged by keeping them continuously in a warm greenhouse.

It is suggested that during the rest period not only the buds, but also the secondary meristems of the stem and branches are dormant.

Thus there are two factors involved in the resumption of cambial growth: a growth-promoting substance and a factor breaking the rest period. Whether the second factor is also of substantial nature cannot yet be concluded.

In spring 1939 the dormancy of the branches was broken earlier in the season as usual by the rest breaking action of the for the Netherlands extremely low temperatures.

Wageningen, December 1939. *Laboratorium voor Plantkunde.*

LITERATUR

AMLONG, H. U., Wuchsstoffhaltige Warmbäder als Wurzeltreibmittel bei Stecklingen. Ber. d. d. bot. Ges. 56, 1938, 239–246.

AVERY, G. S., P. R. BURKHOLDER and HARRIET B. CREIGHTON, Production and distribution of growth hormone in shoots of Aesculus and Malus, and its probable role in stimulating cambial activity. Amer. Journ. of Bot. 24, 1937, 51–58.

BENNETT, J. P. and F. SKOOG, Preliminary experiments on the relation of growth-promoting substances to the rest period in fruit trees. Plant Physiology 13, 1938, 219–226.

BROWN, A. B., Activity of the vascular cambium in relation to wounding in the balsam poplar, Populus balsamifera L. Canadian Journ. of Research C 15, 1937, 7–31.

——— und R. G. H. CORMACK, Stimulation of cambial activity, locally in the region of application and at a distance in relation to a wound, by means of heteroauxin. Canadian Journ. of Research C 15, 1937, 433–441.

DENNY, F. E. und N. E. STANTON, Localisation of response of woody tissues to chemical treatments that break the rest period. Amer. Journ. of Bot. 15, 1928, 337–344.

GARDNER, F. E., Composition and growth initiation of dormant Bartlett pear shoots as influenced by temperature. Plant Physiology 4, 1929, 405–434.

GOUWENTAK, C. A., Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff I. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool Wageningen 40, Verh. 3, 1936, 3–23.

———, und G. HELLINGA, Beobachtungen über Wurzelbildung. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool Wageningen 39, Verh. 6, 1935, 3–12.

HELLINGA, G., Heteroauxin und Polarität, morphologische und elektrische, bei Coleus-Stecklingen. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool Wageningen 41, Verh. 1, 1937, 3–69.

HUBER, B., Die physiologische Bedeutung der Ring- und Zerstreutporigkeit. Ber. d. d. bot. Ges. 53, 1935, 711–720.

———, E. SCHMIDT und H. JAHNEL, Untersuchungen über den Assimilationsstrom I. Tharandter Forstl. Jahrb. 88, 1937, 1017–1050.

MELCHERS, G., Die Blühhormone. Ber. d. d. bot. Ges. 57, 1939, 29–45.

REHM, S., Zur Entwicklungsphysiologie der Gefäße und des trachealen Systems. Planta 26, 1936, 255–274.

SNOW, R., Activation of cambial growth by pure hormones. The New Phytologist 34, 1935, 347–360.

SÖDING, H., Ueber den Einfluß von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. d. d. bot. Ges. 54, 1936, 291–304.

———, Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot. 84, 1937, 639–670.

———, Die Rolle des Auxins in der höheren Pflanze. Ztschr. f. Bot. 32, 1938*a*, 498–521.

———, Wuchsstoffbildung und Wuchsstoffverteilung in der Kompositenstaude Heliopsis laevis im Laufe einer Vegetationsperiode. Flora 32, 1938b, 425–446.

———, Eine Beobachtung an Syringenpfropfungen. Ber. d. d. bot. Ges. 57, 1939, 185–188.

WETTSTEIN, F. VON, Entwicklungsphysiologie. Fortschr. d. Bot. 8, 1939, S. 313 und 314.

ZIMMERMANN, W. A., Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Ztschr. f. Bot. 30, 1936, 209–252.

TAFELERKLÄRUNG

Fig. 1. *Fraxinus Ornus.* Nach 4 Wochen Heteroauxin im Herbst. Die Grenze zwischen dem alten Holz und dem neugebildeten von inhaltsreichen parenchymatischen Zellen gebildet. Das neue Holz zum größten Teil aus Gefäßen bestehend, zum kleineren aus Holzparenchym, Markstrahlen und etwas Libriform.

Fraxinus Ornus. Effect of one month of heteroauxin in autumn. The line between old and new xylem marked by a layer of parenchyma cells richly filled with protoplasma. The new xylem with many vessels, wood parenchyma and medullary rays and not much libriform.

Fig. 2. *Fraxinus Ornus.* Nach 4 Wochen Heteroauxin im Herbst. In diesem vor der Färbung mit Hämatoxylin-Safranin mit Eau de Javelle entleerten Schnitt, die Grenze zwischen altem und neuem Holz unscharf, nur durch das Vorhandensein von englumigen Enden der Libriformfasern im alten Xylem und das Fehlen derselben im neuen Holz angedeutet. Die Gefäße mehr oder weniger kreisrund und folgeholzähnlich.

Fraxinus Ornus. Effect of one month of heteroauxin in autumn. Cross section treated with Eau de Javelle and stained with Haematoxylin-Safranin. Therefore the line between old and new xylem indistinctly marked, only demarcated by the pointed ends of libriform fibres scattered among the cells of the elder wood, but nearly wanting in the new xylem. The vessels are tubelike and nearly as wide as those of the summerwood.

Fig. 3. *Fraxinus Ornus.* Nach einem Monat 100 γ Heteroauxin im Frühling 1939. Schnitt ungefähr aus der Mitte eines Zweiges; normales Bild über die ganze Länge der Versuchszweige. Große Frühholzgefäße vom Kambium gebildet.

Fraxinus Ornus. Effect of one month 100 γ heteroauxin in spring 1939. Cross section from middle part of a shoot, showing the new layers of large spring vessels. This picture common throughout the whole length of test shoots.

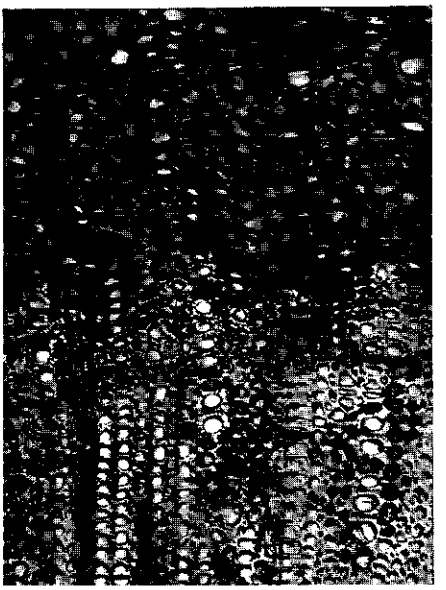

Foto B. W. Smit

Fig. 1

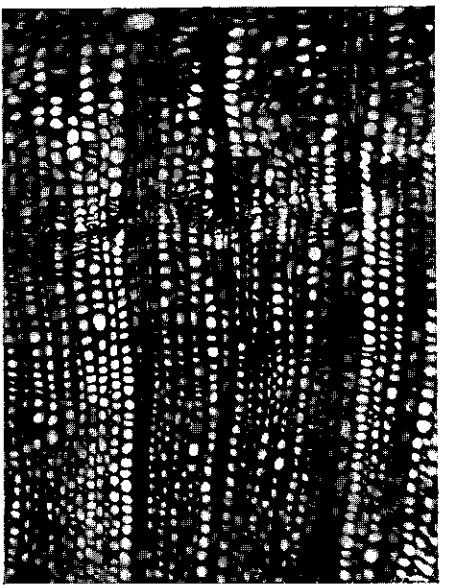

Foto B. W. Smit

Fig. 2

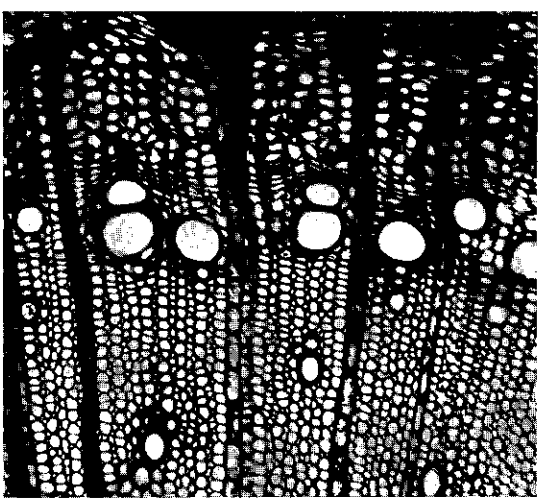

Foto B. W. Smit

Fig. 3