Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 62 (1952)

Artikel: Elektronenmikroskopische Untersuchungen im Holz von Fraxinus excelsior L.

Autor: Bosshard, Hs.Hch.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-43632

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: 02.10.2025

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

Elektronenmikroskopische Untersuchungen im Holz von Fraxinus excelsior L.

Von *Hs. Hch. Bosshard,* dipl. Forstingenieur

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich

Eingegangen am 25. Februar 1952

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	482
II. Material und Methode	483
1. Lichtmikroskopische Beschreibung der Anatomie des Eschenholzes	483
a) Das Festigungsgewebe	483
b) Das Leitungssystem im Xylem	483
c) Das Speichergewebe	484
2. Methode zur Untersuchung von verholzten Zellen im Elektronenmikroskop	485
III. Ausbildung der Primärwand	486
1. Das Problem des Wachstums in Pflanzenmembranen	486
a) Wachstum der einzelnen Zellen	486
b) Wachstum im Zellverband	488
2. Die Textur der Faserwände	489
3. Dimensionen der Fibrillen in verschiedenen Fasern	490
4. Das Flächenwachstum	492
a) Grundsätzliche Erörterungen	492
b) Das Wachstum der Xylem- und Phloemfasern	493
c) Das Wachstum von Markstrahl- und Parenchymzellen	496
d) Das Wachstum von Frühholzgefäßgliedern	499
5. Das bipolare Spitzenwachstum	499
IV. Ausbildung der Sekundärwand	503
V. Zusammenfassung	505
VI. Literaturverzeichnis	506

I. Einleitung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, einen Beitrag zur Kenntnis des Wachstums in pflanzlichen Zellmembranen zu liefern. Dabei sollen die Wachstumserscheinungen im allgemeinen diskutiert werden; im besondern gelten die Untersuchungen aber dem Problem des Flächenwachstums, das nach Frey-Wyssling (1950) als Mosaikwachstum bezeichnet wurde; mit diesem Begriff wird darauf hingewiesen, daß nicht die ganze Zellwand gleichzeitig am Wachstum teilnimmt, sondern daß die Flächenvergrößerung die Summe von lokal

begrenzten Wachstumswirkungen darstellt. *Fraxinus excelsior* L. wurde aus verschiedenen Gründen zum Versuchsobjekt gewählt: Wir beschäftigten uns in anderen Fragen schon mit diesem Holz und sind dadurch mit seinem anatomischen Aufbau vertraut geworden; anderseits ermöglicht die ausgesprochene Ringporigkeit der Esche die Beobachtung der Gefäßdifferenzierung. Damit werden erstmals Wachstumserscheinungen sekundärer Membranen im Elektronenmikroskop beobachtet. Es hat sich aber gezeigt, daß das vom Kambium gebildete sekundäre Zellmaterial, das bald nach seiner Differenzierung dicke Membranen bildet, für die Beobachtung weniger geeignet ist als die jungen und dünnwandigen Zellen von primären Versuchsobjekten. Zudem sind die Zellelemente ziemlich groß, so daß von der Aufnahme ganzer Zellen abgesehen wurde.

II. Material und Methode

1. Lichtmikroskopische Beschreibung der Anatomie des Eschenholzes

Zur Untersuchung im Elektronenmikroskop wurden Zellen von jungen Eschentrieben verwendet. Im Frühsommer 1951, nachdem das Längenwachstum größtenteils abgeschlossen war, wurden aus Eschendickungen die neuen Triebe gesammelt und sofort fixiert in FAA (Formol/Alkohol/Eisessig). Zur Kontrolle der Jahrringbildung in den ersten Wachstumsmonaten wurde von Anfang April 1951 bis Mitte Juni 1951 jede Woche eine zehn- bis zwanzigjährige Esche gefällt; ein Teil wurde fixiert, ein anderer zur Vorbereitung für Dünnschnitte in Glycerin/Alkohol eingelegt. Die anatomischen Merkmale wurden an Schnitten und an mazeriertem Material studiert.

a) Das Festigungsgewebe: Die Fasern wurden in einer früheren Arbeit untersucht, hauptsächlich in bezug auf ihren Wachstumsgang (Bosshard, 1951). Es konnte gezeigt werden, daß sich auch im Eschenholz die Gesetze von Sanio (1872) weitgehend bestätigen, indem die Fasern mit der Alterszunahme des sich bildenden Kambiums und mit der Höhenzunahme im Stamm bestimmten Wachstumskurven folgen. Die Fasern sind bis 50 μ breit und 0,79 bis 1,37 mm lang, mit ziemlich dicken Wänden im Spätholz. Als mittlerer Faseranteil wird von Huber und Prütz (1938) 62,4 % angegeben. Charakteristisch in der Form ist ihr deutlich hervorgehobenes Mittelstück als direktes Derivat von der Kambiuminitiale und die beiden verzahnten und vergabelten Spitzen (Abb. 1 und 2 und Figuren 5 und 6).

b) Das Leitungssystem im Xylem: Die Esche ist ein ausgesprochen ringporiges Holz mit zwei bis drei Reihen von weitlumigen Frühholzgefäßen dicht an der Jahrringgrenze. Die Tracheen sind meist einzeln oder in kleinen Gruppen (bis vier) angeordnet; die Längen der Gefäßglieder ändern ebenfalls mit dem Alter und der Stammhöhe. Dabei ist

besonders hervorzuheben, daß sich die Spätholzgefäßglieder in ihrem Wachstum von den Frühholzgefäßgliedern unterscheiden, indem sie erstens eine viel geringere Wachstumsschwankung aufweisen und zweitens durchwegs länger sind (270 μ im Spätholz, 250 μ im Frühholz). Die Durchmesser ändern von 0,12 mm bis 0,35 mm. Als mittlerer Anteil der Gefäße am Querschnitt wird von Kollmann (1941) für Eschenholz 12,5 % angegeben, wobei ein großer Unterschied zwischen Frühholz (13,3 %) und Spätholz (1,4 %) besteht. Die beiden Gefäßarten unterscheiden sich auch in ihren Wanddicken: Die weiten Poren im Frühjahr besitzen in der Regel Wände von 4 bis 6 μ Dicke, währenddem im Sommerholz Gefäße mit 25 μ dicken Wänden gebildet werden. An ihren Enden sind die Gefäßglieder einfach durchbrochen und stehen so miteinander in Verbindung, indem sich Öffnung gegen Öffnung legt. Diese Kommunikation muß aber nicht immer endständig sein, sondern die Gefäßglieder können aneinander vorbei wachsen und seitlich in Verbindung stehen. Wie aus Abb. 3 und 8 hervorgeht, sind die Gefäßwände reichlich von Tüpfeln durchbrochen.

c) Das Speichergewebe: Das Holzparenchym ist vasozentrisch angeordnet und umfaßt die Gefäße meistens in einer Zellreihe. Es kann auch metatracheales Parenchym gebildet werden, das hauptsächlich an den Jahrringgrenzen zwischen den Frühholzgefäßen vorkommt. Das Strangparenchym ist faserförmig und in 6 bis 10 Einzelzellen unterteilt, die reich mit einfachen Tüpfeln versehen sind. Die einzelnen Zellen haben Breiten von zirka 10 bis 55 μ und sind oft quadratisch im Tangentialschnitt. Huber und Prütz (1938) geben den Parenchymanteil im Mittel mit 10,6 % an. Die Markstrahlzellen sind 5 bis 19 μ hoch, 0,07 bis 0,13 mm lang und ziemlich dickwandig. Die Mark-

---

Tafel XIII

Abb. 1: Fasergabel aus dem Xylem, durch aktives, bipolares Spitzenwachstum entstanden. Vergr. 450mal

Abb. 2: Faserspitze aus dem Xylem. Das breitere Mittelstück unterscheidet sich deutlich von der Spitzenpartie. Vergr. 450mal

Abb. 3: Frühholzgefäßglied. Drei Längskanten können unterschieden werden. Vergr. 200mal

Abb. 4: Markstrahlzelle mit zahlreichen großen Tüpfeln. Vergr. 800mal

Abb. 5: Parenchymzelle, beinahe kugelig. Nicht alle Facetten mit derselben Tüpfelhäufigkeit, je nach Lage im Gewebe. Vergr. 640mal

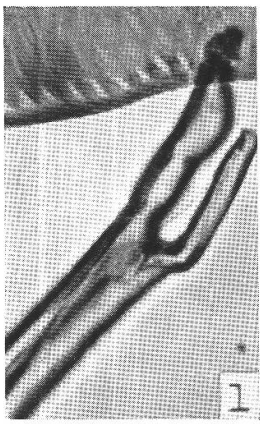
Abb. 6: Markstrahlzelle. Vergr. 570mal

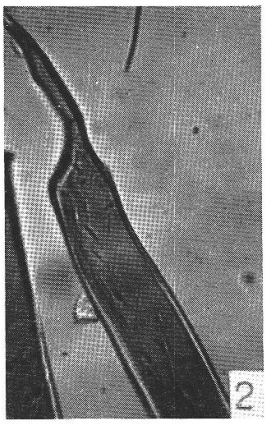
Abb. 7: Tracheide aus dem primären Xylem. Die Wände sind leiterartig durchbrochen. Vergr. 90mal

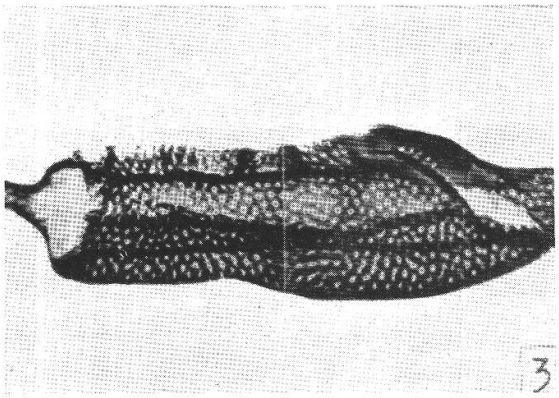
Abb. 8: Spätholzgefäßglied; am oberen Ende mit zwei seitlichen Durchbrechungen, unten eine axiale Öffnung. Vergr. 140mal

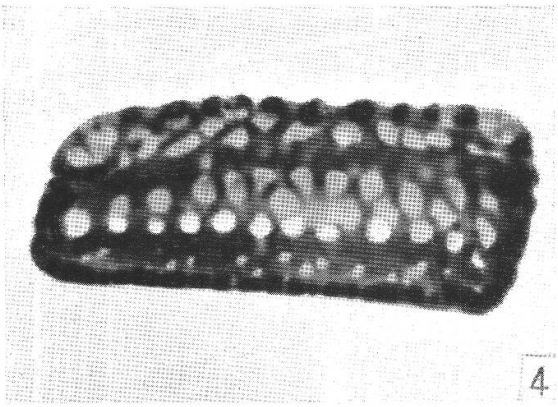
Abb. 9: Parenchymzelle. Vergr. 730mal

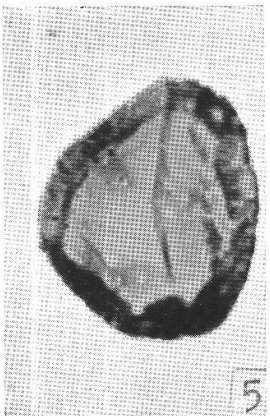
Tafel 13

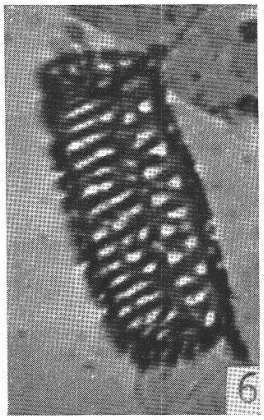


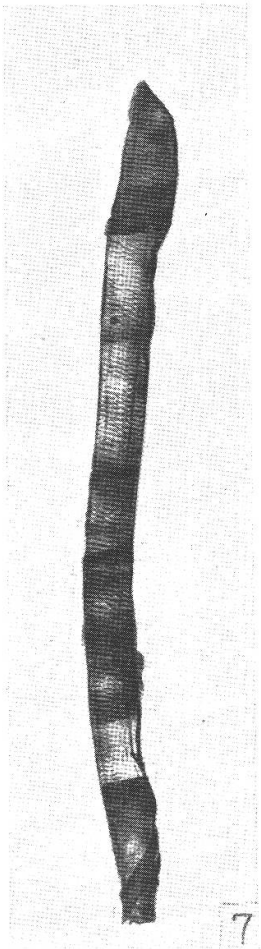


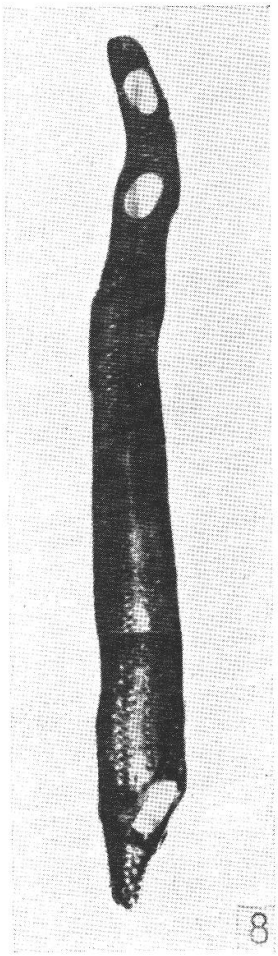


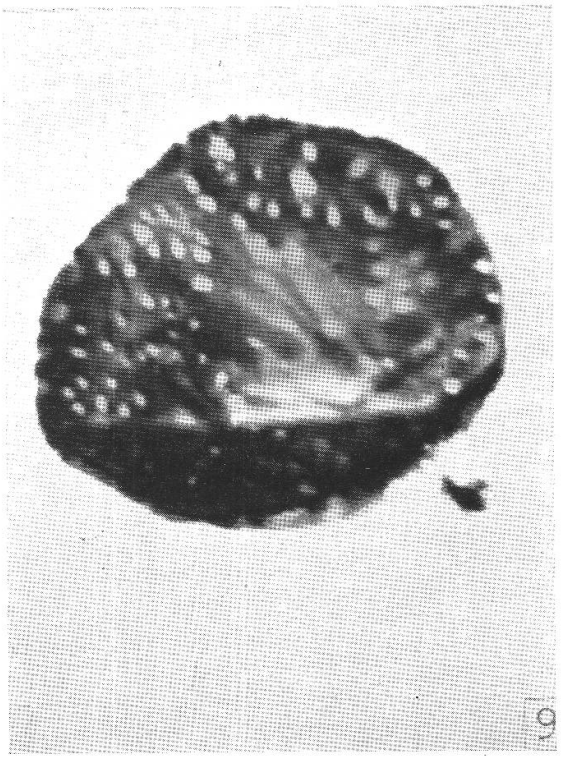




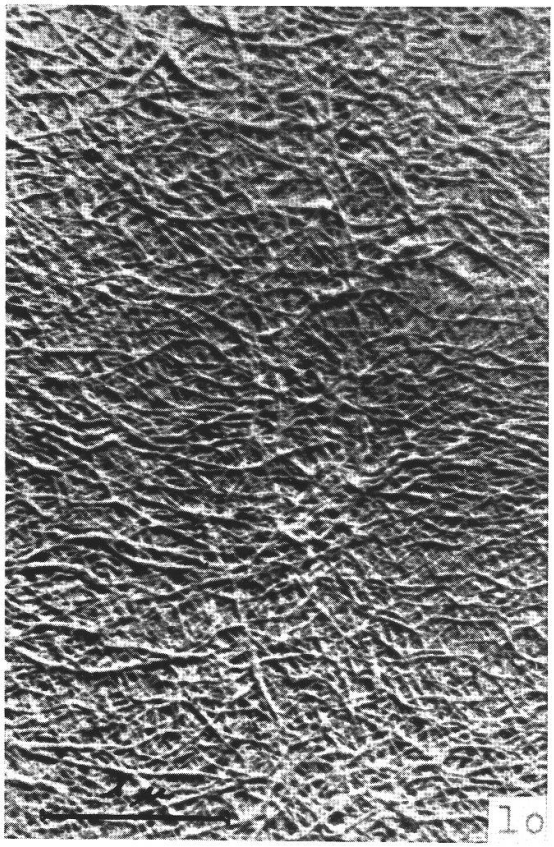


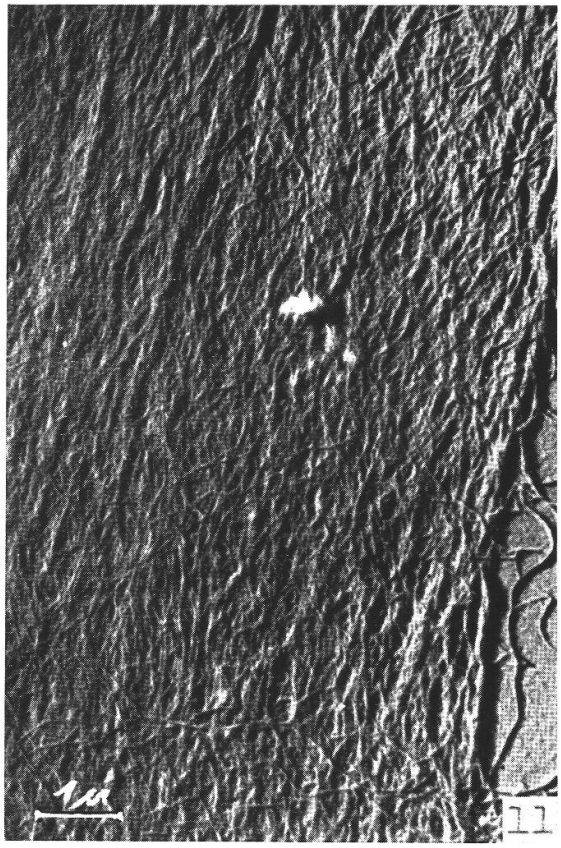


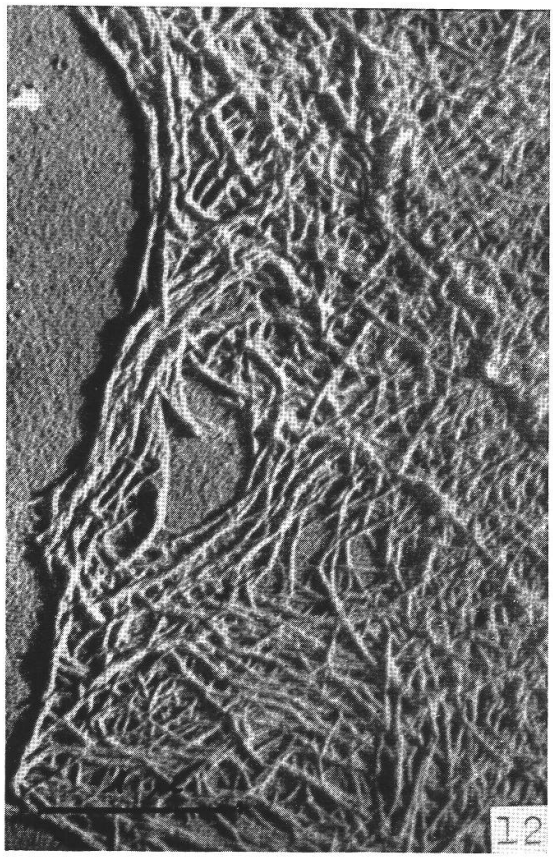


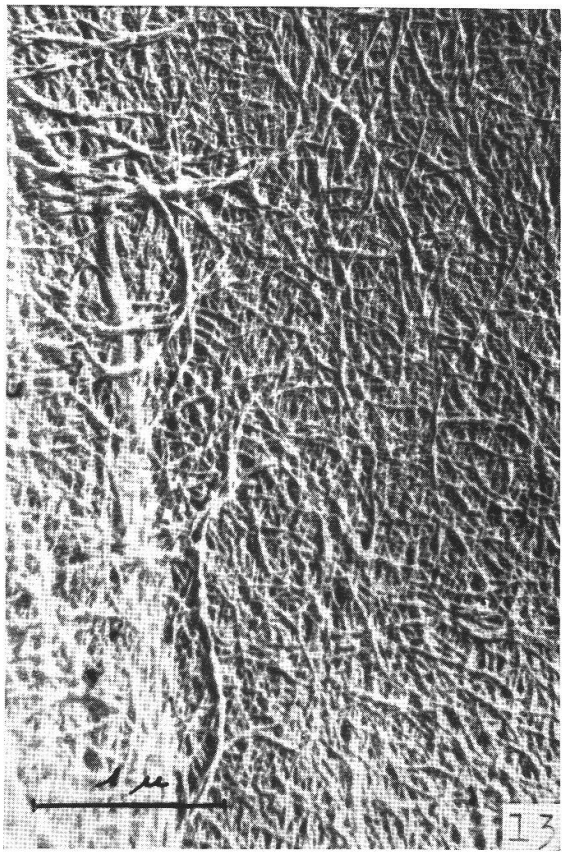


Tafel 14









strahlen sind homogen meist ein- bis fünfschichtig und in der Mehrzahl 8 bis 15 Zellen hoch. Als mittlerer Markstrahlanteil wird von Kollmann (1941) 16,2 % angegeben.

2. Methode zur Untersuchung von verholzten Zellen im Elektronenmikroskop

Zur Gewinnung von Zellmaterial wurden die in FAA fixierten Zweige in kurze Stücke geschnitten, und an diesen Teilen wurde der Rindenkörper vom Stengel losgelöst. Die Rißstelle liegt nicht eindeutig in der ein bis zwei Zellreihen breiten Kambialschicht, sondern zum Teil auf der Xylemseite, zum Teil auf der Seite des Phloems. Rinde und Stengel wurden dann auf der Innenseite mit einem Messer leicht abgeschabt, so daß einerseits Zellen aus dem Bereich des Phloems, anderseits Xylemelemente und in beiden Fällen das anhaftende Kambium erfaßt wurden. Die auf diese Art gewonnene Zellsubstanz wurde nach den Präparationsmethoden von Mühlethaler (1951 *a*) mazeriert durch Kochen mit einem Gemisch von Wasserstoffperoxyd (35 %) und Eisessig im Verhältnis 1 : 1 während 30 Minuten. Die ausgebleichten Gewebefetzen wurden gut ausgewaschen und 90 Minuten in 10 % Natriumbisulfitlösung gekocht, wieder gewaschen und in 2 % Kaliumhydroxyd während 40 Minuten gekocht. Durch kurze Behandlung im Blendor zerfallen die Gewebeteile in die einzelnen Zellen. Zur Untersuchung im Elektronenmikroskop wurden Proben von dieser Zellsuspension auf die Objektträger aufgetragen und nach erfolgter Eintrocknung mit Chrom beschattet.

Zur lichtmikroskopischen Untersuchung wurden die Zellen mit Benzoazurin angefärbt.

Tafel XIV

Abb. 10: Röhrentextur in der Wand einer Kambiuminitialen. Neben der reichen Verflechtung der Fibrillen läßt sich eine bevorzugte Richtung senkrecht zu der Zellachse erkennen. Faserrichtung ↑ Vergr. 14 500mal

Abb. 11: Fasertextur der Primärwand einer Phloemfaser. Es werden noch nicht alle Fibrillen in der Zellrichtung eingelagert, sondern neben der deutlich erkennbaren Parallellagerung flechten sich noch Fibrillen in anderen Richtungen ein. Vergr. 8 200mal

Abb. 12: Randpartie aus einer Xylemfaser. Die Fibrillen in diesem Geflecht sind deutlich dicker als diejenigen aus dem Phloem oder aus der Kambiumzone. (Vgl. Abb. 13.) Faserrichtung ↑ Vergr. 20 000mal

Abb. 13: Primärwand einer Phloemfaser. Übergang von der Röhrentextur zu der parallel gerichteten (faserähnlichen) Textur. In diesem Stadium sind deutlich zwei Hauptfibrillenrichtungen zu erkennen. Faserrichtung ↑ Vergr. 19 000mal

III. Ausbildung der Primärwand

1. Das Problem des Wachstums in Pflanzenmembranen

Die Frage nach der Art und Weise des Wachstums in den pflanzlichen Membranen ist ein altes botanisches Problem, das immer wieder diskutiert wird. Durch die Erschließung der Zellwände mit Hilfe des Elektronenmikroskopes ist ein neuer direkter Weg der Beobachtung von Wachstumserscheinungen möglich geworden. So ist auch das Problem des Flächenwachstums neu untersucht worden.

In vier jungen Eschenstämmchen wurden Kambiumzellen und Gefäße kurz nach der Differenzierung im Umfang gemessen. Das Resultat war eine zehnfache Zunahme des Querschnitt-Umrisses von Kambium zu Gefäß. Diese Erscheinung gab Anlaß, das Flächenwachstum in den Zellen des Eschenholzes zu studieren.

Bevor eigene Resultate diskutiert werden, soll ein knapper Überblick über die maßgebenden Untersuchungen gegeben werden.

a) Wachstum der einzelnen Zellen: In der umfangreichen Literatur über die Wachstumserscheinungen stehen immer wieder die Fragen nach der *wirkenden Kraft* bei einer Zellwandausweitung, nach der *Möglichkeit des Plastizierens* der Zellwand und nach der *Art und Weise der neuen Wandstoffbildung* im Vordergrund des Interesses. Die erste Frage beantwortet Sachs (1873) mit der Annahme, daß der Turgor als treibende Kraft im Streckungswachstum in Frage kommt. Der hohe innere Druck drängt die Membranbausteine auseinander. Nur wenige Jahre später lehnt aber Krabbe (1886) die Sachs'sche Theorie ab. Er spricht dem Turgordruck die Möglichkeit nicht zu, eine Zellmembran zu strecken, und weist darauf hin, daß dieser Vorgang durch *plastische Dehnung* der Zellwand stattfinde. Damit tritt erstmals die Frage des Plastizierens in den Vordergrund, und diese Erscheinung wird nun immer wieder diskutiert. Heyn (1931) untersucht die Avena-Koleoptile und zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß bei seinem Untersuchungsobjekt die Erhöhung der Plastizität für die Zellwandstreckung von entscheidender Bedeutung sei. Dies wäre die Voraussetzung dafür, daß die plastische Membran dann nachträglich durch die Turgorkraft gedehnt werden kann. Eine so weitgehende Plastizierung der Zellwand schreibt Heyn der Wirkung von Wuchsstoffen zu, die auf direktem Wege die Zellwand beeinflussen sollen. Dieser Verfasser verbindet in seiner Auffassung die Theorien von Sachs und Krabbe; Overbeck (1934) hingegen hält es für wahrscheinlich, daß der Turgordruck allein eine plastische Veränderung der Membran bewirken kann. Mit der Theorie von Bonner wird die dritte Frage des Wachstums wieder aktuell: das Problem der Bildung neuer Wandsubstanz. Schon Sachs hat darauf hingewiesen, daß die entstehenden

Zwischenräume bei der Dehnung der Membran wieder ausgebaut werden durch neues Wandmaterial. Er nennt diesen Vorgang *Intussuszeptionswachstum.* Heyn bestätigt diese Theorie nicht, sondern ist vielmehr der Ansicht, daß mit der Substanzvermehrung der Zellwand durch Apposition oder Intussuszeption das Vermögen zu weiterer Streckung nicht erhöht werde. Overbeck erklärt sich die gewaltigen Flächenvergrößerungen in seinen Objekten ebenfalls nicht durch eine aktive Neubildung von Zellwandsubstanz, sondern durch eine Umlagerung des Wandmaterials aus den kollenchymatischen Eckenverdickungen. Bonner (1935) hingegen vertritt wieder die Ansicht, daß das Wachstum der Zellwand in der Zusammenwirkung von Turgordehnung und Einlagerung gerichteter Zellulosemicelle seine Erklärung finde. Er lehnt ein Plastizieren der Zellwand nicht ab, verneint aber seine ausschließliche Bedeutung innerhalb des Wachstumsvorganges.

Zu dem Problem der Wuchsstoffeinwirkung auf das Streckungswachstum, das Heyn auf eine Zellwandplastizierung zurückgeführt hat und das seither in mancherlei Art und Weise gedeutet wurde, äußert sich Frey-Wyssling (1945) mit dem Hinweis, daß diese Wachstumsvorgänge der Zellwände nicht verstanden werden können, ohne die Veränderungen im Protoplasten zu berücksichtigen. Er lehnt eine direkte Beeinflussung der Zellwand durch die Wuchsstoffe ab und betont, daß die stimulierende Wirkung der Auxine über das Plasma auf die Membran übertragen werde. Diese Erkenntnis wird unterstützt durch die elektronenoptische Beobachtung der Zellmembranen. Durch diese neue Methode der Zellwandforschung konnte gezeigt werden, daß die Zellwand aus einem reich verwobenen Netz von Mikrofibrillen besteht, die je nach der Art der Wandung und der Faser verschieden struiert sind; damit findet die von Frey (1926 und 1927) ausgearbeitete Theorie der Micellarstruktur der Zellwände, die auf polarisationsoptischem Wege nachgewiesen wurde, ihre Bestätigung. Frey-Wyssling zeigt (1948), daß während der Zellextension keine passive Streckung vorkommt, sondern ein *aktives Wachstum* der Zellwand. Er diskutiert die einzelnen Wachstumstheorien und vereinheitlicht die verschiedenen Ansichten im alten Begriff des *Intussuszeptionswachstums,* indem das Flächenwachstum in einer Lockerung des bestehenden Fibrillennetzwerkes besteht und später in einem Einflechten von neuen Fibrillen in die ausgeweitete Textur. 1950 wird von Frey-Wyssling das Flächenwachstum nach *mosaikartigem Muster* postuliert aus der Erkenntnis heraus, daß nicht die ganze Zellwand gleichmäßig aufgelockert wird, sondern nur eng begrenzte Stellen. Frey-Wyssling und Stecher (1951) und Stecher (1951) weisen im Elektronenmikroskop das *Mosaikwachstum* nach und deuten diesen Vorgang mit der Annahme, daß das interfibrilläre Plasma an einzelnen Stellen ein intensiveres Wachstum aufweisen muß und auf diese Art

die Mikrofibrillen auf die Seite rückt. Nach der Ausweitung wird durch aktive Bildung neuer Fibrillen das Netzwerk wieder vervollständigt.

Einen andern Vorgang des aktiven Wachstums hat Mühlethaler (1950) im *bipolaren Spitzenwachstum* der Zellen gefunden. Er lehnt zwar ein Weichmachen der Zellwand ab und erklärt sich eine Flächenzunahme nur durch aktive Fibrillenanlagerung und Einflechtung an den Zellspitzen.

An den Zellen von *Fraxinus excelsior* L. kann nun aber gezeigt werden, daß ein Flächenwachstum, wie es Frey-Wyssling und Stecher (1951) postulieren, neben dem bipolaren Spitzenwachstum von Mühlethaler, wirklich vorkommt. Mit diesen zwei Wachstumstypen werden die beiden wichtigsten Extensionsmöglichkeiten der Zellen, das Weitenwachstum und das Längenwachstum, erfaßt.

b) Wachstum im Zellverband: Die Betrachtung des Wachstums an isolierten Zellen hat dann besonderes Interesse, wenn die gewonnenen Ergebnisse auf die Veränderungen im Zellverband übertragen werden und damit sozusagen der Theorie ein praktisches Anwendungsgebiet gegeben wird. So treffen wir bei Krabbe (1886) die Auffassung, daß die sich selbständig streckende Zelle auf der Mittellamellensubstanz gleite. Er führt damit den Begriff des *gleitenden Wachstums* ein. Diese Theorie ist in späteren Arbeiten vielfach widerlegt worden, und erst in neuester Zeit kommen Schoch-Bodmer und Huber (1951) wieder darauf zurück und schließen das Vorkommen von gleitendem Wachstum in ihren Objekten *(Linum usitatissimum* und *Linum perenne)* nicht aus. Eine weitere wichtige Erklärungsform ist das *symplastische* Wachstum von Priestley (1930). Er erklärt sich den komplizierten Vorgang im Zellverband durch das Wachstum einer Gruppe von Faserinitialen. Diese ändern ihre Form durch gemeinsames Wachsen ohne Verschiebung der gegenseitigen Lage ihrer Zellwände. Als treibende Kraft nimmt der Verfasser die Druck- und Zugwirkungen der umgebenden Membranen an. Sinnott und Bloch (1939) postulieren das «*Intrusive growth*», und Schoch-Bodmer (1945) definiert den Begriff des *Interpositionswachstums*. Darnach drängt die wachsende Zellspitze die beiden Nachbarzellen auseinander, indem sie die Mittellamellensubstanz auflöst und neu gebildete Membransubstanz an die freiwerdenden Wände legt. Diese letzte Ansicht läßt sich mit dem Vorkommen des Spitzenwachstums sehr gut vereinen, schließt jedoch das Mosaikwachstum keineswegs aus. Wir möchten aber doch darauf hinweisen, daß die kombinierten Wachstumsvorgänge in einem pflanzlichen Gewebe nicht mit einem einzigen Begriff charakterisiert werden können. So haben, wie schon oben erwähnt, die eigentlichen Verfechter der Interposition in der letzten Arbeit betont, daß «doch stellenweise gleitendes Wachstum stattfinden muß».

2. Die Textur der Faserwände

Der Aufbau der Primärwände wurde schon früh mit den indirekten Beobachtungsmethoden im Polarisationsmikroskop und mit Hilfe von Röntgenanalysen erkannt (Frey-Wyssling, 1936, 1937, 1939, 1945 und 1950). Die direkte Untersuchung im Elektronenmikroskop gewährte auch in dieser Frage eine Bestätigung der früheren Ergebnisse: Die primären Wände zeigen deutlich ein reich verflochtenes Fibrillenmuster als Grundlage der Streuungstextur, währenddem die gleichgerichteten Fibrillen der sekundären Wände eine deutliche Paralleltextur ergeben.

Die Membranen der Eschenholzzellen weisen ebenfalls diesen Feinbau auf; sie lassen sich nicht nur in die beiden Hauptgruppen der Streuungs- und Paralleltexturen einreihen, sondern erfüllen je nach ihrer Bestimmung und Form die Ansprüche der Unterkategorien. Die Wände der Kambiuminitialen sind sehr schön nach der Art der Röhrentextur gebaut, indem die Fibrillen, trotz ihrer reichen und wirren Verflechtung, doch eine bevorzugte Richtung senkrecht zur Zellachse aufweisen (Abb. 10). Mit der folgenden Differenzierung gegen Phloem und Xylem und dem Einsetzen des Wachstums geht eine Änderung in der Primärwand vor sich. Durch dauernde Einflechtung von neuen Fibrillen wird die meristematische Röhrentextur überwoben, und es entsteht eine gealterte Primärwand, deren Fibrillengeflecht schon an die später sich anlagernde Sekundärwand erinnert. Unter der Streuungstextur der ersten Wandanlage ist bereits eine Fibrillenschicht mit faserähnlicher Textur (Frey-Wyssling, 1939) zu erkennen (Abb. 11). Abb. 13 zeigt ein Zwischenstadium: Die Röhrentextur der jungen Wand ist noch schwach angedeutet, es haben sich aber schon kreuzweis gelagerte Fibrillenschichten gebildet, die zur faserähnlichen Textur der gealterten Primärwand überleiten.

Diese Beobachtungen führen zu dem Schluß, daß die primäre Wand nicht das Produkt einer einmaligen und abgeschlossenen Ausformung aus dem Protoplasma ist und daher einen homogen durchwobenen Körper darstellt, sondern wir haben ein Gebilde vor uns, das zu einer Entwicklung fähig ist. Durch Alterung entsteht die geschichtete Primärwand, deren Lagen (Lamellen) miteinander verwoben sind, so daß sie nicht getrennt werden können durch mechanische Beanspruchung im Blendor. Über die Anzahl dieser Lagen und ihre Dimensionen kann hier nichts ausgesagt werden; dazu sind weitere Untersuchungen an dünnsten Querschnitten mit Hilfe der neuen Schneidetechnik notwendig. Als Abschluß der Primärwandentwicklung kann der Moment bezeichnet werden, in dem sekundäre Verstärkungsleisten mit Paralleltextur angelagert werden, und dadurch die Wand stabilisiert wird.

3. Dimensionen der Fibrillen in verschiedenen Fasern

In dieser Arbeit sind nur wenig Fibrillen gemessen worden, und deshalb können keine genauen quantitativen Angaben über deren Dicken gemacht werden. Wir möchten nur auf eine Tatsache hinweisen, die sich beim Vergleich der verschiedenen Elektronenmikrogramme aufdrängt: Trotzdem immer die gleiche Präparationsmethode und dieselbe Beschattung der Präparate angewendet wurde, und unter Berücksichtigung gleicher Mikroskopvergrößerung, ist deutlich zu erkennen, daß im Zellmaterial von *Fraxinus* Fibrillen verschiedener Dimensionen vorkommen, und zwar nicht rein zufällig verteilt, sondern es lassen sich bestimmte Zellarten nach der Fibrillendicke auseinanderhalten (Abb. 12 und 13). Die Phloemfasern unterscheiden sich von den Xylemfasern schon durch ihre Form; interessant ist aber die Tatsache, daß die Fasern aus dem Phloem immer feinere Fibrillen aufweisen als die Zellen aus dem Bereich des Xylems. Ferner kann beobachtet werden, daß die Zellen aus der kambialen Zone Fibrillen besitzen, deren Dicke jener der Phloemfibrillen gleichkommen. Die Fibrillendicken aus Kambiumzellen und Xylemfasern verhalten sich etwa wie 1 : 2, um ein grobes Dickenverhältnis anzugeben. Diese Beobachtung kann man sich nur erklären, indem man annimmt, daß die Fibrillen in den meristematischen Wänden während der Differenzierung der Zelle weiterwachsen. Dieses Fibrillenwachstum ist nur möglich, wenn die Fibrillen auf ihrer ganzen Länge in Plasma eingebettet sind. Eine andere Erklärung für das Dickerwerden der Fibrillen im Xylembereich wäre die Annahme der Fibrillenverbänderung, wie sie Frey-Wyssling (1951 *a*) in Sekundärwänden beschrieben hat. Zwei Argumente sprechen jedoch gegen diese Möglichkeit: 1. die ausgesprochene Regelmäßigkeit der Fibrillendicke in einer bestimmten Zellart, und 2. die Tatsache, daß Verbänderungen unabhängig von der Fibrillendicke in allen Zellarten zu beobachten sind. Wir müssen also auf die erste Erklärung zurückkommen und uns vorstellen, daß wir rings um die jungen Fibrillen einen dünnen Plasmafilm finden. Dadurch besteht die Möglichkeit, daß an eine schon gebildete Fibrille weitere kristalline Zellulosebereiche angelagert werden, indem die äußerste Fibrillen-

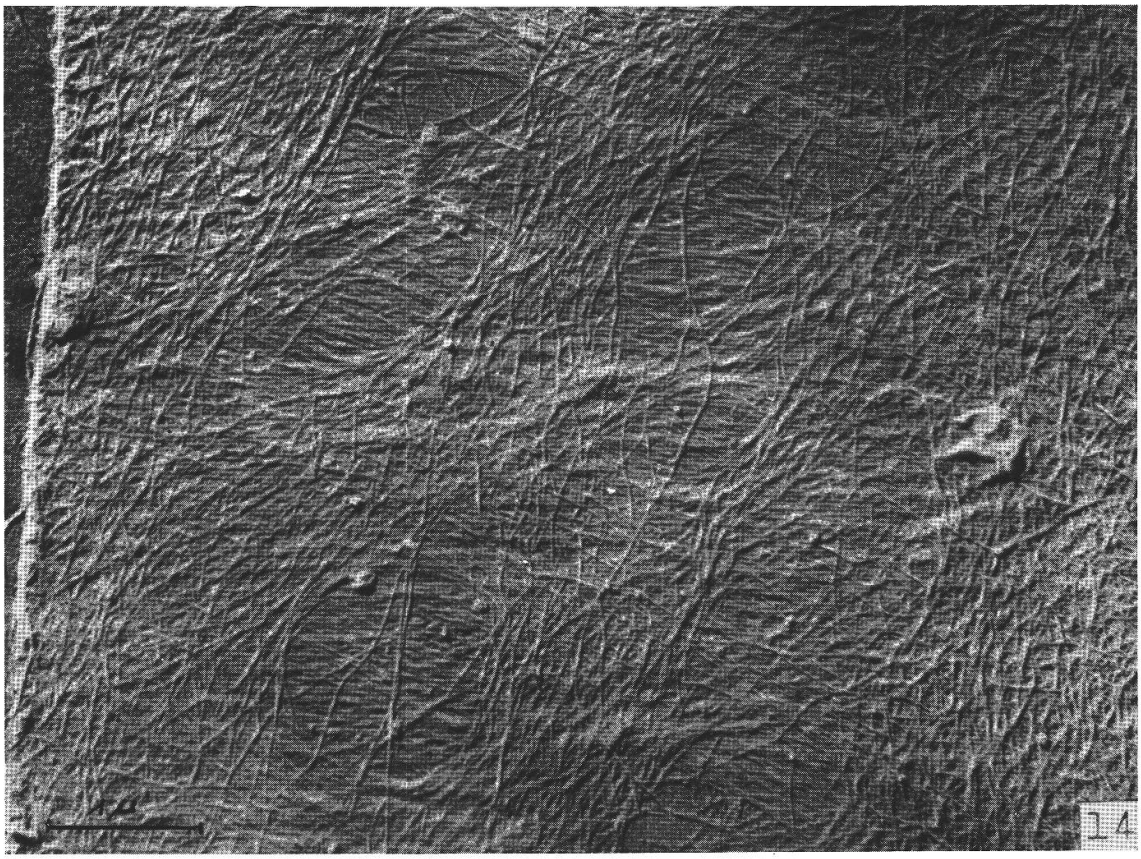
---

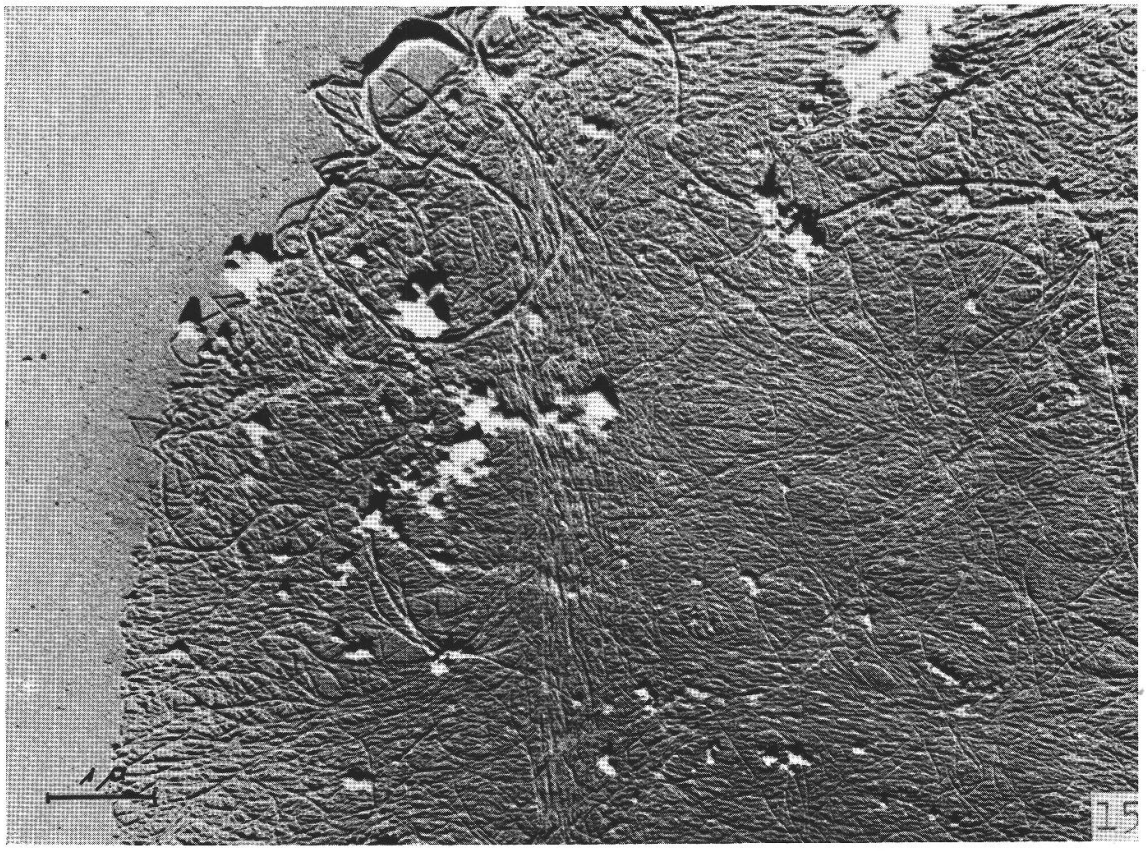
Tafel XV

Abb. 14: (Aufnahme Stecher, 1951)
Unscharf begrenzte Auflockerung des bestehenden Fibrillengeflechtes. Die beiden fest verflochtenen Zonen am linken und rechten Bildrand werden durch dichter gewobene Bänder verbunden. Vergr. 15 200mal

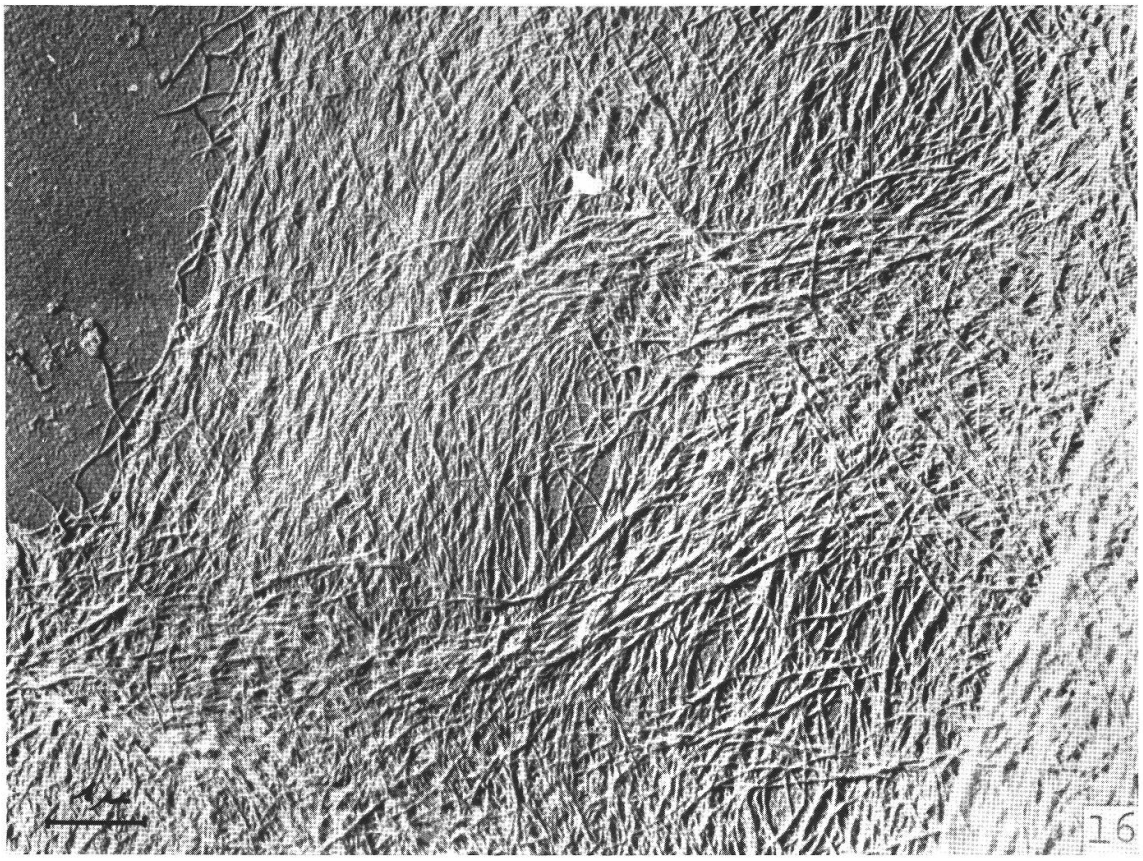
Abb. 15: (Aufnahme Stecher, 1951)
Parenchymzelle aus der Wurzelrinde des Maiskeimlings. Zentrales Feld im Wachstum begriffen. Die Wachstumsbezirke sind senkrecht zur Zellachse gerichtet. Zellachse ↑ Vergr. 11 000mal

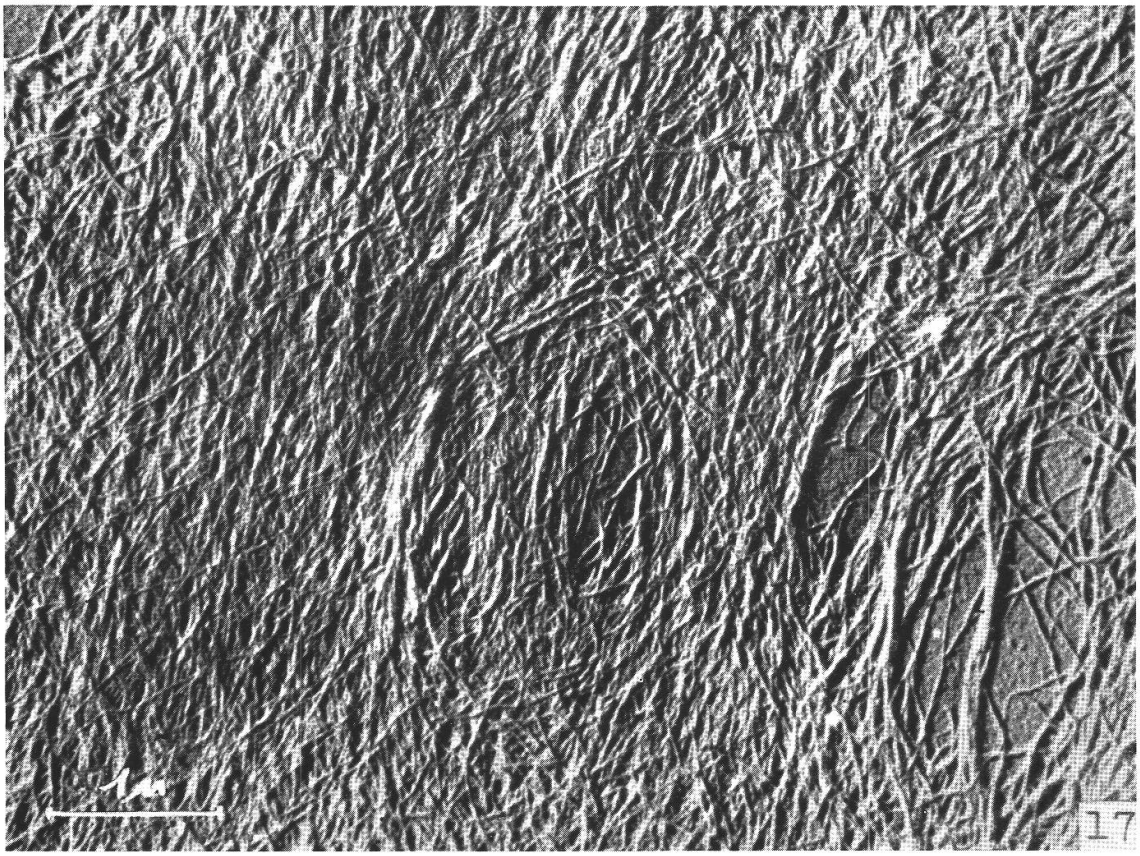
Tafel 15





Tafel 16





schicht noch nicht stabilisiert ist. Auf Grund dieser Feststellung können wir uns ein Modell der Mikrofibrille ausdenken, indem wir keine scharf begrenzte Außenfläche annehmen, sondern eine Grenzzone mit gelartigem Plasma einzeichnen. Diese Beobachtung gilt vorerst nur für die Fibrillen des Xylembereiches. Es ist aber wahrscheinlich, daß alle Fibrillen diese Protoplasmahaut tragen und daß nur die spezielle Ausbildung der Xylemwände (Festigung) ein weiteres Wachstum bedingt.

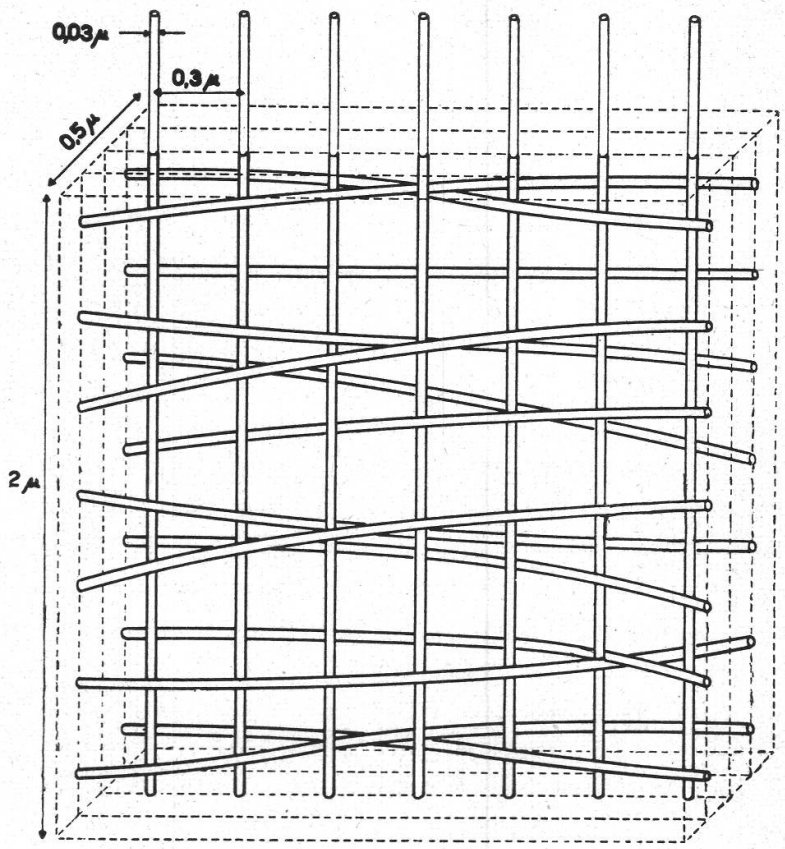
Die Gegenwart interfibrillären Plasmas läßt die viel diskutierte Frage der Plastizierung der Zellwand in einem neuen Licht erscheinen. Es ist nun verständlich, daß eine Änderung der Eigenschaften des Fibrillengeflechtes dann eintritt, wenn die Reizstoffe (Wuchsstoffe) den Zustand des Plasmas verändern. Leider vermittelt uns die elektronenoptische Aufnahme ein falsches Bild bezüglich der Dichte des Fibrillengewebes. Nach den Berechnungen von Frey-Wyssling (1951) nehmen die Mikrofibrillen der lebenden Zellwand nur etwa 2,5 % des Raumes ein. So kann man sich vorstellen, daß in diesem Falle das sehr lockere Zellulosegerüst, das wohl eine gewisse Stabilität hat und dessen Aufbau durch das interfibrilläre Plasma zusammengehalten wird, während der Wachstumsvorgänge an bestimmten Stellen beweglicher wird, indem das verbindende Plasma zwischen zwei Fibrillen dünnflüssiger wird. Die Plastizierung einer Zellmembran besteht deshalb nicht in einer Änderung der Fibrillen, die eintreten müßte, wenn sie miteinander verwachsen wären, sondern in einer Änderung des Viskositätsgrades der verklebenden Protoplasmagrenzschicht.

Grundlegend ist wohl noch der Hinweis, daß wir in der primären Zellwand ein außerordentlich vitales Gebilde vor uns haben, wie dies schon Frey-Wyssling betont, indem das aktive Lebenssubstrat Plasma das ganze Zellulosegerüst durchdringt. Diese Erkenntnis läßt auch verstehen, weshalb wir jede Deutung des Wachstums als Äußerung eines mechanischen Vorganges ablehnen müssen und vielmehr die Überzeugung verfechten, daß das Plasma die maßgebende Rolle bei der Flächenvergrößerung der Zellwände spielt.

Tafel XVI

Abb. 16: Ausschnitt aus dem Rand einer Phloemfaser. Zwischen zwei dichter verwobenen «Längsbalken» ist eine breitere Zone im Wachstum begriffen. Die linsenförmigen Wachstumsbezirke liegen in der Achsrichtung der Zelle und ermöglichen so der Faser eine Ausweitung senkrecht zur Längsrichtung. Faserrichtung ↗ Vergr. 9 500mal

Abb. 17: Primärwand einer Phloemfaser. Die Wachstumsbezirke sind wieder in der Längsrichtung der Faser gerichtet. Die Hauptwachstumskomponente steht somit senkrecht zur Zellachse. Gegen den Faserrand werden die linsenförmigen Wachstumsbezirke wieder verflochten. Faserrichtung ↗ Vergr. 17 000mal



Figur 1
Modell des Zellulosegerüstes einer lebenden Zellwand. Die Mikrofibrillen nehmen nur etwa 2,5 % des Raumes ein (nach Frey-Wyssling, 1951)

4. Das Flächenwachstum

a) Grundsätzliche Erörterungen: Das Problem des Flächenwachstums steht schon lange zur Diskussion; aber erst mit der Erschließung der Zellwand durch das Elektronenmikroskop ist es möglich geworden, die verschiedenen Theorien durch direkte Beobachtung zu prüfen.

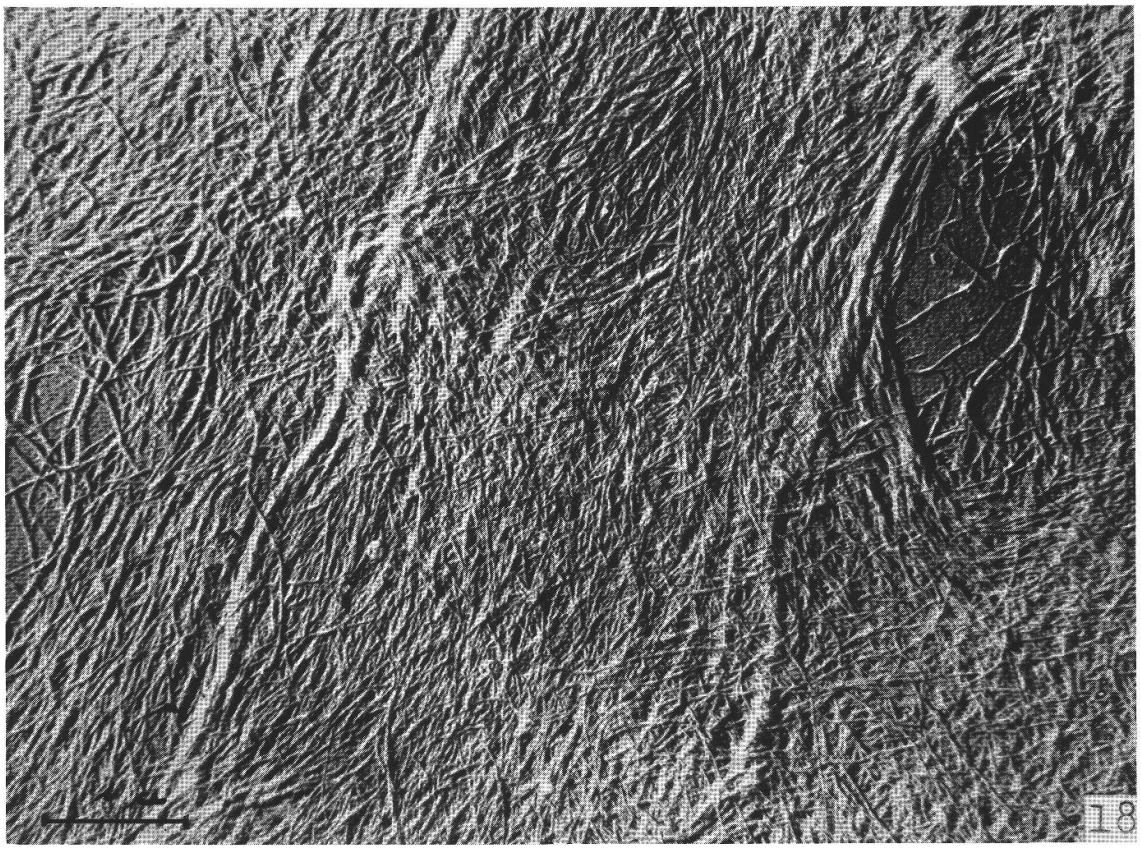
Tafel XVII

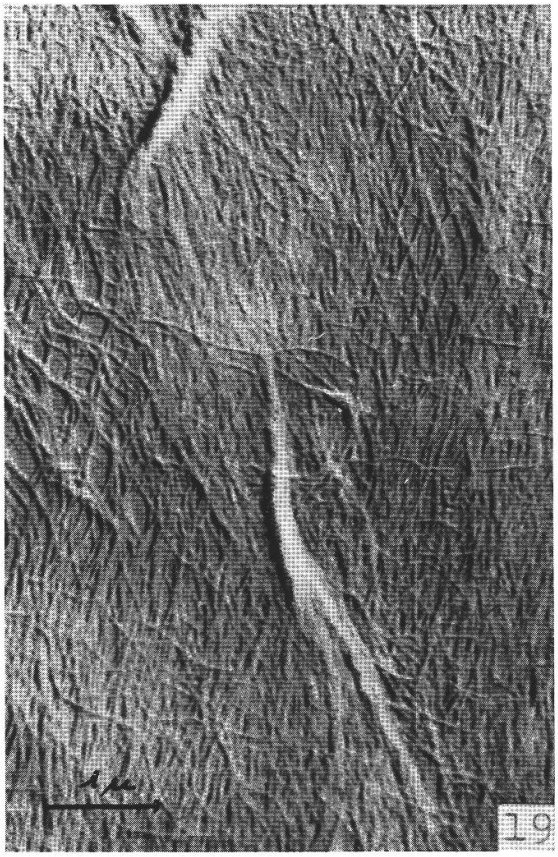
Abb. 18: Primärwand einer Phloemfaser. Parallel zur Faserachse verlaufen zwei Zellkanten, die im Bilde sehr gut hervortreten. In dem durch sie begrenzten Feld ist eine verflochtene Wachstumslinse noch schwach erkennbar. In den beiden angrenzenden Feldern hingegen sind die Wachstumsöffnungen noch nicht verflochten. Faserrichtung ↑ Vergr. 14 100mal

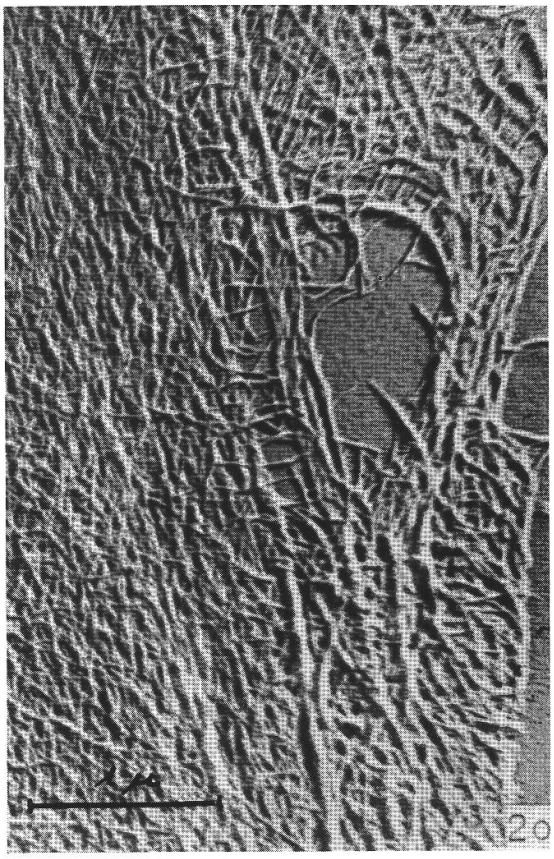
Abb. 19: Ausschnitt aus einer Xylemfaser. Eine größere Zellwandeinheit ist gleichzeitig im Wachstum begriffen. In der Faser liegt diese Partie im Übergang vom breiteren Mittelstück zur dünneren Spitze. Faserrichtung ↑ Vergr. 11 600mal

Abb. 20: Randpartie einer Phloemfaser. Neben einer größeren Wachstumsöffnung ist eine spindelförmige Zone zu erkennen, in der Faserlängsrichtung orientiert, die ein Weitenwachstum ermöglicht. Faserrichtung ↑ Vergr. 19 000mal

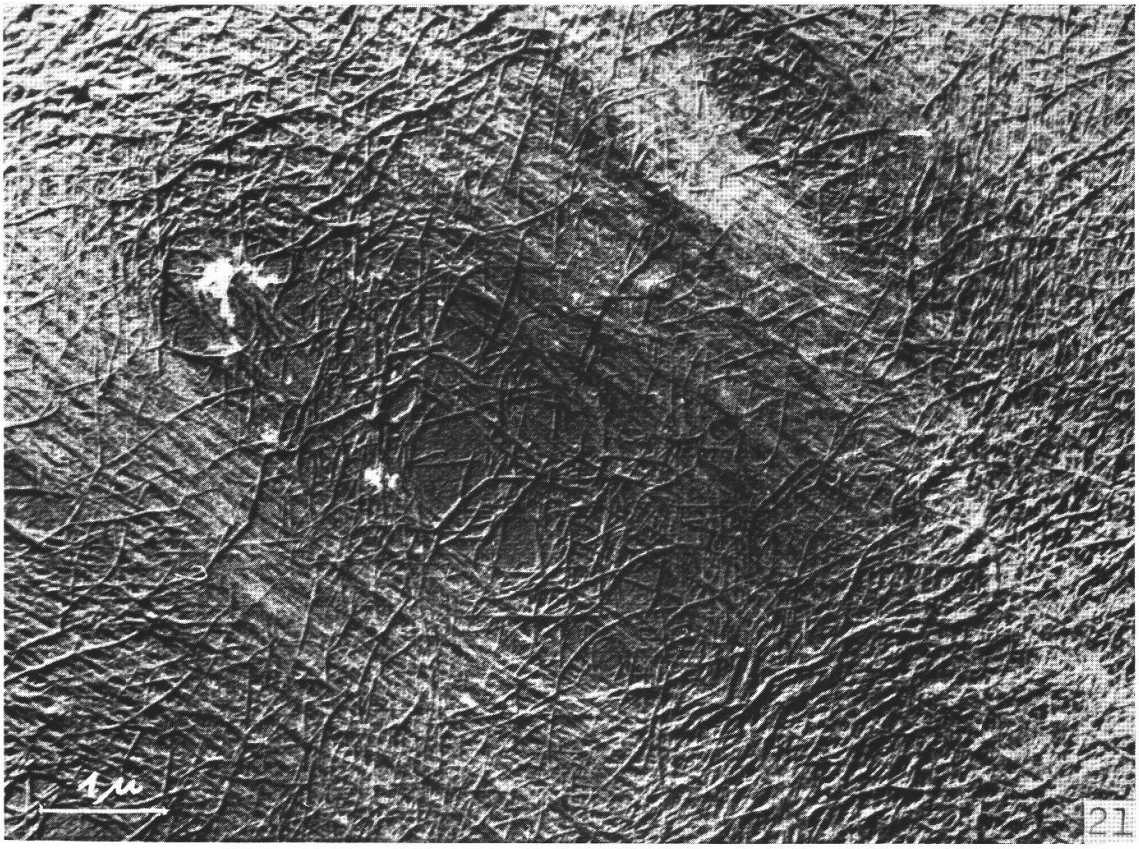
Tafel 17

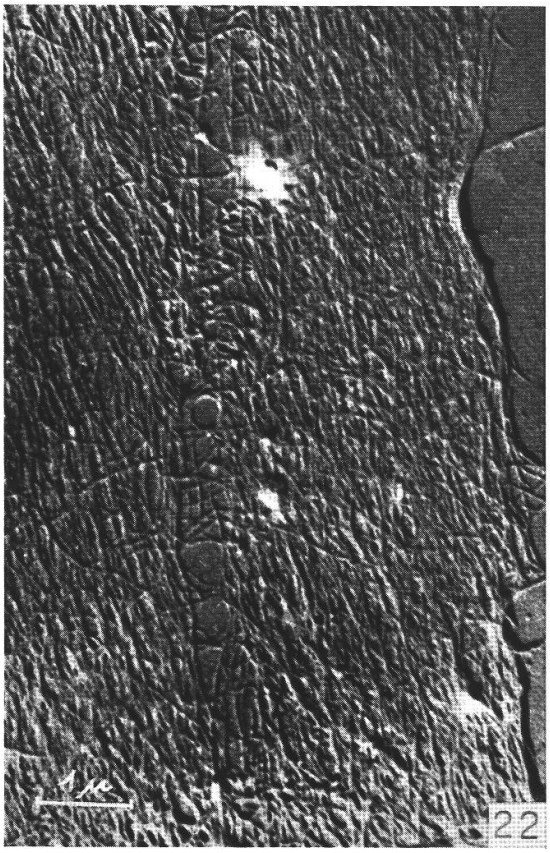


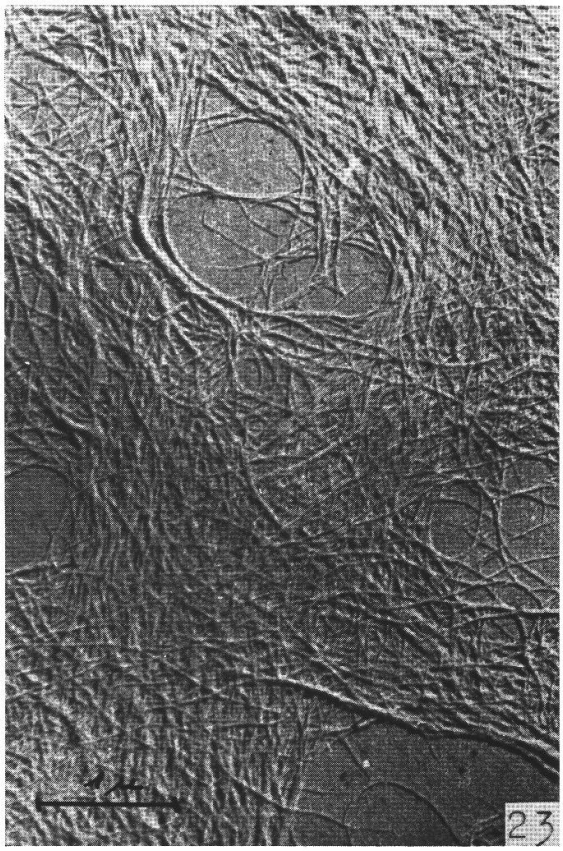




Tafel 18







Die neuesten Arbeiten von Frey-Wyssling und Stecher (1951) und Stecher (1951) führten, kurz umschrieben, zu folgendem Resultat: Am Flächenwachstum nimmt nicht gleichzeitig die ganze Zellwand teil, sondern es entstehen mosaikartig verteilte Wachstumsbezirke, in denen das interfibrilläre Plasma besonders stark wächst und so die Fibrillen auseinander drängt. Durch später einsetzende Intussuszeption werden die zweispitzigen, ovalen oder zirkularen Öffnungen wieder verflochten.

Zusammen mit unserem lieben Freund Helmut Stecher, der leider mitten aus seiner erfolgversprechenden Arbeit von uns geschieden ist, haben wir an zwei verschiedenen Objekten diese interessante Art des Zellwandwachstums immer wieder festgestellt. Wir wollen hier deshalb die gemeinsamen Diskussionen über das Flächenwachstum fortsetzen und unserem Freund ein ehrendes Andenken bewahren.

In den Abb. 14 und 15 sind die grundlegenden Tatsachen festgehalten, durch die das Mosaikwachstum definiert ist, und besonders aus Abb. 15 ist sehr schön ersichtlich, weshalb der Ausdruck «Mosaikwachstum» berechtigt ist: Eine große Wandfläche einer Parenchymzelle ist nach mosaikartigem Muster aufgelöst. Teilweise sind die linsenförmigen Wachstumsbezirke erst angedeutet, teilweise werden sie schon wieder mit neuem Fibrillenmaterial verflochten. Abb. 14 zeigt noch besser, wie das verwobene Fibrillengerüst gelockert und wieder ergänzt wird.

b) Das Wachstum der Xylem- und Phloemfasern: Die Fasern des Xylembereiches werden nach ihrer Differenzierung durch rasches, sekundäres Wachstum bald zu dick und für den Elektronenstrahl undurchdringbar. Im besten Falle kann man ihre Textur noch visuell beobachten, meist eignen sich aber diese Objekte nicht für die photographische Wiedergabe. Deshalb dokumentieren die meisten Aufnah-

---

Tafel XVIII

Abb. 21: Ausschnitt aus einer wachsenden Phloemfaser. Die oberste Fibrillenschicht weist deutlich Röhrentextur auf und ist als erste Primärwandanlage zu deuten. In der Bildmitte ist diese Schicht stark aufgelockert, darunter wird eine ältere Primärwandschicht deutlich, in der die Wachstumsbezirke parallel zur Hauptfibrillenrichtung und zur Faserachse liegen. Faserrichtung ↖ Vergr. 12 700mal

Abb. 22: Längsspindel in der Randpartie einer Xylemfaser. Dadurch wird speziell eine Weitenentwicklung möglich. Die Dichte des Fibrillengeflechtes bleibt über die ganze Faser gleich, d. h., daß durch das Beiseiteschieben der Fibrillen kein engeres Geflecht resultiert. Faserrichtung ↑ Vergr. 9 600mal

Abb. 23: Wachstum einer jungen Parenchymzellwand. In dieser Wand sind die Wachstumsbezirke entsprechend dem Verlauf der Fibrillen noch nicht gerichtet. Die Wachstumsbezirke werden als erste Tüpfelanlage gedeutet. Vergr. 14 000mal

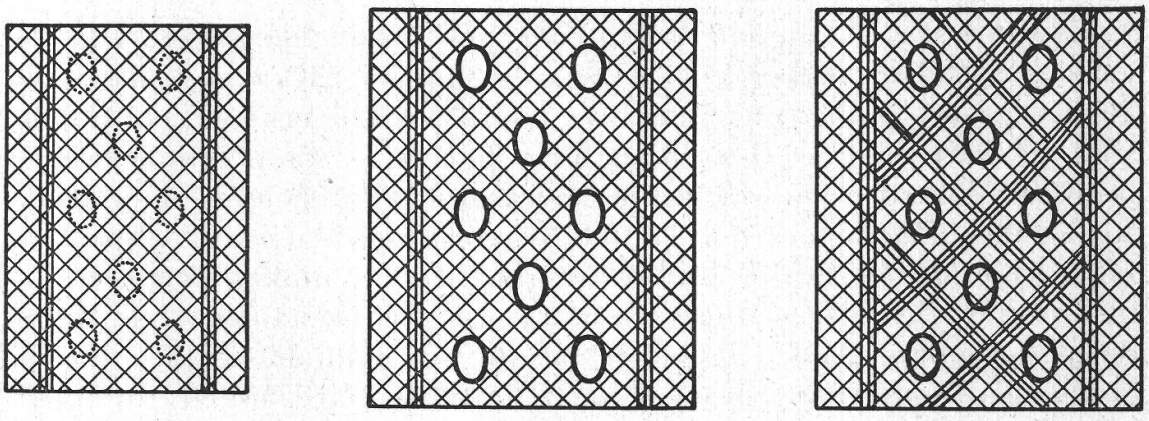
men die Entwicklung der Phloemfasern; sie haben aber auch ihre Geltung für die Xylemfasern, die im Prinzip gleich wachsen.

In der früheren Arbeit haben wir darauf hingewiesen, daß auch in den Fasern ein Flächenwachstum vorkommen muß, welches dem Fasermittelstück erlaubt, seine Dimensionen zu vergrößern (Bosshard, 1951). Die Abb. 16 bis 19 illustrieren dieses Wachstum und bestätigen damit die früher erwähnte Ansicht. In allen Aufnahmen finden wir die linsenförmigen Wachstumsbezirke in paralleler Lage zu den Faserrichtungen; die Hauptkomponente des Flächenwachstums steht also senkrecht zur Faserlängsachse und ermöglicht eine Ausweitung der Zelle. In Abb. 16 erkennen wir am rechten Bildrand eine dichter gewobene Zone, die einer Verstärkung gleichkommt. Der Faserrand ist ebenfalls eng verflochten. Zwischen diesen zwei «Längsbalken» finden wir die eigentliche Wachstumszone, in der die von Frey-Wyssling und Stecher (1951) beschriebenen Vorgänge vor sich gehen: Interfibrilläres Plasma wächst in kleinen Bezirken, die mosaikartig verteilt sind, rascher und drängt so die Fibrillen auseinander. Dieses Beiseiteschieben, das der Wirkung des Phragmoplasten bei der Zellteilung gleichkommt, bedingt aber nicht eine Verdichtung des Fibrillengerüstes rund um den Wachstumsbezirk, sondern hat vielmehr ein allmähliches Auseinanderrücken der beiden fester verwobenen Zonen zur Folge. Man beobachtet, daß nur die kleinen, ovalen Wachstumsbezirke durch die lokale Wirkung des Plasmas plastiziert werden, während die übrige Wandfläche nicht beeinflußt wird. Das Mosaikwachstum stellt sich gleichzeitig mit der Entwicklung der Primärwand ein und verläuft sehr rasch. Darauf hin weist der Umstand, daß wir in ganz jungen primären Membranen selten die Linsen des Mosaikwachstums beobachten, weil in diesem Stadium die kleinen Wachstumsbezirke sehr rasch wieder verflochten werden. In älteren Primärwänden, die schon durch einige Verstärkungen stabilisiert sind, treten diese Wachstumsbezirke viel deutlicher hervor. In diesem Stadium, das bereits eine gute Parallellagerung der Fibrillen erkennen läßt und wo Verstärkungsleisten in der Richtung der größten Faserausdehnung auftreten, sind die Wachstumslinsen ebenfalls in der Längsrichtung orientiert. Die Wachstumsbezirke beschlagen nicht gleichzeitig die ganze Wandfläche, sondern in dynamischer Weise wechseln Auflockerung und Einflechtung miteinander ab. So gelangen oft nur einzelne offene Wachtumslinsen zur Beobachtung (Abb. 17 und 18). Andere Stellen der Membran werden sich in einem späteren Zeitpunkt gleichfalls in dieser Art ausweiten. Wenn die Zellwand ihre endgültige Form erreicht hat, bilden sich neue Verstärkungen, die sich oft kunstvoll um die alten Wachstumsbezirke lagern oder diese durch fortgesetzte Apposition überdecken.

In Abb. 19 ist eine junge Xylemfaser abgebildet, in der die Wachstumsbezirke nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind, sondern es

scheint, wie wenn in diesem Falle eine größere Fläche gleichzeitig am Wachstum teilnehme. Dies mag dem Wachstumsmodus entsprechen, bevor durch Verstärkungen die Zellkanten Wachstumszonen ausscheiden.

Einen interessanten Einblick in die Wachstumsvorgänge gewährt Abb. 21. In einem größeren Feld ist die lockere Textur der ersten Primärwandanlage sichtbar. Die Partien am Bildrand sind enger verflochten und lassen eine deutliche Röhrentextur der meristematischen Wand erkennen. Dieses Fibrillengeflecht ist in einem größeren Bezirke aufgelockert oder aufgesprengt worden, und darunter folgt eine weitere Wandschicht mit faserähnlicher Textur. In dieser zweiten Schicht tre-



Figur 2

Schema des Mosaikwachstums in Faserwänden. Faserrichtung ↑

1 In der Primärwand sind erste Verstärkungen eingeflochten worden; dazwischen wachstumsfähige Zone.

2 Durch Stemmwirkung des interfibrillären Plasmas in lokalisierten Wachstumsbezirken wächst die Wand.

3 Durch Intussuszeption werden die Wachstumsbezirke wieder verflochten; weitere Verstärkungen werden angelagert.

ten neue linsenförmige Wachtumsbezirke hervor, deren große Achse mit der Richtung der Faserachse zusammenfällt. Dadurch ermöglichen sie der Faser ein Hauptwachstum senkrecht zur Zellachse.

Abb. 20 und 22 vermitteln wieder einen anderen Aspekt. Hier haben sich die Wachstumszonen als parallel zur Faserlängsrichtung liegende, ausgezogene Spindeln ausgebildet, die an verschiedenen Stellen schon wieder zugeflochten werden. Auch diese spaltenförmigen Wachstumsbezirke ermöglichen eine Hauptausweitung der Wand senkrecht zur Zellachse, und nur eine kleine Wachstumskomponente liegt in Richtung der Faser. Damit wird also hauptsächlich eine Verbreiterung der Faser möglich (Weitenwachstum), und gleichzeitig findet eine geringe Ausdehnung in der Längsrichtung statt. Auf diese Längenzunahme

wollen wir bei der Diskussion des bipolaren Spitzenwachstums noch einmal zurückkommen.

Aus diesen verschiedenen Beispielen des Flächenwachstums der Fasern wird klar, daß auch innerhalb der Grenzen eines bestimmten Vorganges, wie ihn das Mosaikwachstum darstellt, die Natur nicht einheitlich vorgeht, sondern ihre Vielfalt walten läßt. So können wir aus dem Untersuchungsmaterial nur wenige allgemein gültige Prinzipien ableiten und müssen das Hauptgewicht auf die einzelne Beobachtung legen; nur auf diese Weise werden wir den wirklichen Verhältnissen gerecht. Als Konsequenz ergibt sich hieraus, daß die an einem Objekt beobachteten Vorgänge nicht ohne wesentliche Vorbehalte auf andere Pflanzen übertragen werden dürfen.

c) Das Wachstum von Markstrahl- und Parenchymzellen: Die Zellen des Speichergewebes im Eschenholz sind im Elektronenmikroskop an der großen Zahl von einfachen Tüpfeln leicht erkenntlich, zudem sind sie sehr charakteristisch in ihrer Form. Es kann immer wieder beobachtet werden, daß nicht alle Facetten der Parenchym- oder Markstrahlzellen gleich stark mit Tüpfeln besetzt sind, je nach den Nachbarzellen, mit denen sie in Berührung sind. Die Kontaktwände mit Gefäßen und die gegenseitigen Berührungsstellen zeichnen sich durch einen besonders großen Tüpfelreichtum aus, und diese stark durchbrochenen Membranen müssen nach unserem Dafürhalten ein modifiziertes Mosaikwachstum aufweisen, weil die vielen Tüpfel die Wand in hohem Maße beeinflussen während des Wachstums.

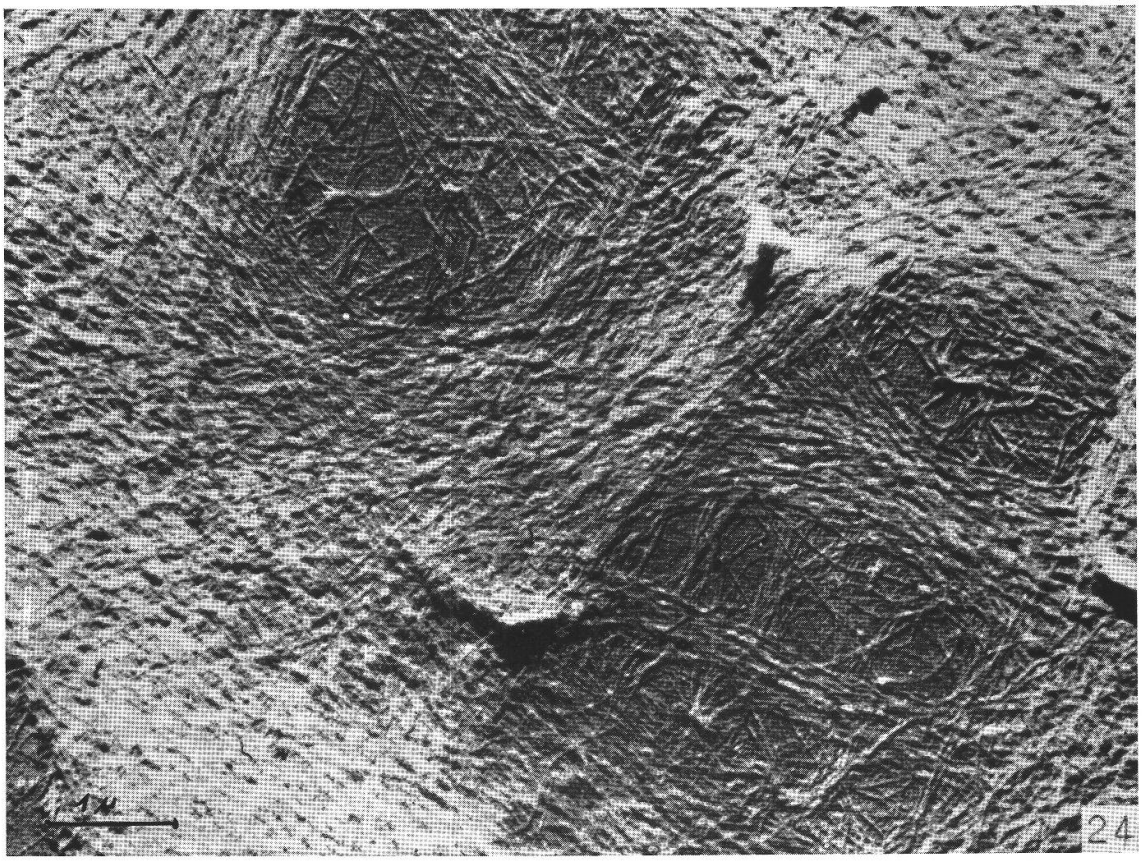
Abb. 23 zeigt einen Ausschnitt aus einer Parenchymzellwand. Auffallend sind die vielen, regelmäßig angeordneten und ziemlich großen Wachstumsbezirke, die sich über eine große Wandfläche erstrecken. Man muß sich vorstellen, daß in einer Zellwand, die von vielen Tüpfeln durchbrochen bleiben wird, diese regelmäßig verteilten Wachstumsöffnungen die eigentlichen Tüpfelanlagen sind. Durch den Ausbau und die Ausweitung dieser linsenförmigen Wachstumsbezirke ist der Zellwand die Möglichkeit geboten, sich auszudehnen. Indem aber in diesen Bereichen zufolge der Plasmodesmenverbindungen mit der Nachbarzelle sich das Plasma nicht zurückzieht, können durch den folgenden sekundären Wandausbau die Öffnungen nicht überwoben werden, und die ehemaligen Wachstumsbezirke bleiben als Tüpfel erhalten.

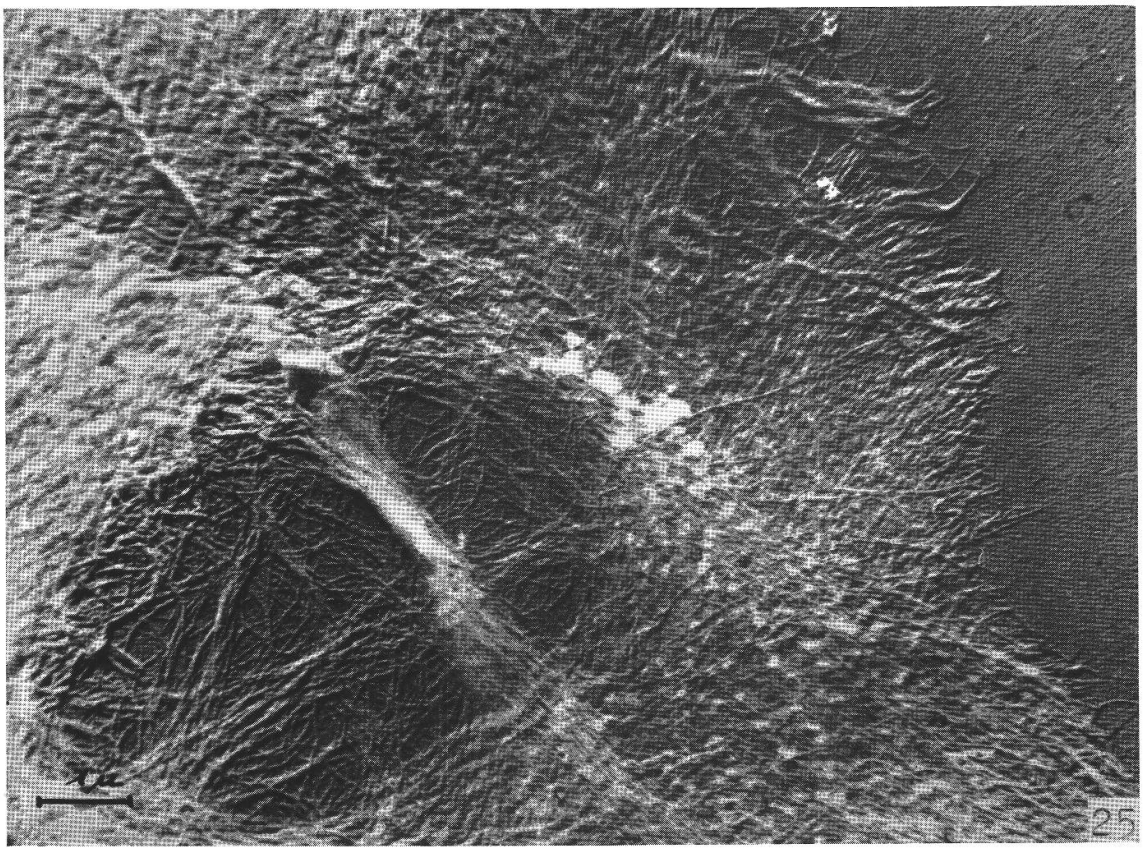
Tafel XIX

Abb. 24: Ausschnitt aus einer Parenchymzellwand. Die ehemaligen Wachstumsbezirke sind ausgebaut worden und als Tüpfel erhalten geblieben. Vergr. 12 700mal

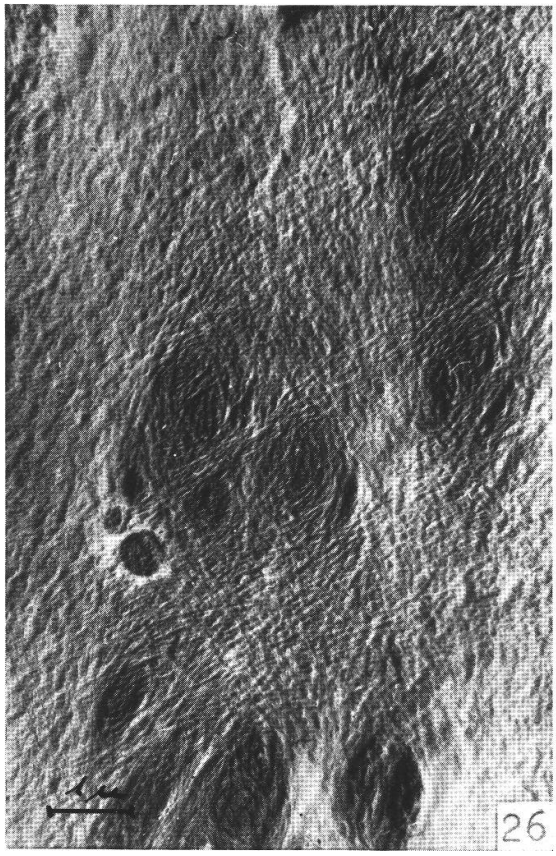
Abb. 25: Ausschnitt aus einer Parenchymzellwand. Ausgebauter Tüpfel. Vergr. 9 000mal

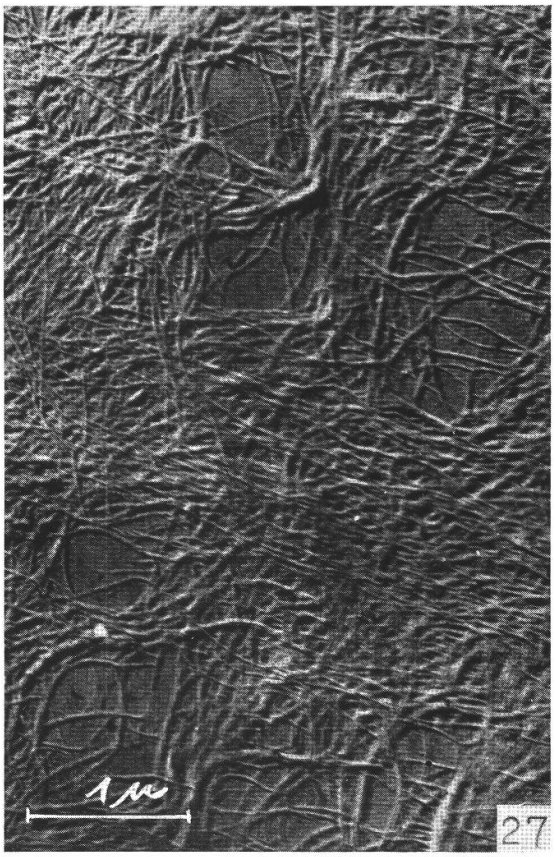
Tafel 19

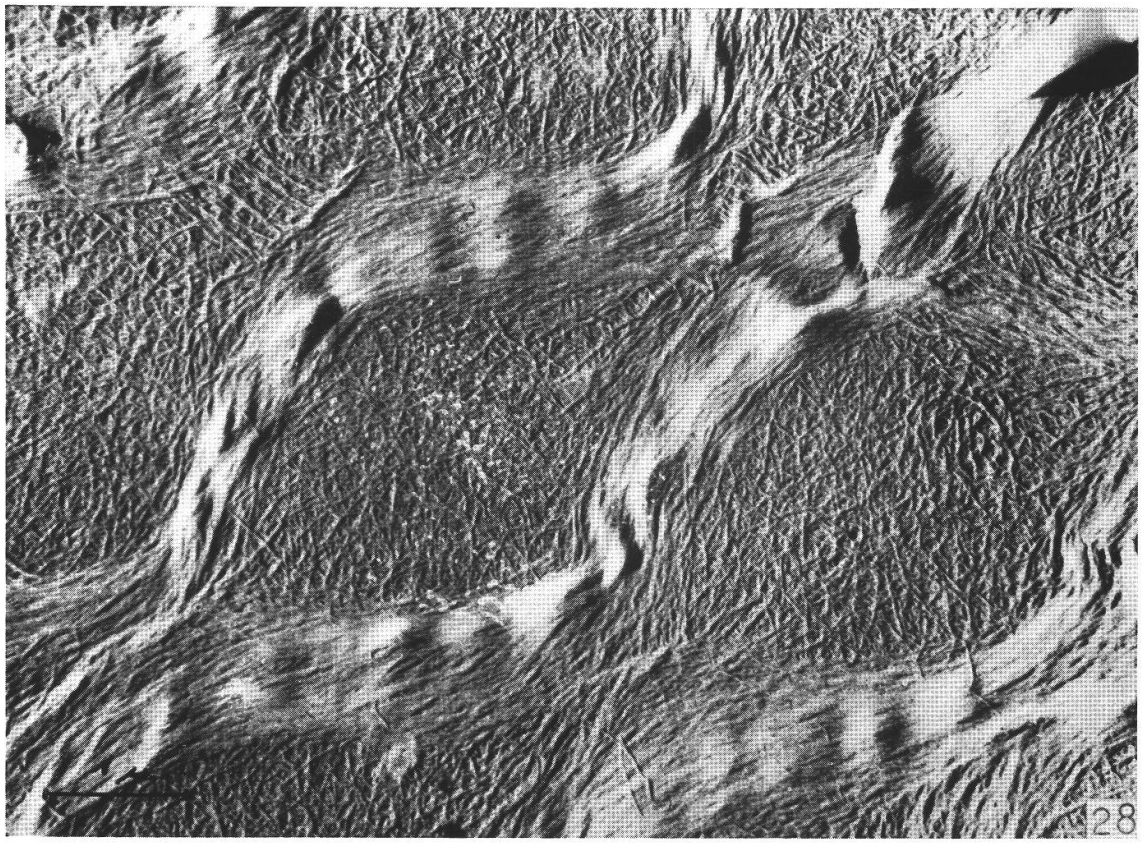




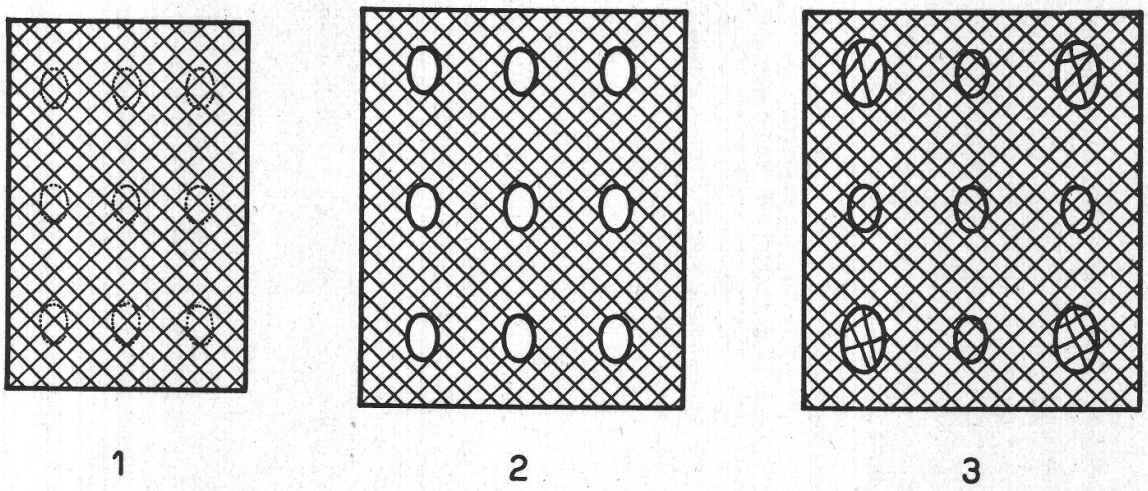
Tafel 20







Die Abb. 24 und 25 zeigen den endgültigen Ausbau dieser Tüpfel. In diesen beiden Beispielen liegen sehr große einfache Tüpfel vor (⌀ bis 7 μ). Es müssen nicht alle Wachstumsbezirke später erhalten bleiben. Die Voraussetzung, daß ein Tüpfel entsteht, ist die Gegenwart von wandständigem Plasma, das ein Anlagern von sekundärem Fibrillenmaterial verhindert.



Figur 3
Schema des Mosaikwachstums und der gleichzeitigen Tüpfelbildung in den Parenchym- und Markstrahlzellen. Zellachse ↑

1 Junge, meristematische Wand während des Flächenwachstums.
2 Junge Markstrahlzellwand mit regelmäßig angeordneten Wachstumslinsen.
3 Sekundäre Wand einer Markstrahlzelle. Einzelne der ehemaligen Wachstumsbezirke werden als Tüpfel erhalten und ausgebaut. Die übrigen Wachstumsbezirke werden von der sekundären Wand überwoben.

Abb. 26 zeigt eine stark fortgeschrittene Verdickung der Zellwand durch sekundäres Wachstum. In diesem Stadium werden bestimmte Wachstumsbezirke zu Tüpfeln ausgebaut und bleiben als perforierte Tüpfelschließhäute erhalten.

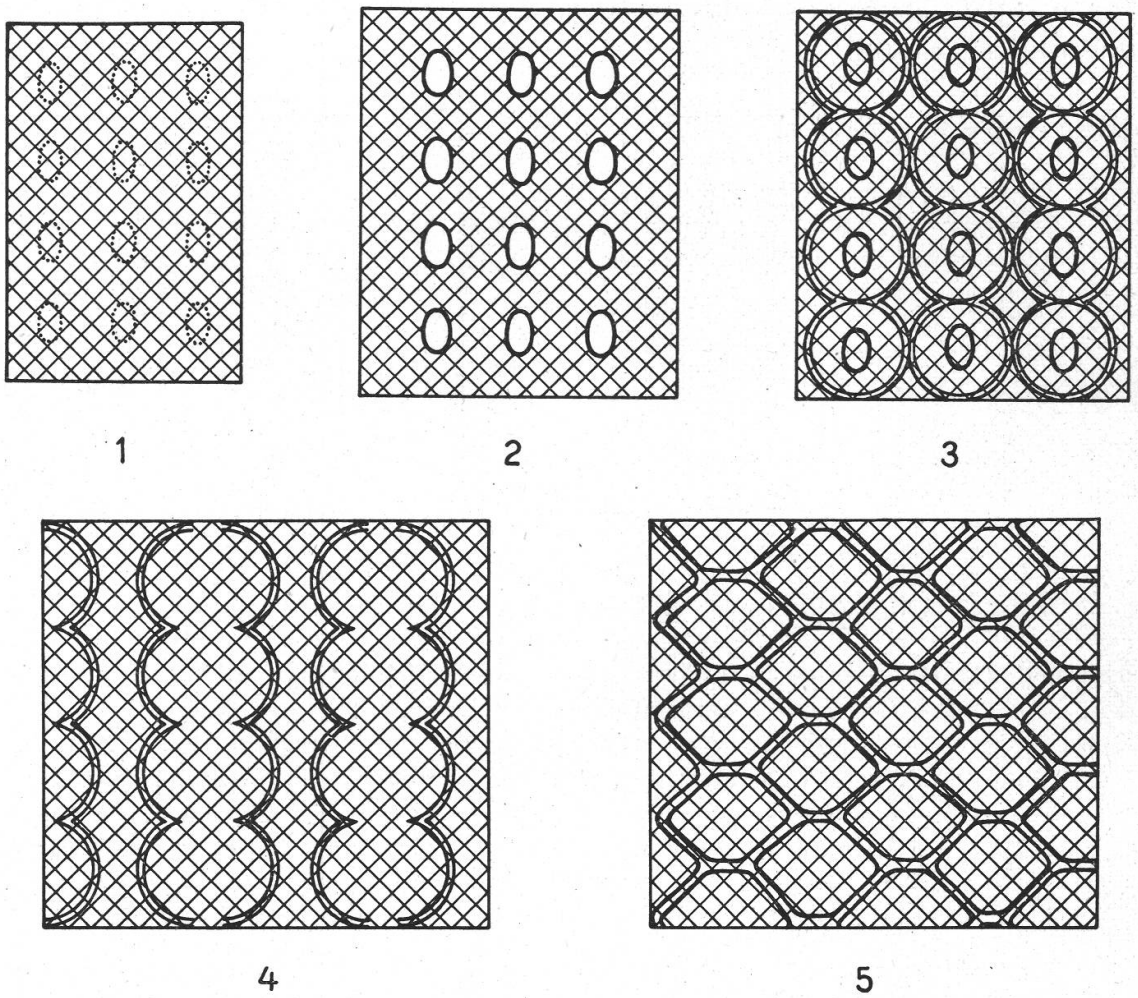
Tafel XX

Abb. 26: Stark verdickte Wand einer Parenchymzelle, in der kleine Tüpfel zu erkennen sind, die aus den Wachstumsbezirken hervorgegangen sind. Vergr. 8 500mal

Abb. 27: Junge Wand eines Gefäßgliedes, im Wachstum begriffen. Diese regelmäßig angeordneten und zahlreichen Öffnungen setzen sich über eine größere Wandfläche fort. Vergr. 16 600mal

Abb. 28: Verstärkungsbänder in einer jungen Gefäßzellwand, die linsenförmige Zonen abgrenzen. Durch nachfolgendes Flächenwachstum werden diese Bänder auseinander wandern. Dieser Vorgang ist bei zwei Berührungsstellen schon angedeutet. Zellachse ↗ Vergr. 14 100mal

Dieses modifizierte Mosaikwachstum in den Markstrahlzellen gibt somit neue Anhaltspunkte für das Verständnis der Tüpfelbildung, indem man sich den Wachstumsvorgang als eigentliche Grundlage der Tüpfel-



Figur 4

Schema des Wachstums und der Tüpfelbildung von Gefäßwänden. Zellachse ↑

1 Wachstumsfähige, junge Meristemwand.
2 Erste Flächenzunahme durch Mosaikwachstum der Membran. Die Wachstumsbezirke sind regelmäßig angeordnet.
3 Erste Verstärkungen werden angelagert. Die Wachstumsbezirke sind wieder vollständig verflochten. Die Verstärkungen berühren sich.
4 Zweite Flächenzunahme: die Verstärkungen rücken auseinander.
5 Die Verstärkungen werden neu miteinander verbunden; es bilden sich wabenförmige Tüpfelfelder aus, die nun durch sekundäre Anlagerungen immer kleiner werden.

anlage und Bildung vorzustellen hat. Noch deutlicher wird das Studium der Gefäßzellwand Einblick in diese Verhältnisse gewähren, weil wir hier neben der großen Flächenzunahme eine reichlich durchbrochene Membran vor uns haben.

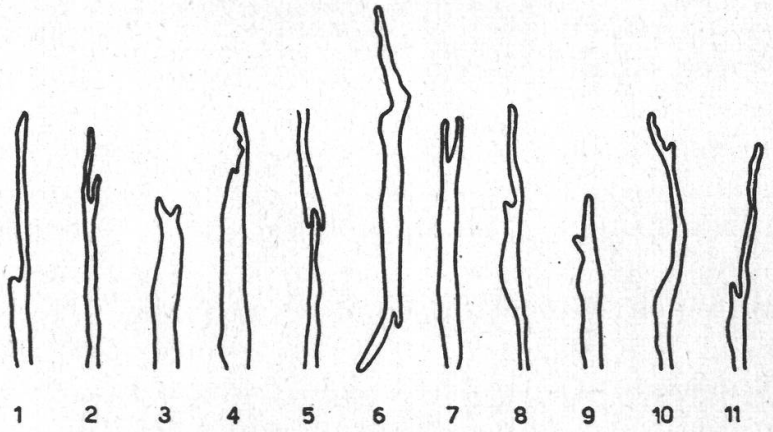
d) Das Wachstum von Frühholzgefäßgliedern: Die Aufnahmen 27 bis 30 geben eine ontogenetische Reihe der Gefäßzellwand wieder. In den Abb. 3 und 8 sind Gefäßglieder des Eschenholzes abgebildet. Besonders im Beispiel aus dem Frühholz läßt sich deutlich erkennen, daß sich in der Gefäßzellwand Tüpfel an Tüpfel reiht. Die große Zahl von Durchbrechungen ist wahrscheinlich auch die Ursache, die die große Flächenzunahme ermöglicht, da interessanterweise das kleinere Spätholzgefäß wesentlich weniger Tüpfel besitzt. Der kontinuierliche Ablauf der Flächenzunahme in der Gefäßzellwand läßt sich in verschiedene Stufen gliedern: Die junge Gefäßwand wächst nach dem Prinzip des Mosaikwachstums und erreicht so eine erste Flächenzunahme. Abb. 27 charakterisiert einen kleinen Ausschnitt einer jungen Gefäßwand. Man muß sich die gleichmäßig verteilten Wachstumsbezirke dieses Bildes nach allen Seiten hin wiederholt denken. Nach dieser ersten Flächenvergrößerung werden nach der Anordnung und dem Muster der später ausgebildeten Tüpfel, jedoch in der Richtung der Gefäßachse, Verstärkungsbänder angelagert, die interessanterweise in sich selber gewellt sind (Abb. 28). Anfänglich berühren sich diese gewellten Stränge und bilden große, linsenförmige Bezirke. In einem fortgeschritteneren Stadium rücken diese Bänder auseinander und werden durch neue Querverstärkungen wieder miteinander verbunden. Dieser zweite Wachstumsschritt muß wieder möglich sein durch lokalisiertes Wachstum. Leider konnten keine Zwischenstufen beobachtet werden, weil die Gefäße selten sind und zudem die Differenzierung sehr rasch vor sich geht. Durch die neuentstandenen Verbindungsbrücken aus sekundärem Fibrillenmaterial haben die Tüpfelfelder die Form von Bienenwaben erhalten (Abb. 29). Diese anfänglich großen Felder werden nun durch sekundäres Wandwachstum immer mehr eingeengt und kleiner (Abb. 30), und nur die Stelle mit bleibendem Plasmaverkehr bleibt offen.

Diese Gliederung des Flächenwachstums ist natürlich rein schematisch zu verstehen. Sicher geht beim Wachstum ein Vorgang kontinuierlich in den andern über, und deshalb sind die Grenzen stark verwischt. Die auffallendste Erscheinung ist die Wanderung der Verstärkungen, aus der deutlich hervorgeht, in welcher Art und Weise die Membran ihren Umfang vergrößert. Durch dieses zweite, stark ausgeprägte Mosaikwachstum kommt die große Flächenvermehrung bei der Differenzierung einer Kambialzelle zum Gefäß zustande.

5. Das bipolare Spitzenwachstum

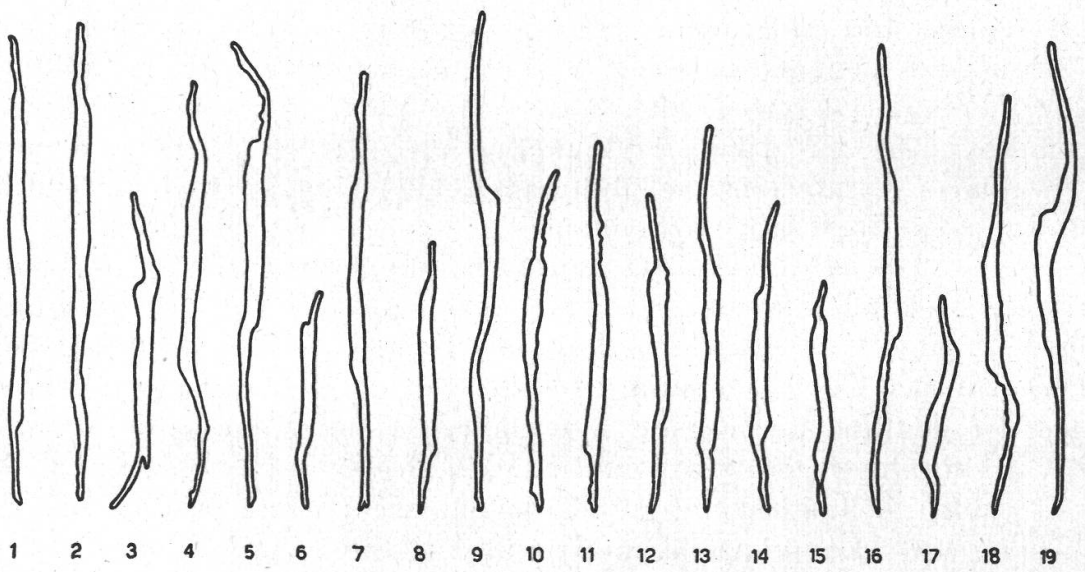
Wir haben früher versucht, auf lichtmikroskopischem Wege nachzuweisen, daß auch die Xylemfasern von *Fraxinus* ein deutliches Spitzenwachstum zeigen (Bosshard, 1951). Wir sind dabei von der Tatsache ausgegangen, daß bei den Fasern immer wieder Gabelungen, Dornbildungen und Verzahnungen zu beobachten sind (Figur 5), die

nur durch Spitzenwachstum entstanden sein können. Außerdem ist bei den Holzfasern der Esche immer ein deutliches Mittelstück von den beiden Enden zu unterscheiden. Diese mittlere Partie wurde als eigent-



Figur 5
Gabel- und Dornbildung bei der Eschenfaser.
Vergr. 1—7 135mal, 8—11 75mal

liches Derivat der Kambiummutterzelle angesprochen. Die beiden Enden müssen durch nachträgliches Spitzenwachstum ausgewachsen sein (Figur 6).



Figur 6
Eschenfasern. Das Mittelstück hebt sich deutlich von der Spitzenpartie ab.
Vergr. 1—3 110mal, 4—19 60mal

Im selben Jahrring ändern die Fasern ihre Länge vom Frühholz bis zum Spätholz, obwohl sie vom gleichen Meristem gebildet werden. Das Kambium kann nicht allein für diese Längenveränderung verant-

wortlich gemacht werden. Bailey (1920 und 1922) zeigt zwar deutlich, daß auch die Initialen des Kambiums ein eigenes Wachstum aufweisen, aber diese Änderungen in der Länge schwanken nicht mit dem jährlichen Verlauf, sondern erfolgen während viel längerer Perioden. Wir müssen annehmen, daß die Fasern nach der Differenzierung ein eigenes Längenwachstum aufweisen. Durch die Untersuchungen von Schoch-Bodmer und Huber (1948, 1949 und 1949 *a*) ist dieses selbständige Spitzenwachstum bei Fasern von *Sparmannia* bewiesen worden.

Mühlethaler (1950 *a*) untersucht Zellen von Mais- und Haferkoleoptilen und zeigt erstmals elektronenoptische Bilder von Spitzenwachstumserscheinungen. Er nennt den Vorgang, bei welchem Fibrillen aus dem eigentlichen Zellwandverband austreten und durch lokalisiertes Wachstum an den Enden die Fläche vergrößern, *bipolares Spitzenwachstum.* Nach seinem Dafürhalten ist eine nachträgliche Plastizierung der Zellwand unwahrscheinlich; die Flächenzunahme ist nur durch Intussuszeption an den Enden möglich.

Durch diesen lokalen Wachstumsvorgang an den Spitzen wird aber das Problem des Flächenwachstums nicht endgültig und vollständig gelöst. Neben oder gleichzeitig mit diesem Aufbauprozeß durch das Protoplasma an den Zellpolen bewirkt das mosaikartige Wachstum der Zellwand eine zusätzliche Flächenzunahme. Wir haben weiter oben betont, daß die größere Wachstumskomponente quer zur Faserachse liegt wegen der Orientierung der Wachstumsbezirke, daß aber auch in der Faserlängsrichtung eine Flächenzunahme erfolgt. Maßgebend am ganzen Vorgang ist dabei das Protoplasma, das im einen Fall das Fibrillengeflecht lockert und wieder verflicht und zudem an den Enden neues Wandmaterial bildet. In Abb. 19 wird ein Ausschnitt aus einer Xylemfaser gezeigt, in welcher das Mosaikwachstum über die ganze Faserbreite verteilt ist und aus dem Fasermittelstück in die Endpartie reicht. Die Fasern, die eine aktive Wachstumszone an ihren Enden aufweisen, sind in unserem Untersuchungsmaterial selten. Man muß annehmen, daß das Spitzenwachstum sehr rasch vor sich geht und in den meisten Zellen schon zum Abschluß gekommen ist. In Abb. 31 wird eine Phloemfaserspitze gezeigt. Das Herausragen der Fibrillen über den eigentlichen Zellwandverband ist deutlich zu erkennen. Interessant ist, festzustellen, wie dicht die Fibrillen schon miteinander verflochten sind.

In ihrer neuesten Arbeit über das Spitzenwachstum der Bastfasern bei *Linum usitatissimum* L. und *Linum perenne* L. weisen Schoch-Bodmer und Huber (1951) darauf hin, daß die durch Spitzenwachstum entstandenen Faserenden wahrscheinlich ein nachträgliches (passives) Streckungswachstum mitmachen können und daß ein Plastizieren der Wände möglich sei. Sie lehnen hingegen ein Mosaikwachstum als unwahrscheinlich ab. Dieses nachträgliche Streckungswachstum,

das sie annehmen, kann nun aber mit dem von uns postulierten Flächenwachstum der Faserwände, das neben oder mit dem Spitzenwachstum einherläuft, verglichen werden. Schoch-Bodmer und Huber (1951) lehnen das Mosaikwachstum ab, weil sie sich den Vorgang innerhalb des Zellverbandes nicht denken können. «Diese Vorstellung (des Mosaikwachstums) führt jedoch zu der notwendigen Annahme, daß *alle* sich berührenden Parenchym- und Faserzellen dasselbe Wachstumsmosaik aufweisen müßten und daß auch alle Rindenparenchymzellen und sogar alle Fasern des ganzen Stengels mitsamt den übrigen Teilen der Procambiumderivate in ihrem Mosaikwachstum aufeinander abgestimmt wären. Das ist aber räumlich nicht vorstellbar...» (cit. Schoch-Bodmer und Huber, 1951, S. 397.) Diese Voraussetzung, daß in sich berührenden Zellwänden die Mosaikmuster genau übereinstimmen müssen, entspricht aber nicht der wirklichen Erfordernis zur Ermöglichung des Flächenwachstums. Sie wäre dann wichtig, wenn ein symplastisches Wachstum vorkommen würde, was ja nicht der Fall ist. Die Tatsache aber, daß man sich das Mosaikwachstum als einen nur *momentan* örtlich begrenzten Vorgang vorstellen muß, läßt das Wachstum im Zellverband sehr gut verstehen, wobei die Wahrscheinlichkeit, daß sich dabei Gleiterscheinungen einstellen, nicht von der Hand zu weisen ist, wie dies die genannten Verfasser schon betonen.

Zusammenfassend können die Wachstumserscheinungen der Zellmembranen folgendermaßen festgehalten werden:

1. Das Protoplasma ermöglicht die große Flächenzunahme durch den Vorgang der *Intussuszeption* (Sachs, 1873), indem an den Zellenden neue Wandsubstanz gebildet wird im *bipolaren* Spitzenwachstum (Mühlethaler, 1951) und im Zellinnern nach dem Muster des *Mosaikwachstums* (Frey-Wyssling, 1950) gearbeitet wird.
2. Im kombinierten Wachstumsvorgang im Zellverband kann *gleitendes* Wachstum (Krabbe, 1886) vorkommen. Die Vielfalt

---

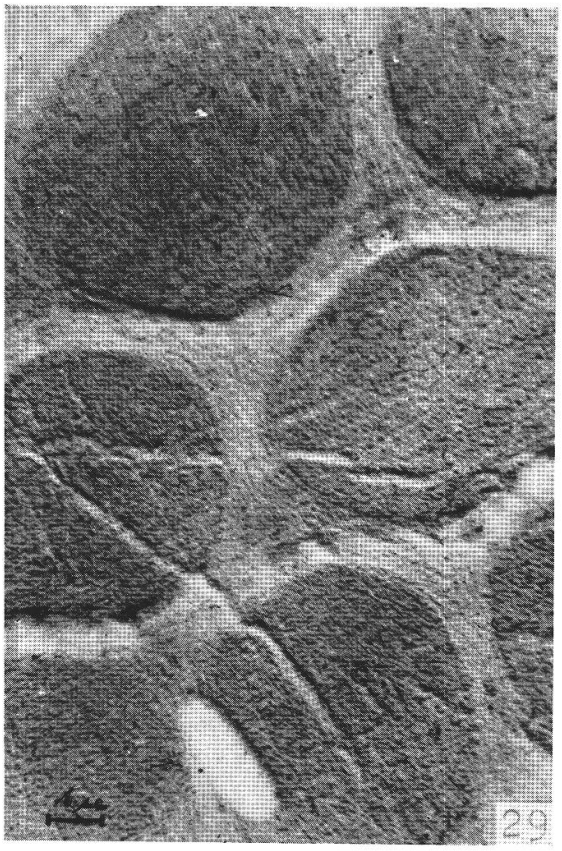
Tafel XXI

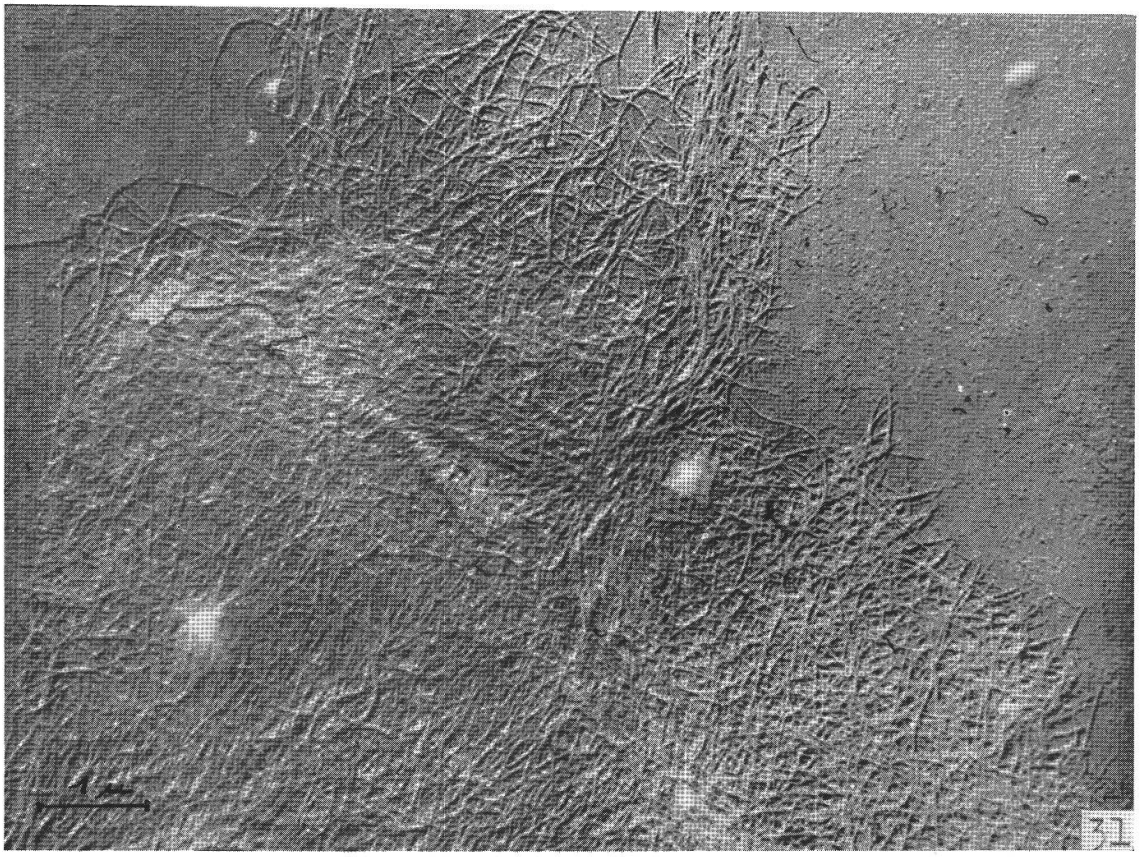
Abb. 29: Junge Gefäßzellwand in einem weiteren Entwicklungsstadium. Die Verstärkungsbänder sind zufolge eines intensiven Weitenwachstums auseinandergerückt und durch Querbrücken miteinander neu verbunden worden. Zellachse ↖ Vergr. 5 400mal

Abb. 30: Weiterer Ausbau der Gefäßzellwand. Die wabenförmigen Zonen werden durch sekundäres Fibrillenmaterial allmählich verschlossen. Zellachse ← Vergr. 13 300mal

Abb. 31: Spitzenwachstum einer Phloemfaser. Die Fibrillen ragen über die feste Zellwand hinaus und bilden ein neues Wandgerüst. Vergr. 11 000mal

Tafel 21





Tafel 22

dieser Vorgänge kann uns nicht erstaunen, da wir es bei der Zellmembran dank ihrer engen Verbindung mit dem Protoplasma mit einem lebenden Organell zu tun haben.

IV. Ausbildung der Sekundärwand

Nachdem die Bildung der primären Wand abgeschlossen ist, wird sekundäres Fibrillenmaterial an die Membran angelagert. Im Querschnitt kann man die wesentlich breitere Sekundärwand sehr gut von der dünnen Primärlamelle unterscheiden. Polarisationsoptische Bilder von quergeschnittenen Fasern lassen deutlich eine Dreischichtung der Sekundärwand erkennen, die sehr wahrscheinlich bedingt ist durch verschiedenen Gehalt nichtzellulosischer Stoffe (Lignin, Pektin) (Kerr und Bailey, 1934).

Verschiedene Verfasser haben die submikroskopische Struktur der sekundären Wände verfolgt und gezeigt, daß in den aufeinanderfolgenden Schichten die Zellulosemicellen bezüglich der Faserachse verschieden steil gerichtet sind. In der schematischen Darstellung des Faseraufbaues kommen diese Zusammenhänge zum Ausdruck (Figur 7): In der äußersten Schicht S_1 verlaufen die Fibrillen flach und beinahe parallel zur Richtung in der dritten Schicht S_3; die mittlere Lage zeichnet sich hingegen durch eine wesentlich steilere Schraubung aus. Preston (1946, 1947, 1948, 1949) untersucht die Abhängigkeit des Schraubenwinkels von der Faser- oder Tracheidenlänge und bringt diese beiden Größen in einen strengen mathematischen Zusammenhang. Er vertritt die Ansicht, daß die Zellänge den ganzen Aufbau der Sekundärwand beeinflusse, indem durch stete Streckung der Zelle die Fibrillenspirale immer steiler werden soll. Diese Auffassung, die eine besondere Formulierung des Streckungswachstums darstellt und an die Streckung der Schraubenhydrozyten erinnert (Frey-Wyssling, 1940), kann nicht vorbehaltlos übernommen werden, da durch die elektronenmikroskopische Untersuchung ein komplizierterer Aufbau der dicken Sekundärwand nachweisbar ist, als es von den röntgenographischen und polarisationsoptischen Untersuchungen her bekannt war.

In den Abb. 33 und 34 werden Sekundärwände von Xylemfasern gezeigt. In diesen Beispielen sind deutlich zwei Fibrillenrichtungen

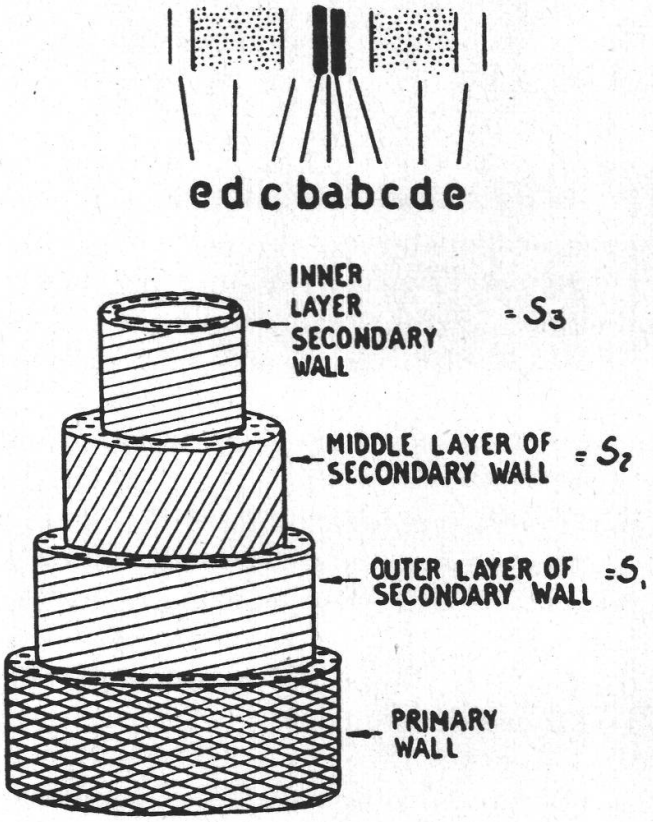
---

Tafel XXII

Abb. 32: Gekreuzte Fibrillentextur in der Sekundärwand einer Xylemfaser. Die beiden Fibrillenrichtungen gehören zwei verschiedenen Schichten an. Kreuzungswinkel $\sim 90^{\circ}$. Faserrichtung ↑ Vergr. 15 200mal

Abb. 33: Sekundärwand einer Xylemfaser mit gekreuzten Fibrillenlagen. Die Fibrillen schneiden sich in einem Winkel von $\sim 70^{\circ}$. Faserrichtung ↑ Vergr. 8 200mal

erkennbar, die sich in Winkeln von ungefähr 90° (Abb. 32) und ungefähr 70° (Abb. 33) schneiden. Die Fibrillen der Sekundärwände sind also nicht alle gleichgerichtet, sondern innerhalb der sekundären Membran sind viele Lamellen erkennbar, in denen die Fibrillen verschiedene Richtungen aufweisen. Mühlethaler (1952) zeigt diese Verhältnisse besonders deutlich in Längs- und Querschnitten durch Zellwände, in denen eine deutliche Lamellierung der Sekundärwand hervortritt. Er untersucht auch Wände von *Valonia* und kann an diesem Objekt die lamellierte Sekundärwand sehr gut nachweisen, wobei die Fibrillen



Figur 7
Schematischer Aufbau der Pflanzenmembranen (n. Wardrop und Dadswell, 1950)
a Mittellamelle, *b* Primärwand, *c, d, e* Sekundärwand: mit drei Schichten S_1, S_2, S_3

das bekannte gekreuzte System bilden. Bailey (1939) hat ebenfalls schon auf diesen Umstand hingewiesen, wenn er in der Zellwand bestimmte Ebenen unterscheidet, in denen chemische und mechanische Veränderungen stattfinden. Mühlethaler (1952) zeigt in der Wand der *Valonia,* daß sich zwischen die Zelluloseschichten dünne Lagen von nichtzellulosischen Substanzen (Pektin) einschieben und dadurch eine Lamellierung auch in chemischer Hinsicht bewirken. Durch die Präparationstechnik, die für verholzte Fasern angewandt werden muß, entgehen diese Vorkommen der Beobachtung. Das Schema der Zellwand (Figur 7) muß in dem Sinn ergänzt werden, daß die drei sekundären Schichten nicht als einheitliche Lagen gleichgerichteter Fibrillen, sondern selber lamelliert gezeichnet werden. In diesem Zusammenhang

müssen wir wieder auf die Theorie von Preston zurückkommen, nach der sich die Fibrillen durch die Streckung aufrichten sollten. Dies ist aber nur möglich, wenn der Nachweis erbracht werden kann, daß zwischen den Zelluloseschichten dünne Lagen von einer Substanz eingebettet sind, die den Zellulosefibrillen ein gegenseitiges Gleiten gestatten. Diese Gleitung muß angenommen werden, wenn sich ein gekreuztes Fibrillensystem aufrichten soll.

Wir haben darauf hingewiesen, daß auch die Primärwand eine Schichtung aufweist. Es besteht aber ein wesentlicher Unterschied in der Schichtung der primären und der sekundären Membran, indem die Lamellen der Primärwand untereinander verflochten sind, während die sekundären Lamellen, die durch reine Apposition entstanden sind, nur aufeinander gelagert sind. Deshalb sind im Querschnitt durch eine Faserwand die Schichten der Primärwand kaum zu erkennen; die Sekundärwand hingegen erscheint deutlich geschichtet.

Die Beobachtung der Sekundärwand im Elektronenmikroskop wird durch ihre Dicke sehr erschwert. Durch die neuen Schneidemethoden ist aber eine Möglichkeit geschaffen, besser in die Geheimnisse des Wachstums dieser Membran einzudringen.

An dieser Stelle möchte ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyssling, der die Durchführung dieser Arbeit angeregt und geleitet hat, meinen besten Dank aussprechen. Dem Kuratorium des Fonds für die forstliche Forschung an der ETH, insbesondere Herrn Prof. Dr. H. Knuchel, möchte ich ebenfalls bestens danken für die Mittel, mit denen die Drucklegung dieser Arbeit ermöglicht wurde.

V. Zusammenfassung

1. Die Zellelemente des Eschenholzes werden im Elektronenmikroskop untersucht mit besonderer Berücksichtigung der Wachstumsverhältnisse.
2. Die Textur der Primärwände von Xylemfasern wird diskutiert. Es wird nachgewiesen, daß die junge Primärwand der meristematischen Zellen Röhrentextur aufweist; dieses Geflecht wird während der Entwicklung der primären Wand überwoben durch Fibrillenlagen, in denen eine bevorzugte Richtung parallel zur Faser zu erkennen ist. Die Primärwand weist eine Schichtung auf; die Lagen sind jedoch miteinander verflochten.
3. Die Fibrillen aus der kambialen Zone und dem Phloem sind dünner als jene aus dem Xylembereich. Die Dickenzunahme der Fibrillen im Xylem wird einem *fibrillären* Wachstum zugeschrieben unter der Annahme, daß die ganze Fibrille von einer dünnen

Plasmahaut umgeben ist, welche ein nachträgliches Wachstum ermöglicht.

4. Das Flächenwachstum, wie es Frey-Wyssling und Stecher (1951) und Stecher (1951) postulieren, wird auch für die Membranen der Eschenholzzellen nachgewiesen. Es wird gezeigt, daß in den Zellelementen mit vielen Tüpfeln (Gefäß-, Markstrahl- und Parenchymzellen) die Anlage der Wachstumsbezirke gleichmäßig verteilt erfolgt und später zur Tüpfelbildung führt.
5. Im Zusammenhang mit dem bipolaren Spitzenwachstum werden die Wachstumsvorgänge im Zellverband diskutiert und darauf hingewiesen, daß das Mosaikwachstum zusammen mit dem Spitzenwachstum der Zelle die Flächenvergrößerung ermöglicht. Dabei wird ein Gleiten (Krabbe, 1886) nicht ausgeschlossen.
6. Die Sekundärwand wird untersucht, und es kann gezeigt werden, daß innerhalb der bekannten Schichten von Bailey noch zahlreiche weitere Lamellen vorkommen. Die Fibrillenrichtungen in aufeinanderfolgenden Lagen kreuzen sich. Diese Tatsache erschwert die Bestätigung der Theorie von Preston, daß die Zelldimension den Steigungswinkel der Fibrillen wesentlich beeinflusse.

VI. Literaturverzeichnis

Bailey, I. W., 1919. Phenomena of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance. Proc. Nat. Academy of Sc., **5,** 283—285.

— 1920. The cambium and its derivative tissues II. Size variation of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. Am. Jour. Bot., **7,** 355—367.

— 1922. The cambium and its derivative tissues IV. The increase in girth of the cambium. Am. Jour. Bot., **10,** 499—509.

— 1938. Cell wall structure of higher plants. Ind. and Engineering Chem., **30,** 40—47.

— 1939. The microfibrillar and microcapillary structure of the cell wall. Bull. Torrey Bot. Club, **66,** 201—213.

Bailey, I. W., and Vestal, M. R., 1937. The orientation of cellulose in the secondary wall of trachery cells. Jour. Arn. Arboretum, **18,** 185—194.

Bonner, J., 1935. Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre. Jb. wiss. Bot., **82,** 377—412.

Bosshard, Hs. Hch., 1951. Variabilität der Elemente des Eschenholzes in Funktion von der Kambiumtätigkeit. SZF, **12,** 648—665.

Castle, E. S., 1940. Discontinuous growth of single plant cells measured at short intervals, and the theory of intussusception. J. Cell. and Comp. Physial., **15,** 285—298.

Frey, A., 1926. Die submikroskopische Struktur der Zellmembranen. Jb. wiss. Bot., **65,** 195—223.

— 1927. Der submikroskopische Feinbau der Zellmembranen. Die Naturwissenschaften, **15,** 760—765.

Frey-Wyssling, A., 1936. Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände. Protoplasma, **25,** 261—300.
— 1937. Über die submikroskopische Morphologie der Zellwände. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **55,** 119—132.
— 1938. Die Micellartheorie erläutert am Beispiel des Faserfeinbaues. Kolloid-Zeitschrift, **85,** 148—158.
— 1939. The submicroscopic structure of cell walls. Science Progress, **34,** 249—262.
— 1940. Zur Ontogonie des Xylems in Stengeln mit sekundärem Dickenwachstum. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **58,** 166—181.
— 1944. Über den submikroskopischen Feinbau der Zellbestandteile. Schweiz. Med. Wschr., **74,** 330.
— 1945. Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. Archiv Jul.-Klaus-Stiftung, **20.**
— 1948. The growth in surface of plant cell wall. Growth Symposium, **12,** 151—169.
— 1948*a*. Über die Dehnungsarbeit beim Streckungswachstum pflanzlicher Zellen. Vieterljschr. Nat. Ges. Zürich, **93.**
— 1950. Physiology of cell wall growth. Ann. Review of Plant Physiology, 169—182.
— 1950*a*. Elektronenmikroskopie. Vieterljschr. Nat. Ges. Zürich, **95,** 5—46.
— 1951. Über den inneren Aufbau der Zellulosemikrofibrillen. Makromol. Chemie, **6,** 7—14.
— 1951*a*. Über verbänderte Zellulosemikrofibrillen in Zellwänden. Holz als Roh- und Werkstoff, **9,** 333—334.

Frey-Wyssling, A., Mühlethaler, K., und Wyckoff, R. W. G., 1948. Mikrofibrillenbau der pflanzlichen Zellwände. Experientia, **12,** 475—479.

Frey-Wyssling, A., und Mühlethaler, K., 1951. The fine structure of cellulose. Fortschr. der Chemie org. Naturst., **8,** 1—27.

Frey-Wyssling, A., und Stecher, H., 1951. Das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwände. Experientia, **11,** 420—421.

Heyn, A. N. J., 1931. Der Mechanismus der Zellstreckung. R. Tr. Bot. Néerlandais, **28,** 112—244 (Diss.).

Hodge, A. J., and Wardrop, A. B., 1950. An electronoptic investigation of the cell wall organization of conifer tracheids and conifer cambium. Austr. Journ. Sc. Res., **3,** 265—269.

Huber, B., und Prütz, G., 1938. Über den Anteil von Fasern, Gefäßen und Parenchym am Aufbau verschiedener Hölzer. Holz als Roh- und Werkstoff, **1,** 377 bis 381.

Kerr, Th., and Bailey, J. W., 1934. The cambium and its derivative tissues. J. Arn. Arboretum, **15,** 327.

Kollmann, F., 1941. Die Esche und ihr Holz. Verl. Jul. Springer, Berlin.

Krabbe, G., 1886. Das gleitende Wachstum bei der Gewebeleitung der Gefäßpflanzen. Gebr. Bornträger, Berlin.

Meeuse, A. D. J., 1941. A study of intercellular relationships among vegetable cells with special reference to "sliding growth" and to cell shape. R. Tr. Bot. Néerlandais, **38** (vollst. Literaturverz.).

Mühlethaler, K., 1949. Electron micrographs of plant fibers. Biochim. et Biophys. Acta, **3,** 15—25.
— 1950. Electron microscopy of developing plant cell walls. Biochim. et Biophys. Acta, **5,** 1—9.
— 1950*a*. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembranen in Mais- und Hafer-Koleoptilen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **60,** 614—628.
— 1952. Mündl. Mitteilungen.

Overbeck, F., 1934. Beiträge zur Kenntnis der Zellstreckung. Z. f. Bot., **27,** 129—170.

Preston, R. D., 1946/1947. The fine structure of the wall of the conifer tracheid I and II. Proc. Royal Soc., **133** and **134.**

— 1948/1949. The fine structure of the wall of the conifer tracheid III and IV. Biochim. et Biophys. Acta, **2** and **3.**

Preston, R. D., and Wardrop, A. B., 1949. The submicroscopic organization of the walls of conifer cambium. Biochim. et Biophys. Acta, **3,** 549—559.

Priestley, J. H., Scott, L. I., and Malins, M. E., 1933. A new method of studying cambial activity. Proc. Leeds Phil. Soc., **2,** 365—374.

Sanio, K., 1872. Über die Größe der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer. Jb. wiss. Bot., **8,** 401—420.

Sinnott, E. W., and Bloch, R., 1939. Changes in intercellular relationships during the growth and differentiation of living plant tissues. Am. Jour. Bot., **26,** 625—634.

Schoch-Bodmer, H., 1939. Beiträge zur Kenntnis des Streckungswachstums der Gramineen-Filamente. Planta, Arch. wiss. Bot., **30,** 168—204.

— 1945. Interpositionswachstum, symplastisches und gleitendes Wachstum. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **55,** 313—319.

Schoch-Bodmer, H., und Huber, P., 1945. Das Spitzenwachstum der Fasern bei *Linum perenne* L. Experientia, **1,** 327—328.

— — 1946. Wachstumstypen plastischer Pflanzenmembranen. Mitt. Nat. Ges. Schaffhausen, **21,** 29—43.

— — 1948. Fasergabelung durch Auftreten lokalisierter Wachstumsbezirke. Experientia, **4,** 1—6.

— — 1949. Über Flächenwachstum, insbesondere über Fasergabelung. Vierteljschr. Nat. Ges. Zürich, **94,** 188.

— — 1949*a*. Spitzenwachstum und Gabelbildung bei sekundären Fasern. SZF, **12,** 551—566.

— — 1951. Spitzenwachstum der Bastfasern bei *Linum usitatissimum* und *Linum perenne*. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **61,** 377—404.

Stecher, H., 1952. Über das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwände. Mikroskopie, **7,** 30—36.

Wardrop, A. B., and Dadswell, H. E., 1950. The swelling behaviour of conifer tracheids and the concept of a skin substance. Austr. Pulp and Paper Ind., **4,** 1—24.