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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 62 (1952)

Artikel: Wachstum und Zellanordnung im Sprossgipfel : erläutert am Beispiel des Springbrunnentypus von Microcycas

Autor: Schüepp, Otto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-43636

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

Wachstum und Zellanordnung im Sproßgipfel

erläutert am Beispiel des Springbrunnentypus von Microcycas

Von *Otto Schüepp*

(Botanische Anstalt der Universität Basel)

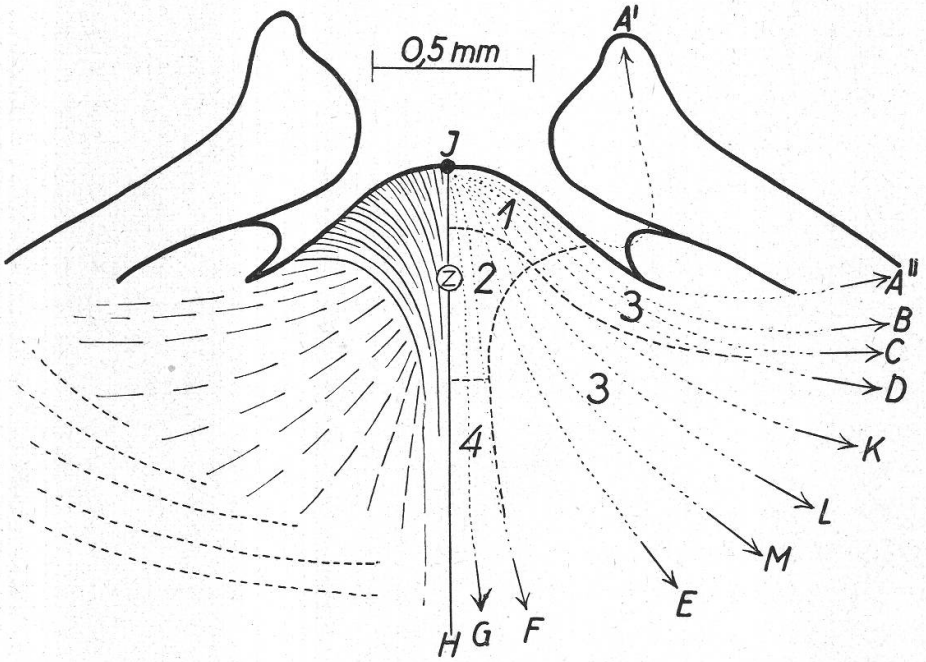
Eingegangen am 1. Juni 1952

Die Stämme der Cycadeen gehen hervor aus besonders großen Vegetationskegeln von eigentümlicher Struktur. Diese ist besonders charakteristisch ausgeprägt bei *Microcycas Calocoma* (Miq.) A. DC. Die schönen Mikrophotographien von Foster (1943, Fig. 5—12) stellen uns einen Typus des Scheitelwachstums vor Augen, der zu den geschichteten Vegetationskegeln der Angiospermen in scharfem Gegensatz steht. Wie Foster betont, ist die Struktur des Cycadeengipfels «unique» und «isolated» in der modernen Welt der Gefäßpflanzen und findet seine Analogien hauptsächlich bei gewissen Meeresalgen (l. c., S. 68).

Im Scheitelkegel herrscht Wachstum und infolge des Wachstums Bewegung; wir studieren den Scheitel im toten, fixierten Zustand und sehen eine «fächerförmige» Anordnung von Zellreihen, die links und rechts von der Axe aus gegen die Oberfläche des Scheitelkegels ausbiegen. Aber der Blick auf die Photographien Fosters weckt unwillkürlich den *Eindruck einer Bewegung,* der Bewegung der Wassertropfen in den Strahlen eines *Springbrunnens,* dessen Strahlen längs der Axe aufsteigen, sich ausbreiten und dann an der Oberfläche endigen (Figur 1, linke Hälfte). Aber der erste Eindruck täuscht; die Fächeranordnung geht nicht aus einer Springbrunnenbewegung hervor; doch ist die Anordnung der Zellen zweifellos eine Folge der Wachstumsverteilung, ein Ausdruck für das «*pattern of growth*» (Foster, S. 69).

Auffällig ist im Scheitel von *Microcycas* die Verbindung zweier entgegengesetzter Zellanordnungen (Foster, S. 56): beide lassen sich beschreiben durch Bewegungen unseres Auges, das mit seinem Blick den Zellreihen entlang gleitet. Von der Oberfläche her sehen wir die Strahlen des Fächers in der Tiefe gegen die Axe hin «*konvergieren*», während seitlich an der Basis des Scheitelkegels gleichsam Strahlen von einem Zentralpunkt *Z* (Figur 1) aus *divergieren.* Die beiden Typen der Zellanordnung stoßen an der Figur 1 rechts dargestellten Grenze zwischen den axialen Zonen 1, 2 und 4 gegenüber den peripheren Zonen 3 ziemlich unvermittelt aufeinander.

Die ganze Struktur des Stammes mit seinen Blättern geht hervor aus dem Scheitelkegel, der bei *Microcycas* den ansehnlichen Durchmesser von 1 mm erreichen kann. Von seinen Randpartien werden Blätter gebildet; der Scheitelkegel regeneriert sich aus dem *Scheitelpunkt,* dem «*Vegetationspunkt*» im engern Sinne, oder dem «*Initialpunkt*» *J*. Dieser wird durch das Wachstum der darunterliegenden Stammpartien im Raume langsam aufwärts geschoben; wir werden aber unsere Aufmerk-



Figur 1 (vgl. Foster, 1943, Fig. 1—3, 7)
Medianschnitt durch den Sproßgipfel von *Microcycas Calocoma*
Vergrößerung 1/2
Links: Leitlinien der Zellanordnung, im Scheitelkegel Springbrunnen, anschließend gegen den Zentralpunkt *Z* konvergierende kurze Längsreihen, an der Basis kurze Querreihen. Rechts: Zonen: 1 Initialzone, 2 zentrale Mutterzellen, 3 periphere Zonen, 4 Rippenmeristem, und Verschiebungskurven, ausgehend vom Initialpunkt *J*. *JA'* für Blattspitzen, *JA''* für Blattachseln, *JB* bis *JH* für Stammgewebe

samkeit auf diesen Scheitelpunkt fixieren, von ihm aus die ganze Wachstumsbewegung verfolgen, ihn als den «*Quellpunkt*» betrachten, aus dem wie bei einer Wasserquelle ein Bächlein hervorströmt, das wachsend zum Strome wird, der sich in viele Arme verteilt. Das Material an Aminosäuren und Eiweiß und Kohlenhydraten strömt aus den Blättern durch den Stamm herzu; es wird an Ort und Stelle in den Zellen am Quellpunkt und den Zellen unterwegs auf der Strombahn assimiliert, zur Vermehrung und zum Wachstum der Zellen verwendet und nun als organisiertes Zellmaterial in die Wachstumsbewegung einbezogen. *Wir wählen in Gedanken als Beobachter unsern festen Standort auf der höchsten Stelle des Scheitelkegels* und beobachten und beschreiben die

Wachstumsbewegung als Bewegung der Punkte von diesem Quellpunkt hinweg auf verschiedenen «*Verschiebungskurven*» *JA* bis *JH* (Figur 1, rechte Hälfte).

Eine dieser Verschiebungskurven ist die Linie *JH* als Axe des Rotationskörpers, welchen der Stammscheitel innerhalb der jüngsten Blattanlagen darstellt. Bei der Hervorwölbung der Blattanlagen gelangen Punkte der Oberfläche abwechselnd auf die Blattspitzen und in die Blattachseln, so daß die Verschiebungskurve *JA* sich von der Basis des Scheitelkegels an aufspaltet zwischen *JA'* für die Blattspitzen und *JA''* für die Blattachseln. Wir betrachten im weitern nur den Gipfel und die darunter liegenden innern Stammpartien, soweit sie als Rotationskörper gelten dürfen. Die äußeren Verschiebungskurven *JB, JC* und *JD* verlaufen im domförmigen Scheitelteil, ähnlich wie die Oberflächenkurve, konvex nach außen; die innern *JE, JF* und *JG* zeigen abnehmende Krümmung und nähern sich der geraden Axe. Im untern Teil des Scheiteldomes, dem Teil, aus dem sich in spiraliger Folge die Blattanlagen erheben werden, wird sein Umriß konkav; die Oberflächenkurve setzt sich als konkave Verbindungslinie der Blattachseln *JA''* fort und bezeichnet den schüsselförmigen Boden der Scheitelgrube des Stammes, in welche der Scheitelkegel eingesenkt scheint. Entsprechend werden auch alle innern Verschiebungskurven *JB* bis *JG* in ihrem weitern Verlauf konkav gegen die Stammoberfläche.

In Anlehnung an Foster (Fig. 1—3) unterscheiden wir verschiedene Zonen (unsere Figur 1, rechte Hälfte). Zone 1 als «*Initialzone*», Zone 2 der «*zentralen Mutterzellen*» und Zone 4 des «*Rippenmeristems*» setzen das Gebiet der fächerförmigen oder springbrunnenähnlichen Zellanordnung zusammen; in den äußern und innern Zonen 3, den «*peripheren Zonen*», finden wir die vom Zentralpunkt *Z* aus divergierenden Zellreihen. Die Zonen unterscheiden sich aber wesentlich auch in ihrer histologischen Beschaffenheit. Die Initialzone 1 ist zusammengesetzt aus relativ kleinen, schwach vacuolisierten, dünnwandigen, großkernigen Urmeristemzellen. Die nach innen anschließenden zentralen Mutterzellen in Zone 2 zeichnen sich aus durch größeres Volumen, stärkere Vacuolisierung und verdickte Seitenwände (Foster, Figur 6). Die Fortsetzung nach unten, das Rippenmeristem in Zone 4, bildet die zentralen Partien des Markes. Von den peripheren Zonen 3 ist der äußere oder oberflächliche Anteil ausgezeichnet durch besonders kleine, dünnwandige Zellen mit dichtem, stark färbbarem Inhalt, als ein typisches «*Flankenmeristem*». Foster bezeichnet es (S. 65) als das am ausgeprägtesten «undifferenzierte» und am meisten «embryonale» Gewebe des Scheitels. Es ist das Gewebe, wo die Funktion der Zellvermehrung am ausgeprägtesten vorherrscht gegenüber den Erscheinungen des Streckungswachstums der Zellen, und das Gewebe, aus dem unmittelbar die Blattanlagen sich emporwölben.

Die Unterscheidung der Zonen ergibt sich unmittelbar aus der Betrachtung der Photographien Fosters. Die Bedeutung dieser Unterschiede ist nach zweierlei Gesichtspunkten zu diskutieren, nach den verschiedenen *Entwicklungsstufen,* welche von individuellen Zellen und ihren Nachkommen im Fortschreiten der Umwandlung aus Meristemzellen in Dauergewebe *nacheinander* durchlaufen werden, einerseits und nach den verschiedenen *Entwicklungsrichtungen,* welche von den unter sich gleichen Zellen des Urmeristems auf dem Wege zur Ausbildung verschiedener Dauergewebe *nebeneinander* durchlaufen werden. Der Blick auf Zonengrenzen und Verschiebungskurven in unserer Figur 1 rechts sagt: Längs der Verschiebungskurven *JH, JG* und *JF* finden wir Zellen, die aus dem Zustand des Urmeristems sich verwandeln in die größeren, dickwandigen «zentralen Mutterzellen» und später durch das Stadium des Rippenmeristems ins Mark übergehen. Längs der Verschiebungskurven *JA* und *JB* finden wir Urmeristemzellen, welche durch Überwiegen von Synthese der Cytoplasma- und Kernsubstanzen und durch Überwiegen der Teilung gegenüber dem Wachstum der Wände und der Zunahme der Vacuolen in den Zustand des Flankenmeristems übergehen und dann zur Bildung der Blattanlagen verwendet werden. Längs der Verschiebungskurven *JC, JD* bis *JE* finden wir Urmeristemzellen, welche, teilweise durch das Stadium der zentralen Mutterzellen hindurch, die divergierenden Zellreihen eines Rippenmeristems hervorbringen, aus denen der Hauptteil des Stammgewebes in Rinde, Gefäßbündelzylinder und äußerm Mark entsteht.

Wenn wir uns als Beobachter auf den Scheitelpunkt *J* gestellt denken, so führen von da aus die Verschiebungskurven räumlich nach verschiedenen Richtungen auseinander. Man kann sagen, daß die Wahl des Standortes für Beobachtung und Beschreibung willkürlich sei und von da aus den Verschiebungskurven keine größere Bedeutung beigelegt werden dürfe. Wichtiger ist, daß wir auf einer und derselben «*Verschiebungskurve*» Zellen antreffen, die auf dem *Wege der Umwandlung zu gleichen Zellen und Geweben verschieden weit fortgeschritten sind;* während andere Verschiebungskurven zu einem andern Entwicklungsziel hinführen. So rechtfertigt sich die Wahl des Initialpunktes *J* als Ausgangspunkt für alle Beschreibung der Wachstumsprozesse im Scheitelkegel und in den jungen Stammgeweben. Die «Verschiebungskurven» lenken unsern Blick auf die «*Entwicklungsreihen*» der Zellen.

Die Verschiebungskurven sind in den Photographien der Längsschnitte durch den Scheitel von *Microcycas* nicht unmittelbar zu sehen, wie etwa die Strahlen des Springbrunnens oder die außen anschließenden divergierenden Zellreihen. Es ist uns aber klar, daß wir das fixierte Bild als Momentphotographie eines Körpers zu betrachten haben, der in starker innerer Bewegung begriffen ist, während seine äußern Umrisse scheinbar still stehen. Die Zellen im Innern wachsen; aber ihre

Umrisse werden im Gesamtbild immer wieder durch ähnliche ersetzt, so daß bei flüchtigem Zusehen auch der innere Zustand stationär erscheint. Eine ruhig brennende Kerzenflamme ist auch ein Bild einer solchen stationären Bewegung, in welcher die einzelnen Kohlenstoffatome nach unsichtbaren Verschiebungskurven die Zustände des kalten Innern der Flamme, des leuchtenden Kegels und des schmalen blauen Randsaumes von CO durchwandern.

Die Zonengrenzen unserer Figur 1 werden von den Verschiebungskurven unter verschiedenen rechten oder auch schiefen Winkeln geschnitten. Diese unterscheiden sich dadurch von den Richtungspfeilen in den Figuren 1 bis 3 von Foster, welche teils die bevorzugten Wachstumsrichtungen und teils Verschiebungsrichtungen andeuten wollen. Foster zeichnet in der Zone 2 der zentralen Mutterzellen Verschiebungspfeile basalwärts in der Richtung der basalwärts konvergierenden Zellreihen und anschließend rechtwinklig dazu in Zone 3 Verschiebungspfeile in der Richtung der nach Basis und Flanken hin divergierenden Zellreihen. Unsere Verschiebungskurven *JE* und *JF* liegen als Resultierende im Winkel zwischen den beiden von Foster angegebenen Verschiebungsrichtungen.

Wir können nun die gestellte Aufgabe genauer definieren: Es handelt sich darum, ein bewegliches, in Stadien zerlegbares Bild einer Wachstumsbewegung zu entwerfen, das möglichst einfach, anschaulich, in sich selber geschlossen und widerspruchsfrei ist und das alle wesentlichen Züge, die an *Microcycas* beobachtet werden, in sich zusammenfaßt.

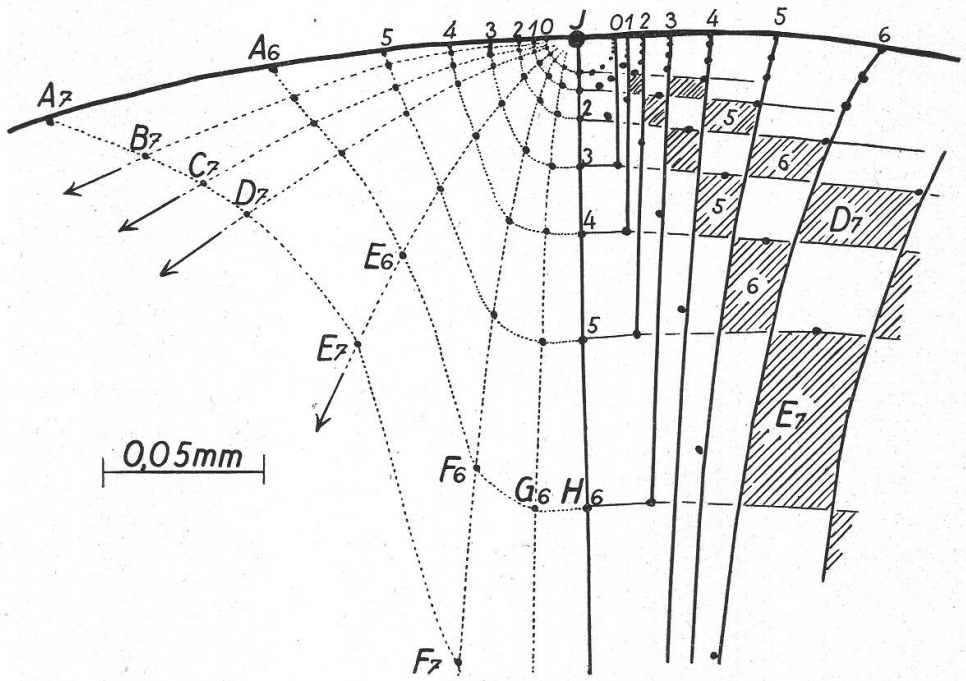
Verschiebungskurven und Zuwachszonen

Die Figuren 2, 3 und 5 erläutern in ihren linken Hälften durch Verschiebungskurven und Zuwachszonen das Wachstum im Scheitelkegel. Sie sind gezeichnet in abnehmender Vergrößerung, im Verhältnis der Maßstäbe wie 5 : 2 : 0,5. Die zugehörigen Maßzahlen der Tabelle 1 sind alle umgerechnet auf den Maßstab 1 der Figur 4, und diese entspricht in der Originalzeichnung Fosters Photographie Figur 9 in 185facher Vergrößerung. Unsere Figur 5 ist ferner zu vergleichen der linken Hälfte von Fosters Photographie Figur 7 in 53facher Vergrößerung.

Unsere Figuren enthalten sehr bestimmte Annahmen über Wachstumsgrößen und Wachstumsrichtungen, viel bestimmtere Annahmen, als man aus den vorliegenden Photographien Fosters ableiten kann. Ich kann also nicht sagen, daß durch die Schemata das Wachstum des Scheitels von *Microcycas* beschrieben werde, sondern nur, daß dadurch das Wachstum eines *gedachten idealen Scheitels* dargestellt wird. Nach wiederholten Versuchen mit Rechnung, Konstruktion und Messung ist die Figurenreihe 2 bis 5 entstanden, welche das Wachstum eines idealen

Scheitelkegels so exakt darstellt, daß der *Zusammenhang der Wachstumserscheinungen unter sich* genau erfaßt werden kann. Es wird sich zeigen, daß dadurch die Tatsachen, die in Mikrotomschnitten durch fixierte Scheitel von *Microcycas* vorliegen, besser verständlich werden.

Auf den Verschiebungskurven *JA* bis *JH* sind Punkte 0 bis 13 markiert, durch welche die *Geschwindigkeit der Verschiebung* vom Scheitelpunkte *J* hinweg und durch deren Abstände die *Wachstumsgeschwindigkeit* dargestellt wird. Die Ausgangspunkte 0 0 0 sind willkürlich auf einem kleinen Halbkreis um den Scheitelpunkt *J* angenom-



Figur 2
Vergrößerung 5
Links: Schema der Verschiebungskurven *JA* bis *JH* und der Zuwachskurven 0—0 bis 7—7. Rechts: Schema der Antiklinen $A_0\,G_3$, $A_1\,G_4$ ... und der Periklinen $H_0\,D_4$, $H_1\,D_5$ ..., dazwischen Felder *D* und *E* schraffiert

men. Durch die Wahl der Punkte 1 1 1 auf einer Ellipse um *J* sind bereits Annahmen über die Zeiteinheit, mit der wir die Wachtumsbewegung messen, und über die Unterschiede des Wachstums in verschiedenen Richtungen von *J* aus gemacht. Der Größenordnung nach entspricht die gewählte Zeiteinheit ungefähr einer Zellteilungsperiode im Urmeristem oder vielleicht einem Zehntel des Plastochrons der Blattbildung längs der Grundspirale.

Wir nehmen an, daß sich in einer Zeiteinheit der Punkt A_0 der Oberfläche nach A_1 verschiebt, also aus dem Abstand 20 in den Abstand 28 vom Scheitel. Der Wachstumsquotient *q* beträgt 1,4 ($20 \cdot 1{,}4 = 28$). Auch der Abstand der Punkte A_0—A_1 wächst im gleichen

Maße ($8 \cdot 1{,}4 = 11{,}2$). Gleichzeitig wächst längs der Axe der Abstand JH_0 zu JH_1 und JH_2 von 20 auf $20 \cdot 1{,}6 = 32$ und weiter um $12 \cdot 1{,}6 = 19{,}2$ auf 51. Diese Zahlen sind mit ihrer Fortsetzung zusammengestellt in Tabelle 1. Längs der Oberfläche lassen wir das Wachstum sich beschleunigen, die Quotienten ansteigen von 1,4 bis auf 1,7 pro Wachstumsschritt. Längs der Axe lassen wir die Quotienten abnehmen von 1,6 allmählich bis auf 1,1. Längs der mittleren Verschiebungskurve *JE* folgt einer raschen Abnahme des Quotienten auf 1,3 ein Wiederansteigen bis auf 1,7. Das Ergebnis für die Längen von *J* aus gemessen zeigen die Kurven von Figur 6 links im logarithmischen Maßstab. Von Zeit 0 bis 4 bleibt die Oberflächenlänge *JA* mehr und mehr im Rückstand gegenüber der Axenlänge *JH*. Bis zum Zeitpunkt 10 hat die Oberflächenlänge die Axenlänge wieder eingeholt und überschreitet sie. Die Länge *JE* bleibt hinter der Axenlänge *JH* zurück, um sie erst nach Zeitpunkt 12 wieder einzuholen.

Wir verbinden unter sich unsere Ausgangspunkte A_0, B_0 bis H_0 und ebenso A_1 bis H_1 und so fort durch die *Zuwachslinien* 0, 1 . . . bis 13. Während die Initialzone innerhalb A_0H_0 sich ausdehnt auf A_1H_1, wächst die *Zuwachszone* 0—1 heran auf die Größe 1—2, die Zone 1—2 auf 2—3 und so fort. Die Verschiebungskurven teilen die Zuwachszonen in einzelne Abschnitte, deren Breitenwachstum nach den in Tabelle 1 zusammengestellten Maßen übersichtlich dargestellt ist in den Wachstumskurven von Figur 6 rechts. Hervorzuheben ist das langsame Wachstum des an die Axe anstoßenden Abschnittes *GH*. In Scheitel-

Tabelle 1

Längenmaße in den Figuren 2 bis 7, 11 bis 13, 15 und 16

Alle Maßzahlen sind umgerechnet auf Millimeter der Originalzeichnung zu Figur 4

l Längen, Δ Längenunterschiede, *q* Wachstumsfaktoren

Verschiebungskurven

Nr.	*JA l*	Δ	*q*	*JD*	Δ	*JE*	Δ	*q*	*JH*	Δ	*q*
0	20			20		20			20		
1	28	8	1,4	29,5	9,5	32	12	1,6	32	12	1,6
2	39	11	1,4	41	11,5	46	14	1,3	51	19	1,6
3	55	16	1,5	56	15	65	19	1,4	80	29	1,55
4	80	25	1,6	80	24	92	27	1,4	125	45	1,45
5	121	41	1,65	113	33	130	38	1,4	190	65	1,45
6	191	70	1,7	161	48	183	53	1,4	284	94	1,45
7	311	120	1,7	229	68	257	74	1,4	421	137	1,45
8	515	204	1,7	334	105	375	118	1,6	620	199	1,45
9	851	336	1,65	524	190	553	178	1,6	909	289	1,45
10	1389	538	1,6	844	320	856	303	1,7	1300	391	1,35
11	2223	834	1,55	1454	610	1371	515	1,7	1789	489	1,25
12				2674	1220	2143	772	1,5	2376	587	1,2
13						3147	1004	1,3	3022	646	1,1

Zuwachskurven

Nr.	*AD*	*DE*	*EF*	*FG*	*GH*
0	4,8	6	7	6,5	6,7
1	8	10,5	11	9,5	9,5
2	13	15	18	14	13
3	18	25	31	19	18
4	29	38	49	24	23
5	44	50	78	35	29
6	70	72	140	42	35
7	120	102	206	54	40
8	190	160	290	65	60
9	300	215	420	70	75
10	820	390	460	80	90
11	1640	720	530	135	130
12		1520	640	170	190
13			940	360	280

Periklinen Antiklinen

Nr.	$H_n D_{n+4}$	$H_n E_{n+2}$	$A_n G_{n+3}$
0	70	34	79
1	110	50	121
2	155	68	184
3	200	90	292
4	285	114	425
5	425	145	615
6	690	190	900
7	1180	245	1260
8	2440	340	1740
9		600	2420
10		1060	3440

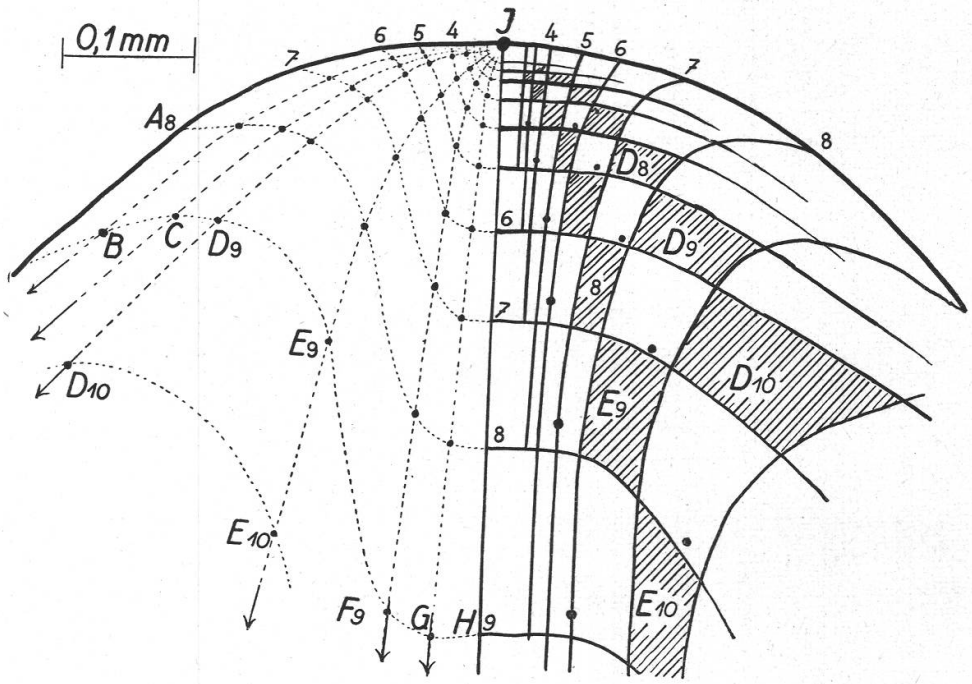
Vierecke *D* Vierecke *E*

Nr.	periklin	antiklin	periklin	antiklin
3			15	18
4	24	12	22	24
5	35	18	29	38
6	48	24	35	56
7	70	36	50	107
8	105	55	65	140
9	190	95	120	190
10	335	155	180	220
11	620	230	400	250
12	1480	340	820	340
13			1120	500

Rotationsradien

Nr.	ϱA	ϱE
0	20	16
1	28	24
2	39	32
3	55	47
4	80	64
5	120	85
6	188	120
7	290	155
8	490	200
9	730	245
10	1180	320
11	1940	490
12		880
13		1460

nähe schneiden sich unsere Zuwachskurven annähernd rechtwinklig mit den Verschiebungskurven. Durch das Zurückbleiben der Punkte auf den Linien *JD* und *JE* gegenüber den Punkten der Oberfläche *A* und



Figur 3
Vergrößerung 2. Gleiche Konstruktion wie Figur 2

der Axe *H* kommt es zu ausgeprägt schiefen Schnitten. Die Stücke *AD* der Zuwachslinien verlängern sich stark und drehen sich so, daß sie die Oberfläche unter immer spitzeren Winkeln erreichen. Die Stücke *EF*

der Zuwachslinien drehen sich vorübergehend in den Lagen 8 bis 10 annähernd parallel zur Axe, nachher kehren sie unter verringertem Wachstum wieder in die Querlage zurück.

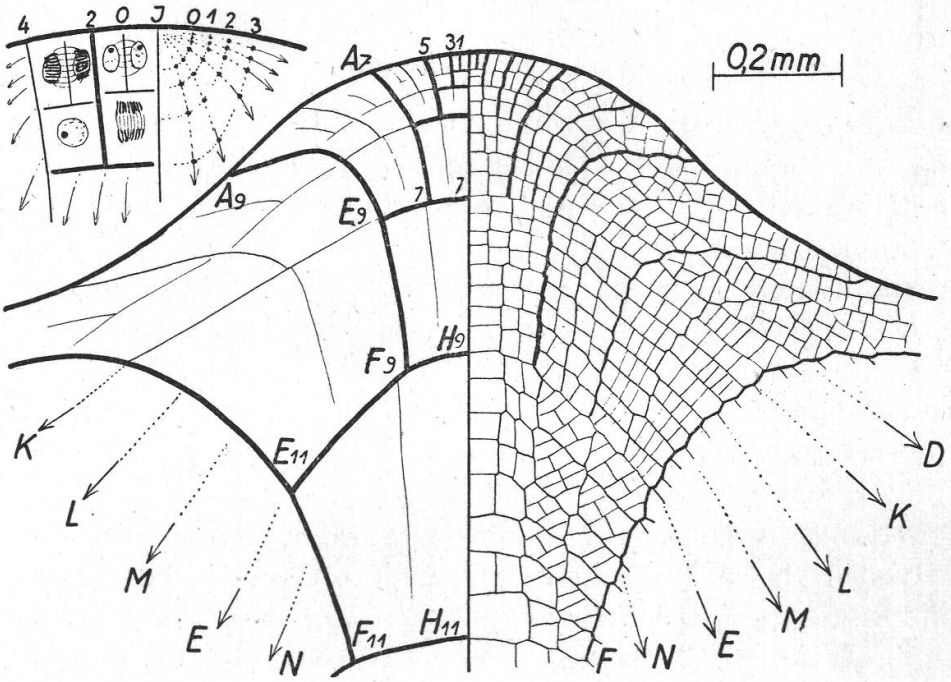
Von den genannten Besonderheiten unseres Schemas sind für das Zustandekommen eines Springbrunnentypus der Zellanordnung wesentlich das *Überwiegen des axialen Längenwachstums JH gegenüber dem Oberflächenwachstum JA* und in geringerem Maße das Überwiegen dieses Oberflächenwachstums gegenüber dem Breitenwachstum *GH* quer zur Axe. (Ließe man umgekehrt das Oberflächenwachstum *JA* vorherrschen gegenüber dem Axenwachstum *JH,* so müßte ein Scheitel mit schichtenförmiger Zellanordnung entstehen; das soll aber in dieser Arbeit nicht weiter verfolgt werden.)

Der Halbkreis 0 0 der Initialzone verwandelt sich in die Ellipsen 1 1, 2 2, 3 3. Durch das rasche Vorrücken der Punkte *A* und das Zurückbleiben von *D* und *E* entsteht in den Schritten 7 bis 9 die Gestalt eines Hutpilzes; sie umfaßt nach Figur 1 die Initialzone und die Zone der zentralen Mutterzellen nach Foster. Die Beschleunigung des Wachstums auf den Verschiebungskurven *D* bis *E* und die gleichzeitige Abnahme des Wachstums in der Zuwachslinie zwischen *E* und *F* ergeben für die Zuwachszonen 12 und 13 einen Übergang zu einfacher Schüsselform. Die Figuren 4, 5 und 7 von Foster lassen vermuten, daß diese Schüsselform der Zuwachszonen sich noch weiter ausprägen wird unter Überwiegen des Breitenwachstums *AB* ... bis *H* der Zuwachszonen gegenüber dem Längenwachstum *JH* der Stammaxe.

Durch Verschiebungskurven und Zuwachszonen können wir wohl eine Wachstumsbeschreibung des Scheitelkegels geben; aber wir sehen diese Kurven nicht in den Photographien der Längsschnitte. Dort sind es andere Linien, die das Bild beherrschen, die Periklinen und die Antiklinen.

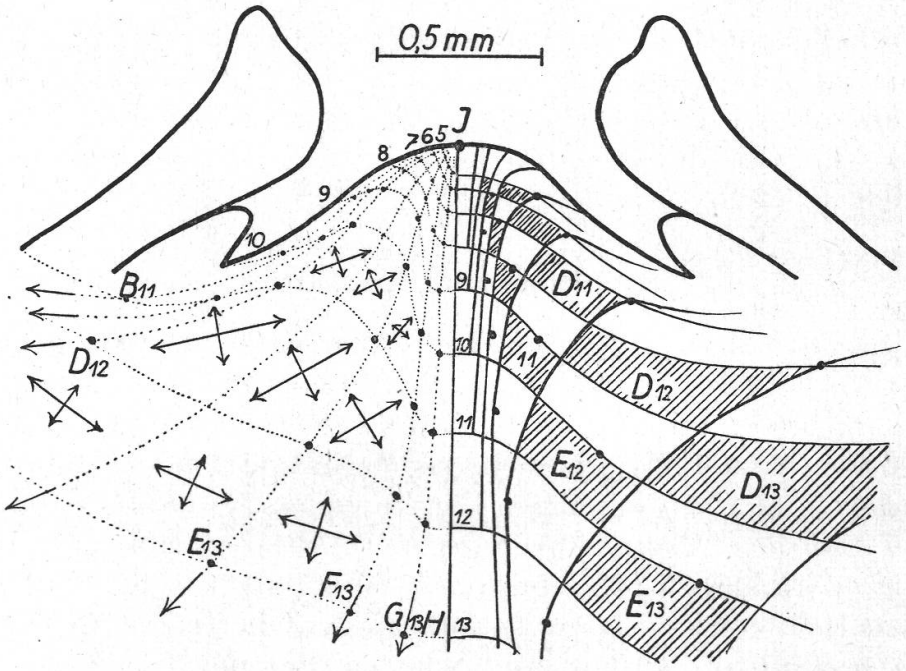
Periklinen und Antiklinen

Während Nägeli versuchte, das Wachstum in den Sproßspitzen aus dem Verhalten der einzelnen Zellen, namentlich der Scheitelzellen, herzuleiten, stellte sich Sachs (1878—1882) auf den umgekehrten Standpunkt: «Versucht man, sich das Verhältnis beider Vorgänge, des Wachstums und der Zellteilung klarzumachen, so ist vor allem festzuhalten, daß das Wachstum die primäre, die Zellteilung dagegen die abhängige sekundäre Erscheinung ist.» Wir haben in den Figuren 2, 3 und 5 eine Darstellung des Wachstums an der Oberfläche und im Innern gegeben und sollen also im Sinne von Sachs daraus die Darstellung des Zellnetzes ableiten. Weil die Zellwände in Scheitelnähe sich nach Foster Figuren 7—11 vorwiegend als *Antiklinen* senkrecht zur Oberfläche oder als *Periklinen* parallel zur Oberfläche einstellen, verfolgen



Figur 4

Links oben: Vergrößerung 5. Schema der T-Teilungen in der Initialgruppe. Hauptfigur, Vergrößerung 1, links der Axe: Antiklinen durch die Oberflächenpunkte A_1, A_3, A_5 ... und Periklinen durch die Punkte der Axe H_1, H_3, H_5 ... bilden wachsende und ineinandergeschachtelte umgekehrte T-Figuren, dazwischen dünn ausgezogen einige weitere Aufteilungen. Rechts der Axe: Vollständiges Zellnetz durch weitere Aufteilung der Felder links der Axe

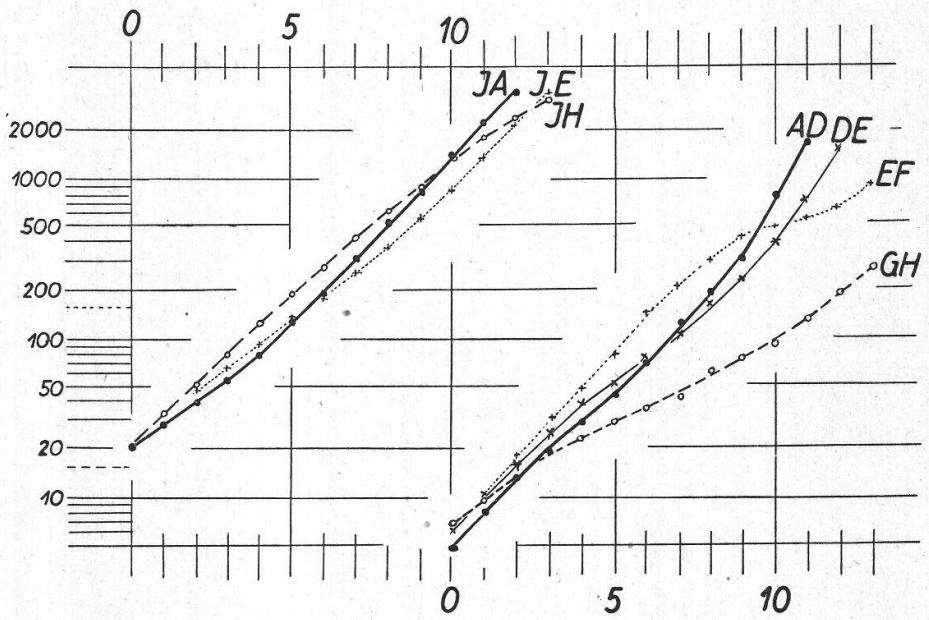


Figur 5

Vergrößerung 1/2. Gleiche Konstruktion wie Figuren 2 und 3
Die Doppelpfeile bedeuten Lage der maximalen und minimalen Wachstumsrichtung in den äußern Zuwachszonen

wir mit Hilfe unseres Wachstumsschemas die Verschiebung derselben im Laufe des Wachstums.

Die Zuwachslinien $A_0\ H_0$ bis etwa $A_3\ H_3$ sind Antiklinen, die senkrecht zur Oberfläche beginnen und im Innern so umbiegen, daß sie auch die Axe senkrecht kreuzen. Wir zeichnen rechts in Figur 2 Antiklinen $A_0\ G_3$, $A_1\ G_4$, $A_2\ G_5 \ldots A_n\ G_{n+3}$, welche als Tangenten an die Zuwachslinien ebenfalls senkrecht zur Axe beginnen, dann aber in gleicher Richtung weiterlaufen und als *axenparallele Antiklinen* im Innern des Scheitelkegels endigen. Die Oberflächenpunkte A entfernen sich rascher vom Scheitelpunkt J als die innern Endpunkte G von der

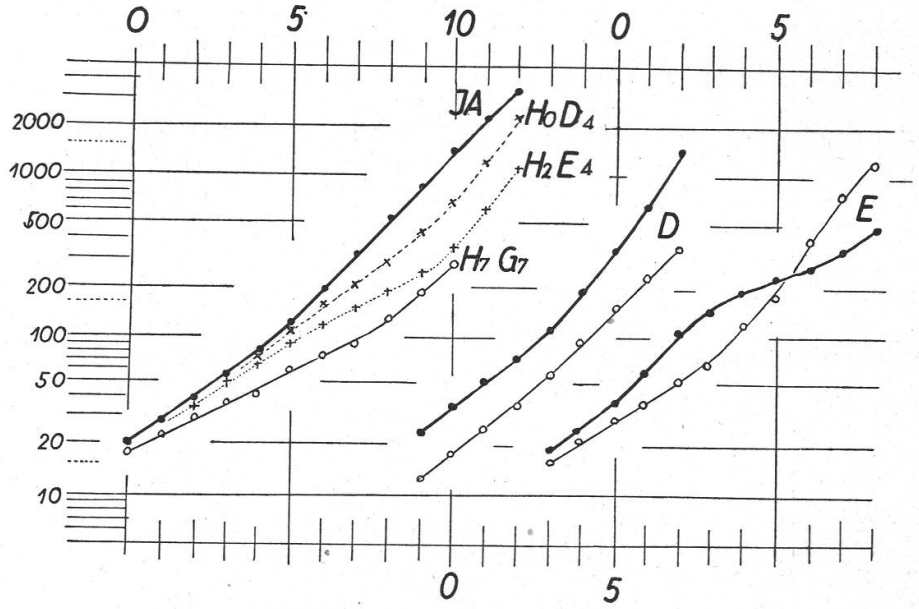


Figur 6 (vgl. Tabelle 1)
Kurven der relativen Wachstumsgeschwindigkeit. Links: Länge der Verschiebungskurven *JA, JE* und *JH*. Rechts: Breitenwachstum von Abschnitten der Zuwachskurven zwischen *A* und *D, D* und *E, E* und *F, G* und *H*

Axe; also biegen die axenparallelen Antiklinen gegen die Oberfläche auseinander wie die Strahlen eines Springbrunnens. Das Zurückbleiben der Punkte auf der Verschiebungskurve E gegenüber den Punkten A der Oberfläche bewirkt, daß das seitliche Ausbiegen der antiklinen Strahlen noch schärfer hervortritt.

Weiter zeichnen wir *Periklinen* $H_0\ D_4$, $H_1\ D_5 \ldots H_n\ D_{n+4}$, welche in der Nähe des Scheitels sich mit den Antiklinen rechtwinklig schneiden. Figur 3 zeigt, wie diese Periklinen die konvexe Krümmung der Scheitelfläche mitmachen. Figur 5 zeigt, wie die älteren Periklinen nahe der Axe konvex gekrümmt sind wie die Mitte des Scheitelkegels, während sie entfernt von der Axe konkav werden wie die Basis des Scheitelkegels.

Es ist von Interesse, das Wachstum der Periklinen mit dem Wachstum der Oberfläche zu vergleichen. Dazu dienen Messungen, die in Tabelle 1 aufgezeichnet und in Figur 7 links graphisch dargestellt sind. Die Kurve für die Oberflächenabschnitte JA ist aus Figur 6 wiederholt (schwarze Punkte, kräftig ausgezogene Kurve). Fast gleiche Länge mit JA hat die Perikline $H_0\,D_4$; wir verfolgen ihr Wachstum in der zweiten Kurve (schiefe Kreuze und gestrichelte Kurve); es bleibt mehr und mehr hinter dem Oberflächenwachstum zurück. Wenig kürzer als JA_4, aber tiefer im Innern gelegen, ist zu Beginn der Periklinenabschnitt



Figur 7 (vgl. Tabelle 1)
Kurven der relativen Wachstumsgeschwindigkeit. Links: Oberfläche und zugeordnete Abschnitte von Periklinen. Mitte: Periklinen (dick) und Antiklinen (dünn) der Vierecke D in Figuren 2, 3 und 5. Rechts: Antiklinen (dick) und Periklinen (dünn) der Vierecke E in Figuren 2, 3 und 5

$H_2\,E_4$ (aufrechte Kreuze, punktierte Kurve); er bleibt im Wachstum noch mehr hinter der Oberfläche zurück. Von A_4 aus führt uns die Antikline zu dem tief unten gelegenen Stück Perikline $H_7\,G_7$ (kleine Kreise, dünn ausgezogene Kurve); dieser Periklinenabschnitt wächst weit langsamer als die Oberfläche. Das Wachstum von Oberfläche und Periklinen muß im Gesamtwachstum des Scheitelkegels aneinander angepaßt sein. *Die gegenseitige Anpassung der Periklinen* geschieht durch zwei Vorgänge: Die *Oberfläche,* die zwischen J und A_4 fast eben ist, *wölbt sich zur konvexen Scheitelkuppe* zwischen J und A_8, und die *Antiklinen divergieren* in zunehmendem Maße, so daß sie in immer spitzerem Winkel gegen die Oberfläche auslaufen.

Wachstum und Deformation einzelner Abschnitte

Zwischen Antiklinen und Periklinen in Scheitelnähe werden rechteckige Stücke abgegrenzt. Für einige derselben verfolgen wir Verschiebung, Wachstum und Deformation. Zwei Reihen sind in den Figuren 2, 3 und 5 durch Schraffur der Flächen hervorgehoben. Die äußere Reihe reicht mit ihren äußeren Ecken an die Verschiebungskurve *JD* heran. Sie beginnt in Figur 2 mit Rechtecken, deren perikline Seiten doppelt so lang sind wie die antiklinen Seiten. Das Verhältnis der Seiten ändert sich wenig bis zur Teilfigur 9 in Figur 3; von da ab beginnt das perikline Wachstum zu überwiegen, wie die Betrachtung der Stücke 11 und 12 in Figur 5 ohne weiteres erkennen läßt. In der Kurvendarstellung (Figur 7 Mitte) laufen die Linien für Periklinen (kräftig ausgezogen) und Antiklinen (schwach ausgezogen) von Zeit 4 bis 9 parallel; nachher divergieren sie durch verstärktes Wachstum der Antiklinen.

Die Vierecke, die wir betrachten, entstehen durch die Kreuzung perikliner und antikliner Leitlinien; unwillkürlich gleitet der Blick diesen Leitlinien entlang, im innern Bezirk von Figur 2 mehr den Antiklinen, im weitern Umkreis von Figur 5 mehr den Periklinen folgend. In keiner dieser Richtungen treffen wir Felder, die als jüngere oder ältere Wachstumszustände eines und desselben Gebietes zu betrachten wären; dafür müssen wir den Verschiebungskurven folgen, die vom Initialpunkt *J* ausgehen und *diagonal* durch die betrachteten Vierecke laufen.

Betrachten wir die Winkel, welche durch die diagonalen Verschiebungskurven der Vierecke *D* geschnitten werden, so verwandeln sich die rechten Winkel im Viereck D_4 in ausgeprägt stumpfe Winkel der Vierecke D_{12} und D_{13}; gleichzeitig werden die beiden andern Winkel jedes Vierecks spitz.

Zweitens betrachten wir die Reihe der Vierecke *E*, jeweils unterhalb der Punkte *E* unseres Schemas gelegen. Die Ausgangsform E_2 ist ein in antikliner Richtung gestrecktes Rechteck. Bis E_7 und E_8 überwiegt die antikline Wachstumsrichtung, von da ab die perikline Verbreiterung, die in E_{11} bis E_{13} zu einer überwiegend periklinen Längsstreckung führt. Die Kurven für das antikline Wachstum (Figur 7 rechts, dick ausgezogen) und das perikline Wachstum (dünn ausgezogen) kreuzen sich zwischen den Zeitpunkten 10 und 11. Im Verlaufe der Entwicklung findet ein *Wechsel der bevorzugten Wachstumsrichtung* statt, von antiklin zu periklin. Der Wechsel erfolgt beim Übertritt aus der axialen Zone 1 und 2 (Figur 1) der Initialzellen und zentralen Mutterzellen in die periphere Region 3.

Auch in den Vierecken *E* verändern sich die Winkel. Die von der Verschiebungskurve diagonal durchschnittenen Winkel werden in E_{10} und E_{11} spitz, in E_{13} wiederum rechtwinklig.

Die Wachstumsrichtungen

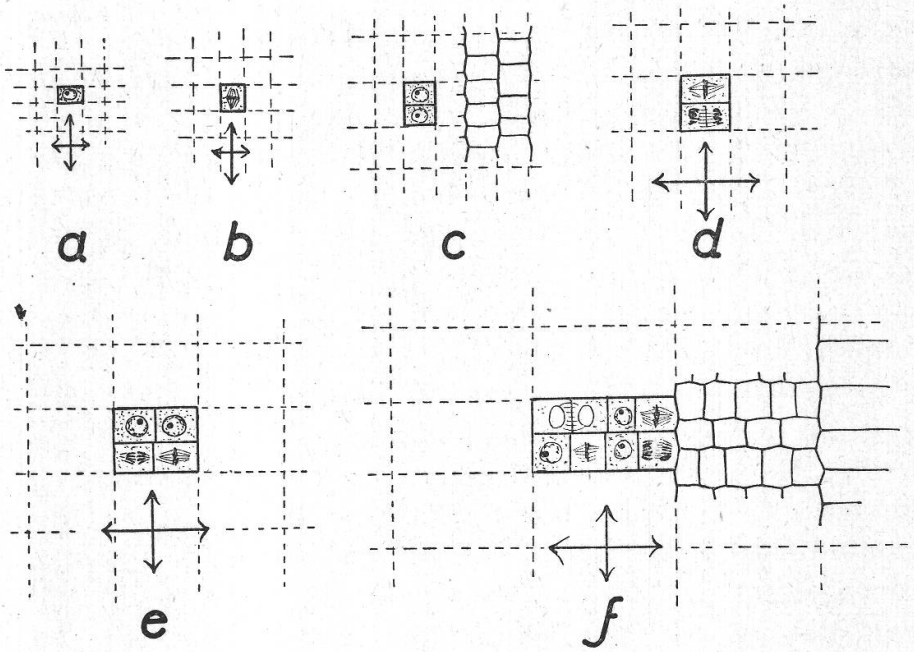
Verschiebungskurven und Zuwachslinien sind Mittel der geometrischen Konstruktion, durch welche wir die Beschreibung des Wachstumsvorganges anschaulich machen wollen. Periklinen und Antiklinen sind charakteristische Leitlinien im Zellnetz, die uns bei der Betrachtung der Schnittbilder unmittelbar in die Augen fallen; sie sollen uns als natürliche Markierung ermöglichen, Wachstum und Deformation einzelner Zellkomplexe festzustellen. Aus dem Wachstum und der Deformation haben wir auf die *Wachstumsordnung* zu schließen, auf die Veränderungen der Wachstumsintensität und der vorwiegenden Wachstumsrichtung von Ort zu Ort innerhalb des Scheitelkegels und von Zeit zu Zeit für einen Zellkomplex, der im Wachsen vom Initialpunkt hinweg durch das Gebiet des Scheitelkegels wandert. Die Frage, ob mehr der Ort und die von den benachbarten Gebieten ausgehenden Einflüsse die Art des Wachstums bestimmen oder ob mehr der zeitliche Ablauf der Vorgänge in einem Zellkomplex unabhängig von seiner Nachbarschaft bestimmend sei, können wir zunächst offen lassen. Wir beschreiben den Wechsel von Ort zu Ort und von Zeit zu Zeit.

Nahe der Axe, innerhalb der Verschiebungskurven F, vom Scheitel bis gegen Punkt H_{10}, herrscht das antikline Längenwachstum vor gegenüber dem periklinen Breitenwachstum. Nahe der Oberfläche überwiegt das antikline Wachstum unmittelbar beim Scheitelpunkt bis etwa zur Antikline durch Punkt A_4; außerhalb überwiegt das perikline Flächenwachstum gegenüber dem antiklinen Dickenwachstum. Zwischen Axe und Oberfläche fanden wir in der Richtung der Verschiebungskurven E überwiegend antiklines Wachstum bis E_{10}, das dann abgelöst wird durch überwiegend periklines Wachstum.

Figur 8 erläutert das Verhalten eines wachsenden und sich vermehrenden Zellkomplexes bei einem *Ersatz der größten durch die kleinste Wachstumsrichtung* ohne Drehung der Richtungen. Die Zellen sind aufgezeichnet auf ein *rechteckiges Wachstumsmuster,* dessen Abteilungen von Phase zu Phase um das $1{,}66 \cdot 1{,}2 = 2$fache wachsen, so daß auf jeden Wachstumsschritt eine Zellteilung kommt. Von Phase *a* bis *c* überwiegt das Höhenwachstum; die breiten Rechtecke in *a* strecken sich über die Quadrate in *b* zu hohen Rechtecken in *c*. Von Phase *c* bis *f* überwiegt das Breitenwachstum; die hohen Rechtecke in *c* vergrößern sich zu Quadraten in *d,* und diese werden wieder zu verbreiterten Rechtecken in *e* und *f*. Das Verhältnis der Wachstumsrichtungen kann symbolisch dargestellt werden durch gekreuzte Doppelpfeile; die Längen der Arme des Kreuzes verhalten sich gleich wie die Wachstumsfaktoren 1,66 : 1,2.

Phase *a* bis *c* zeigt in der Streckung und Teilung einer Zelle die Art der Verlängerung und der dieser Verlängerung untergeordneten

Verbreiterung einer Zellreihe. Figur 8 *c* rechts deutet an, daß in den benachbarten Zellreihen die Querwände unabhängig voneinander, also in verschiedener Höhe, eingefügt werden. Die Längswände zwischen den Zellreihen werden deshalb zickzackförmige Wandbrechungen erleiden, die wenig auffällig sind, solange als das Längenwachstum der Reihen ihr Breitenwachstum deutlich überwiegt. Mit Phase *d* hat das vorwiegende Breitenwachstum eingesetzt. Aus jeder Zelle einer Vertikalreihe geht bis Phase *f* eine aus acht Zellen gebildete Horizontalreihe hervor. In Figur 8 *f* rechts ist angedeutet, wie die ursprünglichen Längs-



Figur 8

Wachstumsmuster und Zellanordnung. *a* bis *c:* Bildung vertikaler Längsreihen durch vorwiegend vertikales Wachstum der Einzelfelder zwischen den punktierten Netzlinien. *c* bis *f:* Bildung kurzer horizontaler Querreihen von Zellen durch vorwiegend horizontales Wachstum der Felder zwischen den punktierten Netzlinien

wände der Vertikalreihen durch fortschreitende Wandbrechung in einen Linienzug verwandelt werden, der im gesamten Zellnetz wenig auffällig wird, während die Längswände der noch kurzen Querreihen bei geringer Brechung deutlich bleiben, jedoch je nach acht Zellängen durch andere, höher und tiefer gelegene Parallelen abgelöst werden. Das Zellnetz mit vorwiegend vertikalen Leitlinien (Phase *a* bis *c*) verwandelt sich in ein Zellnetz mit vorwiegend horizontalen Leitlinien (Phase *c* bis *f*).

Wir verstehen so das eigentümliche Zusammenstoßen zweier Zellanordnungen im Scheitel von *Microcycas* (F o s t e r , Figuren 7 und 8, unsere Figur 1). In den an der Axe gelegenen Zonen, Initialzone 1 und zentrale Mutterzellen 2, überwiegt das antikline Längenwachstum; in den anschließenden peripheren Zonen 3 überwiegt das perikline Breiten-

wachstum; die periklinen Zellreihen bleiben kurz (Foster, Figur 8). Bei der Betrachtung eines Übersichtsbildes in schwacher Vergrößerung (Foster, Figur 7) schließen sich für unser Auge unwillkürlich die kurzen periklinen Reihen in durchlaufende perikline Leitlinien zusammen, wie sie in unserer Figur 1 gezeichnet sind.

Foster sagt in der Erklärung seiner Figuren 1 bis 3: «The peripheral zone (3) ... originates from the edge of Zone 2.» Ich möchte den Ausdruck dahin abändern, daß im Randgebiet der Zone 2 eine fortschreitende Umwandlung aus Zone 2 zu Zone 3 stattfindet, und damit die Stetigkeit des Vorganges mehr betonen.

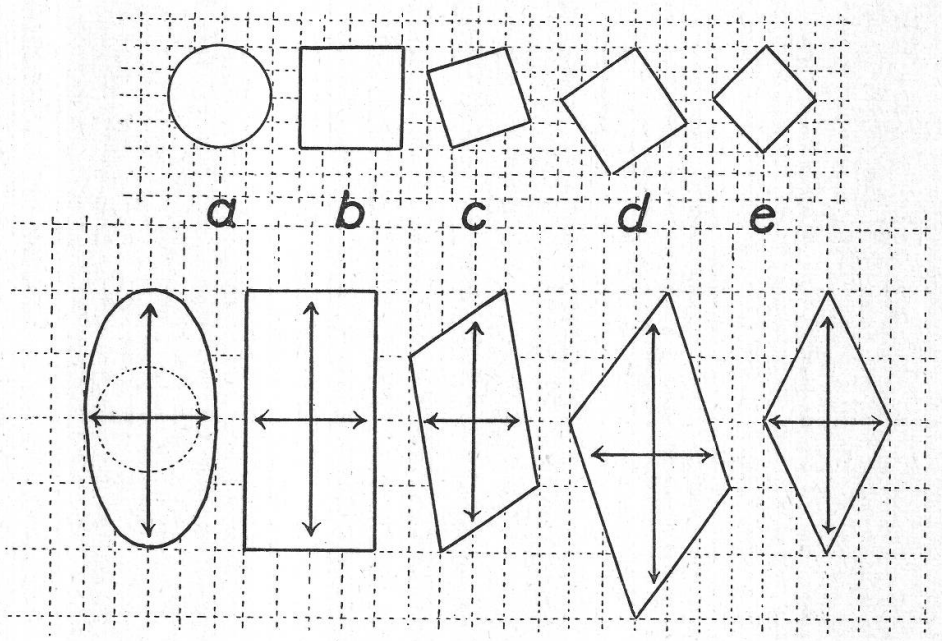
Neben dem Ersatz einer maximalen Wachstumsrichtung durch eine dazu senkrechte Richtung, in der vorher minimales Wachstum herrschte, müssen wir auch den Fall einer mehr oder weniger starken *Drehung der maximalen Wachstumsrichtung* in ihrer Auswirkung auf das Zellnetz betrachten. Dazu diene das Schema von Figur 9. Durch Wachstum der Breiten in einem Quadratnetz auf das 1,25fache und gleichzeitiges Wachstum der Höhen auf das 2,5fache entsteht ein Netz hoher Rechtecke. Der Kreis in der obern Reihe der Figuren wächst heran zu einer Ellipse unten links. Doppelpfeile gleich den Axen der Ellipse zeigen das Verhältnis der Wachstumsfaktoren an. Auf das Quadratnetz zeichnen wir Quadrate in vier verschiedenen Stellungen *b* bis *e*. Für Quadrat *b* blieben die Hauptrichtungen des maximalen und minimalen Wachstums unverändert; es verlängert sich zum Rechteck *b*. Die Quadrate *c* bis *e* stammen mit ihren Seitenrichtungen aus einer Wachstumsphase mit andern Hauptrichtungen; die neuen Hauptrichtungen sind gegenüber den alten gedreht um Winkel von 20°, 33° und 45°. Die vorwiegende Streckung erfolgt nun schief zu den Quadratseiten. Aus der Lage der Ecken im Quadrat- und Rechteckmuster wird klar, daß aus Quadrat *c* und *d* Rhomboide, aus Quadrat *e* ein Rhombus entstehen müssen.

Wo wir Zellen von typisch rhombischem oder rhomboidem Umriß antreffen oder wo zwischen den Leitlinien des Zellnetzes spitze und stumpfe Winkel hervortreten, sollen wir daraus Schlüsse ziehen auf die Lage der Hauptrichtungen des Wachstums. In Scheitelnähe herrscht bei *Microcycas* rechtwinklige Schneidung der Periklinen und Antiklinen. Entstehen daraus *rhombische Felder,* so folgt daraus maximales Wachstum in der Richtung der längeren Diagonale, der *Winkelhalbierenden des spitzen Winkels* (Figur 9 *e*). Entstehen Rhomboide (Figur 9 *c* und *d*), so liegt die Richtung des maximalen Wachstums ebenfalls innerhalb des spitzen Winkels, näher der längern Rhomboidseite.

Wenn schon das erste der beiden verglichenen Wachstumsstadien vom rechteckigen Umriß abweicht, so werden wir doch schließen, daß ein Winkel, der sich verkleinert, die Richtung des maximalen Wachstums einschließen wird. Aus solchen Erwägungen sind schätzungweise die Doppelpfeile in die peripheren Zonen von Figur 5 links eingetragen.

Die Hauptrichtungen des Wachstums decken sich weder mit Verschiebungskurven und Zuwachszonen noch mit Periklinen und Antiklinen. Innerhalb der Zuwachszonen 10—11 und 11—12 konvergieren die Richtungen kurzer Zellreihen gegen den Zentralpunkt *Z* (Figur 1). (Man vergleiche dafür die Photographien bei Foster, Figuren 7 u. 8, und die Richtungspfeile in seinen Figuren 1 bis 3.)

Die stärksten Verschiebungen vom Rechteck zum Rhomboid erfolgen nahe der Oberfläche zwischen Oberfläche und Verschiebungskurve



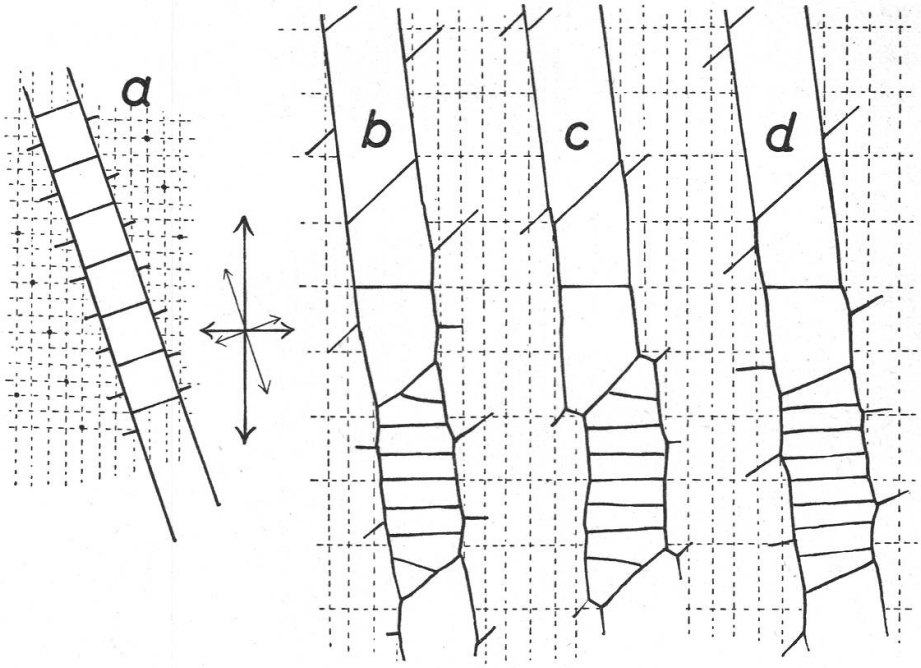
Figur 9

Obere Reihe: *a* Kreis, *b* bis *e* verschieden orientierte Quadrate in einem Quadratnetz. Untere Reihe: Vorwiegend vertikales Wachstum hat das Quadratnetz in ein Netz von Rechtecken verwandelt. Der Kreis wird zur Ellipse; aus den Quadraten entstehen verschieden geformte Parallelogramme. Die Doppelpfeile stellen durch die Längen vom Kreuzungspunkt ab das Verhältnis der Wachstumsfaktoren in der maximalen und minimalen Wachstumsrichtung dar

JD. Foster sagt über dieses Gebiet (Seite 65): «The origin of this „sub-zone" is traceable to the outer edge of the initiation zone. As shown clearly in median longisections, the curved cell-lineages (die Antiklinen) at this point bend sharply towards the flancs of the apex (fig. 7—11). In *terms of growth,* this is brought about by a *gradual shift* in the dominant plane of cell division, from periclinal through oblique to anticlinal wall-insertions.» Die Richtung der neuen Zellwände ist die Richtung des minimalen Wachstums. Wir sagen das gleiche wie Foster, wenn wir von der Richtung des maximalen Wachstums aussagen: Das scharfe Abbiegen der antiklinen Reihen gegen die Flanken des Scheitelkegels zeigt eine *allmähliche Drehung der Richtung des*

maximalen Wachstums an von der antiklinen Richtung in der Scheitelmitte gegen eine fast perikline Richtung an den Flanken des Scheitelkegels.

Wie es zum Ersatz einer Zellreihe durch kurze Zellreihen in wenig gedrehter Richtung kommen kann, soll die Figur 10 noch vollständiger erläutern. Figur 10 *a* zeigt eine Zellreihe, wie sie durch Wachstum im Sinne der dünn gezeichneten Doppelpfeile entstanden ist und sich fort-



Figur 10

Umformung einer Zellreihe aus Figur *a* durch Drehung der Wachstumsrichtungen von der Lage der dünnen Doppelpfeile in die Lage der dicken Doppelpfeile. Wachstum des Quadratnetzes der Figur *a* in das Netz aus Rechtecken der Figuren *b* bis *d*. *b* bis *d* zeigen von oben nach unten vergrößerte Zellen aus *a*, Aufteilung derselben in zwei bis acht Zellen durch Wände quer zur Richtung des maximalen Wachstums und Einführung von Wandbrechungen in Abhängigkeit von der Lage der Teilungswände in den Nachbarreihen

bildet. Wir untersuchen die Wirkung einer veränderten Wachstumsweise im Sinne der dicken Doppelpfeile. Dazu legen wir auf das Bild der Zellreihe in Figur *a* ein Quadratnetz mit gedrehter Seitenlage, lassen dieses Quadratnetz wachsen zum rechteckigen Muster der Figuren *b, c* und *d* und übertragen punktweise die Ecken, so daß aus den Quadraten Rhomboide werden. Die Rhomboide am obern Rand der Figuren teilen wir durch Wände in der Richtung des Wachstumsminimums in zwei, dann in vier und acht Zellen und führen in der Mitte und unten die zu erwartenden Wandbrechungen ein, durch welche die überspitzten Winkel abgestumpft werden und rechtwinkliger Ansatz neuer Wände an

die alten zu stumpfwinkliger Berechnung derselben führt. Je nach der Lage der Wände in den Nachbarzellreihen ergeben sich verschiedene Möglichkeiten. In *b* alternierten die Wände in den Nachbarreihen regelmäßig; die neuen kurzen Reihen werden mit etwas abgestumpften spitzen Enden ineinandergreifen. In Reihe *c* sind die Wände in den Nachbarreihen so gestellt, daß die alten Querwände mit kurzen Zwischenstücken der Längswände eine Säge mit schiefen Zähnen darstellen; bei der Abstumpfung je zweier benachbarter spitzer Winkel erscheinen die neuen Zellreihen an ihren Spitzen abgeschnitten. Im Fall *d* bilden die alten Querwände mit kurzen Zwischenstücken eine Treppenfigur; die neuen kurzen Reihen enden schief abgestumpft. In jedem Falle verwischt sich das Bild der ursprünglichen Reihen und wird ersetzt durch ein neues Bild kurzer, paralleler, aber nicht durchlaufender Reihen.

Die Scheitelfläche

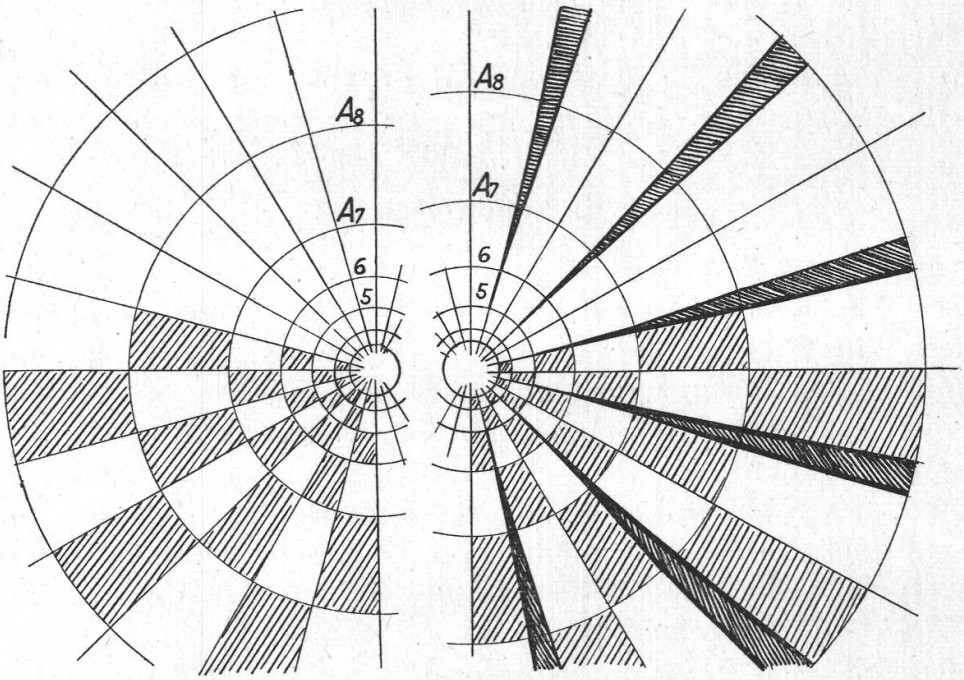
Aus technischen Gründen untersuchen wir die Scheitelkegel in dünnen, ebenen Mikrotomschnitten. Unter den Längsschnitten suchen wir den Schnitt durch die Axe heraus, der symmetrisch aufgebaut ist und unter allen Längsschnitten am deutlichsten kürzere oder längere Zellreihen erkennen läßt. Es besteht immer die Gefahr, daß wir uns durch die Betrachtung von Schnittbildern verleiten lassen, auch die Vorgänge des Wachstums als Prozesse zu denken, die sich in einer Ebene abspielen und nicht im Raum. Darum seien einige Überlegungen hinzugefügt, welche davon Gebrauch machen, daß der Scheitelkegel einen *Rotationskörper* darstellt.

Figur 11 zeigt links eine *Projektion* der Scheitelfläche im gleichen Maßstab wie den Längsschnitt Figur 4 und rechts die in Sektoren zerschlitzte und *ausgebreitete Scheitelfläche* im selben Maßstab.

Jedem Punkte *A* der Figur 4 links entspricht im Bild der Scheitelfläche ein Kreis; der Kreisradius ist aus dem Längsschnitt abzulesen als kürzester, senkrechter Abstand des Punktes von der Rotationsachse; die Maßzahlen sind angeführt in Tabelle 1 unter ϱ^A. Radien teilen in der Scheitelansicht Figur 11 links die Kreisringe in je 24 trapezförmige Felder, deren tangentiale Breite richtig, deren radiale Länge aber mehr oder weniger verkürzt gesehen wird. Deshalb schneiden wir in Gedanken die Scheitelfläche längs zwölf Radien mit der Schere auf und legen sie flach (Figur 11 rechts). Die Kreise dehnen wir aus mit Radien gleich dem Abstand der Punkte *A* vom Initialpunkt, längs der Krümmung der Oberfläche gemessen (*JA* Tabelle 1); die Kreisperipherie zerfällt in Abschnitte gleich den Abschnitten in Figur 11 links. Es entstehen Trapeze im richtigen Verhältnis von Breite und Länge. Man sieht wohl, wie sich beim Übergang von Ring 6—7 in Ring 7—8 die Form der Trapeze verändert, indem die Länge stärker zunimmt als die Breite. Infolge der

geringeren Breitenzunahme entstehen Lücken innerhalb der ausgebreiteten Scheitelfläche. Man darf die Erwartung aussprechen, daß eine Untersuchung der Zellanordnung auf der Scheitelfläche an den abfallenden Flanken im Gebiet A_7 bis A_9 kurze radiale Zellreihen feststellen wird.

Das Wachstum der Scheitelfläche in radialer und tangentialer Richtung ist in Kurvenform dargestellt in Figur 12 links. Für das Wachstum der Kreisumfänge kann dabei das Wachstum der Rotationsradien ϱ eingesetzt werden, da Umfang und Radius proportional wach-

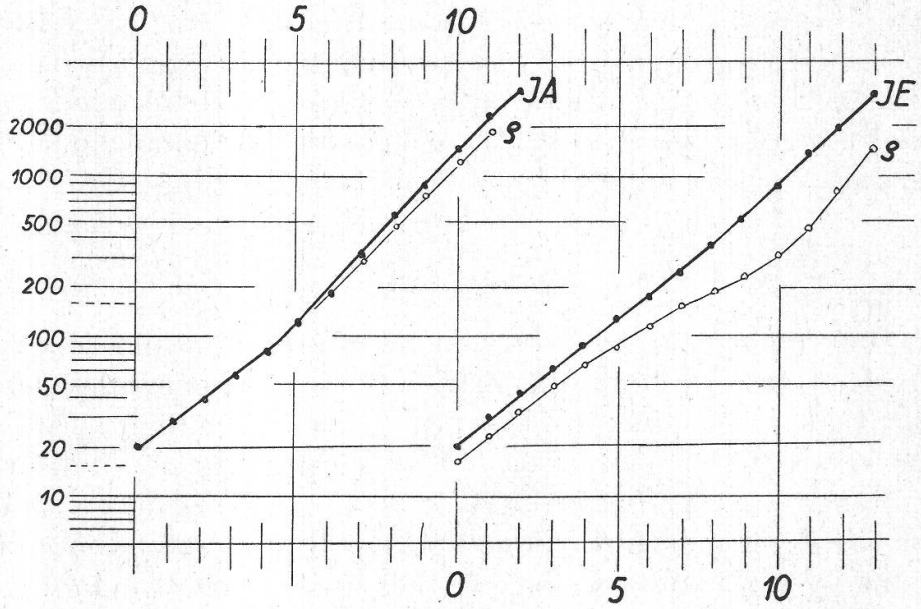


Figur 11
Vergrößerung 1
Links: Horizontalprojektion der Scheitelfläche mit Zuwachskreisen 3 bis 9. Rechts: Scheitelfläche in Sektoren zerschnitten und in die Ebene ausgebreitet

sen. Radiales und tangentiales Wachstum der Scheitelfläche sind einander gleich für die flachgewölbte Kuppe innerhalb Kreis 5; dann beginnt das radiale Wachstum zu überwiegen.

Jede Verschiebungskurve unserer Längsschnitte stellt einen Rotationskörper dar. Zum Beispiel umschließt Kurve JE (Figur 5) einen schmalen Scheitelkegel mit steilen Flanken zwischen $E_{6\ 10}$ und einer sich stark verbreiternden Basis zwischen $E_{10\ 13}$. Das drückt sich aus im Verlauf der entsprechenden Kurven Figur 12 rechts. Das tangentiale Breitenwachstum bleibt mehr und mehr hinter dem radialen Längenwachstum zurück; aber von Glied 10 an wächst die Breite rascher als die Länge.

Unter dem Einfluß der Untersuchungstechnik, dem Gebrauch des Mikrotommessers, begannen wir mit der Betrachtung des medianen Längsschnittes und überlegten (Seite 604), daß ein Überwiegen des periklinen Wachstums an der Oberfläche gegenüber dem periklinen Wachstum tieferer Schichten die Aufwölbung der Scheitelfläche zum Scheiteldom hervorbringen müsse. Nachträglich schließen wir aus geometrischen Überlegungen im Bezug auf Rotationskörper, daß dabei an den Flanken des Kegels die Oberfläche stärker radial als tangential wachsen müsse. Es ist aber nicht gesagt, daß die Natur in der Reihenfolge von



Figur 12 (vgl. Tabelle 1)
Links: Relative Wachstumsgeschwindigkeit der Oberfläche *JA* und der zugehörigen Rotationsradien ϱ. Rechts: Dasselbe für die Verschiebungskurve *JE* und die Rotationsradien der Punkte *E*

Ursache und Wirkung denselben Gang innehalte, in dem wir beim Forschen den einzelnen Stücken eines Gesamtvorganges begegnen. So wollen wir einmal auf *den Zusammenhang zwischen Wachstum der einzelnen Abschnitte einer Oberfläche und räumlicher Krümmung dieser Oberfläche achten.* Es sei innerhalb einer Fläche das Wachstum geordnet um ein Zentrum *J* nach radialer und tangentialer Richtung und ein Wachstumsgesetz durch Kurven in der Art der Figur 12 gegeben. Solange und soweit Radius und Umfang streng proportional wachsen, wird die Fläche eben bleiben; überwiegt das radiale Wachstum oder, umgekehrt ausgedrückt, bleibt das tangentiale Wachstum zurück, so entstehen Lücken zwischen den Sektoren wie in Figur 11 rechts. Der Zusammenhang der Oberflächenteile wird bewahrt durch entsprechende Wölbung der Scheitelfläche; jeder flache Kreisring wird zu einem Stück Kegelmantel. Überwiegt nachträglich das tangentiale Wachstum, so

werden die entsprechenden Stücke des Kegels weniger steil (zum Beispiel Verschiebungskurve E_{10-13} in Figur 5).

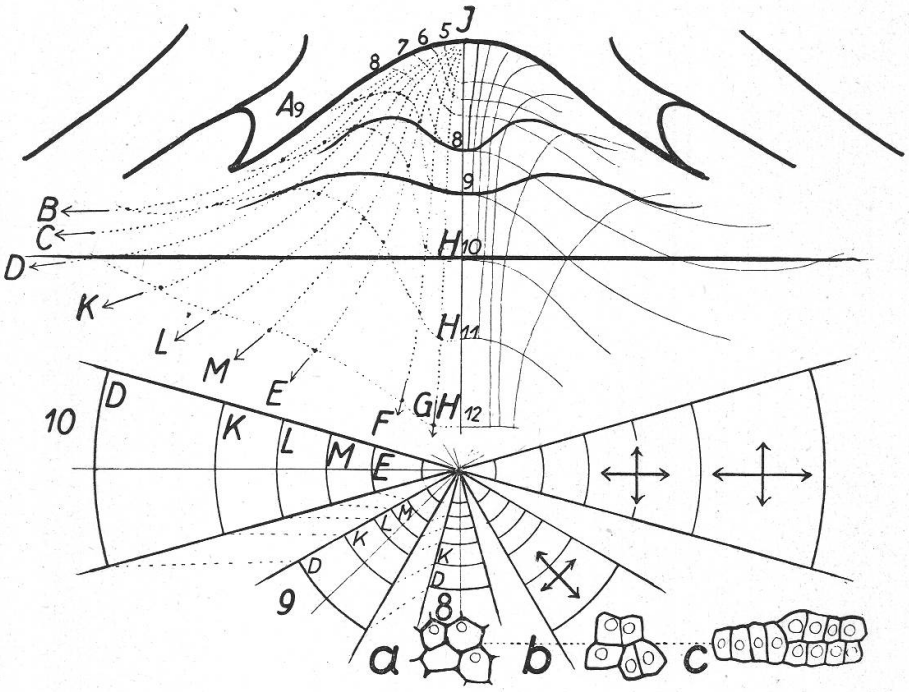
Das *Wachstum* innerhalb der *Flächen,* speziell innerhalb der Oberfläche, und das Wachstum der umschlossenen Körperteile nach Form und *Volumen* muß *aneinander angepaßt* sein. Die mathematische Überlegung macht den Zusammenhang klar, entscheidet aber gar nicht über die Rangordnung im Zusammenwirken der einzelnen Wachstumstendenzen, über das Maß, in dem ein aus der Beobachtung erschlossener Wachstumsprozeß aktiv bestimmend oder passiv als Anpassung erzwungen ist. Weil unser Denken von dem ausgeht, was wir unmittelbar am Schnittbild sehen, suchen wir die Impulse für Formveränderungen gewöhnlich in gesteigerter Wachstumsintensität irgendwo im Innern des Körpers; er könnte ebensowohl in den Oberflächenschichten liegen. Nach der Überzeugung des Autors gehen die entscheidenden Anstöße embryonaler Formbildung von der Oberfläche aus.

Querschnitte

Foster gibt Photographien von zwei Querschnitten, einem durch die Basis des Scheitelkegels, einem zweiten mit besonders auffälliger Ordnung der Zellen 130 μ tiefer (Foster, Figuren 5 und 6). Einige Zellgruppen aus Fosters Figur 6 sind wiedergegeben am untern Rande unserer Figur 13. Foster sagt dazu (S. 65): «The inner peripheral tissue envelops the zone of central mother cells. It is evident that divergent cell-groups arise from the edge of the zone of central mother cells. This is well shown in transectional view where the cells of the inner peripheral zone diverge from zone 2 in such a *regular pattern* as somewhat to *resemble* collectively a typical „cambial zone". ... central mother cells lying at the outer boundary of zone 2 first expand in a radial direction and then divide by nearly vertical or oblique longitudinal walls. The outer daughter cells, by repeated longitudinal divisions give rise to cell lineages which become incorporated within the inner peripheral zone ...»

Es ist zu sagen, daß die vorwiegende Beurteilung der Verhältnisse aus einer Querschnittsfigur irreführen kann. Unsere Figur 13 wiederholt den Längsschnitt von Figur 5 mit Einzeichnung weiterer Verschiebungskurven *K, L* und *M*. Wir denken einen Querschnitt gelegt in der Höhe des Punktes H_{10} der Axe. Wir messen von H_{10} aus die horizontalen Radien bis zum Schnitt mit den Verschiebungskurven *G* bis *D* und zeichnen in der untern Hälfte der Figur Sektoren des Querschnittes 10 mit diesen Radien. Anders als im Bild der Scheitelfläche (Figur 11) gehören die trapezförmigen Abteilungen des Querschnittes verschiedenen Abstammungslinien von Zellen an, deren gemeinsamer Ursprung erst in den Initialzellen der Scheitelkuppe zu finden ist. Auch ist Quer-

schnitt 10 nicht die einfache Fortbildung von Querschnitten 9 oder 8 derselben Mikrotomserie. Beispielsweise liegt Punkt L des Querschnittes 10 in der Mitte zwischen den Punkten L_{11} und L_{12} der Verschiebungskurve L. Folglich lag der Punkt einen Zeitabschnitt früher in der Mitte zwischen L_{10} und L_{11} und kann in dieser Lage in unserm Längsschnitt eingetragen werden. Führt man dieselbe Überlegung durch für Punkte D, K, L, M, E, F und G, so ergibt sich die *vorausgehende*



Figur 13

Oben: Längsschnitt wie Figur 5 mit Angabe einer Querschnittsfläche durch den Punkt H_{10} der Axe und mit Angabe der Flächen durch H_9 und H_8, welche beim Wachsen zur Querschnittsebene durch H_{10} werden. Unten: Sektoren aus diesen Schnittflächen 8, 9 und 10 flach gelegt zeigen das Vorwiegen des radialen Wachstums beim Übergang aus der Lage 8 in die Lage 10. Am untern Rande: Zellgruppen aus einem Querschnitt, herausgezeichnet aus Foster, Fig. 6

Lage der Querschnittfläche 10 als flache, in der Mitte eingesenkte Kuppel, deren Medianschnitt in Figur 13 oben durch eine kräftige Linie hervorgehoben ist. Noch stärker gewölbt war die Querschnittsfläche 10 zwei Schritte früher als Schnitt durch den Punkt H_8.

Man kann aber wieder Sektoren dieser Schnittflächen in eine Ebene ausbreiten und in Figur 13 unten verfolgen, wie diese Sektoren in radialer und tangentialer Richtung wachsen. Es ergibt sich, daß die innern Abschnitte ihre Form nicht verändern, während die äußern sich *radial stärker verlängern als tangential verbreitern.* Also erwarten wir im Zentrum sechseckige Zellumrisse mit durch Wandbrechung ausgegli-

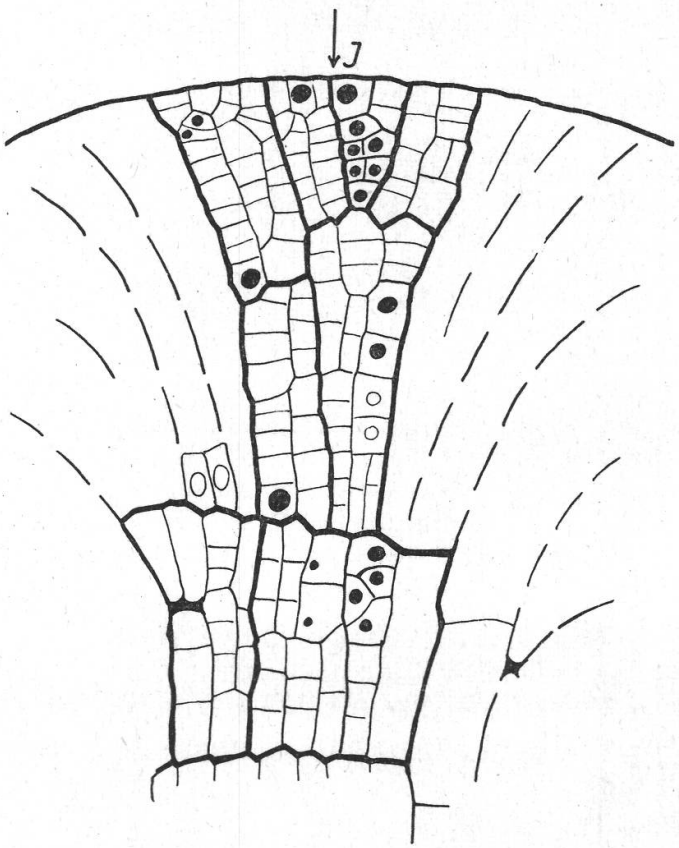
chenen Winkeln von zirka 120° und außen anschließend kurze radiale Zellreihen.

Fosters Querschnitt Figur 5 reicht mit den Rändern der Figur weiter nach außen in ein Gebiet, in welchem durch Überwiegen des tangentialen Wachstums Zellreihen senkrecht zum Radius auftreten.

Während sich der Gesamtaufbau eines Scheitelkegels aus einem einzigen guten medianen Längsschnitt rekonstruieren läßt, müßten Querschnitte immer in geschlossener Serie studiert werden. Sie werden dabei wichtige Ergänzungen liefern und das Bild, das auf Grund der Längsschnitte gewonnen wurde, bestätigen.

Wachstum und Teilung in der Initialzone

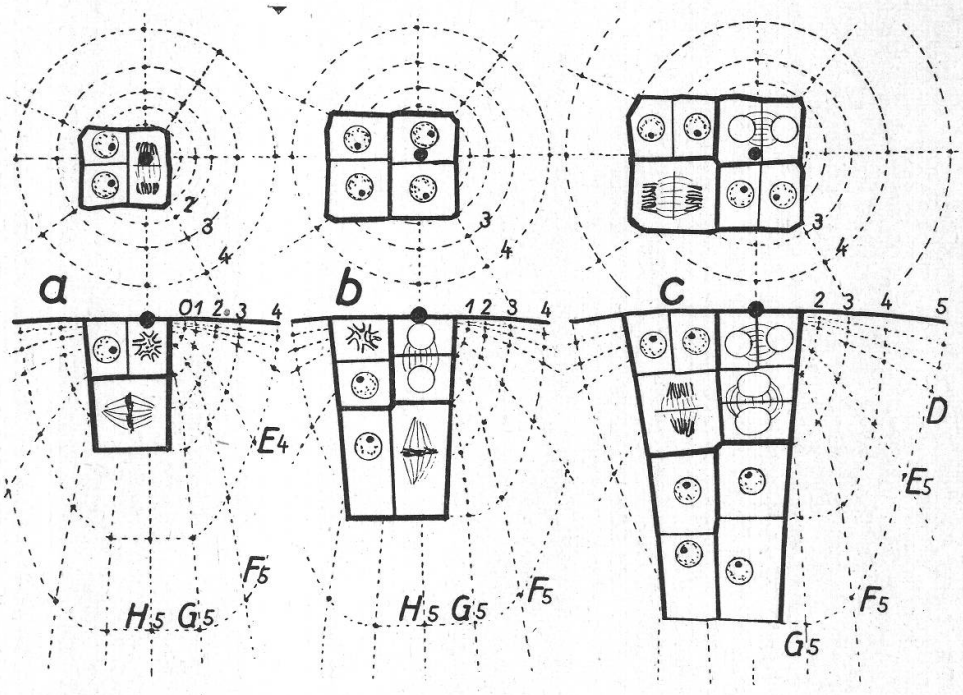
In Figur 14 ist das mittlere Stück der Initialzone herausgezeichnet nach Fosters Photographie Figur 8. Durch Eintragen der Zellkerne in charakteristische Zellgruppen soll der Vergleich mit der Originalfigur



Figur 14
Zellanordnung unter dem Scheitelpunkt. Detail aus Foster, Figur 8

erleichtert werden. Ferner habe ich einen Teil der Wände durch dicke Linien hervorgehoben, um anzudeuten, wie man sich etwa der Abstammung nach zusammengehörende Zellen in gemeinsamen Umriß gefaßt denken könnte. Wegen der Wandbrechungen ist es nicht möglich, im Einzelfall zu einer sichern Deutung zu kommen. Der Vergleich der vier

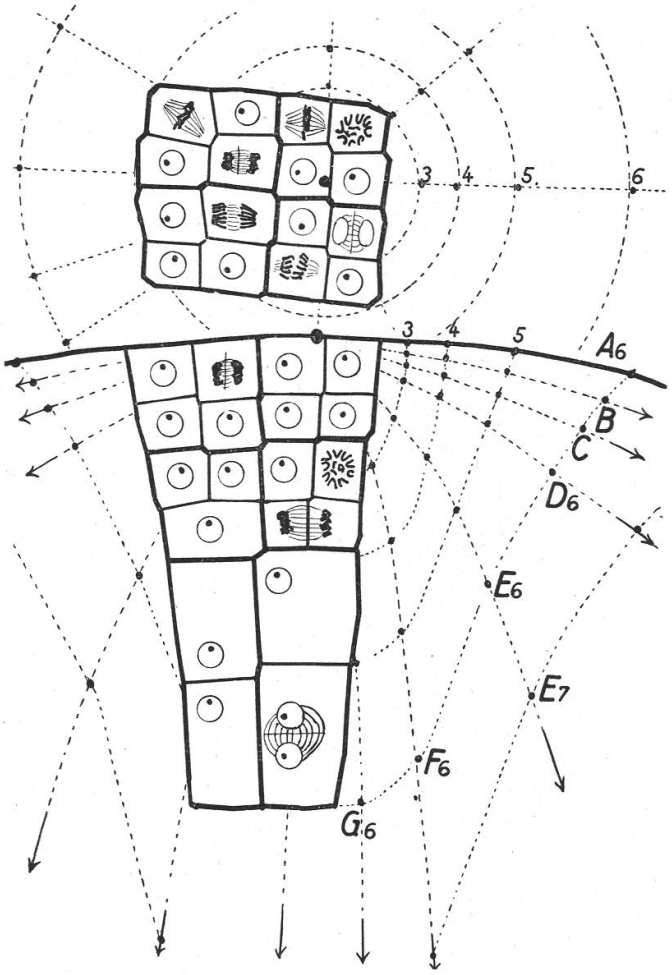
Bilder 8, 9, 10 und 11 von Foster macht klar, daß bei Verschiedenheit der Einzelfälle doch dieselben charakteristischen Grundzüge des Zellnetzes wiederkehren. Foster sagt (Seite 59): «After a surface cell has divided periclinally, the sequence and planes of division in the two daughter cells follow no consistent scheme ... As a result, complex cell tiers are developed which often are obovate or fan-shaped because of the *greater frequency* of anticlinal and oblique divisions in the upper cells of such series.»



Figur 15
Vergrößerung 5
Oben Scheitelfläche, unten Medianschnitt mit Verschiebungskurven und Zuwachszonen nach Figuren 2 und 11, als Hintergrund für eine wachsende und sich teilende Gruppe von Zellen. Je eine der Teilzellen enthält in sich den Initialpunkt. Die Lage der Initialzelle zum Initialpunkt wechselt

Nägeli begann einst das entwicklungsgeschichtliche Studium an Fällen, in denen eine genau bestimmte Teilungsfolge erkannt und in exakten Formeln wiedergegeben werden konnte (C. Nägeli, 1845; vgl. Schüepp, 1933). Wir sind heute gezwungen, für schwierigere Fälle die *Häufigkeit* eines bestimmten Teilungsvorganges festzustellen. Wir folgen damit einer verbreiteten Entwicklung des wissenschaftlichen Denkens. Einst begnügte sich der Chemiker damit, Vorgänge durch Gleichungen darzustellen, in denen eine bestimmte kleine Zahl von Atomen und Molekülen auftreten und eine Reaktion rasch und vollständig zum Ziele führen. Heute spricht der Physiker von Vorgängen im

Atom, über deren Ablauf im Einzelfall nur Wahrscheinlichkeitsaussagen gemacht werden können, wobei doch im Durchschnitt des Geschehens in großen Massen bestimmte Gesetze gelten. Wir wollen uns nicht in weitreichende theoretische Erörterungen verlieren, sondern uns hier einfach sagen: Der Eintritt und die Richtung einer einzelnen Zellteilung ist *zufällig;* aber in der *Häufigkeit* und in der *vorherrschenden Richtung* der Zellteilungen findet die *Wachstumsordnung,* welche das Geschehen in einem Scheitelkegel beherrscht, ihren *sichtbaren Ausdruck.*



Figur 16
Fortsetzung zu Figur 15 *c*, zeigt das Werden der Springbrunnenstruktur und die Bildung vergrößerter zentraler Mutterzellen

In Figuren 15 und 16 legen wir ein Wachstumsgesetz zugrunde, das wir hypothetisch angenommen und in Figur 2 durch Verschiebungskurven *A* bis *H* und Zuwachslinien 0 bis 7 dargestellt haben. Über jedem Längsschnitt ist in der Art von Figur 11 das einfache Wachstumsschema der Scheitelfläche gezeichnet. Auf diesen Hintergrund ist in Figur 15 *a* bis 16 das Wachstum und die Teilungsfolge eines Zellkomplexes von gemeinsamer Abstammung aufgezeichnet. Kernteilungsfiguren sind angedeutet in unwahrscheinlich großer Häufigkeit, um durch die Lage der Teilungsspindeln die Zusammengehörigkeit der Zellen deutlich zu machen.

Eine *Initialzelle,* d. h. eine Zelle, welche den Initialpunkt des ganzen Scheitelkegels in sich enthält, habe sich geteilt, zuerst durch eine perikline Wand. Die oberflächlich liegende Tochterzelle ist in Vierteilung durch antikline Wände begriffen; die innere Tochterzelle ist im Begriffe, sich ebenfalls durch eine antikline Wand zu teilen (Figur 15 *a*). Die ursprüngliche Initialzelle war von annähernd kubischer Gestalt, ihre Scheitelfläche in beliebiger Lage zum Scheitelpunkt quadratisch, vorwiegend nach links, etwas mehr nach vorn vom Scheitelpunkt her ausgedehnt.

Wir lassen die Zeichnung der Zellen wachsen, indem wir in jeder folgenden Figur jeden Punkt auf seiner Verschiebungskurve um einen Schritt nach außen rücken. Das ist in den Figuren leicht zu verfolgen für die Punkte des Umrisses; es gilt auch für die Punkte im Innern der Zeichnung, wo beim Ausziehen die Konstruktionslinien weggelassen wurden. In die sich vergrößernden Zellen sind jeweils wieder Teilungsfiguren und neue Wände eingetragen.

Aus unsern Figuren läßt sich ein *Stammbaum* für die Zellen ablesen, den wir übersichtlich zusammenfassen, indem wir die Zellen auf längs der Axe übereinanderliegende *Stockwerke* verteilt finden. Wir verwenden eine Darstellungsmethode, wie sie Souèges (1910 bis 1951) geeignet fand für die Schilderung des Aufbaues der Embryonen aus der Eizelle und die wir hier wieder verwenden für die Darstellung eines genetisch zusammengehörigen Zellkomplexes innerhalb eines vielzelligen Scheitelkegels.

Stockwerke	*Zellenzahl*			*Fig. 15 a*	*15 b*	*15 c*	*16*	
I	1	1	2	4	4	8	16	32
II		1	1	2	4	4	8	16
III					2	4	4	8
IV						2	2	4
V							2	2
VI								2
	Stadium *A*	*B*	*C*	*D*	*E*	*F*	*G*	*H*

Die Teilungen im Scheitel von *Microcycas* erfolgen nicht synchron und auch nicht mit durchschnittlich gleicher Häufigkeit in den Nachkommen einer Zelle. Aus den zwei übereinanderliegenden Zellen des Stadiums *B* gehen in unserm Schema bis Stadium *H* 84 Zellen hervor, 56 aus der obern und nur 8 aus der untern. Die Oberflächenzelle hat mehr Nachkommen als die in der Tiefe gelegene Schwesterzelle. Der Unterschied wiederholt sich, wenn aus den vier Oberflächenzellen des Stadiums *D* (Figur 15 *a*) durch perikline Teilung vier Oberflächenzellen mit 32 Nachkommen in *H* und aus den vier Zellen der zweiten Schicht

24 Nachkommen in Stadium *H* geworden sind. Die *Teilungshäufigkeit nimmt mit wachsendem Abstand von der Oberfläche ab.*

Innerhalb des in Figuren 15 und 16 gezeichneten Gebietes bis zur Zuwachslinie 6 finden sich noch keine größeren Veränderungen in der Wachstumsintensität. Aber in den tieferen Zellagen bleibt die Teilungshäufigkeit mehr und mehr im Rückstand, so daß die Zellen größer werden, dickere Wände und größere Vacuolen bilden. Dasselbe Resultat könnte erreicht werden durch Beschleunigung des Wachstums bei gleichbleibendem mittlerem Zeitabstand zwischen den Teilungen. In beiden Fällen gilt: *Durch Überwiegen des Wachstums gegenüber der Teilung* entstehen aus Abkömmlingen oberflächlich liegender Initialzellen die «zentralen Mutterzellen».

Die Zellen ordnen sich *in Reihen, die sich von der Tiefe gegen die Oberfläche hin verzweigen.* Die Grenzen zwischen zwei parallelen antiklinen Längsreihen entstehen teils durch Verlängerung ursprünglicher antikliner Teilungswände, teils dadurch, daß Längswände, die in verschiedenen Stockwerken entstanden sind, sich annähernd in eine Linie einstellen. Beides ist in unserm Schema dargestellt: Die Längswand in der oberflächlichen Schicht von Figur 15 *a* verlängert sich in Figur 15 *b* durch zwei, in 15 *c* durch drei, in Figur 16 durch vier Stockwerke hindurch. Aber schon in Figur 15 *a* wird im zweiten Stockwerk die Längswand angelegt, die in Figur 16 das fünfte und sechste Stockwerk längs teilt. Neue Längswände werden in der oberflächlichen Schicht von Stadium *F* (Figur 15 *c*) eingeschaltet, in *G* bis *H* (Figur 16) durch das erste und zweite Stockwerk verlängert und durch weitere Längswände in der dritten und vierten Schicht fortgesetzt. Figur 15 *c* zeigt im Längsschnitt die Verwandlung einer Initialzelle in eine *Tetrade* in einer Anordnung, die bei manchen Embryonen als Regel vorkommt. Eine erste Teilungsspindel ist antiklin längs, also die in ihr entstehende Teilungswand periklin quer gerichtet. Im folgenden Teilungsschritt stellen sich die Spindeln senkrecht zueinander, periklin in der Oberflächenzelle, antiklin in der untern Zelle. Die beiden Spindelaxen bilden miteinander die Figur eines aufrechten T. Aus den Zellwänden aber bildet sich dabei die Figur eines umgekehrten ⊥. Der Längsbalken des T trennt zwei Reihen von gemeinsamem Ursprung; der kurze Querbalken trennt den geteilten Abschnitt der Zellreihe vom ungeteilten Abschnitt.

Die Initialzelle

Auf dem flachen Gipfel der Scheitelkuppe von *Microcycas* liegen viel gleichartige Zellen, welche weder in Form noch Größe und Beschaffenheit des Zellinhaltes noch in ihrer Teilungsart Unterschiede erkennen lassen. Von einer besondern «Scheitelzelle» kann also nicht die Rede sein. Guttenberg (1947) findet in Wurzelspitzen eine wenig

auffällige «Zentralzelle» oder «zentrale Schlußzelle» und stellt sie ihren Abkömmlingen, den «Initialzellen» der verschiedenen Histogene, gegenüber, sagt wohl auch (Seite 394): «Diese von uns früher als Zentralzelle bezeichnete eigentliche Initiale darf somit als Scheitelzelle bezeichnet werden.» Die Abgrenzung der Begriffe bleibt immer schwierig und willkürlich. Ich ziehe es vor, von Scheitelzelle zu sprechen, wo ihr im Unterschied von den Segmenten sichtbar eine besondere Individualität zukommt.

Foster spricht nur von einer Initialzone als vom obern Teil des fächerartigen Gebietes des Scheitelkegels. Im Schema hat der Scheitelkegel die Form eines Rotationskörpers. Wo die Rotationsaxe die Oberfläche trifft, liegt der *Scheitelpunkt,* nach unserer Darstellungsweise der Ursprung aller Verschiebungskurven, der Quellpunkt, aus dem die ganze Struktur des wachsenden Scheitels sich immer wieder regeneriert. Die Zelle, die — zufällig — diesen Scheitelpunkt in sich enthält, ist eine *Initialzelle,* denn aus ihr werden nach Figuren 15 und 16 die zentralen Partien und mit der Zeit der ganze Scheitelkegel aufgebaut.

Die Initialzelle von Microcycas hat keine bestimmte Lage gegenüber dem Initialpunkt. Der Initialpunkt behält in den Scheitelansichten von Figuren 15 bis 16 seine Lage innerhalb des Ganzen des wachsenden Zellkomplexes und wechselt deshalb bei jeder Teilung seine Lage innerhalb der Zelle, welche, im Besitze des Initialpunktes, Initialzelle bleibt. Das Wachstum ist geordnet im Hinblick auf den an sich unsichtbaren Initialpunkt und nicht nach der zufälligen Lage der Initialzelle. Würde einmal in der Folge der Teilungen eine Zellwand oder gar die Ecke zwischen einer durch Kreuzteilung entstandenen Vierergruppe den Initialpunkt decken, so müßte nach streng mathematischem Schema sich dieser Zustand erhalten; der Scheitelkegel würde mit zwei oder vier Initialzellen sich fortbilden. Dieser Zustand ist unwahrscheinlich und würde durch jede kleine Verschiebung bei der gegenseitigen Anpassung und den Wandbrechungen zwischen den Zellwänden wieder zerstört werden.

Das Zellnetz im Scheitelkegel

Die Probe auf die prinzipielle Richtigkeit einer Wachstumsbeschreibung besteht darin, daß aus der Darstellung des Wachstums mit Hilfe von Verschiebungskurven und Zuwachszonen ein Zellnetz abgeleitet und dessen Charakter mit dem tatsächlichen Befund in den Mikrotomschnitten verglichen wird. Für die unmittelbare Umgebung des Scheitelpunktes, in welcher die Springbrunnenanordnung entsteht, ist dies geschehen in den Figuren 15 und 16. Figur 4 dehnt die Konstruktion auf den ganzen Scheitelkegel aus. Die Teilfigur links wiederholt in gleichem Maßstab wie Figur 16, aber in stärkerer Schematisie-

rung, die nächste Umgebung des Initialpunktes. Angenommen ist eine Teilinitialzelle, die sich links an die Axe anlehnt. Sie teilt sich durch *T-förmig aneinanderschließende Teilungswände.* An die Axe anlehnend, innerhalb der Antikline durch Punkt A_2 und oberhalb der Perikline durch Punkt H_3 teilt sich die obere Zelle mit perikliner Spindelaxe; die untere mit antikliner Spindelaxe. Die Spindelaxen stehen zueinander wie der waagrechte Querbalken des Buchstabens T zum senkrechten Längsbalken. Infolgedessen schließen sich die beiden Querwände aneinander in Form eines umgekehrten ⊥. Die Initialzelle wird zerlegt in eine Tetrade aus zwei nebeneinanderliegenden und zwei übereinanderliegenden Zellen. Ebenso hat sich die links anschließende Oberflächenzelle zwischen den Antiklinen durch A_2 und A_4 geteilt, und die kräftig ausgezogene ⊥-Figur sagt, daß eine gleichartige Teilung vorausgegangen war.

In der Hauptfigur 4 sind durch Hervorhebung der axenparallelen Antiklinen durch A_1, A_3, A_5 . . . und eines Stückes der Periklinen durch H_1, H_3, H_5 . . . eine Anzahl solcher ⊥-Figuren hervorgehoben, welche jeweils die vorhergehende im Raum zwischen sich und dem Initialpunkt einschließen, also verschiedene Wachstumsphasen einer solchen Figur darstellen und das ganze Gebiet in einander entsprechende wachsende Vierecke aufteilen, eine Reihe längs der Oberfläche, eine Reihe längs der Axe. Jede weitere Wand, die in ein solches Viereck eingetragen wird (durch schwach ausgezogene Linien in Figur 4 links), kann leicht mit Hilfe der Verschiebungskurven in die außen anschließenden vergrößerten Vierecke übertragen werden.

In das Netz der Figur 4 links sind in der Hälfte rechts entsprechend dem Wachstum der Teilfelder weitere Teilungswände eingetragen. In der Richtung der mittleren Verschiebungskurven *JK* und *JL* wird das vorwiegend antikline Wachstum durch ein vorwiegend periklines Wachstum ersetzt; es entstehen kurze Zellreihen in perikliner Richtung, während die Antiklinen durch fortschreitende Wandbrechungen verwischt werden, wie das im Schema der Figur 8 erläutert wurde. In den Richtungen *JE* bis *JF* und nahe der Oberfläche werden die Vierecke zu ausgeprägt schiefwinkligen Umrissen verzogen; also entstehen kurze Zellreihen mit zugespitzten Enden in neuen Richtungen, schief zu den ursprünglichen Periklinen und Antiklinen, nach dem Schema von Figuren 9 und 10. An den Springbrunnentypus der Zonen 1 und 2 der Figur 1 schließt in den Zonen 3 ein Gebiet kurzer Zellreihen, die scheinbar von einem Zentrum *Z* in der Tiefe des Scheitelkegels ausstrahlen. Figur 4 ist aufgebaut auf die Vorstellung von einer regelmäßigen Aufeinanderfolge von T-Teilungen in der Initialzelle. Über verschieden orientierte T-Teilungen in Wurzelspitzen und Wurzelhauben vergleiche man Wagner (1939).

Nun beginnt aber, wie Figuren 15 und 16 erläutern, die Variabilität im Aufbau des Zellnetzes schon in der Initialzelle. Dadurch, daß wir in Figur 4 eine strenge Periodizität voraussetzen, wird das Zellnetz übersichtlicher als in Wirklichkeit und läßt die Wachstumsverteilung deutlicher erkennen. Man darf wohl sagen, daß das Schema von Figur 4, abgeleitet aus Figuren 2 und 3 nach den Maßzahlen der Tabelle 1, *qualitativ richtig* ist, daß die gemachten Annahmen untereinander übereinstimmen und daß die Wachstumsform des Scheitels von *Microcycas* dadurch grundsätzlich verständlich gemacht wird.

Microcycas und die Wachstumsschemata von Reinke

Foster greift Seite 69 zurück auf Reinke (1880) und diskutiert dessen Schemata (von Foster wiederholt als Figuren 14 bis 16). Wir vergleichen Figur 14 bei Foster mit unsern Figuren 2 und 3 rechts. *X* oder *J* sind die Initialpunkte. Durch griechische Buchstaben sind bei Reinke die Oberfläche und die konvexen «Wachstumskurven», unsere Periklinen, dargestellt. Lateinische Buchstaben bezeichnen bei Reinke die links und rechts der Axe gegen die Basis konvergierenden «Richtungslinien», unsere axenparallelen Antiklinen. Reinke zeichnet vierzig Felder, die aus ursprünglich gleichen Quadraten zu verschiedener Form und Größe herangewachsen sind, wobei die an den Scheitelpunkt anstoßenden zwei Felder maximales Wachstum aufweisen. Wollte man das Wachstum weiter verfolgen, so müßte man wieder die an den Scheitelpunkt anstoßenden Felder durch Einzeichnen weiterer Periklinen und Antiklinen in eine Anzahl kleiner, gleicher Quadrate zerlegen und diese nach gleichem Gesetz wachsen lassen.

In unsern Figuren 5, 3 und 2 werden die viereckigen Felder zwischen Periklinen und Antiklinen gegen den Scheitelpunkt hin nicht größer als bei Reinke, sondern immer kleiner und kleiner, und in Gedanken werden wir den Raum um den Scheitelpunkt *J* in Figur 2 weiter und weiter aufteilen. Die Zerlegung des Raumes beim Scheitel erfolgt in unserem Schema fortlaufend. Wir erreichen damit einen wesentlichen Vorteil in der Darstellung der Wachstumsvorgänge. Jede Zelle, die von der Initialzelle oder einer Zelle in der Initialzone durch Teilung abgetrennt wird, wächst heran zu einer Zellgruppe, die nach Durchlaufen verschiedener Wachstumsphasen schließlich zu einem Stück Dauergewebe in einem Blatt oder im Stamm ausreift. Wir finden also innerhalb des Scheitelkegels *Zellkomplexe, welche verschiedene Phasen in der progressiven Umwandlung aus dem embryonalen Zustand zum Dauergewebe darstellen.* Was in der Zeit *nacheinander* und auseinander gebildet wird, das liegt in der Knospe und im Vegetationskegel *nebeneinander.* Die «*Entwicklungslinie*», durch die wir in Gedanken die zeitlich aufeinanderfolgenden Zustände verbunden denken, wird im

stationären Bilde des Scheitels repräsentiert, anschaulich dargestellt durch eine «*Verschiebungskurve*», die vom Initialpunkt aus zwischen Oberfläche und Axe in einfach geschwungenem Laufe gegen ein Gebiet der ausgewachsenen Teile des Sprosses verläuft. Wenn wir willkürlich den Scheitelpunkt im Raume fixiert denken, wenn wir die Wachstumsbewegung vom Scheitelpunkte aus betrachten, dann sind die «Entwicklungslinien» zugleich die Bahnkurven, in denen bestimmte Punkte vom Scheitel hinweg bewegt werden.

Im Gegensatz zu Reinke sehen wir in unsern Schemata die viereckigen Felder zwischen Periklinen und Antiklinen *wachsen,* während sie sich vom Scheitelpunkt *entfernen.* Dies ist notwendig, denn die Felder, die sich auf einer Verschiebungskurve folgen, stellen ja Stadien ein und desselben wachsenden Feldes dar. Die Wachstumsgeschwindigkeit aber beurteilen wir nach der relativen Größenzunahme, nach den logarithmischen Wachstumskurven der Figuren 6, 7 und 12. Der Springbrunnentypus kommt dadurch zustande, daß in Scheitelnähe das axiale Längenwachstum überwiegt gegenüber dem Oberflächenwachstum (Figur 6 links, $JH > JA$), während zugleich das Oberflächenwachstum überwiegt gegenüber dem periklinen Wachstum in größerer Tiefe (Figur 7 links, $JA > HD > HE > HG$).

Reinke hat auch am Beispiel von *Padonia Pavonia* erläutert, wie ein Wachstumstypus ontogenetisch, im Verlaufe einer *Metamorphose* des Scheitels, in einen entgegengesetzten Typus übergeführt werden kann (Foster, S. 70, Figur 16). Aus früheren Wachstumskurven werden neue Richtungslinien, oder, nach unserer Bezeichnungsweise, das vorwiegend perikline Wachstum wird ersetzt durch ein vorwiegend antiklines Wachstum. Bei *Microcycas* geschieht der umgekehrte Wechsel von vorwiegend antiklinem zu vorwiegend periklinem Wachstum zwischen den Verschiebungskurven *JD* und *JE* beim Überschreiten der Grenze zwischen den Zonen 1 und 2 innen und den Zonen 3 außen beim *gleichmäßigen Fortwachsen* des Sprosses dadurch, daß ständig Zellkomplexe aus dem Gebiet des Springbrunnenwachstums in eine *andere Zone* übertreten, in der, wie bei den Zonen auf der Erdoberfläche, ein anderes «Klima» herrscht, andere Wachstumsbedingungen wirksam werden.

Der Vegetationskegel ist trotz starker innerer Bewegung doch ein scheinbar stationäres Gebilde, wie eine Kerzenflamme, in welcher ein Kohlenstoffatom nacheinander in verschiedenen Zonen verschiedene Zustände *durchläuft.* So ist auch im Vegetationskegel das *Bild,* die *Ordnung der Wachstumszustände,* stationär, während das *Material,* Protoplasma, Zellkerne, Zellwände, sich verändert und verschiebt.

Zur Beschreibung der Wachstumsordnung war es nötig, gegenüber Sachs und Reinke den Begriffsapparat zu erweitern. Häufig, aber nicht immer, sind die Periklinen und Antiklinen zugleich auch Richtun-

gen entweder des maximalen oder des minimalen Wachstums, also Richtungslinien oder Zuwachskurven nach Reinke. Es liegt ein «growth pattern» vor, dessen Hauptrichtungen direkt durch Längswände und Querwände in Zellreihen sichtbar werden (Figur 8). Es kommt aber auch vor, daß die Hauptrichtungen des Wachstums schief zu vorhandenen Zellreihen sich einstellen, wodurch die vorhandene Ordnung der Zellen aufgelöst und durch eine andere ersetzt wird (Figur 10).

Häufig, aber nicht immer, fallen die «Verschiebungskurven», auf denen Zellen vom Initialpunkt wegwandern, zusammen mit «Richtungskurven» des maximalen Wachstums. Beim Springbrunnentypus des Scheitels von *Microcycas* und in den Wurzelhauben laufen die Verschiebungskurven schief zu den Hauptrichtungen des Zellwandnetzes und zu den Hauptrichtungen des Wachstums. Aber auch da, wo man die Verschiebungskurven nicht auf den ersten Blick sieht, ist es wichtig, sich ihren Verlauf klarzumachen, denn sie sind ja auch «Entwicklungslinien», die verschiedene Wachstumsphasen eines und desselben wachsenden Zellkomplexes verbinden.

Ursachen der Wachstumsordnung

Darüber soll hier nur wenig gesagt werden. Eine möglichst vollständige Beschreibung des Wachstumsablaufes ist jedenfalls eine notwendige Vorbereitung zur Erforschung seiner Ursachen. Wir werden diese nicht in der Einzelzelle und ihrem individuellen Entwicklungsgang suchen. Das wechselnde Verhalten der Einzelzelle ist offenbar bestimmt durch den *Ort,* an dem sie sich im Ganzen befindet, durch die Stelle im Wachstumsschema, welche sie durchläuft.

Die Kerzenflamme brennt am obern Ende der Kerze und ist in Größe und Form bestimmt durch den Brennstoff Paraffin, seinen Schmelzpunkt, durch die Dicke der Kerze und die Eigenschaften des Dochtes und den Luftzutritt. Entsprechend finden wir den Vegetationskegel an der Spitze des Stammes, abhängig von der Assimilation durch die Blätter und die Baustoffzufuhr durch die Gefäßbündel. Doch kann die Wachstumsordnung innerhalb des Scheitelkegels nicht aus den Beziehungen zur Umgebung abgeleitet werden.

Wir denken mit einem andern Gleichnis an den wachsenden Kristall, dessen Raumgitter bestimmt, wie die aus der Mutterlauge sich anlagernden Moleküle und Atome sich orientieren. Wir vermuten also hinter dem *Wachstumsmuster,* dem «growth pattern», das in Figuren 2, 3, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 15, 16 teils durch Verschiebungskurven und Zuwachskurven, teils durch Quadrate und Rechtecke symbolisch dargestellt ist, eine *Raumgitterstruktur im Protoplasma,* welche locker genug ist, um durch Intussusception zu wachsen, und beweglich genug, um sich von Zone zu Zone umzulagern, aktiv genug, um sich im Embryo artgemäß

zu bilden und dann das Wachstum zu beherrschen, also eine «lebendige Struktur». Als gegenwärtig lösbare Aufgabe sehen wir vor uns das Bemühen, die vielerlei Typen von Vegetationspunkten, welche durch neuere Forschungen bekanntgeworden sind (vgl. Popham, 1951), auf die Besonderheiten ihrer Wachstumsordnung hin durchzuprüfen.

Summary

Foster (1943) illustrates by fine photographs the fan-like arrangement of cells in the shoot apex of *Microcycas Calocoma*. The author attempts to demonstrate the connexion between the apparitions in this shoot apex and the efficacious growth pattern by a set of schematic representations. In the diagrams figures 1, 2, 3, 5, 13, 15, 16 the point J on the top is the source wherefrom the points A, B . . . to H are pushed away along the *"dislocation curves"* JA, JB . . . to JH. These dislocation curves are also significant as *"evolution lines"*. Moving along these curves one meets groups of cells which represent the same group in increasing age. The dislocation curves are intersected by the *"growth curves"* A_0H_0, A_1H_1 . . . to $A_{13}H_{13}$. The points A, B . . . H moving on the dislocation curves pass the growth curves 0 0, 1 1 . . . 13 13 in equal intervals of time. Table 1 and figures 6, 7 and 9 show the relative growth of various sections in the schemes. The pattern of dislocation curves and growth curves (figures 2, 3 and 5 left) is further used to draw a pattern of *"periclins"* H_0D_4, H_1D_5 . . . and *"anticlins"* A_0G_3, A_1G_4 . . . (figures 2, 3 and 5 right). The increasing interstices between periclins and anticlins are at the same time deformated. Passing the boundary from zones 1 and 2 (figure 1) to zone 3, the *"direction of maximum growth"* ("direction lines" Reinke and Foster) changes from anticlinal to periclinal or oblique. Figure 8 illustrates the formation of short tiers in zone 3 across to the long anticlinal rows in zone 1 and 2. Figure 9 illustrates the change of squares to various parallelograms according to the variable position of the original square, all figures evolving within the same growth pattern. In figure 10 a new oblique direction of maximal growth turns a cell row into short tiers of eight cells. The domelike vaulting of the apex may be caused by prevailing growth of the surface layer in comparison with the lesser growth of the interior periclins or (according to figure 11) by prevailing radial growth in comparison with the tangential growth within the surface layer. Figure 13 explains the striking appearance of a low transection (Foster, figure 6) containing central mother cells and surrounding short radial tiers of cells. Figures 15 and 16 demonstrate in detail the origin of a fountain-like arrangement in the initial zone by prevailing growth in anticlinal direction and diminishing periclinal growth in the deeper layers. The site of the ever regenerating initial cell around the

permanent initial point changes with each new division. Figure 4 left shows the formation of *"T-figures"* out of two young cell walls. The T-figures are inverted as ⊥ and get enlarged by the universal growth movement. Figure 4 right shows a whole network of cell walls filling the interstices of figure 4 left. This figure 4 represents a pattern of cell walls growing corresponding to the pattern of dislocation curves and growth curves in figures 2, 3 and 5 and comparable to the photographs of Foster. This comparison suggests the idea of a growth pattern being brought about by a disposition of the protoplasm-molecules similar to the interior structure of cristals. But this pattern is living, growing, self-regenerating, variable, similar to the zonal pattern in a candle flame. The behavior of the single cells is determined by their momentaneous location in travelling along the dislocation curves. All types of cell-arrangement in shoot apices should be explained by their growth patterns which may be fully represented by dislocation curves or evolution lines, growth curves, periclins and anticlins and their derivatives.

Literatur

Foster, A. S., 1943. Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas Calocoma* (Miq.) A. DC. Amer. Jour. Bot., **30,** 56—73.

v. Guttenberg, H., 1947. Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. Planta, **35,** 361—396.

Nägeli, C., 1845. Wachstumsgeschichte von *Delesseria Hypoglossum.* Zschr. wiss. Bot., **I,** 121—137.

Popham, R. A., 1951. Principal types of vegetative shoot apex organisation in vascular plants. Ohio Jour. Science, **51,** 249—270.

Reinke, J., 1880. Lehrbuch allg. Bot. mit Einschluß der Pflanzenphysiologie.

Sachs, J., 1878. Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg, **2,** 46—104.

Schüepp, O., 1938. Über periodische Formbildung bei Pflanzen. Biolog. Reviews, **13,** 59—92.

— 1946. Geometrische Betrachtungen über Wachstum und Formwechsel. Berichte Schweiz. Bot. Ges., **56,** 629—655.

Souèges, R. 1910—1951. C. R. Acad. Sc. Paris.

Wagner, N., 1939. Über die Entwicklungsmechanik der Wurzelhaube und des Wurzelrippenmeristems. Planta, **30,** 21—66.