

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 60 (1950)  
  
**Artikel:** Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembranen in Mais- und Haferkoleoptilen  
**Autor:** Mühletaler, Kurt  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-42144>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 30.12.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# **Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembranen in Mais- und Haferkoleoptilen**

Von *Kurt Mühlethaler*

Pflanzenphysiologisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule  
(Vorstand: Prof. Dr. A. Frey-Wyßling)  
Laboratorium für Elektronenmikroskopie

Eingegangen am 7. September 1950

## **1. Einleitung**

Unsere heutigen Kenntnisse über die Vorgänge, die sich während des Streckungswachstums in der Zellwand abspielen, sind sowohl in morphologischer als auch in chemischer Hinsicht noch sehr lückenhaft. Die Schwierigkeiten einer genauen morphologischen Untersuchung liegen vor allem in der außerordentlichen Feinheit der Zellwand, die im Lichtmikroskop auch bei bester Auflösung nur als strukturlose, durchsichtige Haut erkennbar ist. Diese Eigenschaft erweist sich aber für eine Untersuchung im Elektronenmikroskop als sehr günstig, da nur sehr dünne Schichten durchstrahlt werden können. In zwei frühern Mitteilungen (10, 11) wurde bereits gezeigt, daß nach dem Weglösen aller nichtzellulosischen Substanzen die Veränderungen des Zelluloseskelettes während der Primär- und Sekundärwandbildung sehr schön beobachtet werden können. Durch eine Verbesserung der bisherigen Präparationstechnik gelang es uns, die Koleoptilen in die einzelnen Zellen zu zerlegen und die Membranen ohne weitere Zerkleinerung im Elektronenmikroskop zu untersuchen. Mit dieser Methode ist es möglich, die verschiedenen Zelltypen sofort zu erkennen und gleiche Zellen verschiedener Größe miteinander zu vergleichen.

In der Koleoptile sind von außen nach innen fünf Zellschichten vorhanden: die äußere Epidermis, Subepidermis, zwei Lagen Parenchymzellen und die innere Epidermis. Ich untersuchte außer den Epidermis- und Parenchymzellen auch noch die primären Xylem- und Phloemzellen der beiden Leitstränge. Die Zahl der Epidermiszellen bleibt nach A v e r y und B u r k h o l d e r (1) vom Embryo bis zur Reife konstant. Ihre Endlänge beträgt im allgemeinen das Hundertfünfzigfache ihrer Ausgangslänge. Im Gegensatz dazu machen die Parenchymzellen bis zu einer Koleoptilenlänge von 1 cm noch durchschnittlich 2,9 Teilungen durch. Die

meisten Zellteilungen, die alle in der Achsenrichtung ablaufen, erfolgen an der Basis. Die Zone mit dem schnellsten Wachstum liegt bei jungen Koleoptilen ebenfalls an der Basis. So entstehen aus der unteren Hälfte einer 4 mm langen Koleoptile zirka drei Viertel der ganzen Länge (1). Die Zone der größten Wachstumsgeschwindigkeit verlagert sich mit zunehmendem Alter der Koleoptile nach oben und ist kurz vor der Reife nahe der Spitze relativ am größten. Zur Zeit des Blattdurchbruches haben die Zellen an der Basis ihr Wachstum eingestellt, und nur an der Spitze bleiben noch streckungsfähige Zellen übrig.

Von diesen Ergebnissen ausgehend, zerschnitten wir die Koleoptilen in mehrere Segmente von 2 bis 3 mm Länge, um die Zellen aus verschiedenen Zonen miteinander zu vergleichen und ihre Differenzierung von der Spitze gegen die Basis hin zu verfolgen. An Hand von Zellen aus entsprechenden Segmenten verschiedenen Alters kann ferner die zunehmende Verstärkung der Primärwand und die Ablagerung der Sekundärwand beobachtet werden.

## 2. Experimentelles

Die Hafersamen (« Abed Minor ») und die Maissamen (« Prerauer ») wurden 30 Minuten in 1 ‰ Silbernitratlösung sterilisiert und nach mehrmaligem Waschen während vier Stunden gequollen, anschließend auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt und im Dunkeln bei 20° C gekeimt. Zur Untersuchung verwendeten wir Koleoptilen von 5, 10, 20, 40 und 70 mm Länge, die in Segmente von 2 bis 3 mm Länge zerschnitten wurden. Als Fixiermittel benützten wir einprozentige Chromsäure. Zum Weglösen des Protoplasmas und der nichtzellulosischen Wandstoffe verwendeten wir wieder die bereits früher beschriebene Methode von Thimann und Bonner (21). Nach dem Kochen in  $H_2SO_4$  und NaOH können die Koleoptilen durch starkes Schütteln oder kurze Behandlung im Blendor in die einzelnen Zellen zerlegt werden. Solche Zellsuspensionen waren das Ausgangsmaterial für die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen. Für die Beobachtung im Elektronenmikroskop übertrugen wir einen Tropfen der Zellsuspension auf den Objektträger und beschatteten die Zellmembranen nach dem Eintrocknen mit Chrom.

Zur lichtmikroskopischen Untersuchung färbten wir die Zellhäute mit Benzoazurin (0,5 g Benzoazurin in 100 cm<sup>3</sup> 1 % Sodalösung). Die schwache Färbung bleibt aber nur erhalten, wenn die Zellen in der Farblösung auf dem Objektträger aufgeschwemmt werden. Am günstigsten erwies sich die Beobachtung der gefärbten Zellhäute in einem Polarisationsmikroskop mit eingeschaltetem Polarisator. Durch den stark positiven Dichroismus des Benzoazurins kann auf diese Weise die allgemeine Einlagerungsrichtung der Zellulosefibrillen sehr leicht bestimmt werden. Die Zellen erscheinen intensiv gefärbt, wenn das polarisierte Licht

parallel der Längserstreckung der geordneten Gitterbereiche (Fibrillenachse) schwingt (3, 4, 24). Alle lichtmikroskopischen Aufnahmen auf Tafel V und VI wurden, wenn nichts anderes bemerkt ist, auf diese Weise aufgenommen.

### 3. Ergebnisse

#### a) Parenchymzellen

##### *Lichtmikroskopische Untersuchung*

Zellen aus der Spitze von 5 mm langen Koleoptilen sind noch ausschließlich isodiametrisch. Die Grundform der Parenchymzellen ist nach Meeuse (9) ein Vierzehnflächner (Kombination von Oktaeder und Hexaeder mit gebogenen Kanten). Solche Zellen konnten wir aber nicht finden, sondern nur Polyeder mit unregelmäßigen Flächen (Figuren 1 bis 3). Überraschend sind die Kantenverstärkungen, die im Polarisationsmikroskop einen typischen Faserdichroismus zeigen. Die Flächen, die Röhrenstruktur aufweisen, sind sehr dünn und von zahlreichen Tüpfeln durchbrochen. Diese Zellen werden später tonnenförmig (Figuren 4, 5) und sind infolge des polarisierten Wachstums in der Achsenrichtung in Reihen angeordnet. Die Querwände bleiben immer sehr dünn (Figur 5), während die Seitenwände mit zunehmender Größe verstärkt und die Kanten weiter ausgebildet werden (Figur 6). Bei einzelnen Parenchymzellen (Figuren 7—9) beobachteten wir, daß die Membranen an einem oder gleichzeitig an beiden Polen dünner wurden. Die Mittelzone der Zelle war stärker verdickt und ließ die Längsorientierung der Kantenverstärkungen deutlich erkennen. An der anschließenden Übergangszone zu der neugebildeten Wand erkennt man oft eine feine Streifung, die im Elektronenmikroskop ebenfalls feststellbar war und durch feine, der Dehnung zuzuschreibende Risse verursacht ist. Bereits aus diesen Befunden mußten wir schließen, daß die Zellen sich nur zu Beginn der Streckung auf der ganzen Fläche gleichmäßig dehnen, daß aber durch die fortschreitende Verstärkung der Primärwand die mittleren Partien ihr Wachstum einstellen und nur noch die beiden Pole streckungsfähig bleiben. Zellen, wie sie in Figuren 7 bis 9 abgebildet sind, fanden wir nur selten, was darauf hindeutet, daß der Vorgang der Zellwandbildung sehr rasch ablaufen muß. Diesbezügliche Untersuchungen von Hofmeister (6) ergaben, daß die nackte Eizelle bei *Fucus* bereits 10 Minuten nach dem Zutritt der Samenfäden von einer Zellwand umhüllt ist, die durch Plasmolyse deutlich nachgewiesen werden konnte. Während des Zellwachstums breiten sich die Kantenverstärkungen tangential aus (Fig. 11) und überdecken langsam die dazwischenliegende ursprüngliche Primärwand (Figur 12). In diesem Stadium zeigen die Zellen im Polarisationsmikroskop bereits Faserstruktur. Lichtmikroskopisch kann auf diese Weise nachgewiesen werden, daß die Bildung der Sekundärwand wäh-



rend des Zellwachstums einsetzt und aus Kantenverstärkungen hervorgeht, die schon bei embryonalen Zellen vorhanden sind. Die dünnwandigen Querwände bleiben auch bei ausgewachsenen Zellen bestehen. Durch die Ablagerung der Sekundärwand werden die meisten Tüpfel der Primärwand verschlossen und damit die direkten Protoplasmabrücken von Zelle zu Zelle unterbrochen. Alle diese Vorgänge lassen sich im Elektronenmikroskop bis ins Detail verfolgen.

### *Elektronenmikroskopische Untersuchung*

Bei den jüngsten, isodiametrischen Zellen ist in der Primärwand keine bevorzugte Fibrillenrichtung zu erkennen. Die Mikrofibrillen bilden hier ein lockeres Geflecht, und die Stränge verlaufen gleichmäßig nach allen Richtungen. Zellen mit eiförmiger oder zylindrischer Gestalt weisen aber bereits eine bessere Orientierung auf. Es sind zwei Fibrillenrichtungen vorhanden, die sich entsprechend einer rechts- und linksläufigen Schraubenlinie durchkreuzen. Die Zellulosestränge sind weniger stark gestreut und zeigen einen mittleren Steigungswinkel von zirka  $50^\circ$ . Aus gelegentlich sichtbaren Fibrillenenden glaube ich schließen zu dürfen, daß die Stränge nicht ununterbrochen von Pol zu Pol ziehen, sondern daß immer wieder neue eingeflochten werden. Aus den Figuren 22—24, die die Zellwände aus der Streckungszone wiedergeben, geht deutlich hervor, daß eine solche Wand nur beschränkt dehnbar sein kann, da durch die Verflechtung die Fibrillen nicht auseinandergleiten können. Bei jeder Dehnung eines solchen Gerüsts müßte sich der Steigungswinkel der Fibrillen ändern, was aber bei diesen Parenchymzellen nie beobachtet wurde. Bei fortschreitender Verstärkung der Zellmembran ist dem Einflechten neuer Fibrillen schließlich eine Grenze gesetzt, und eine weitere Verfestigung erfolgt nur noch durch Anlagerung (Figuren 25, 26). Die Innenwand einer stark verdickten Primärwand (Figur 25) zeigt daher ein ähnliches Bild, wie wir es von den Sekundärwänden kennen (Figur 26). Die Fibrillen liegen eng gepackt, mehr oder weniger parallel nebeneinander. Mit zunehmendem Alter der Primärwand wird zudem der Steigungswinkel der Fibrillen flacher, und ihre Streuung nimmt ständig ab. Es macht sich eine Tendenz bemerkbar, nur eine Fibrillenrichtung beizubehalten (Figur 25).

Bei der Betrachtung der elektronenmikroskopischen Aufnahmen muß man sich immer daran erinnern, daß die aufgenommene Fibrillenstruktur dichter erscheint, als sie in der lebenden Zelle ist. Um aus unsern Aufnahmen auf den ursprünglichen Zustand schließen zu können, wurde die Schrumpfung während der chemischen Behandlung und des Eintrocknens auf dem Objektträger gemessen. Experimentell gingen wir so vor, daß wir aus einer lebenden Koleoptile einen dünnen Schnitt herstellten und die Umrisse der Zellen sofort mit Hilfe eines Zeichnungsokulars skiz-

zierten. Die gleichen Zellen wurden dann plasmolysiert, der Zellinhalt und die nichtzellulosischen Wandstoffe entfernt und zuletzt getrocknet. Nach jeder Behandlung zeichneten wir die Zellumrisse und berechneten anschließend aus diesen Skizzen die prozentuale Schrumpfung. Die lebende Zelle wird durch die Plasmolyse im Durchschnitt um 8 bis 10 % verkürzt. Bei der anschließenden chemischen Behandlung mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  und  $\text{NaOH}$  bleiben die Membranen unverändert, machen aber beim Eintrocknen eine weitere Schrumpfung von zirka 22 % durch. Der Abstand der Fibrillen in den lebenden Parenchymzellen ist somit, bezogen auf die Längsachse, um 30 bis 35 % größer als auf den elektronenmikroskopischen Aufnahmen. Aus unsern Untersuchungen ergab sich ferner, daß die Schrumpfung in der Querrichtung nur sehr gering ist. Xylemzellen zeigen keine Verkürzung, da die Verdickungsbänder als starres Gerüst wirken. Für die Phloemzellen, die, wie wir noch sehen werden, ebenfalls eine ziemlich dicke Zellwand besitzen, ergab sich eine Schrumpfung von 7 %. Die Epidermiszellen, die das größte Streckungswachstum aufweisen, werden nur um 4 % kürzer. Alle diese Messungen machten wir an 1 cm langen Koleoptilen, also zu einem Zeitpunkt, wo die Streckung am stärksten war.

Die im Lichtmikroskop beobachteten Kantenverstärkungen sind auch im Elektronenmikroskop deutlich zu erkennen (Figur 23). Anfänglich sind es nur wenige Zellulosefibrillen, die parallel der Zellachse sowohl auf der Außen- wie auf der Innenseite der Primärwand verlaufen (Figur 22). Mit fortschreitendem Wachstum nimmt aber die Zahl der Fibrillen immer zu, und die Orientierung wird besser (Figur 23). Die Kanten werden mit der Primärwand eng verflochten und zu eigentlichen « Eckpfeilern » ausgebaut. Aus Figur 23 geht hervor, daß ihre weitere Verstärkung später nur noch auf der Innenseite der Zelle erfolgt. Gleichzeitig breiten sie sich dann nach beiden Seiten hin aus, und nach Abschluß des Längenwachstums ist die ursprüngliche Primärwand nur noch als schmaler Streifen zwischen den Kanten ersichtlich. Diese werden später durch die Sekundärwand, die eine ausgesprochene Fasertextur zeigt (Figur 26), ebenfalls zugedeckt.

Die Membran weist, wie das bereits im Lichtmikroskop festgestellt werden konnte, eine große Zahl von einfachen Tüpfeln auf (Figuren 23, 25). Durch diese sind die Protoplasten untereinander verbunden, und der Stoffaustausch von Zelle zu Zelle kann unbehindert stattfinden (11). Die Zahl dieser Tüpfel wird mit zunehmendem Alter geringer, da sie zum Teil durch die Primärwand selbst oder durch die später entstehende Sekundärwand geschlossen werden.

Die Flächenzunahme muß als aktive Neubildung der Zellwand durch das Protoplasma zustande kommen. Bei vielen Zellen aus der Wachstumszone erkennt man nämlich, daß an den Polen das Geflecht der Zellulosefibrillen lockerer wird und sich zuletzt flaumartig auflöst. Bei andern



Zellen laufen die Mikrofibrillen in einen langen, ungeordneten Zopf aus. In lebendem Zustande müssen diese Fibrillen von Protoplasma umgeben sein, das durch stetes Einflechten neuer Stränge die Primärwand immer weiter baut. Der Ausbau zur endgültigen Dicke erfolgt in einem relativ engbegrenzten Bereich (Figur 24). Die Ablagerung von Fibrillen ist aber nicht nur auf die eigentliche Wachstumszone beschränkt, sondern kann auf der ganzen Fläche der Membran stattfinden. Viele Wände werden erst nachträglich durch Einflechten weiterer Fibrillen verstärkt. Wie im Lichtmikroskop beobachtet wurde, bleiben die Querwände auch nach Abschluß des Flächenwachstums noch sehr dünn, so daß ein nachträgliches Weiterwachsen der Zelle jederzeit möglich ist.

### b) Epidermiszellen

Die Epidermiszellen weisen eine Ausgangslänge von zirka  $13\ \mu$  auf und wachsen bis zu einer Endlänge von zirka  $2000\ \mu$ . Diese enorme Oberflächenvergrößerung, die einer 150fachen Streckung entspricht, findet bei normalen Bedingungen in vier Tagen statt. Der stündliche Zuwachs beträgt daher  $21\ \mu$ ! Die Zellen sind quaderförmig und weisen nach Art eines Plattenkollenchyms auf der Außenseite eine stark färbbare Verdickungsschicht auf (Figuren 27—30). Diese ist nur bis zur angrenzenden Nebenzelle ausgebildet. Die Seitenwände sind sehr dünn und von einer sehr großen Anzahl Tüpfeln durchbrochen. Gewöhnlich ist auch die an die Subepidermis angrenzende Wand etwas stärker ausgebildet. Messungen an gestreckten und ungestreckten Zellen ergeben, daß durch das Längenwachstum der Querschnitt der Zelle nicht verändert wird (Figuren 15 und 17). Die anfänglich nur dünne Außenschicht wird mit zunehmendem Alter dicker, und bei ausgewachsenen Zellen gelingt es oft, sie von der darunterliegenden Primärwand abzulösen. Im Gegensatz zur Primärwand, die eine deutliche Röhrentextur aufweist, verlaufen die Fibrillen in dieser Außenschicht in der Achsenrichtung.

Im Elektronenmikroskop kann die Außenschicht nur bei jungen Zellen durchstrahlt werden (Figur 27). Später wird sie durch Einlagerung von nichtzellulosischen Stoffen so stark abgedichtet, daß keine deutliche Abbildung mehr möglich ist (Figur 30). Nach der normalen chemischen Behandlung mit  $\text{H}_2\text{SO}_4$  und  $\text{NaOH}$  erscheint in der Außenschicht der jungen Zelle ein Zellulosegerüst, dessen Maschen teilweise noch von einer amorphen Substanz ausgefüllt sind (Figur 28). Erst nach längerer Behandlung verschwinden diese Inkrusten (Figur 29). Das Zellulosegeflecht ist ziemlich dicht, und die Fibrillen verlaufen mehr oder weniger in der Achsenrichtung. Ihre Streuung ist noch so groß, daß nicht von einer eigentlichen Fasertextur gesprochen werden kann. Der Übergang von der verdickten Außenwand zur seitlichen Primärwand ist sehr scharf (Figur 30). Unter der Außenschicht befindet sich eine dünne Primärwand,

die die gleiche Textur aufweist wie die Seitenwände. Die Fibrillen verlaufen hier nahezu tangential und sind trotz der enormen Streckung viel weniger stark in der Achsenrichtung gestreut als bei den Parenchymzellen. Aufnahmen von Zellenden während der Streckung (Figur 27) zeigen das gleiche Bild wie bei den Parenchymzellen. Die Zellwand wird an den Polen dünner und läuft in ein ungeordnetes Fibrillengewirr aus. Auch hier betrachte ich diese Zone als den eigentlichen Wachstumsbereich. Gleichzeitig mit der Primärwand wird auch die Außenschicht angelegt und ist als dünnes Häutchen gut erkennbar. Ihre weitere Verstärkung muß erst später durch die Primärwand hindurch erfolgen. Trotz der lockeren Struktur der darunterliegenden Primärwand erscheint es aber als unwahrscheinlich, daß die langen Fibrillen aus dem Innern der Zelle hergebracht werden. Der Aufbau muß vielmehr an Ort und Stelle stattfinden.

### c) Phloemzellen

In Figur 14 ist ein Phloemstrang mit Hilfe des Phasenkontrastmikroskopes aufgenommen worden. Die Zellen sind röhrenförmig und weisen eine große Zahl von Tüpfeln auf. Mit Benzoazurin färben sie sich sehr stark an, zeigen aber keinen Dichroismus. Ihre Enden können die mannigfaltigsten Formen aufweisen (Figuren 19—21). Oft sind sie zu einer langen schlanken Spitze ausgezogen (Figur 21), oder die Querwand läuft in einen stumpfen Höcker aus, wie das für die sekundären Siebröhren typisch ist (Figur 20). Im Elektronenmikroskop sind die Phloemzellen daran zu erkennen, daß ihre Primärwand viel dichter verflochten ist als bei den übrigen Zellen (Figuren 31—35). Schon in den Phloeminitialen, die als lange, schlanke Zellen zu erkennen sind, ist die Zellwand stärker ausgebildet als bei den übrigen Zelltypen. Ausgewachsene Zellen (Figur 34) können vom Elektronenstrahl kaum mehr durchdrungen werden. Die Fibrillen sind wirr durcheinander verwoben und bilden eine richtige Röhrentextur. Andeutungen von Kantenverstärkungen, wie wir sie bei den Parenchymzellen fanden, sind noch vorhanden, jedoch werden sie mit zunehmendem Alter nicht weiter verstärkt. Aus diesem Grunde fehlt bei ausgewachsenen Zellen die Sekundärwand vollständig. Die Tüpfel sind sehr zahlreich (Figuren 34 und 35) und über die ganze Wand gleichmäßig verteilt. Sehr interessant sind die Zellenden, die, wie bereits erwähnt, die mannigfaltigsten Formen aufweisen können (Figuren 36 bis 38). Auch hier laufen die Fibrillen an der Spitze meistens in einen langen Zopf aus (Figur 37 a). Sie verlaufen darin in der Achsenrichtung, was auf die richtende Kraft des vorwärtsströmenden Protoplasmas zurückzuführen ist. Diese zuerst abgelagerten Fibrillen, die als Anlage der Kantenverdickungen anzusehen sind, bilden gewissermaßen den « Zettel », in den später die Fibrillen der Primärwand eingeflochten werden. Eine



nachträgliche Dehnung der bereits aufgebauten Zellwand, die sich in einer Änderung der Fibrillenrichtung zeigen würde, ist hier nicht zu erkennen (Figuren 37 *a* und *b*). Ein « Auflockern », d. h. ein Plastizieren der Wand, wurde ebenfalls nie beobachtet.

Der bei den sekundären Siebröhren übliche Abschluß durch eine Siebplatte, die in einen stumpfen Höcker ausläuft, ist auch bei den primären Elementen zu finden. In Figuren 31 und 32 sind zwei verschieden alte Zellen aufgenommen worden. Bei der jüngeren Zelle (Figur 31) ist die Wand noch sehr dünn. Durch Einflechten neuer Fibrillen wird sie auf der ganzen Fläche weiter verstärkt, bis sie eine Struktur aufweist, wie sie in Figur 32 ersichtlich ist. Die Querwand (Figur 33) ist im fertigen Zustande von einer großen Anzahl sehr feiner Poren durchsetzt, die, wie die Tüpfel, eine direkte Plasmaverbindung mit der darüberliegenden Zelle ermöglichen.

#### *d) Xylemzellen*

Die Xylemzellen (Figur 18) sind infolge der ring- und schraubenförmigen Verstärkungsschichten leicht zu identifizieren. Aus einer Aufnahme des Leitbündels geht ihre mannigfaltige Form und Anordnung deutlich hervor (Figur 13). Die einzelnen Zellen sind zu langen, durchgehenden Röhren vereinigt, in denen das Wasser ungehindert hinaufströmen kann. Im Elektronenmikroskop können diese Zellen sehr gut durchstrahlt werden, da ihre Zellwände sehr locker sind (Figuren 39 bis 45). Die an den Zellenden beim Wachstum neugebildete Wand wird, entgegen unsern bisherigen Befunden in den Parenchym- und Phloemzellen, nicht weiter verstärkt, sondern behält ihre lockere Struktur bei (Figuren 39, 40). Die Verstärkung beschränkt sich nur auf die Ring- und Schraubenverdickungen. Die Ausbildung derselben beginnt in der Mitte der Zelle und setzt schon sehr frühzeitig ein (Figur 42). Sie werden dann nach beiden Enden zu weitergebaut und ständig verstärkt (Figur 44). Die Bänder, die als Bildungen der Sekundärwand zu betrachten sind, bestehen aus schön parallel gebündelten Fibrillen und zeigen daher im Polarisationsmikroskop eine deutliche Fasertextur. Sie sind mit der Primärwand nur locker verbunden und fallen bei beschädigten Zellen vielfach von selber heraus (Figur 45). Im Elektronenmikroskop sind sie infolge ihrer Dicke nicht mehr durchstrahlbar. Ihre Ausbildung muß sehr schnell stattfinden, da in den vielen untersuchten Zellen nur sehr wenige Zwischenstadien gefunden wurden (Figur 42).

Oft beobachten wir, daß die einzelnen Ringe untereinander durch Querbrücken versteift sind (Figur 43). Die Primärwand zeigt, im Gegensatz zu allen andern Zellmembranen, keine Tüpfel (Figuren 39 und 40). Die Wand ist so dünn, daß dem ein- und austretenden Wasser gleichwohl kein merklicher Widerstand entgegengesetzt wird.

Die Xylemzellen weisen ebenfalls ein ausgesprochenes Spitzenwachstum auf, wie aus Figur 41 hervorgeht. Wir unterscheiden auf dem Bilde deutlich drei Zonen: an der Spitze die lockern, noch unverflochtenen Fibrillen, darunter die fertige Primärwand und zuletzt noch die Verstärkungsringe. Das Protoplasma muß im lebenden Zustande durch die zellwandfreie Öffnung an der Spitze ausströmen und um sich herum dauernd eine neue Zellwand aufbauen. Dieses Vorwärtsströmen ist auch der Grund, weshalb die obersten Fibrillen in der Achsenrichtung verlaufen.

#### 4. Diskussion

Die eben besprochenen elektronenoptischen Ergebnisse sollen nachfolgend mit den verschiedenen Zellstreckungstheorien verglichen und diskutiert werden. Der erste, der sich eingehend mit der Zellstreckung befaßte, war S a c h s (16), der 1873 die erste diesbezügliche Theorie formulierte. Von nur historischem Interesse ist die Annahme M a r i o t t e s (8), der bereits im Jahre 1717 schrieb, der Saftdruck trage, indem er die Zweige, Blätter usw. ausdehne, zum Wachstum der Pflanze bei. S a c h s glaubte ebenfalls, die treibende Kraft für die Oberflächenvergrößerung im Turgor gefunden zu haben. Durch diese Kraft, so nahm er an, würden die Teilchen, die die Wand aufbauen, auseinander gezogen und in die entstehenden Lücken neue eingelagert. Dieser Vorgang wurde von ihm als Intussuszeptionswachstum bezeichnet. Diese Theorie behielt bis heute ihre Gültigkeit, und es wurde immer wieder versucht, den Ablauf dieser Vorgänge an Hand von Schemata zu erklären.

Demgegenüber lehnten K r a b b e (7) und P f e f f e r (13, 14) diese Theorie mit der Begründung ab, daß die Turgorkraft unzureichend sei, um ein Flächenwachstum der Zellhaut durch plastische Dehnung zu erzielen. P f e f f e r (13) nahm an, daß die Energie für die ansehnliche Arbeitsleistung in dem Flächenwachstum der Wandsubstanz selbst entwickelt werde. Diese Theorie wurde später vor allem durch die Untersuchungen von U r s p r u n g und B l u m (22) gestützt, die nachweisen konnten, daß an *Vicia Faba*-Wurzeln der Turgordruck im Streckungsmaximum am niedrigsten ist, meistens unter 3 Atm., während er in schwach wachsenden Zellen bis gegen 10 Atm. ansteigen kann. Es ließ sich auch keine Proportionalität nachweisen zwischen der Turgordehnung und dem Längenwachstum. Sie bekennen sich daher zur Ansicht P f e f f e r s und betrachten allein das aktive Intussuszeptionswachstum als für das Flächenwachstum ausschlaggebend. Trotz diesen schönen Untersuchungen verschob sich das Bild ein Jahr später wieder zugunsten der Theorie von S a c h s, als 1925 Z i e g e n s p e c k (25) auf die plastische Dehnbarkeit amyloidischer Membranen hinwies. Gleichzeitig machte O v e r b e c k (12) noch einmal das Objekt P f e f f e r s, die Keimwurzel



von *Vicia Faba*, zum Gegenstand von Wachstumsversuchen und fand, entgegen den Untersuchungen von U r s p r u n g und B l u m , eine Überdehnbarkeit der Zellwand durch den Turgordruck. In den folgenden Jahren stand dann hauptsächlich die Frage, wie und wodurch das Plastizieren der Zellwand erfolgen könnte, im Zentrum der Forschung. Vor allem wurde der Einfluß der inzwischen bekanntgewordenen Wuchsstoffe auf die Zellwand untersucht. W e n t j r. (23) vermutete als erster einen Zusammenhang zwischen Wanddehnbarkeit und Wuchsstoff. An Koleoptilen konnte S ö d i n g (19, 20) dann eine Parallele zwischen Wuchsstoffkonzentration und Erhöhung der Dehnung nachweisen, ließ aber vorsichtigerweise die Frage offen, ob diese Erhöhung der Plastizität die Ursache oder die Folge des Streckenwachstums sei. H e y n (5) ging hier einen Schritt weiter und glaubte aus seinen Versuchen mit Avena-Koleoptilen schließen zu dürfen, daß die Bedeutung des Wuchsstoffes gerade darin liege, daß er die Plastizität der Wand erhöht. Sind die Wände einmal « weichgemacht », so wird durch den Turgordruck eine Oberflächenvergrößerung verursacht, indem die Teilchen auseinander gleiten. Die Oberflächenzunahme hängt seiner Meinung nach nicht direkt mit der Produktion von Zellwandmaterial zusammen. Mit dieser Theorie, die allgemeine Anerkennung fand, stellte er sich in völligen Gegensatz zu den Anschauungen P f e f f e r s. Bei allen Arbeiten war bisher die Anwesenheit des Protoplasmas teilweise oder ganz übersehen worden. Langsam setzte sich aber nun die Auffassung durch, daß die Wuchsstoffe nicht direkt, sondern indirekt über das Protoplasma auf das Flächenwachstum der Wand einwirken könnten. F r e y - W y ß l i n g (2) hat daher immer wieder nachdrücklich darauf hingewiesen, daß der Protoplast die Gestaltung der Wand souverän leitet. Um diesen Vorgang im einzelnen abzuklären, war eine genaue morphologische Kenntnis des Zellwandbaues vor, während und nach der Streckung unbedingt erforderlich. Das ist nun mit Hilfe des Elektronenmikroskops möglich geworden, und die Bilder geben, wie wir gesehen haben, viele Hinweise auf die Vorgänge, die sich während des Wachstums abspielen. Als erstes erkennen wir, daß der ganze Mechanismus der Zellstreckung sicher nicht allein durch die rein physikalische Kraft des Turgors bewirkt werden kann. Die Strukturen der Wand sind derart kompliziert und vielgestaltig, daß wir nie zwei Zellwände mit genau gleicher Anordnung der Fibrillen finden können. Dieser Unterschied wird noch größer, wenn wir die verschiedenen Zelltypen, wie zum Beispiel Epidermiszellen, Parenchym- und Leitelemente, miteinander vergleichen. Die Zellwand ist hier den besonderen Anforderungen der betreffenden Zelle so gut angepaßt, daß eine zielbewußte Leitung des Wandbaues durch das Protoplasma unverkennbar ist. Die Einwirkung der Wuchsstoffe auf das Protoplasma kann natürlich auf verschiedene Weise geschehen, zum Beispiel durch Erhöhen

der Plasmaaktivität beim Aufbau der Wand oder durch eine vermehrte Fibrillenbildung. Alle diese Möglichkeiten müssen aber noch experimentell abgeklärt werden. Die Erhöhung der Plastizität, die immer wieder auf die Wirkung der Auxine zurückgeführt wurde und die man als Voraussetzung des Streckungswachstums betrachtete, ist meines Erachtens eine sekundäre Erscheinung. Sie wird durch die lockern, im Aufbau begriffenen Membranzonen verursacht. Das Zerren und Auseinandergleiten einer mehr oder weniger « weich gewordenen » Zellwand paßt nicht in das Bild, das uns die Zelle als unvergleichliche Baukünstlerin zeigt. Ein « Plastizieren » der bereits fertig ausgebildeten Zellwand erscheint mir auch aus rein mechanischen Gründen unmöglich, denn die Fibrillen sind bereits in den embryonalen Zellen so dicht vernetzt, daß ein Auseinandergleiten gar nicht mehr in Frage kommt. Ein Weichmachen der Wand könnte höchstens durch Auflösen eines Teils der bereits eingeflochtenen Fibrillen erfolgen. Auf diesen Punkt wurde bei unsern Beobachtungen speziell geachtet, aber wir fanden nie Stellen, die in diesem Sinne hätten gedeutet werden können. Die bisherige Anschauung, daß die Flächenzunahme durch Auseinandergleiten plastischer Bereiche erfolge, kann mit den experimentellen Befunden nicht in Übereinstimmung gebracht werden und wird daher abgelehnt. Erscheinungen, die auf solche Vorgänge hindeuten, wie zum Beispiel das Auftreten feiner Rißlinien, dürfen nicht in diesem Sinne gedeutet werden. Es handelt sich hier nicht um ein Auseinandergleiten « plastischer Bereiche », sondern um Rißerscheinungen in bereits stark verdickten Wänden.

Jede Flächenvergrößerung muß durch aktive Neubildung der Zellwand mit Hilfe des Protoplasten erfolgen. Wir sind also wieder auf die von Pfeffer im Jahre 1893 aufgestellte Theorie zurückgekommen. Er bezeichnete damals den Vorgang der Zellstreckung als aktives Intussuszeptionswachstum. Dieser Ausdruck scheint mir für die tatsächlichen Verhältnisse ausgezeichnet gewählt, da, wie wir gesehen haben, die neue Zellwand durch Einflechten neuer Fibrillen entsteht. Wie dieser Vorgang im einzelnen vor sich geht, darüber wissen wir vorläufig nichts. Sicher ist nur, daß hier aktive Protoplasmakräfte am Werke sind. Ein Aufbau nach rein mechanischen Prinzipien wäre in Anbetracht der wundervoll geflochtenen Zellwände unerklärlich.

Bis jetzt wurde immer nur das Wachstum einer einzelnen Zelle betrachtet. Die Vorgänge, die sich in der Einzelzelle abspielen, müssen aber auch mit dem Wachstum des Gesamtorganismus in Übereinstimmung gebracht werden. Die drei wichtigsten Theorien, die das Zellwachstum im Verbande erklären wollen, sind die von Krabbe (7, gleitendes Wachstum), die von Priestley (15, symplastisches Wachstum) und die heute allgemein gültige von Sinnott und Bloch (18, intrusive growth), wozu auch die von Schoch-Bodmer (17, Interpositions-



wachstum) zu zählen ist. Die meisten Arbeiten befassen sich hauptsächlich mit dem Problem des Faser- und Gefäßwachstums. Eine ausführliche Darstellung der verschiedenen Theorien findet man bei M e e u s e. Die ursprüngliche Ansicht von K r a b b e wurde durch die spätern Arbeiten widerlegt. Was die Theorie des symplastischen Wachstums anbelangt, so ist es durchaus möglich, daß nebeneinanderliegende Zellen in dieser Weise wachsen. Sobald aber die Nebenzelle ihr Wachstum einstellt, beginnt das Interpositionswachstum. Das Eindringen zwischen zwei Zellen entlang der Mittellamelle ist an Hand unserer Bilder leicht zu verstehen. Die oberste Zone der Zelle ist, wie aus Figuren 32 und 41 ersichtlich, nur von einem lockeren Geflecht bedeckt, das stellenweise überhaupt fehlt. Das herausströmende Protoplasma kann also ungehindert entlang der Mittellamelle vordringen und diese auflösen. Gleichzeitig kommt es in Kontakt mit den Nebenzellen, was zur Bildung von Plasmodesmen führen kann. Die bestehenden Zellen werden auseinandergedrückt, und eine neue Primärwand wird auf die Membran der Nachbarzellen abgelagert.

Zum Schlusse sei noch einmal darauf hingewiesen, daß sich unsere Untersuchungen nur auf die primären Zellmembranen beschränkten. Ein Vergleich mit den aus dem Kambium hervorgegangenen sekundären Zellen ist deshalb notwendig. Vor allem bleibt auch noch der Mechanismus des Dickenwachstums der sekundären Gefäße abzuklären. Bei den Phloemzellen, die wir untersuchten, ist die Zunahme in tangentialer Richtung nur bescheiden, und eine genaue Beobachtung dieses Vorganges war deshalb nicht möglich.

## 5. Zusammenfassung

Verschieden alte Hafer- und Maiskoleoptilen wurden in 2 bis 3 mm lange Stücke zerschnitten und die Zellwände licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. An Hand der Zellen aus den verschiedenen Segmenten wurde das Zellwachstum und die Zelldifferenzierung verfolgt. Die Untersuchung erstreckte sich auf Parenchym-, Epidermis-, Xylem- und Phloemzellen. Bei allen Zelltypen wurde gefunden, daß die Zellwand gegen die Pole zu dünner wird und eine lockerere Struktur aufweist als in der Mitte. Das Flächenwachstum erfolgt also nicht über der ganzen Membran gleichmäßig, sondern findet nur an den Enden statt. Ein Platzieren und anschließendes Auseinandergleiten der Fibrillen über größere Bereiche ist nie beobachtet worden und erscheint infolge der komplizierten Struktur der Zellwand sehr unwahrscheinlich. Alle Ergebnisse deuten darauf hin, daß eine Flächenzunahme nur durch aktives Ausscheiden einer neuen Zellwand möglich ist. Diese wird durch das Protoplasma an den beiden Polen durch Intussuszeption aufgebaut. Die Primärwand wird an den Kanten durch eng gepackte, parallelisierte Mikrofibrillen verstärkt. Aus diesen Kantenverstärkungen entwickelt

sich später die Sekundärwand, die eine ausgesprochene Fasertextur aufweist. Zum Schlusse wurden unsere Ergebnisse mit den verschiedenen Wachstumstheorien verglichen und auch das Wachstum im Zellverbände diskutiert.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyßling, der diese Untersuchungen angeregt hat, für sein großes Interesse und seine vielen wertvollen Hinweise herzlich danken.

#### Literaturverzeichnis

1. Avery, G.S., und Burkholder, P.R. Bull. Torrey bot. Club, **63**, 1—15 (1936).
2. Frey-Wyßling, A. Arch. Klaus-Stift. Ergänzungsband zu **20**, 381—402 (1945). (Ausführliches Literaturverzeichnis.)
3. — Z. wiss. Mikr., **47**, 1 (1930).
4. — Jb. wiss. Bot., **67**, 597 (1927).
5. Heyn, A.N.J. Bot. Rev., **6**, 515—574 (1940). (Ausführliches Literaturverzeichnis.)
6. Hofmeister, W. Die Zelle, 151 (1867). Leipzig.
7. Krabbe, G. Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen, Berlin (1886).
8. Mariotte. Oeuvres de Mariotte, 132 (1717).
9. Meeuse, A.D.J. Rec. Trav. bot. néerl., **38**, 18—140 (1942). (Ausführliches Literaturverzeichnis.)
10. Mühlethaler, K. Biochim. biophys. Acta, **3**, 15—25 (1949).
11. — Biochim. biophys. Acta, **5**, 1—9 (1950).
12. Overbeck, F. Z. Bot., **27**, 129—170 (1934).
13. Pfeffer, W. Abh. Kgl. sächs. Ges. Wiss., **20**, 235 (1893).
14. — Pflanzenphysiologie, Bd. **2**, Leipzig (1904).
15. Priestley, J.H. The New Phytologist, **29**, 96—140 (1930).
16. Sachs, J. Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl. (1873).
17. Schoch-Bodmer, H. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **55**, 313—319 (1945).
18. Sinnott, E.W., und Bloch, R. Amer. J. Bot., **28**, 607—617 (1939).
19. Söding, H. Jb. wiss. Bot., **71**, 184—213 (1929).
20. — Jb. wiss. Bot., **79**, 231—255 (1934).
21. Thimann, K.V., und Bonner, J. Proc. Roy. Soc. London, **113**, 126 (1933).
22. Ursprung, A., und Blum, G. Jb. wiss. Bot., **63**, 1—110 (1924).
23. Went, F.W. Rec. Trav. bot. néerl., **25**, 1—116 (1928).
24. Wuhrmann-Meyer, K., und M. Jb. wiss. Bot., **87**, 642—678 (1939).
25. Ziegenspeck, H. Bot. Arch., **9**, 295 (1926).

## Figurenlegende

### *Lichtmikroskopische Aufnahmen (ausgenommen Fig. 11 und 20)*

- |   |               |
|---|---------------|
| 1. Parenchymzelle aus der Spitze einer 5 cm langen Koleoptile.                          | Vergr. 650mal |
| 2. Parenchymzellen zu Beginn des Streckungswachstums.                                   | Vergr. 580mal |
| 3. Im Wachstum begriffene Zelle.  | Vergr. 370mal |
| 4. Die Parenchymzellen sind infolge des polarisierten Wachstums in Reihen angeordnet.   | Vergr. 620mal |
| 5. Die Querflächen bleiben dünn, während die Seitenwände durch Kanten verstärkt werden. | Vergr. 580mal |
| 6. Zelle, der Länge nach aufgeschnitten.  | Vergr. 310mal |
| 7. Parenchymzelle mit dünnwandigen Zonen an den beiden Zellenden.                       | Vergr. 60mal  |
| 8. Gleiche Zelle wie Figur 7, stärker vergrößert.                                       | Vergr. 280mal |
| 9. Einseitig ausgewachsene Parenchymzelle.  | Vergr. 230mal |
| 10. Parenchymzelle vor Abschluß des Flächenwachstums.                                   | Vergr. 350mal |
| 11. Elektronenoptische Übersichtsaufnahme einer Parenchymzelle.                         | Vergr. 860mal |
| 12. Zunehmende Verdickung der Zellwände durch die Sekundärwand.                         | Vergr. 260mal |
| 13. Übersichtsaufnahme durch ein Leitbündel einer Haferkoleoptile.                      | Vergr. 160mal |
| 14. Phasenmikroskopische Aufnahme eines Phloemstranges.                                 | Vergr. 990mal |
| 15. Epidermiszelle vor der Streckung.   | Vergr. 560mal |
| 16. Epidermiszelle während der Streckung.   | Vergr. 630mal |
| 17. Ausgewachsene Epidermiszelle.   | Vergr. 300mal |
| 18. Xylemzelle mit ring- und schraubenförmigen Verdickungsleisten.                      | Vergr. 440mal |
| 19. Phloemzelle (ausgewachsen).   | Vergr. 350mal |
| 20. Zellende einer Phloemzelle (elektronenmikroskopisch).                               | Vergr. 780mal |
| 21. Spitz auslaufendes Ende einer Phloemzelle.  | Vergr. 610mal |

### *Elektronenmikroskopische Aufnahmen*

- |  |                  |
|--|------------------|
| 22. Innenseite einer Parenchymzelle mit einzelnen in der Achsenrichtung verlaufenden Fibrillen der Sekundärwand. | Vergr. 12 500mal |
| 23. Innenseite einer Primärwand mit Kantenverstärkung.   | Vergr. 13 000mal |
| 24. Spitze einer Parenchymzelle. Man beachte das lockere Geflecht unmittelbar um die Spitze herum.               | Vergr. 10 400mal |
| 25. Innenseite einer stark verdickten Primärwand. Die Fibrillen sind tangential parallelisiert.                  | Vergr. 9300mal   |
| 26. Sekundärwand mit achsial orientierten Fibrillen.   | Vergr. 9200mal   |
| 27. Epidermiszelle. Links ist die dicke Außenschicht erkennbar.  | Vergr. 10 900mal |
| 28. Ausschnitt aus einer Epidermiszelle mit Außenschicht.  | Vergr. 7800mal   |
| 29. Außenschicht nach dem Weglösen der nichtzellulosischen Stoffe.   | Vergr. 12 200mal |
| 30. Ausschnitt aus einer ausgewachsenen Epidermiszelle.  | Vergr. 7600mal   |
| 31. Junge Phloemzelle aus der Spitze einer 1 cm langen Koleoptile.   | Vergr. 9300mal   |
| 32. Nahezu ausgewachsene Phloemzelle aus der Basis einer 4 cm langen Koleoptile.                                 | Vergr. 3800mal   |

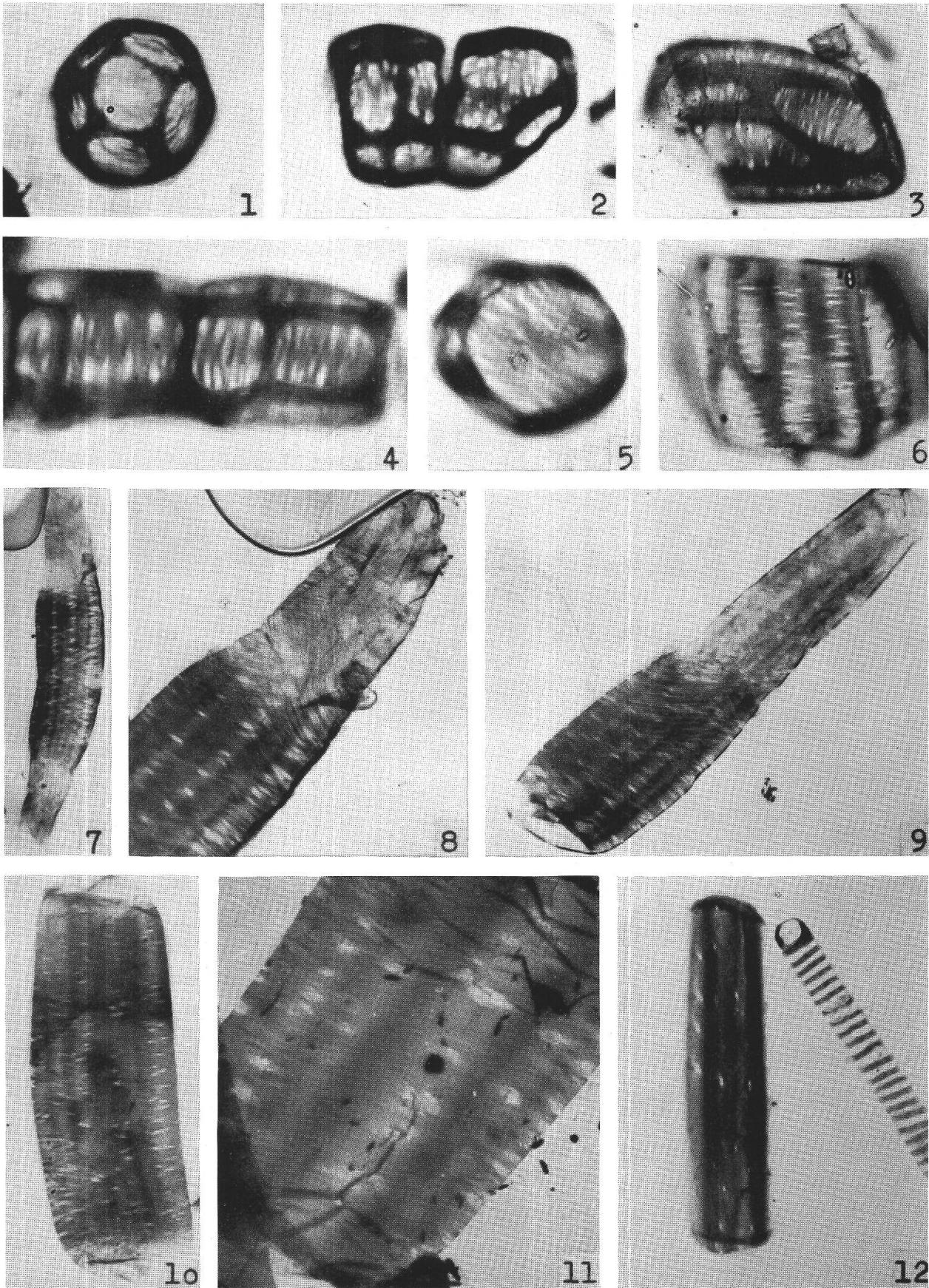


33. « Siebplatte » einer Phloemzelle aus der Basis einer 4 cm langen Koleoptile.	Vergr. 7800mal
34. Ausgewachsene Phloemzelle (Mais).	Vergr. 12 000mal
35. Lochtüpfel in der Zellwand einer Phloemzelle.	Vergr. 9100mal
36. Spitze einer Phloemzelle.	Vergr. 3900mal
37a. « Fibrillenzopf » am Ende einer Phloemzelle.	Vergr. 5700mal
37b. Gleiche Zelle wie 37a. Mittelstück.	Vergr. 5700mal
38. Spitze einer Phloemzelle.	Vergr. 6900mal
39. Xylemzelle mit Ringverstärkungen (Mais).	Vergr. 11 100mal
40. Ende einer ausgewachsenen Xylemzelle (Mais).	Vergr. 5500mal
41. Wachsende Spitze einer Xylemzelle.	Vergr. 7300mal
42. Beginnende Ablagerung der Verstärkungsbänder (Mais).	Vergr. 6200mal
43. Durch Querbrücken versteifte Ringverstärkungen (Mais).	Vergr. 10 800mal
44. Ausschnitt aus einer Xylemzelle (Mais).	Vergr. 22 100mal
45. Herausgefallene Ringverstärkungen einer Xylemzelle.	Vergr. 4600mal

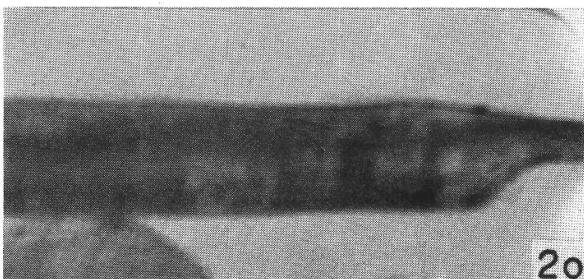
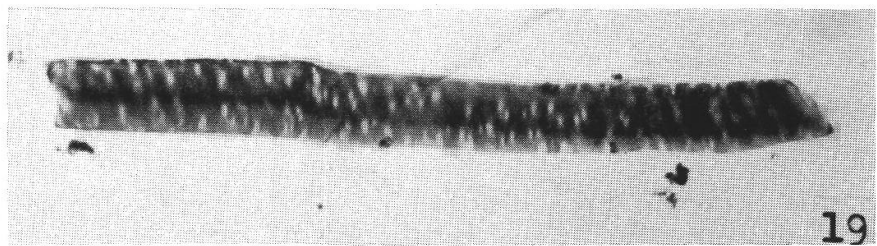
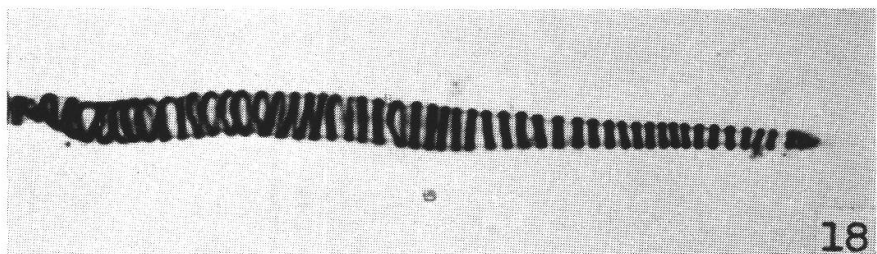
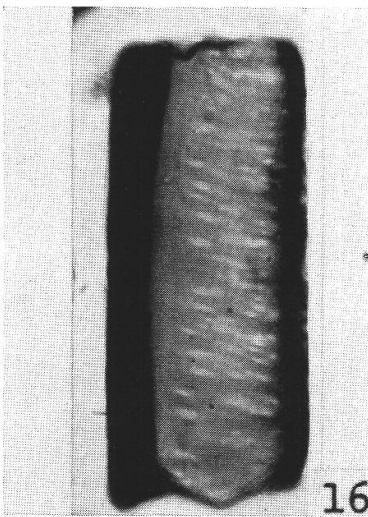
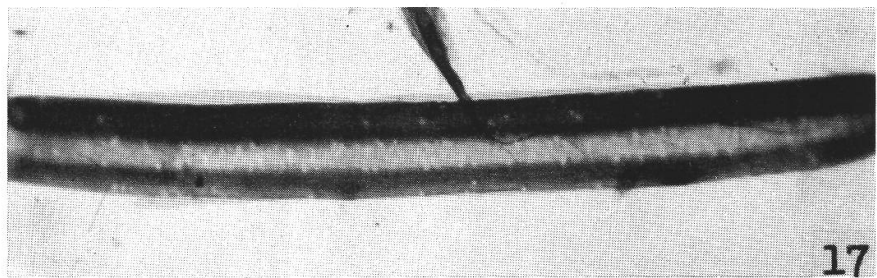
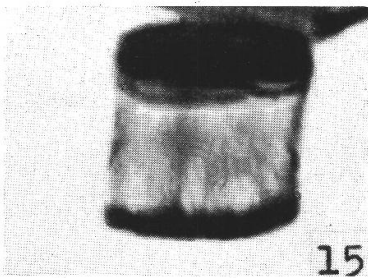
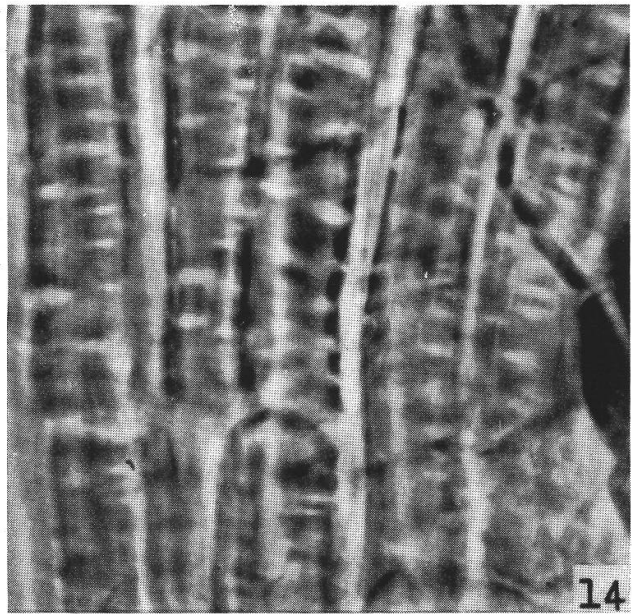
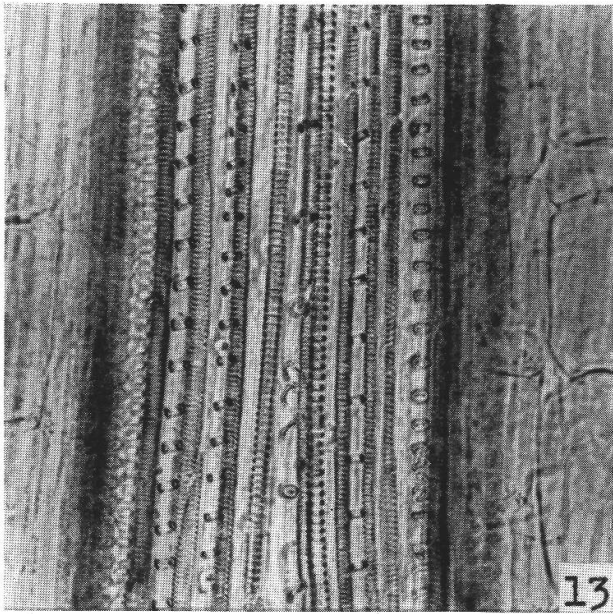
---



Tafel V

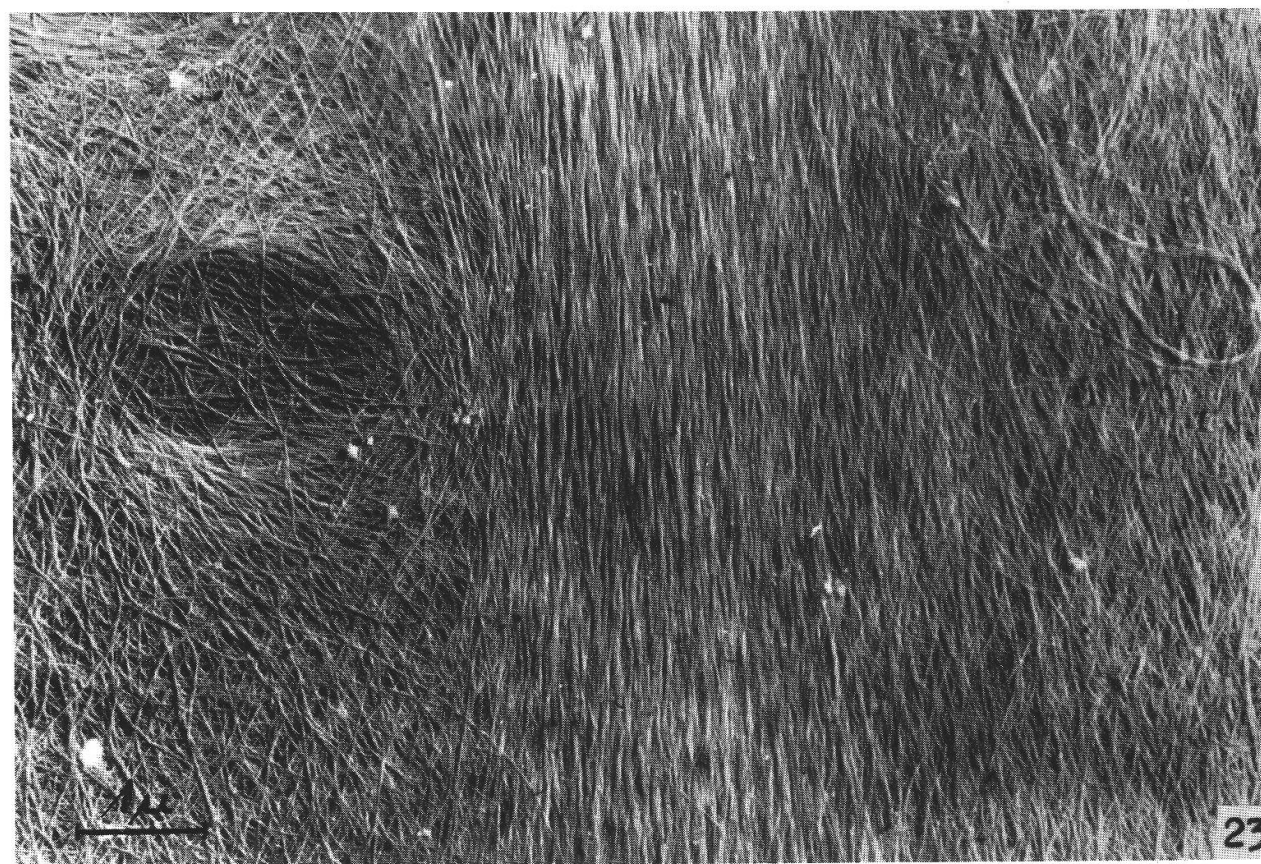
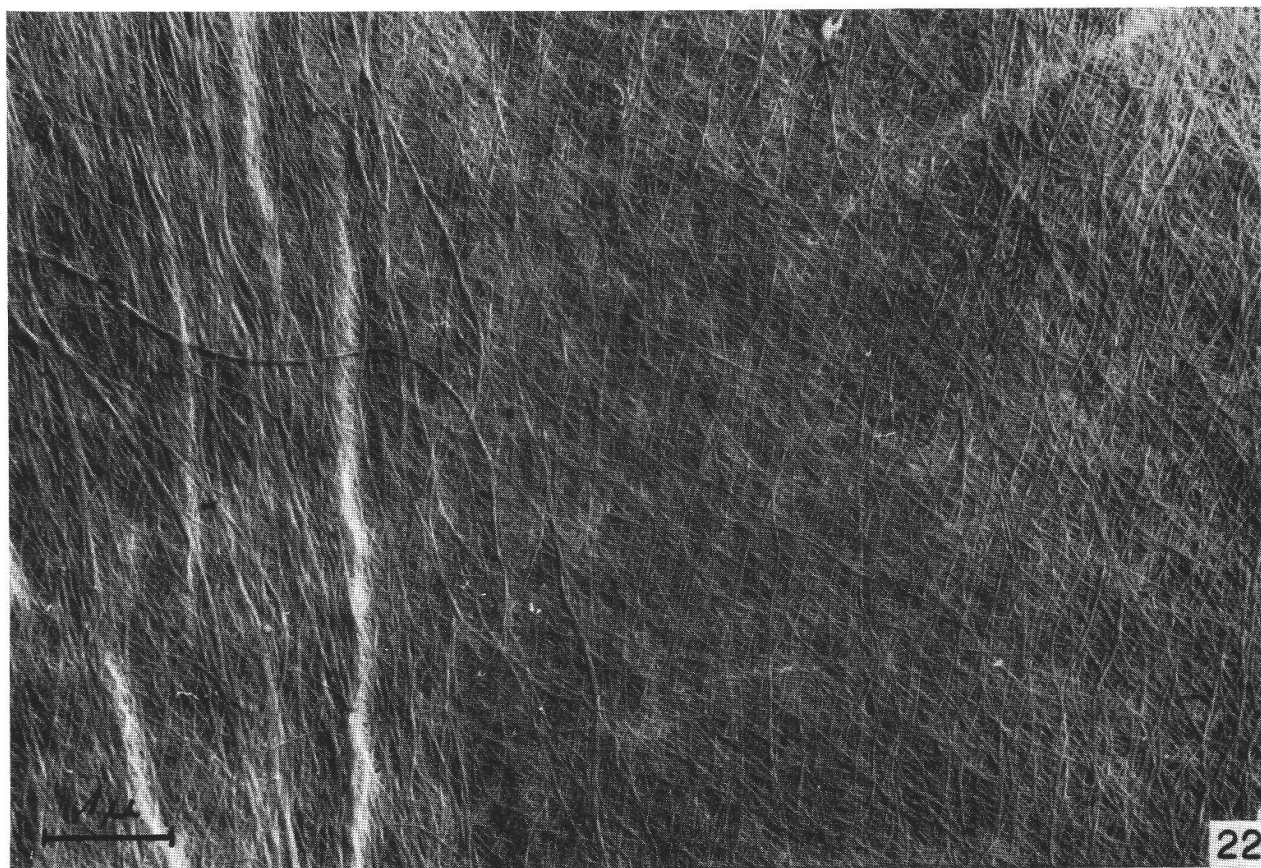


Tafel VI

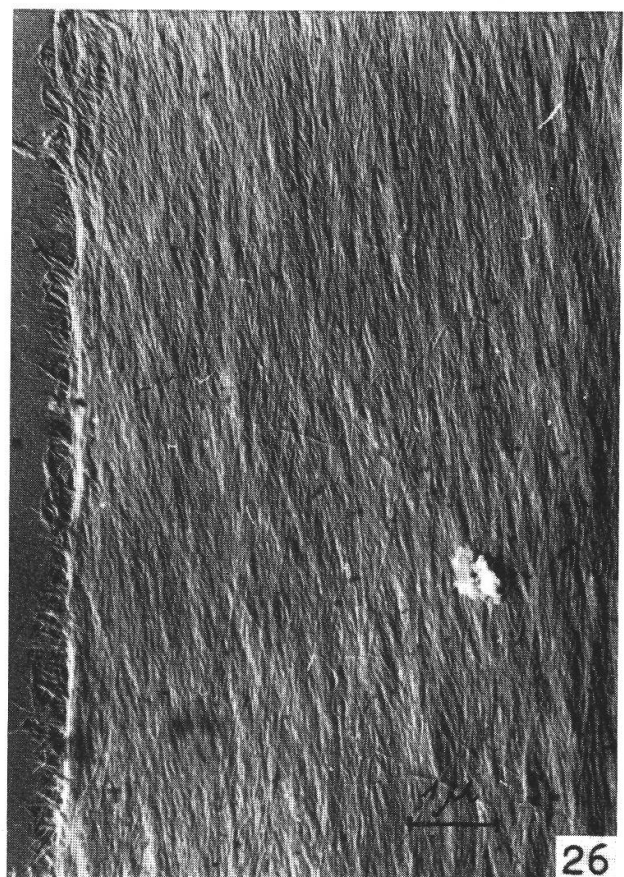
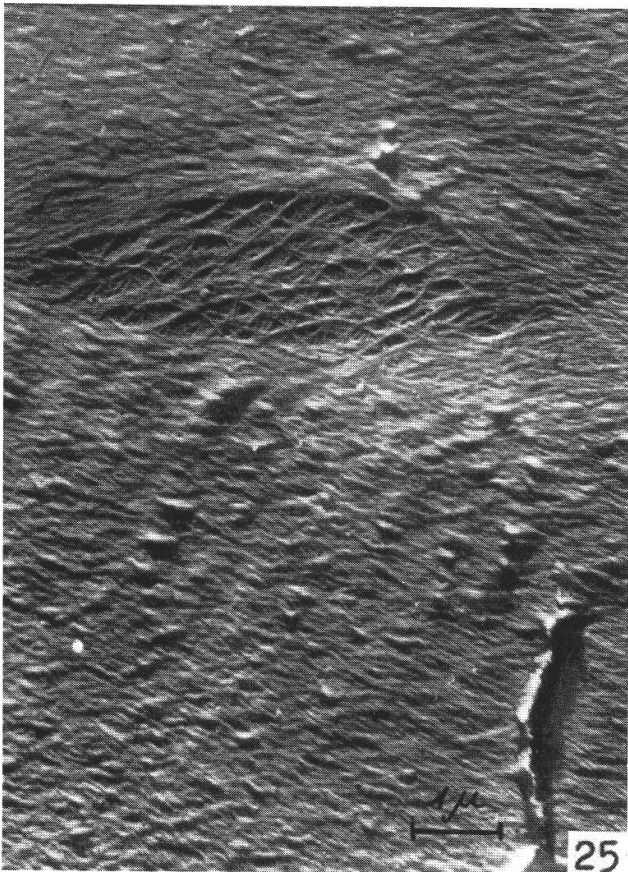
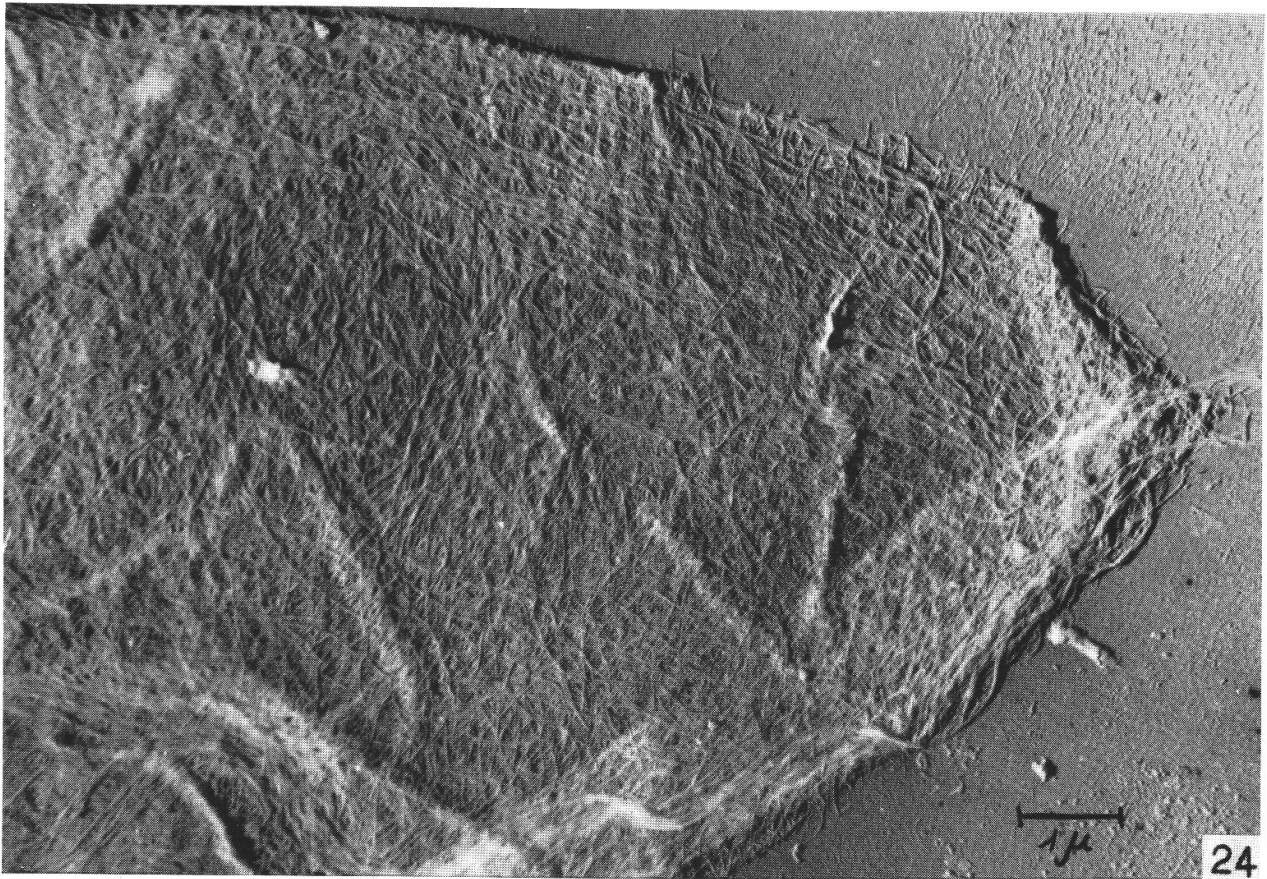




## Tafel VII

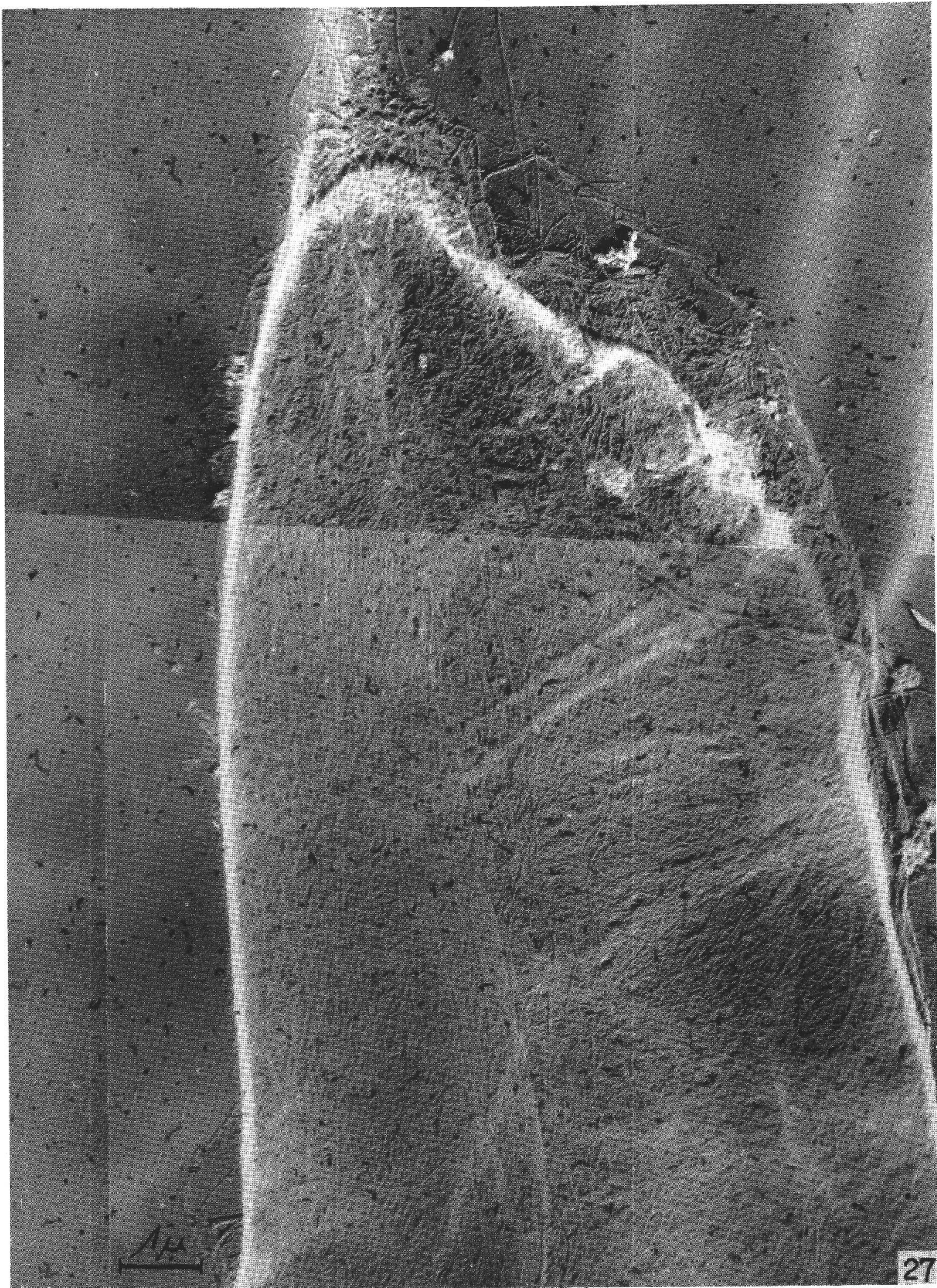


Tafel VIII



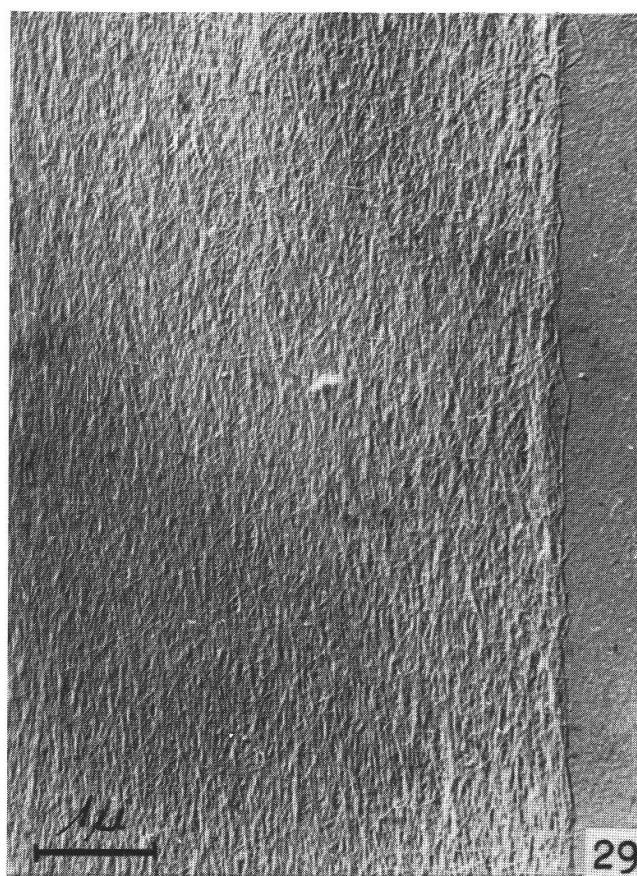
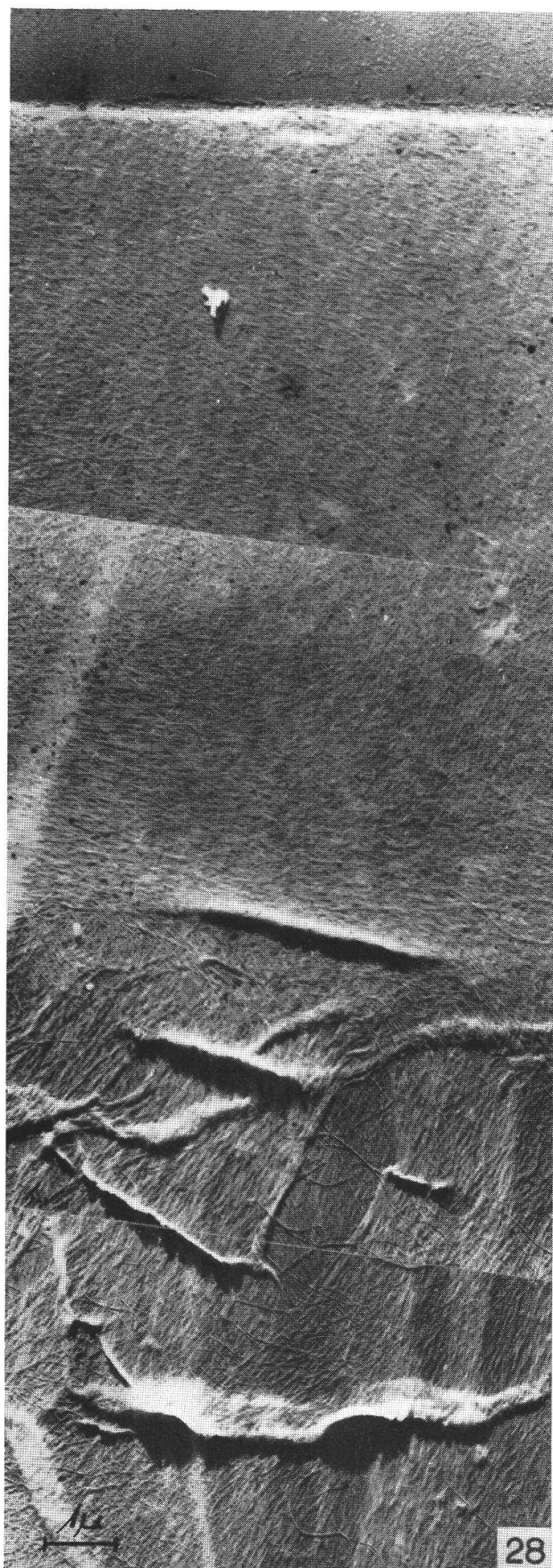


Tafel IX



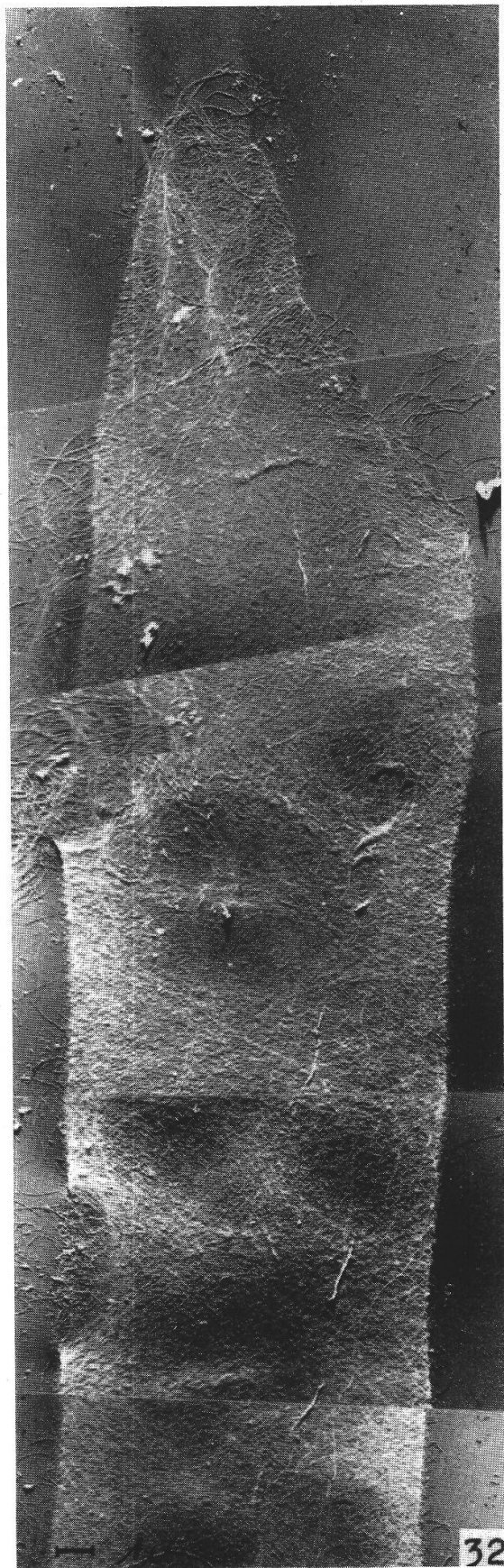
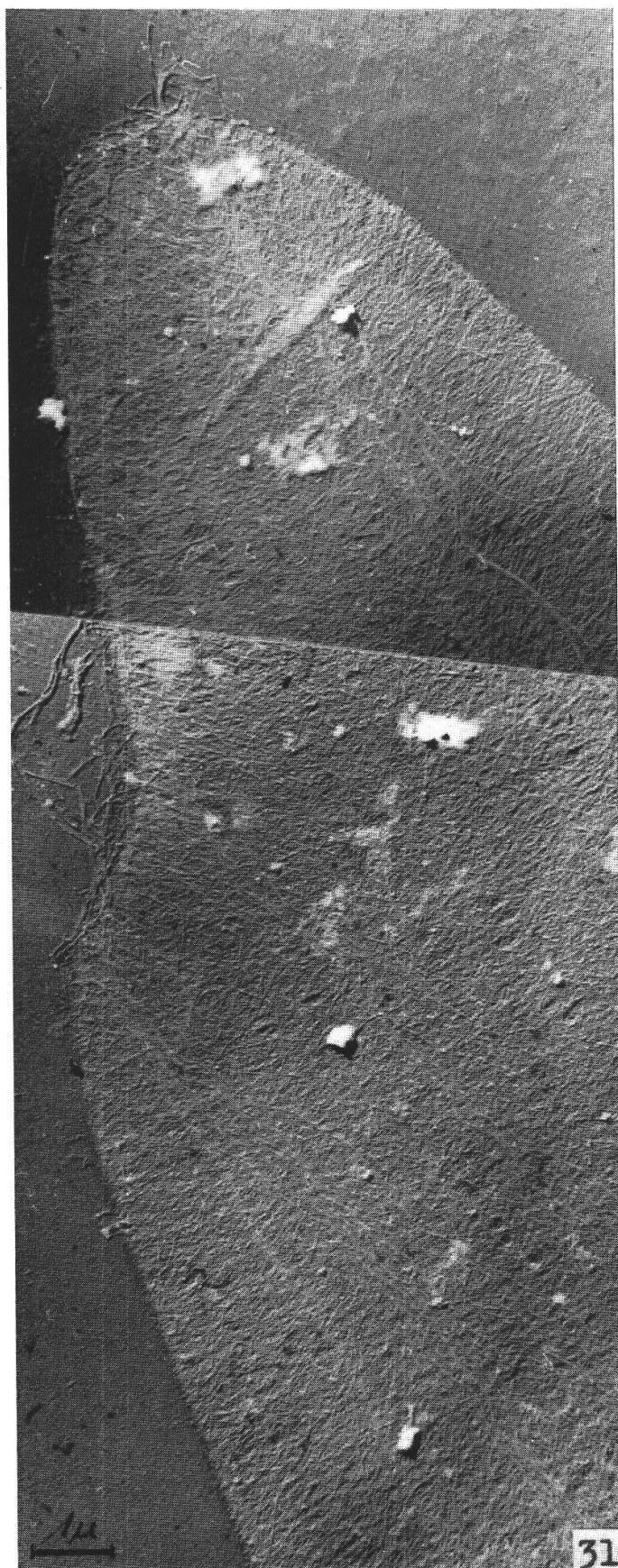


Tafel X

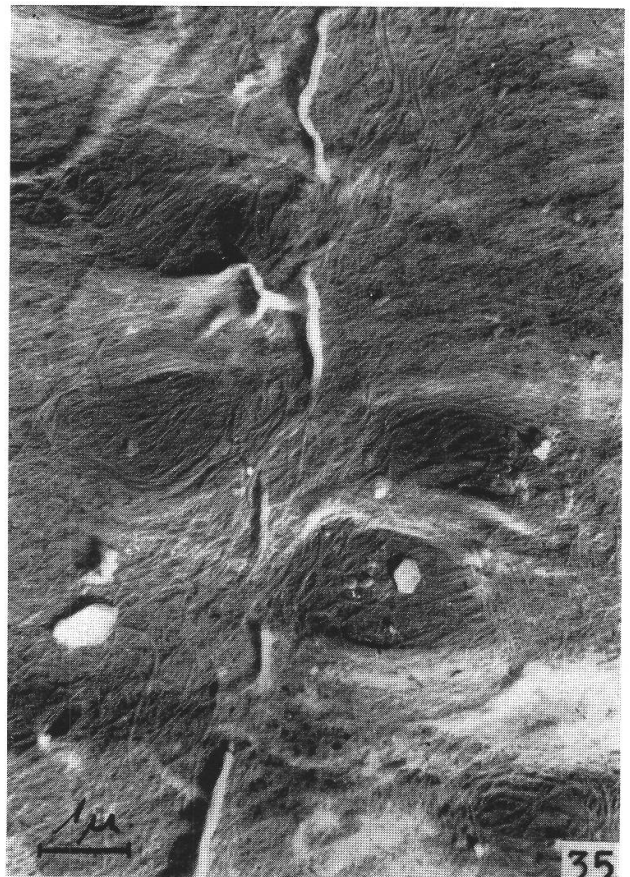
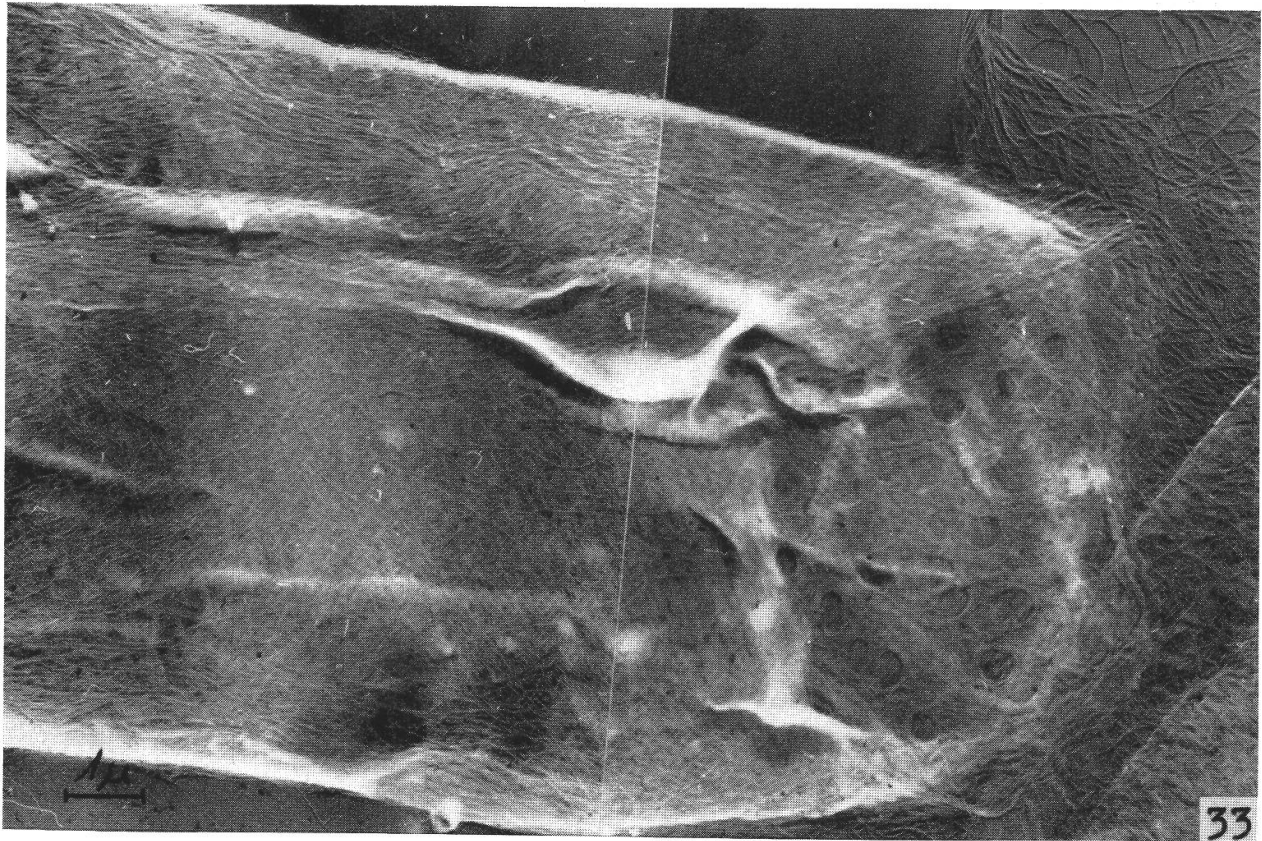




Tafel XI

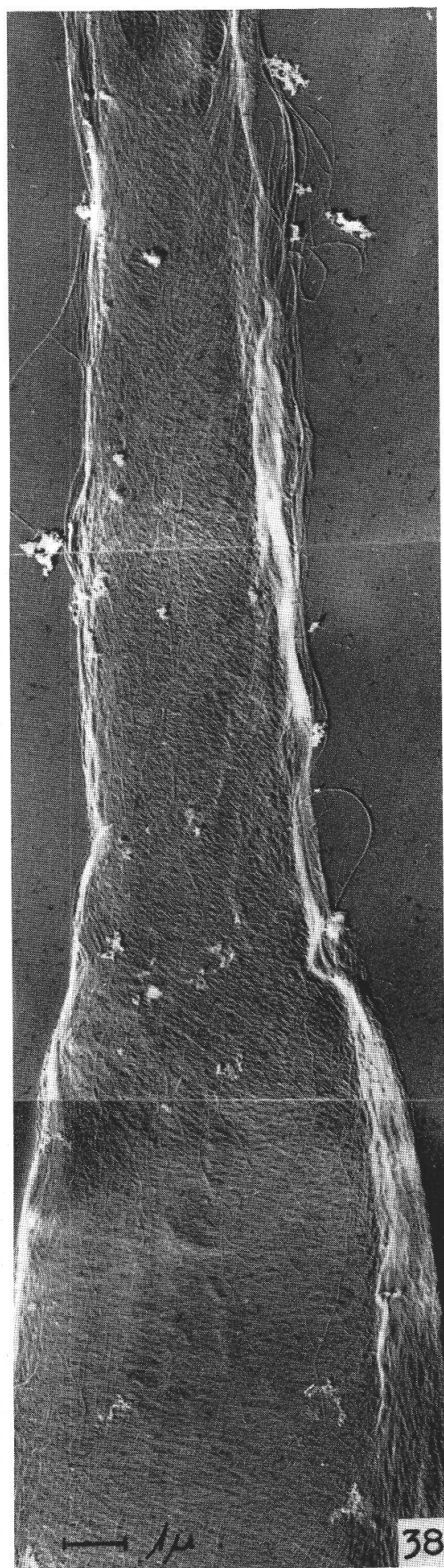
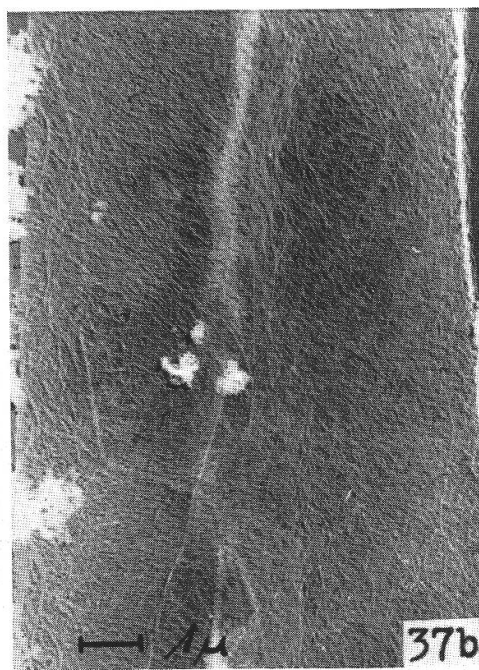
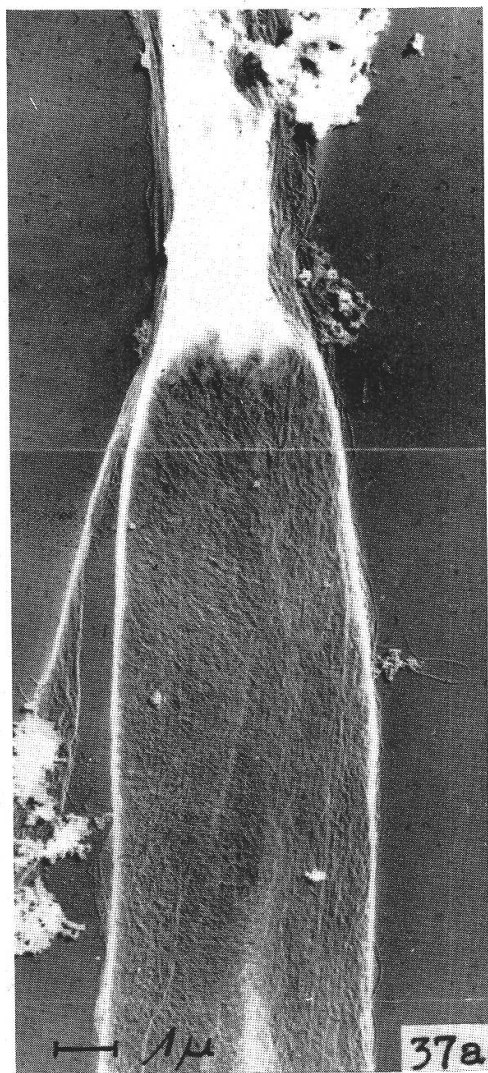
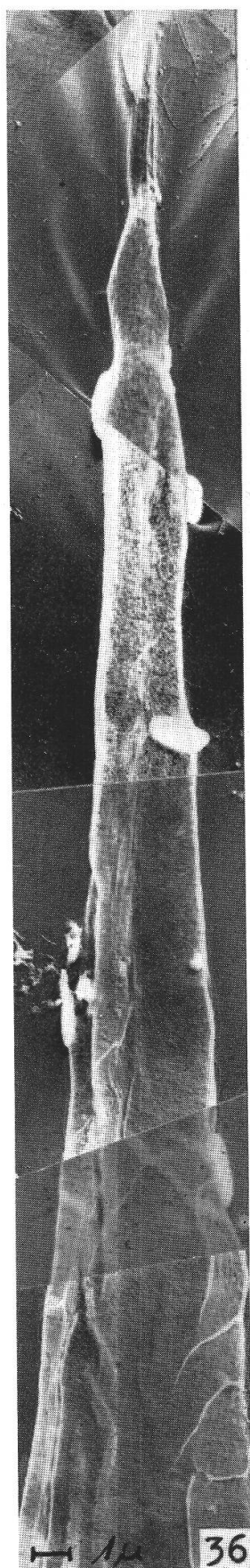


Tafel XII



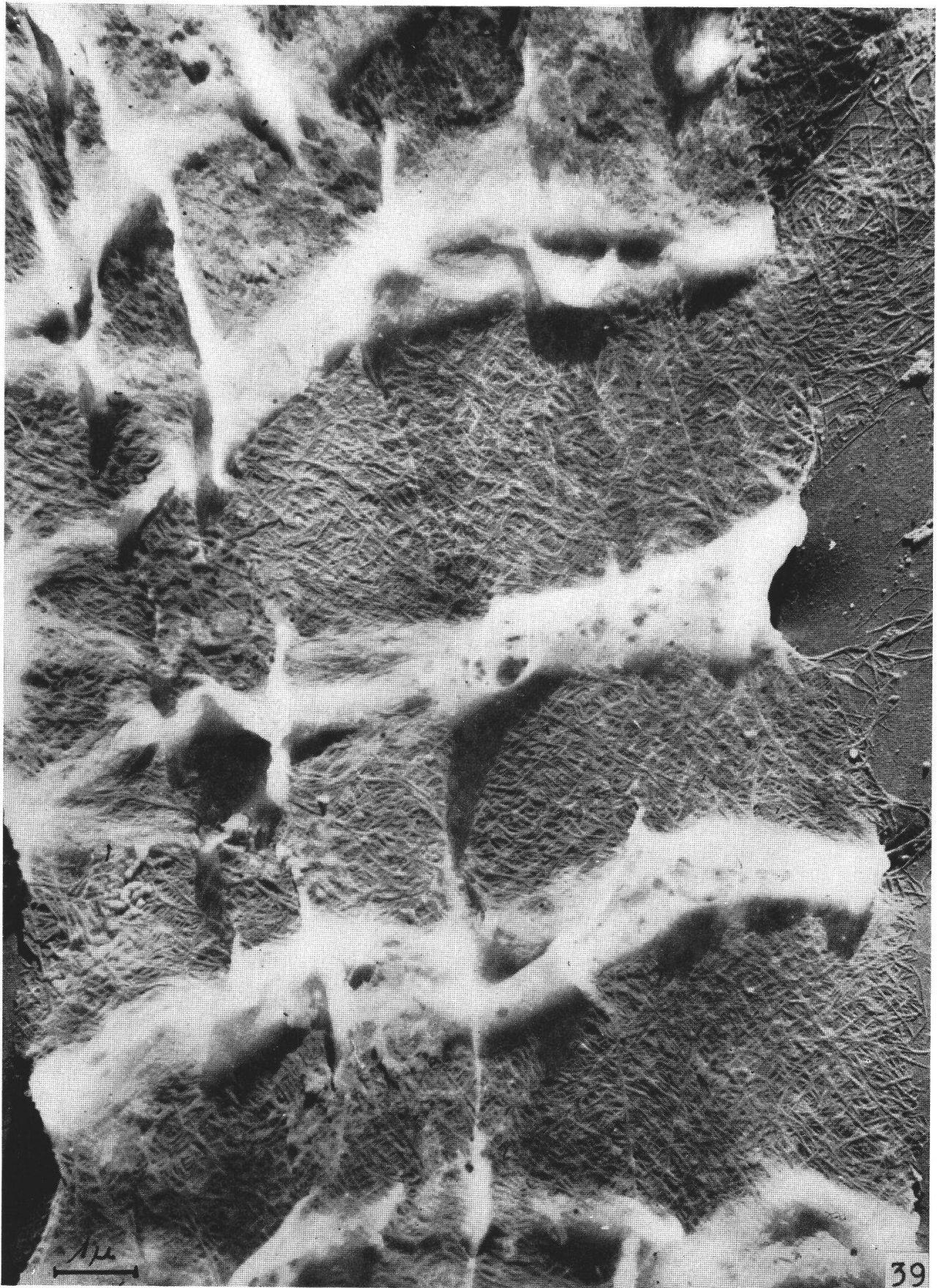


Tafel XIII



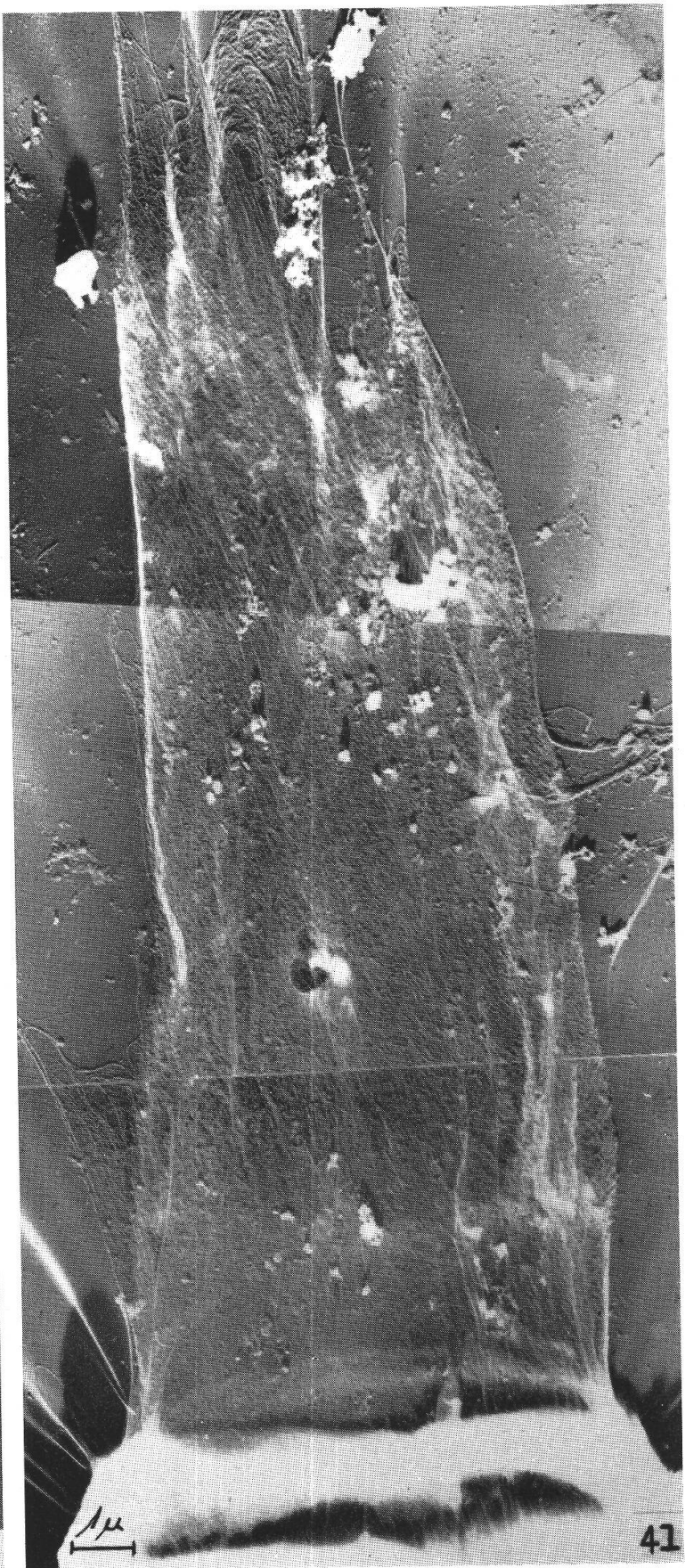
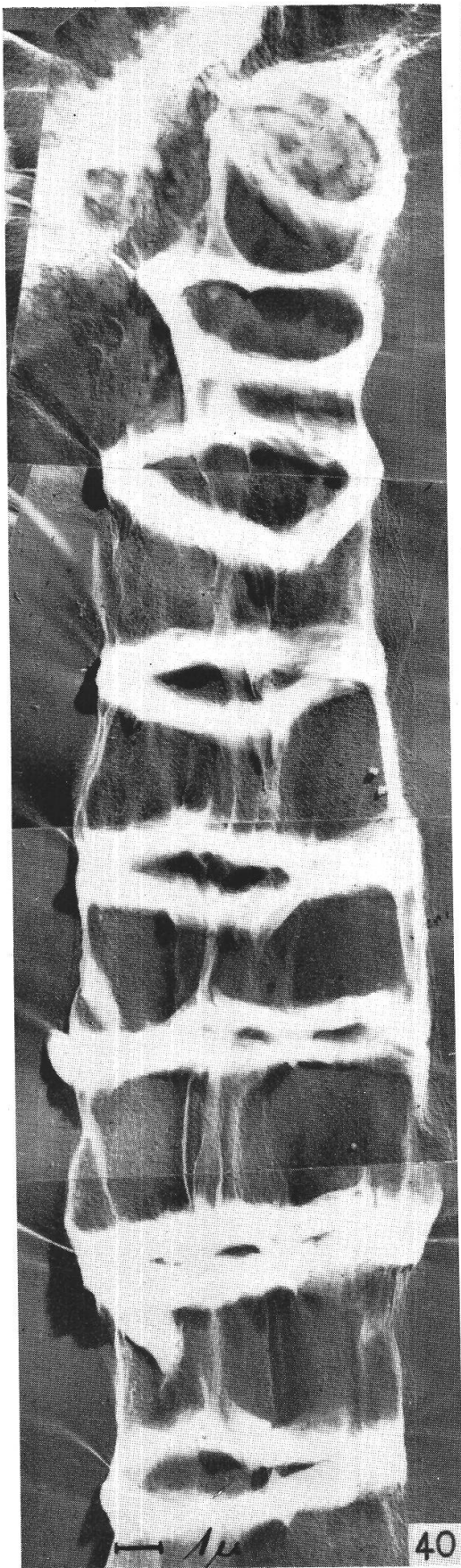


Tafel XIV





Tafel XV



Tafel XVI

