

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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 70 (1960)

Artikel: Über die submikroskopische Struktur normaler und hyperplastischer Gewebe von *Datura stramonium* L.

Autor: Hohl, Hans-Rudolf

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-49492>

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: 15.01.2026

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

Über die submikroskopische Struktur normaler und hyperplastischer Gewebe von *Datura stramonium* L.

I. Teil: Normalgewebe¹

Von *Hans-Rudolf Hohl*

(Aus dem Institut für spezielle Botanik und dem Laboratorium für Elektronenmikroskopie der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich)

Eingegangen am 27. August 1960

Inhalt	Seite
A. Problemstellung	396
B. Material und Methoden	397
I. Versuchspflanze	397
II. Lichtmikroskopische Technik	398
III. Elektronenmikroskopische Technik	398
C. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	399
I. Primäres Meristem	399
1. Kern	400
2. Mitochondrien	402
3. Plastiden	403
4. Sphaerosomen	406
5. Golgi-Komplex	407
6. Endoplasmatisches Retikulum, Mikrosomen, Grundplasma <i>str. s.</i> und Plasmabegrenzungen	408
7. Plasmodesmen	410
8. Kristallkörper, Lipoidtropfen	412
9. Vakuole	413
II. Kambium	413
1. Eigene Untersuchungen	417
2. Diskussion	418
III. Rindenparenchym, Rindenkollenchym, Mark	419
1. Eigene Untersuchungen	419
2. Diskussion	420

¹ In einem II. Teil werden die Feinstrukturen von Tumor, Wundkallus und Gewebe kultur elektronenmikroskopisch untersucht (Hohl, Phytopath. Z. in Vorbereitung).

IV. Blattmesophyll und Blattepidermis	421
1. Eigene Untersuchungen	421
2. Diskussion	421
V. Phloem	422
1. Einleitung	422
2. Eigene Untersuchungen	422
3. Diskussion	424
D. Besprechung der Ergebnisse	427
I. Organelldifferenzierung	427
II. Zelldifferenzierung	430
E. Zusammenfassung	431
Summary	433
Literaturverzeichnis	434

A. Problemstellung

Über die Vorgänge, die bei der Differenzierung der Gewebe maßgebend beteiligt sind, besitzen wir noch wenig klare Vorstellungen. Huxley (1958) schreibt in einer Darstellung der mit der Krebsätiologie verknüpften Probleme: "The method by which tissues and organs differentiate in the course of normal development is at the moment the main blank space in biology's map." Dabei erstreckt sich unsere Unkenntnis nicht nur auf das Gebiet der Entwicklungsfaktoren, d. h. der Ursachen der Differenzierungserscheinungen, sondern auch auf die Eigenschaften der differenzierten Gewebe selbst, und zwar in physiologischer wie in morphologischer Hinsicht.

So stammen unsere Kenntnisse über den Gewebefeinbau von Angiospermen vorwiegend aus Beobachtungen an embryonalen Zellen primärer Meristeme. Eine zusammenfassende Darstellung der bis jetzt bekanntgewordenen Strukturen und der damit verbundenen Probleme findet sich u. a. bei Sitte (1958). Weitgehend unbekannt geblieben sind die Feinstrukturänderungen, die mit dem Wachstum der Zellen und ihrer Differenzierung verbunden sind. Wir wissen dabei weder über die endgültig differenzierten Gewebe noch über die verschiedenen Zwischenstufen, die sie durchlaufen müssen, Bescheid. Ausnahmen bilden lediglich die Plastiden und die Zellwände, über deren Entwicklung eine ausgedehnte Literatur besteht.

Unsere Unkenntnis ist vor allem durch methodische Schwierigkeiten bedingt. Einmal besitzen ausdifferenzierte Pflanzenzellen neben ihrer riesigen Vakuole nur noch einen dünnen, wandständigen Plasmabelag, der

besonders empfindlich auf die mit der Fixierung verbundenen Eingriffe reagiert. Zum andern können die zur Beobachtung von Zellen *in situ* erforderlichen Dünnschliffe erst seit wenigen Jahren hergestellt werden.

Wollen wir uns um ein besseres Verständnis des pflanzlichen Differenzierungsgeschehens bemühen, so müssen wir als erstes eine möglichst umfassende Inventaraufnahme der in einer Pflanze vorhandenen Strukturen durchführen, der sich in einem späteren Stadium auch eine Untersuchung der pathologisch veränderten Gewebe anzuschließen hat. Nur so gelangt man zu einem umfassenden Einblick in die einer primären Meristemzelle möglichen Abwandlungen ihrer Struktur.

In dieser Arbeit beschäftigen wir uns mit der *morphologischen Differenzierung von Zellorganellen während der normalen Histogenese*. Die Ergebnisse werden am Ende jedes Abschnittes in bezug auf die bereits bekannten Strukturen, am Schluß der Arbeit bezüglich des Problems der morphologischen Differenzierung besprochen.

Wir beschränken uns auf die Darstellung der oberirdischen Pflanzenteile, da deren Gewebe die Grundlage für die später zu besprechenden pathologischen Veränderungen bilden. Die einzelnen Gewebe sind zwangsläufig in eine Reihe zunehmender morphologischer Spezialisierung geordnet.

Die vorliegende Arbeit bildet den ersten Teil einer vergleichenden Untersuchung über den submikroskopischen Bau normaler und hyperplastischer Gewebe. Sie wurde in den Instituten für spezielle und allgemeine Botanik der ETH in Zürich durchgeführt. Herrn Prof. Dr. E. Gäumann und Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyssling bin ich zu großem Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. K. Mühlethaler danke ich für die freundliche Aufnahme in seinem Laboratorium und für das stete Interesse, das er meiner Arbeit zuteil werden ließ. Besonderen Dank schulde ich den Herren Dr. A. Vogel und Dr. Ch. Stoll, die mich jederzeit hilfsbereit unterstützt und beraten haben. Herzlich danken möchte ich meiner Frau Marianne Hohl-Sennhauser für ihre Mitarbeit. Herrn Obergärtner Humm sei für die Anzucht der Versuchspflanzen und die Lösung verschiedener technischer Probleme bestens gedankt.

Die Firma Sandoz in Basel hat durch einen großzügigen finanziellen Beitrag die Durchführung dieser Untersuchung ermöglicht, wofür ich auch an dieser Stelle meinen Dank wiederholen möchte.

B. Material und Methoden

I. Versuchspflanze

Für die Untersuchungen verwendeten wir *Datura stramonium* L.: Samen wurden während 24 Stunden in Brunnenwasser gequollen und an-

schließend in einer Saatschale mit autoklavierter Komposterde ausgesät. Die Keimlinge wurden 2–4 Wochen später eingetopft und im Gewächshaus bei 22–26 °C aufgezogen. Während der lichtarmen Wintermonate gelang die Aufzucht nur mit Hilfe von zusätzlicher Beleuchtung (Osram HWA 500, 2 Lampen/m², Distanz 1 m). Auch war eine hohe Luftfeuchtigkeit erforderlich. Folgende Stadien kamen zur Untersuchung:

Keimlingsstadium, Pflanzen etwa 5 cm hoch,
4-Blatt-Stadium, Pflanzen etwa 10 cm hoch,
6–8-Blatt-Stadium, Pflanzen etwa 20 cm hoch.

Das letzte Stadium entspricht dem Entwicklungsgrad, bei welchem sich die Pflanzen am besten zur Induktion von Tumoren eignen, wenn sie mit dem Erreger, *Agrobacterium tumefaciens*, beimpft werden. Diesem Stadium galt deshalb das Hauptinteresse.

II. Lichtmikroskopische Technik

Als Fixiermittel wurden die Altmannsche Flüssigkeit ($K_2Cr_2O_7$ in 3prozentiger wäßriger Lösung + OsO_4 in 2prozentiger wäßriger Lösung im Verhältnis 1:1) und die Lösung nach Bouin (Pikrinsäure, 0,65prozentig, in 80prozentigem Aethanol, Formalin, 40prozentig, Eisessig im Verhältnis 10:4:1) verwendet. In der Regel wurde 5–8 Stunden fixiert. Nach Entwässerung in aufsteigender Alkoholreihe und Überführung in Xylol erfolgte die Einbettung in Paraffin mit Smp. 55° C. Die Schnittdicke betrug 9–25 μ . Die Schnitte wurden mit Haematoxylin-Delafield oder Haematoxylin-Delafield/Toluidinblau gefärbt.

III. Elektronenmikroskopische Technik

Auf einem eisgekühlten Paraffintisch wurden die im Fixiermittel schwimmenden Objekte unter der Präparierlupe in Würfelchen oder Scheiben von etwa 1 mm Größe zerlegt. Die Fixierung erfolgte mit 1prozentigem OsO_4 , 2prozentigem $KMnO_4$ oder deren Gemisch (1:1); pH 7,2, eingestellt mit Na-Azetat-Veronal-Puffer. Gleich bei Beginn der 6–22 Stunden dauernden Fixierung wurden die Objekte während 10 Minuten am Wasserstrahlvakuum von anhaftenden Luftblasen befreit. In der Regel wurden die Osmiumsäurepräparate mit 2prozentigem Uranylazetat oder einem Gemisch von 2prozentigem Uranylazetat und 2prozentiger Phosphorwolframsäure (1:1) in 75prozentigem Azeton während 10–20 Stunden kontrastiert.

Nach etlichen Versuchen, die geringe Ausbeute an gut fixierten Präparaten durch Modifizieren des Fixiermittels zu erhöhen, zeigte sich, daß größerer Aufwand sich kaum gelohnt hätte: Gewöhnlich sind sogar be-

nachbarste Zellen des gleichen Gewebes verschieden gut fixiert. Eine Beurteilung wäre also nur anhand übermäßig vieler Schnitte möglich gewesen und hätte zudem zu keiner wesentlichen Verbesserung geführt.

Die Einbettung der mit Azeton entwässerten Objekte erfolgte in Araldit, das dem Methacrylat deutlich überlegen war. Nach der andern Methode eingebettete Objekte wurden jedoch gelegentlich ebenfalls ausgewertet.

Zur Auswahl und Lokalisierung der zu untersuchenden Gewebepartien ließ sich mit Vorteil die Methode von Vogel (1960 a) benutzen: Nach mikroskopischer Beurteilung eines Anschnittes wird die gewünschte Stelle auf dem Block durch Abtragen des übrigen Materials freigelegt. – Die Ultradünnsschnitte wurden mit Glasmessern an einem Porter-Bloom-Mikrotom angefertigt. Die Betrachtung der Schnitte erfolgte in einem Philips-Elektronenmikroskop. Zur Auswertung gelangten 1500 Einzelaufnahmen.

C. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

I. Primäres Meristem

In diesem Abschnitt werden die Zellorganelle einzeln beschrieben, wie sie in den primären Meristemzellen des Vegetationspunktes anzutreffen sind. Gleichzeitig sollen sie mit den aus der Literatur bereits bekannten Strukturen verglichen werden. Dabei beschränken wir uns meist auf die Angaben über pflanzliche Objekte, obwohl bei Tier- und Pflanzenzelle eine auffallende Strukturähnlichkeit besteht (Sitte, 1958).

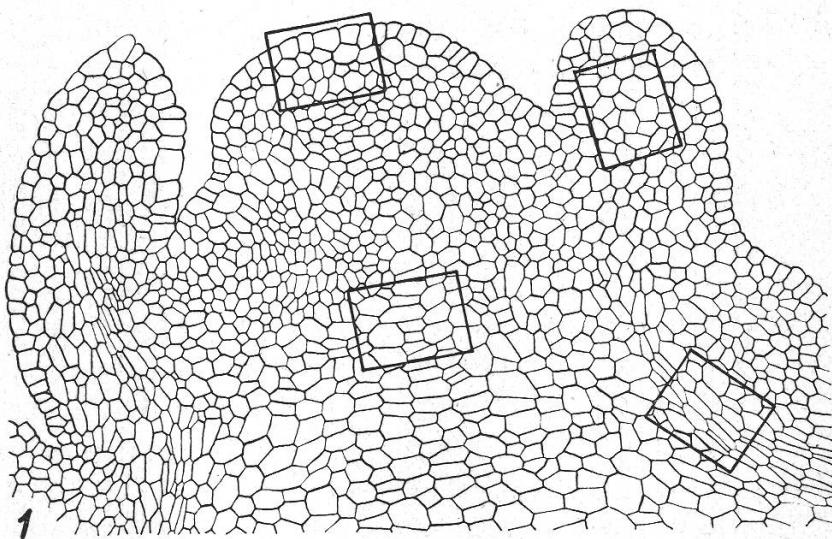


Abbildung 1

Längsschnitt durch den Vegetationskegel von *Datura stramonium* L. Erklärung im Text.
Vergr. 160 ×

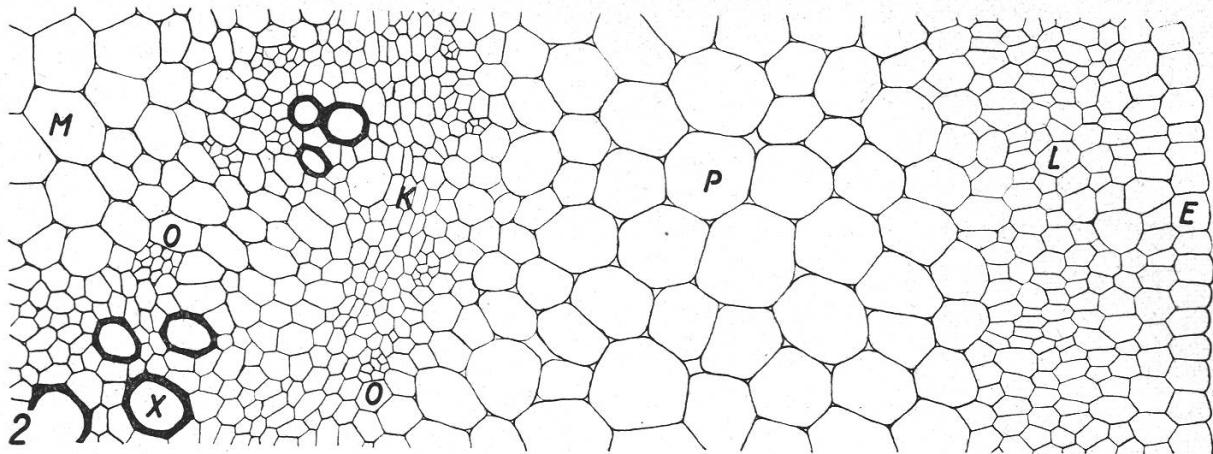


Abbildung 2

Teil eines Stengelquerschnittes von *Datura stramonium* L. Beginn des Dickenwachstums. Epidermis E, Kollenchym L, Parenchym P, Phloem O, Kambium K, Xylem X, Mark M. Vergr. 160×

Eine Übersicht der im Lichtmikroskop erkennbaren Strukturen findet sich in Abbildung 1. Die eingezeichneten Rechtecke markieren die zur Untersuchung verwendeten Gewebepartien: Vegetationskegel (Spitze und Basis), Blattanlagen und erste Gefäßdifferenzierungen. Eine elektronenmikroskopische Übersicht aus der Spitze des Vegetationskegels ist in Abbildung 3 wiedergegeben. Sie zeigt das typische Bild primärer Meristeme: In der Zellmitte befindet sich ein großer Kern, die Zelle selbst ist ganz mit Plasma ausgefüllt. Im Plasma eingelagert sind viele kleine Körperchen, deren Natur sich bei dieser Vergrößerung nicht eindeutig definieren lässt. Das Bild zeigt das, was auch bei guter Auflösung mit dem Lichtmikroskop zu erkennen ist. Es vermittelt damit den Übergang von der Licht- zur Elektronenmikroskopie; die folgenden Bilder geben die hier abgebildeten Strukturen bei größerer Auflösung wieder.

1. Kern

Eigene Untersuchungen. Die Kernwand erscheint bei Osmiumsäure- und bei Permanganatfixierung als Doppellamelle von 200–250 Å Dicke. Dabei schließen die beiden Einzellamellen von je 70 Å Dicke zwischen sich eine Mittelschicht von 70–100 Å ein. Die beiden Lamellen verlaufen vielfach parallel zueinander. Sie können sich aber auch, und dies ist vorwiegend bei Osmiumsäurefixierung der Fall, zu kleineren Kavitäten und Aus sackungen erweitern und, wenn mehrere solche Ausweiterungen sich aneinanderreihen, den Eindruck von Bläschenreihen oder «Perlschnüren» erwecken. Dieselbe Erscheinung tritt auch bei den Lamellen des Endoplasmatischen Retikulums (ER) auf.

Die Kernwand ist von ca. 500 Å großen Poren durchbrochen und steht mit Lamellen des ER in kontinuierlicher Verbindung (Abb. 4,5). Sie

wurde deshalb auch schon als Derivat des ER bezeichnet (Watson, 1955; Sitte, 1958). Die Poren sind nicht zu verwechseln mit der durch die Kernteilung bedingten Auflösung der Membran (Porter and Machado, 1960), wobei anfänglich ebenfalls porenhähnliche Durchbrechungen entstehen. Bei diesen sind jedoch die Lamellen am Rande nicht miteinander verbunden, sondern lassen die mittlere, helle Zwischenschicht frei ausmünden (Abb. 4).

Das *Innere des Kerns* besteht nach Permanganatfixierung aus einer homogenen bis feinkörnigen Grundsubstanz mit eingelagerten dunklen Körperchen, den Nukleolen, und noch dunkleren, diffus verteilten Partien, die wahrscheinlich den chromatischen Bezirken entsprechen (Abb. 3). Erfolgt die Fixierung mit Osmiumsäure (und anschließender Uranylazetatkontrastierung), so erscheinen die Nukleolen deutlich gekörnt (Korngröße 100–150 Å). Andere Strukturen findet man nur sporadisch, so kleine, ringförmige Gebilde von einigen hundert Å Durchmesser oder bei Prophasenkernen auch Doppelflecken von 200–300 Å Durchmesser, welche nicht unähnlich Chromosomenquerschnitten sind.

Diskussion. Arbeiten über die submikroskopische Morphologie pflanzlicher Zellkerne liegen vor von De (1957), Sager und Palade (1957), Sitte (1957, 1958), Buvat (1958a), Lance (1958) und Marinos (1960). Alle Resultate stimmen weitgehend überein und decken sich auch mit unseren Befunden.

Diskutiert wird noch die Frage, ob die Poren durch feine Membranen verschlossen sind oder völlig frei liegen. Eine endgültige Antwort steht noch aus; in der Mehrzahl der Fälle scheinen sie aber frei zu sein, so daß eine offene Verbindung zwischen Kern und Plasma angenommen werden darf. Dies begünstigt die Theorie von Bonner (1959), wonach die Mikrosomen des Plasmas aus dem Nukleolus stammen, für die Übermittlung von Kerninformationen ans Plasma verantwortlich sind und im Plasma Funktionen im Zusammenhang mit der Eiweißsynthese ausüben. Auch die Versuche von Hämmerling und Mitarbeitern (z. B. Hämmerling und Hämmerling, 1959; Richter, 1959) zeigen, daß Substanzen (RNS oder Proteine?) vom Kern ans Plasma abgegeben werden und sich an Stellen morphogener Aktivität anreichern. In der Tat lassen sich auch rein morphologisch Hinweise dafür erbringen, daß Partikel vom Kern ins Plasma wandern. Wir haben verschiedentlich starke Ansammlungen von mikrosomenähnlichen Partikeln an der Kernperipherie beobachtet, die den Anschein einer gerichteten Wanderung durch die Poren ins Plasma erwecken. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang auch, daß die kernlosen Siebröhren von *Datura stramonium* L. keine Mikrosomen in ihrem Plasma enthalten (vgl. Abschnitt C V).

2. Mitochondrien

Eigene Untersuchungen. Die Mitochondrien stellen im elektronenmikroskopischen Bild Körperchen von knapp $1\text{ }\mu$ Durchmesser und meist kugeliger bis eiförmiger Gestalt dar. Man findet aber auch stäbchenförmige, keulenförmige oder abgewinkelte und verzweigte Exemplare. Sie sind von einer doppelten, lückenlosen Membran begrenzt, wobei die Einzellamellen von je 70 \AA Dicke einen hellen Zwischenraum von etwa 50 \AA einschließen. Die innere Lamelle ist an verschiedenen Stellen handschuhfingerartig in die homogenfeinkörnige Matrix eingestülpt. Diese Einstülpungen erscheinen nach Permanganatfixierung meist als Röhrchen und wurden darum «*tubuli mitochondriales*» genannt (Abb. 29). Nach Osmiumsäurefixierung dagegen erweisen sie sich oft als flach-keulig bis sackartig (Abb. 10) und erhielten deshalb den Namen «*sacculi mitochondriales*» (Sitte, 1958). Ab und zu sind einzelne *tubuli* in der Mitte des Mitochondriums zu einem Ring zusammengeschlossen.

Zahl, Länge und Verteilung der *tubuli mitochondriales* können im Einzelfalle stark variieren, doch ließ sich bis jetzt kein Zusammenhang zwischen diesen Ausbildungsformen und einer bestimmten Zellaktivität nachweisen. – Die Mitochondrien liegen regelmäßig im Plasma verstreut, eine bevorzugte Lagebeziehung zu andern Zellkomponenten scheint nicht zu bestehen.

Mitochondrienteilungen oder Bilder, die als Teilungsstadien gedeutet werden können, finden sich auffallend selten. So trifft man mitunter Durchschnürungsstadien oder Stadien, in welchen sich die Mitochondrien zu fragmentieren scheinen (Abb. 28).

Diskussion. Aus den Arbeiten von Palade (1953), Wolken und Palade (1953), Heitz (1957a, b), Strugger (1957a), Buvat (1958a), Lance (1958), Sitte (1958) u. a. geht hervor, daß die pflanzlichen Mitochondrien durch ihre röhrchen- (*tubuli*-) oder säckchen- (*sacculi*-) artigen Innenstrukturen charakterisiert sind. Damit unterscheiden sie sich, wenn man von wenigen Ausnahmen, wie Pilzen (Turian und Kellenberger, 1956) und Myxomyceten (Niklowitz, 1957), absieht, von den tierischen Mitochondrien, deren innere Grenzmembran septenartige und zueinander parallele Einstülpungen besitzt (*cristae mitochondriales*). Ausnahmen – mit *tubuli* – fehlen aber auch bei Tieren nicht (Powers et al., 1956; Sedar, 1956; Wohlfarth-Bottermann, 1956).

Nach unseren Erfahrungen besteht die Unterscheidung von *tubuli* und *sacculi* zu Unrecht, da sie hauptsächlich durch die Art des verwendeten Fixiermittels bedingt ist. Die *tubuli* stellen dabei nach unserer Auffassung den natürlicheren Erhaltungszustand dar, während die *sacculi* eher bei der Fixierung mit Osmiumsäure durch deren quellende Wirkung entstehen (vgl. Kernmembran). Eine Abgabe von *tubuli* in das Plasma,

wie dies schon beobachtet wurde (Wohlfarth-Bottermann, 1957; Weissenfels, 1958a), konnten wir nie feststellen.

Über die *Entstehung und Vermehrung* der Mitochondrien ist nur wenig Gesichertes bekannt. Für die *tierischen* Mitochondrien wird eine Entstehung aus den kleineren und einfach konturierten Microbodies (Rouiller and Bernhard, 1956) oder aus Mikrosomen (Eichenberger, 1953) befürwortet. Auch Weissenfels (1958b) beschreibt die Bildung von Mitochondrien aus Promitochondrien von bläschenartiger, einfach begrenzter Form und etwa 300 Å Größe. Miller und Sitte (1956) lehnen dagegen eine Entstehung aus Mikrosomen ab. Für die *pflanzlichen* Mitochondrien beschreiben Lund et al. (1957) Vorstufen ohne innere Differenzierung. Bei diesen Strukturen dürfte es sich aber eher um frühe Proplastidenstadien handeln. Nach Buvat (1958a, 1959) entstehen die Mitochondrien *de novo* aus dem Phragmoplastenmaterial unmittelbar nach erfolgter Zellteilung. Mit dieser Anschauung wird die alte Streitfrage der Lichtmikroskopie (Steffen, 1955) nach der Kontinuität der Mitochondrien wieder aufgeworfen.

Für die Vermehrung der Mitochondrien stehen damit zwei Möglichkeiten offen, nämlich die fortlaufende Neubildung aus dem Plasma, womit sich eine Erklärung für die Tatsache ergibt, daß Teilungsstadien so selten gefunden werden, oder Vermehrung durch Teilungen (Durchschnürung oder Fragmentierung), wie dies Mühlethaler (1959) beschreibt.

3. Plastiden

Eigene Untersuchungen. Die Meristemzellen im apikalen, jüngsten Teil des Vegetationspunktes enthalten kugelige bis ovale, oft auch unregelmäßig geformte Partikel von 0,8–2 μ Durchmesser. Sie sind wie die Mitochondrien von einer Doppelmembran umgeben und enthalten mitunter kleine Stärkekörner, womit sie eindeutig den Plastiden zugeordnet werden können (Abb. 3, 7).

Neben diesen jüngsten Proplastiden treten noch bedeutend kleinere, ebenfalls von einer Doppelmembran begrenzte, rundliche Körperchen auf, deren Größe zwischen 0,1 und 1 μ schwankt. Ihre Innensubstanz ist homogen und von mittlerer Dichte. Man kann sie als *Initialkörperchen* bezeichnen und sie als Vorläufer der Proplastiden (oder Mitochondrien) ansehen. Beispiele solcher Initialkörperchen sind in den Abbildungen 5 und 6 wiedergegeben.

Unterhalb der Spitze des Vegetationskegels beginnt die eigentliche Differenzierung der *Proplastiden*. Sie äußert sich in der Anlage der ersten Lamellen und im Auftreten verschiedener Einschlüsse.

Die innere Grenzlamelle stülpt sich – an verschiedenen Orten gleichzeitig – septenartig gegen das Lumen ein, so daß im Schnitt ein Bild ähnlich dem der Mitochondrien entsteht. Bei den Proplastiden aber legen sich

die Lamellen rasch parallel zur Oberfläche und durchziehen oft den ganzen Innenraum, indes die Röhrchen der Mitochondrien kurz bleiben und ungefähr senkrecht zur Oberfläche verlaufen. – Von den eingestülpten Lamellen schnüren sich kleine Bläschen oder ganze Partien ab, die sich zu Paketen ordnen können (Abb. 8). Die Bläschen sind mitunter an wenigen Stellen gehäuft und bilden dann die sogenannten *Prolamellarkörper*.

An Einschlüssen findet man neben den erwähnten Prolamellarkörpern Stärkekörper (Abb. 23) von $0,5-1 \mu$ Größe, dann auch osmiophile, wahrscheinlich lipoide Granula von ungefähr 500 \AA Durchmesser. Zu diesen bereits bekannten Einschlüssen gesellt sich noch ein weiterer: Er ist im Mittel 1μ groß, kugelig und von einer einfachen, 70 \AA dicken Membran begrenzt. Sein Inneres ist homogen bis feingranulär und ungefähr gleich dicht (manchmal auch etwas dichter) wie die umgebende Plastidenmatrix (Abb. 10). Durch seine Membran und die höhere optische Dichte läßt er sich leicht von Stärkekörpern unterscheiden. Irgendwelche innere Strukturen konnten nie beobachtet werden. Ein Proplastid enthält gewöhnlich einen solchen Einschlußkörper.

Den Einschlußkörpern gemeinsam ist das zeitlich begrenzte Auftreten. Man findet sie deshalb nicht in jedem Proplastiden.

Diskussion. Wir möchten aus dem vielseitigen Problem der Plastidenentwicklung nur folgende drei Fragen herausgreifen: a) Wie entstehen die Proplastiden? Damit verknüpft ist die Frage nach der Kontinuität der Plastiden; b) Welche Bedeutung kommt den verschiedenen Einschlußkörpern zu? c) Wie werden die ersten Lamellen und Granen gebildet?

a) In der Frage der *Proplastidenentstehung* stehen sich heute zahlreiche Meinungen gegenüber, deren Extreme entweder eine Neubildung aus dem Plasma oder eine Entstehung aus ihresgleichen vertreten.

Bereits Leyon (1956) und Wettstein (1957) zogen die Entstehung der Proplastiden aus kleineren, membranbegrenzten Körperchen ohne weitere Innenstruktur in Betracht. Aber erst Mühlthaler und Frey-Wyssling (1959) haben die Plastidenentstehung aus kleinsten Partikeln oder gar *de novo* aus dem Grundplasma klar formuliert. Nach diesen Autoren lassen sich Partikel mit doppelter Membran in kontinuierlicher Folge bis hinab zu $20 \text{ m}\mu$, also weit in den submikroskopischen Bereich, verfolgen. Von hier aus zur *De-novo*-Bildung aus dem Plasma ist nur noch ein kleiner Schritt.

Diese Ansicht steht in klarem Gegensatz zur Theorie der Plastidenkontinuität (Schimper, 1885), die bereits durch Frey-Wyssling et al. (1956) von ganz anderer Seite her in Frage gestellt worden ist. Sie konnten zeigen, daß sich ausgewachsene Chloroplasten und Chromoplasten nicht mehr in Proplastiden und auch Chromoplasten nicht mehr in Chloroplasten zurückverwandeln, die gesamte Plastidenentwicklung somit monotyp verläuft.

Man darf aber nicht vergessen, daß z. B. bei Apoplastidie, dem völligen Verlust der Plastiden (z. B. durch einseitige Verteilung bei der Zellteilung) noch nie eine Regeneration der Plastiden aus dem Plasma beobachtet werden konnte (Küster, 1956).

Neben den erwähnten Autoren vertreten denn auch Strugger und seine Mitarbeiter (Strugger, 1954, 1956, 1957c; Strugger und Perner, 1955; Grave, 1954; Kaja, 1954; Perner, 1954, 1956; Böing, 1955; Fasse-Franzisket, 1955), gestützt auf zahlreiche licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen, mit Überzeugung die Schimpersche Kontinuitätstheorie, wenn auch in etwas modifizierter Form: Jeder Proplastid enthält ein lamelliertes Körperchen, das *Primärgrana*. Dieses stelle vermöge seiner Persistenz und Selbstreduplikation den qualifizierten Sitz des hypothetischen, nukleinsäurehaltigen Plastidogenkomplexes dar. Aus ihm sollen durch Selbstreduplikation die Sekundärgrana der Chloroplasten entstehen. – Die Gründe, welche zur Ablehnung dieser Ansicht führen müssen, möchten wir im nächsten Abschnitt ausführen, da sie bereits eng mit dem Problem der *Einschlußkörperbildung* verknüpft sind.

b) Nach der Theorie von Strugger muß das eben erwähnte Primärgrana gleich gebaut sein wie die Sekundärgrana, darf nur aus seinesgleichen entstehen und während der ontogenetischen Entwicklung nicht verschwinden.

Nun haben aber die Arbeiten von Heitz (1954, 1956), Mühlethaler (1955), Hodge et al. (1956), Perner (1956) und Wettstein (1957, 1958) erwiesen, daß das Primärgrana nicht lamellär, sondern vielmehr aus bläschenartigen Elementen von 200–400 Å Durchmesser aufgebaut ist, die mitunter kristallgitterartig geordnet sind. Aus diesem Primärgrana entwickeln sich die Stroma- und Granalamellen, wobei das Primärgrana meist aufgebraucht wird, bevor sich Sekundärgrana ausgebildet haben. Hodge et al. (1956) haben deshalb das Primärgrana zutreffender als «prolamellar body» bezeichnet. Weiter konnte gezeigt werden, daß in jüngsten Entwicklungsstadien der Prolamellarkörper noch gar nicht vorhanden ist (Leyon, 1956; Wettstein, 1957; Mühlethaler und Frey-Wyssling, 1959) und oft überhaupt nicht gebildet wird (Heitz, 1957a; Buvat, 1958; Lance, 1958).

Das Primärgrana besitzt demnach weder die Fähigkeit zur Selbstreduplikation, noch bildet es ein persistierendes Strukturelement. Als Träger plasmatischer, strukturgebundener Vererbung kommt es somit nicht in Frage. Sein eigentliches Wesen ist durch die Arbeiten von Hodge et al. (1956), Wettstein (1958), Lefort (1959) und Mühlethaler und Frey-Wyssling (1959) erschlossen worden. Sie wiesen experimentell nach, daß der Prolamellarkörper bei mangelnder Belichtung gebildet wird. Genügende Belichtung läßt ihn unter Ausbildung von Lamellen wieder verschwinden. Er stellt somit eine vorübergehende Ansammlung

von Lamellenmaterial bei gestörter Lamellenbildung dar. Ob die *primäre* Hemmung die Chlorophyllsynthese (Lefort, 1959) oder die Bildung der für die Trägerlamellen benötigten Proteine (Mühlethaler und Frey-Wyssling, 1959) beeinträchtigt, bleibt noch ungeklärt.

Die Fähigkeit der Proplastiden zur vorübergehenden Speicherung führt noch zur Ausbildung einer Reihe weiterer Einschlußkörper. Bekannt ist die Speicherung von Stärke; daneben wird z. B. in Orchideenproplastiden auch Eiweiß in Form von Fibrillenpaketen gespeichert (Buvat, 1959 b). Weiter beschreibt Sitte (1958) in den Proplastiden der Erbsenwurzel aus Makromolekülen von 58 Å zusammengesetzte, zu dichten Zentren gehäufte oder eher diffuse, membranlose Einschlüsse unbekannter Natur.

Außer diesen bereits beschriebenen Einschlüssen tritt noch ein weiterer auf, der im zweiten, die hyperplastischen Gewebe betreffenden Teil eingehend behandelt werden soll. Im Elektronenmikroskop verhält er sich wie eine eiweißartige Substanz. Seine genaue chemische Natur ist jedoch noch unbekannt. Ebenso ungewiß bleibt, wie er sich in die normale Entwicklung der Plastiden ordnen läßt. Offensichtlich wird er nur für kurze Zeit gebildet und dann wieder abgebaut, denn in späteren Stadien kann er nie mehr gefunden werden.

c) In bezug auf die *Bildungsweise von Lamellen und Granen* stimmen unsere Ergebnisse mit denen von Buvat (1958a), Lance (1958) und Mühlethaler und Frey-Wyssling (1959) überein. Durch *Einstülpung der inneren Grenzmembran* bilden sich die ersten Lamellen, deren bald einsetzende paketartige Anordnung die Granen ergibt. Diesen Einstülpungsvorgang haben die Plastiden mit den Mitochondrien gemeinsam. Die Frage nach der phylogenetischen Zusammengehörigkeit der beiden Organellen wurde deshalb erneut diskutiert (Buvat, 1958a; Lance, 1958; Mühlethaler und Frey-Wyssling, 1959).

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Bild der Proplastidenentwicklung: Die Plastiden entstehen aus submikroskopischen Partikeln, den Initialkörperchen, vielleicht sogar *de novo* aus dem Grundplasma. Sie zeigen als erstes Zeichen der Differenzierung eine Einstülpung der inneren Grenzmembran, woraus die ersten Lamellen entstehen. Daneben können sie verschiedene, für die weitere Entwicklung benötigte Stoffe vorübergehend speichern. Die gebildeten Lamellen werden bei ausreichender Belichtung direkt vermehrt und entwickeln sich zu Stroma- und Grana-lamellen. Bei unzureichender Belichtung wird die Lamellenbildung gehemmt, und es entsteht ein Prolamellarkörper, der bei wieder einsetzender Belichtung zu Lamellen auswächst.

4. Sphaerosomen

Eigene Untersuchungen. Sphaerosomen finden sich regelmäßig, wenn auch bedeutend seltener als die Mitochondrien oder Proplastiden. Sie sind

etwa 1μ große, runde Partikel, deren Binnenraum bei Osmiumsäurefixierung völlig homogen (Abb. 19), bei Permanganatfixierung feinkörnig ist und keinerlei weitere Einzelheiten erkennen lässt. Durch ihre einfache Membran von 60–80 Å Dicke unterscheiden sich Sphaerosomen von un-differenzierten Proplastiden, ein Kriterium, das jedoch nur bei guten Aufnahmen anwendbar ist. Dem elektronenoptischen Bilde nach zu schließen, sind sie stark lipoidhaltig, lassen sich aber leicht von den eigentlichen Lipoidtropfen unterscheiden, da diese von keiner erkennbaren Membran begrenzt sind und völlig schwarz abgebildet werden. Bei suboptimaler Fixierung treten Schrumpfungen auf, die zu Einbuchtungen führen. Die Sphaerosomen erscheinen dann als unregelmäßig geformte Zahnräder.

Diskussion. Wieweit die hier als Sphaerosomen beschriebenen Partikel wirklich das elektronenoptische Äquivalent der lichtmikroskopischen Sphaerosomen darstellen, steht zurzeit noch nicht einwandfrei fest. Ein klarer Identitätsbeweis ist wegen der Kleinheit der Objekte, ihres relativ seltenen Auftretens und auch wegen der vielen Unklarheiten, die noch im Bereich der Lichtmikroskopie selbst über sie bestehen (Steffen, 1955), nur schwer zu erbringen. Die wenigen elektronenmikroskopischen Angaben divergieren denn auch sehr stark. Mühlethaler (1955) beschreibt sie als dunkle Körperchen mit komplizierter, noch ungeklärter Innenstruktur, Strugger (1957 d) als rundlich, ohne *cristae*, homogen und sehr dicht. Unseren Befunden entsprechen am ehesten die von Genevès et al. (1958) beschriebenen Körperchen mit einfacher Membran und homogener Innensubstanz, welche sie mit den tierischen Lysosomen oder den «dense bodies» vergleichen. Ähnlich, wenn auch kleiner, ist die von Sitte (1958) beschriebene Zellkomponente A.

Die in dieser Arbeit beschriebenen Partikel kommen wegen 1. ihres regelmäßigen Vorkommens (wie wir später sehen werden, treten sie auch in vielen andern Zelltypen auf), 2. ihres zahlenmäßigen Verhältnisses zu den andern Zellkomponenten und 3. ihrer konstanten Größe von etwa $0,8 \mu$ (Fetttropfen schwanken sehr stark in ihrer Größe) allein als Äquivalente der lichtmikroskopischen Sphaerosomen in Betracht (man vergleiche auch Sorokin, 1955). Dazu stimmen die zytochemischen Angaben von Perner (1953), wonach die Sphaerosomen eine Lipoid- und eine Proteinkomponente besitzen (Nukleoproteide werden zusätzlich vermutet) und von einer Grenzschicht aus Phosphatiden umgeben sind, mit unsren morphologischen Befunden gut überein.

5. Golgi-Komplex

Eigene Untersuchungen. Neben den bis jetzt beschriebenen, meist rundlichen, klar gegen das Plasma abgegrenzten Zellkomponenten findet man als weiteres, regelmäßig auftretendes Organell den Golgi-Komplex. Er besteht aus 4–6 zu einem Stapel geordneten Doppel-lamellen, deren

Enden meist bläschenartig erweitert sind (Abb. 7, 22). Um diese Doppel-lamellen können noch freie Bläschen gelagert sein (Abb. 13). Die Doppel-lamellen sind etwa $1\text{ }\mu$ lang und etwa 250 \AA dick. Die Einzellamelle mißt $70\text{--}90\text{ \AA}$. Die Endbläschen variieren in ihrer Größe zwischen $0,05$ und $0,3\text{ }\mu$; sie können auch fehlen (Abb. 30). Sie besitzen eine einfache Membran von 70 \AA und sind in ihrem Innern homogen und sehr leicht durchstrahlbar.

In *jüngsten* Zellen findet man zahlreiche Golgi-Komplexe, deren Lamellenpakete hufeisenförmig gebogen sind (Abb. 7). Mitunter bilden sie auch konzentrische Ringe. Diese Formen dürften mit der Entstehung oder einer spezifischen Funktion des Golgi-Komplexes in Zusammenhang stehen. Eigentliche Teilungsstadien wurden bis jetzt nicht beobachtet. Gelegentlich findet man Golgi-Komplexe in dreieckförmiger Anordnung (Abb. 22). Ob solche Formationen zufällig sind oder Endstadien von Teilungen darstellen (Buvat, 1958a, b), läßt sich nicht entscheiden. Ab und zu wurde eine direkte Kontinuität von Golgi-Lamellen mit dem ER festgestellt. Im allgemeinen sind die Golgi-Komplexe gleichmäßig in der Zelle verteilt und zeigen keine Affinität zu andern Organellen.

Diskussion. Der Golgi-Komplex, bei tierischen Geweben seit langem bekannt (Golgi, 1898), war bis zur Einführung der Elektronenmikroskopie in seiner Eigenschaft als selbständiges Organell heftig umstritten. Vor einigen Jahren ist er auch bei pflanzlichen Zellen gefunden worden (Buvat, 1957a, 1958b; Heitz, 1957c; Hodge et al., 1956; Perner, 1957, 1958; Sitte, 1958 u. a.). Er tritt im Pflanzenreich weit verbreitet auf und wurde bei Algen (Chardard et Rouiller, 1957), Moosen (Heitz, 1958) und Angiospermen (z. B. Lance, 1958) gefunden. Er wird allgemein als selbständiges Organell aufgefaßt, obwohl er temporär mit dem ER in Verbindung stehen kann (Buvat, 1958b; Heitz, 1958). Die Vakuomtheorie, wonach der Golgi-Komplex lediglich ein Teil des Zellvakuolensystems darstellt, wird nur noch vereinzelt vertreten (Milovidov, 1957).

Seine Funktion ist bis jetzt nur wenig erforscht worden. In Speicheldrüsen einer bestimmten Blattlaus besteht nach Wohlfarth-Bottermann und Moericke (1959) ein direkter Zusammenhang des Golgi-Komplexes mit der Morphogenese zytoplasmatischer Lamellensysteme. Auch mit der pulsierenden Vakuole der Protozoen wurde der Golgi-Komplex in Beziehung gebracht (Gatenby et al., 1955). Daraus ließe sich eine eventuelle Beteiligung an der Aufrechterhaltung des Wasserhaushaltes herleiten.

6. Endoplasmatisches Retikulum, Mikrosomen, Grundplasma stricto sensu und Plasmabegrenzungen

Nach Frey-Wyssling (1955) läßt sich das Grundplasma nur negativ definieren als das, was übrigbleibt, wenn man vom Protoplasten alle markanten Strukturen wegzählt. Je weiter nun die Erforschung des Plas-

mas vorgetrieben wird, um so mehr entleert sich der Begriff des Grundplasmas *stricto sensu*. Wir behandeln in diesem Abschnitt außer dem eigentlichen Grundplasma im engeren Sinne auch noch die Mikrosomen und das ER sowie die Plasmabegrenzungen, Tonoplast und Plasmalemma.

Eigene Untersuchungen. Das *Endoplasmatische Retikulum* bildet Doppellamellen, die untereinander verbunden sind und so ein das ganze Plasma durchziehendes, lockeres Netzwerk bilden. Die Doppellamelle ist durchschnittlich 250–450 Å dick, die Einzellamelle 70 Å (Abb. 4, 5). Die Doppellamellen können an der Außenseite von Mikrosomen besetzt sein; diese fehlen aber vielfach über weite Strecken. Parallele Lagerung von mehreren Doppellamellen zu einem *Ergastoplasma* findet man in den primären Meristemzellen des Vegetationspunktes nicht in ausgeprägter Form. Dagegen werden sehr schöne Ergastoplasmaformationen in den meristematischen Haarzellen am Vegetationspunkt ausgebildet (Abb. 7).

Das ER ist sehr quellungsempfindlich. Man kann deshalb nicht leicht entscheiden, ob die besonders bei Osmiumsäurefixierung auftretenden Erweiterungen des ER zu kleinen Ausstülpungen und Bläschenketten Artefakte darstellen oder, wenigstens zum Teil, reelle Strukturen sind.

Das ER steht in mannigfacher Beziehung zu andern Lamellensystemen. Seinen Zusammenhang mit der Kernwand haben wir bereits erwähnt. Bisweilen lassen sich aber auch direkte Übergänge in die Golgi-Komplexe und in die Plasmagrenzmembranen beobachten. Zudem stehen vielfach die Lamellen des ER benachbarter Zellen durch die Plasmodesmen miteinander in Verbindung.

Tonoplast und Plasmalemma sind morphologisch gleich gebaut. Sie bestehen aus einer Lamelle von 90–130 Å Dicke, die sich bei guter Fixierung in zwei Untereinheiten von 35 Å auflösen lässt. Es handelt sich hier ebenfalls um eine Doppellamelle (unit membrane von Robertson, 1960), nur sind die Maße bedeutend kleiner als bei den übrigen Doppellamellen.

Nach Permanganatfixierung verläuft die Grenze zwischen Plasma und Zellwand mehr oder weniger glatt; das Plasmalemma bildet dann eine gestreckte, faltenlose Membran. Fixiert man dagegen mit Osmiumsäure, so findet man vom Plasma und von der Zellwand her zahlreiche Protuberanzen vorgetrieben, wodurch Plasma und Zellwand stark ineinander verzahnt scheinen. Das Plasma verläuft dann im Schnitt serpentinartig.

Die *Mikrosomen* (im Sinne von Mühlethaler, 1959, Syn. Meiosomen, Paladesche Granula, microsomal particles usw., vgl. Sitte, 1958) sind Granula von 100–250 Å Durchmesser. Sie liegen in großer Zahl regelmäßig im Plasma verstreut (Abb. 13, 22) oder sind entlang von ER-Membranen aneinander gereiht.

Neben dem ER und den Mikrosomen trifft man in osmiumsäurefixierten Präparaten häufig noch *kleinste Bläschen*, die sich keiner der bis

jetzt beschriebenen Struktur zuordnen lassen. Nach Fixierung mit Permanganat treten sie nicht auf, was darauf hindeutet, daß sie, mindestens teilweise, durch die quellende Wirkung der Osmiumsäure entstanden sind; denn ihre Zahl und Größe nimmt mit abnehmender Fixierqualität stark zu.

Das *Grundplasma stricto sensu*, in dem alle hier beschriebenen Strukturen eingelagert sind, von Strugger (1957a) als *Hyaloplasma* bezeichnet, zeigt keinerlei auflösbare Strukturen mehr. Es erscheint im elektronenmikroskopischen Bild als homogene, leicht graue Grundsubstanz (Abb. 13).

Wir möchten auf eine eingehende Diskussion der weitläufigen Problematik, die mit diesem Grenzbereich der Elektronenmikroskopie verknüpft ist, verzichten und verweisen auf die Gesamtdarstellung von Frey-Wyssling (1955), eine kritische Diskussion von Sitte (1958) und die speziell dem Problem der Lamellensysteme gewidmeten Untersuchungen von Robertson (1960).

7. Plasmodesmen

Eigene Untersuchungen. Die Plasmodesmen im primären Meristem von *Datura stramonium* treten einzeln (solitärer Typ) oder in Gruppen (aggregierter Typ, Tüpfel) auf (Abb. 15, 16). Die Poren besitzen einen Durchmesser von 200–500 Å. Ihre Zahl beträgt beim solitären Typ etwa $5/\mu^2$, beim aggregierten Typ etwa $50/\mu^2$. Da die ovalen Tüpfel etwa 1 μ breit und 2 μ lang sind, enthalten sie rund 100 Poren. Die Zellwand ist an den Stellen, wo sie von Plasmodesmen durchzogen wird, meist erheblich dünner.

An die Poren heran treten vielfach Lamellen des ER. Im Längsschnitt läßt sich jedoch die Kontinuität des ER durch die Poren hindurch nicht verfolgen, da die Porengröße meist kleiner ist als die Schnittdicke, so daß nur unscharfe Bilder resultieren (Abb. 16). Im Querschnitt dagegen (Abb. 15) ist eine die Porenwand auskleidende Membran, das Plasmalemma, und in der Mitte der Pore ein dunkler Docht, manchmal in Form eines Röhrchenquerschnittes, zu erkennen. Bei diesem Docht handelt es sich um Stränge des ER, die durch die Poren hindurch das ER benachbarter Zellen miteinander verbinden. In den Plasmodesmen von *Datura stramonium* findet man somit Elemente des Plasmalemmas, des Grundplasmas und des ER.

Auch die Vorgänge bei der *Zellteilung* lassen auf eine Kontinuität des ER durch die Plasmodesmen schließen. Zwischen den Pektinvakuolen der Äquatorialplatte ziehen in großer Zahl Lamellen des ER durch (Abb. 12). Die Plasmodesmen bilden sich nun derart, daß bei der Verschmelzung der Einzelpektinvakuolen zur Mittellamelle die Partien um die erwähnten Stränge ausgespart bleiben. Grundplasma und ER sind deshalb von Beginn an in den sich bildenden Plasmodesmen vorhanden.

Diskussion. Der Nachweis einer plasmatischen Kontinuität benachbarter Zellen ist, wenn man von den nie zu gesicherten Resultaten führenden lichtmikroskopischen Untersuchungen absieht, in zwei Etappen erfolgt.

Einmal konnte an mazerierten Zellwandpräparaten aufgezeigt werden, daß die Zellulosefibrillen zahlreiche Poren von $0,1\text{--}0,2\ \mu$ offen lassen, die einzeln oder in Gruppen (Tüpfeln) auftreten (Mühlethaler, 1950; Williams et al., 1955; Scott et al., 1956; Hassenkamp und Liese, 1957). Bei der Auflagerung der Sekundärwand wird nach Frey-Wyssling und Müller (1957) der größte Teil der Plasmodesmen wieder zugedeckt oder aber dadurch erhalten, daß in der Sekundärwand über einer Porengruppe eine Öffnung ausgespart bleibt. Nach unserer Erfahrung kann auch der Fall eintreten, daß einzelne Tüpfel zwar von einer Sekundärwand überdeckt werden, die schollenartig gebauten Wandelemente sich aber nicht völlig zusammenschließen, sondern kleine Spalten offen lassen, durch die eine Verbindung zwischen den beiden Zellen gewahrt bleibt. Es resultieren dann kompliziert gebaute Plasmodesmen (Abb. 16).

Aber erst mit Hilfe der Ultradünnabschnittsmethode ist es gelungen, auch das Plasma in den Poren nachzuweisen (Buvat, 1957b, 1958a, 1960; Strugger, 1957b; Lance, 1958; Perner, 1958), wobei sich eine Beteiligung von Plasmalemma und ER ergab (Buvat, 1960). Buvat und Puissant (1958) haben als erste auf die Entstehung der Plasmodesmen bei der Zellwandbildung hingewiesen. Unsere eigenen Resultate sind in dieser Hinsicht eine Bestätigung ihrer Angaben.

Plasmodesmen in den Epidermisaußenwänden, sogenannte *Ektodesmen*, wie sie von Lambertz (1954) und Schumacher und Lambertz (1956) auf Grund von lichtmikroskopischen Untersuchungen beschrieben werden, konnten wir bis anhin weder in osmiumsäure- noch in permanaganatfixierten Präparaten erkennen. Volz (1952) findet ebenfalls keine durchgehenden Poren, sondern lediglich Dünnstellen in der Epidermis. Die von Huber et al. (1956) als Ektodesmen beschriebenen Strukturen stellen ohne Zweifel Artefakte dar, die häufig auftreten und wahrscheinlich feine Faltungen der Dünnschnitte sind, die einen stark osmiophilen Kanal vortäuschen. Auch Sitte (1958) warnt vor der Verwechslung solcher Bildungen mit reellen Plasmastrukturen. Unsere negativen Befunde an osmiumsäurefixierten Objekten decken sich mit denen von Schnepf (1959). Diesem Autor gelingt es jedoch, mit den auch für den lichtmikroskopischen Nachweis der Ektodesmen benötigten Sublimat- oder Jod-silbermethoden, Büschelchen feinster Mikrokapillaren nachzuweisen, die mit den Ektodesmen identisch sind. Ob sie plasmatischer Natur sind, konnte jedoch noch nicht endgültig geklärt werden. Jedenfalls zeigen sie

morphologisch und auch chemisch (z. B. gegenüber Osmiumsäure) ein von den Plasmodesmen völlig verschiedenes Verhalten.

8. Kristallkörper, Lipoidtropfen

Kristallkörper. Regelmäßig im Plasma eingelagert sind kleine Kristalle von 0,3–0,8 μ Größe. Sie liegen in schlaffen Bläschen, deren Membran etwa 70 Å dick ist. Der Raum zwischen Membran und Kristall kann leer oder mit einer körnigen Substanz mehr oder weniger dicht angefüllt sein. Je mehr von dieser Substanz vorhanden ist, desto praller präsentiert sich das Teilchen, so daß der Kristall im Innern eines dichten Körperchens von etwa 0,5–1,5 μ Durchmesser liegt (Abb. 17). Er zeigt eine deutliche Streifung mit Linienabstand von 80 Å. Daneben treten in verschiedenen Winkeln zur Hauptperiode schwächere Nebenperioden von 70–120 Å auf.

Bemerkenswert an diesen Befunden ist, daß die Kristalle von einer deutlichen Membran umgeben sind. Nach Hölzl und Bancher (1959) sind auch die lichtmikroskopisch gut nachweisbaren Eiweißkristalle der Kartoffelknolle in einer protoplasmatischen Hülle eingeschlossen.

Die gefundenen Kristalle scheinen durch Kristallisation stark eiweißhaltiger – morphologisch mit den Sphaerosomen vergleichbarer – Körperchen entstanden zu sein. Der Vorgang dürfte in gewissem Grade mit der Entstehung der Aleuronkörner vergleichbar sein. Für die Eiweißnatur der Kristalle spricht der Gitterabstand von 80 Å, welcher im Bereich der von Wyckoff (1957) und Valentine (1959) beschriebenen Eiweißkristallperioden liegt (Kristalle von Viren haben in der Regel bedeutend größere Gitterabstände). Kristalle ähnlicher Beschaffenheit, aber ohne Membran, beobachteten auch Mühlenthaler (1955) und Sitte (1958).

Pflanzliche Eiweißkristalloide von lichtmikroskopischen Ausmaßen wurden schon vielfach beschrieben. Sie können im Zellkern, in den Plastiden oder im Plasma auftreten (Küster, 1956; Reiter, 1956a; Thaler, 1956a). Einige von ihnen sind in letzter Zeit aktuell geworden, da sie vermutlich Viruskristalloide darstellen (Kenda et al., 1951; Reiter, 1956b; Thaler, 1956b). Besonders gut untersucht sind die Verhältnisse bei den Eiweißspindeln und -kristalloiden der Kakteen (Amelunxen, 1956a, 1956b, 1958). Sie konnten durch Isolierung, biochemische Analyse und elektronenmikroskopische Beobachtung einerseits und durch Infektionsversuche anderseits eindeutig als Viren identifiziert werden. Es handelt sich hier um latente Virusinfektionen, die mit Ausnahme der Bildung von Spindeln und Kristalloiden zu keinen weiteren Symptomen führen.

Bei unsrern Kristallen dürfte es sich allerdings kaum um etwas Vergleichbares handeln, da die bis jetzt untersuchten Viren und Viruskristalloide in Pflanzen meist fibrilläre Struktur aufweisen (Brandes, 1959; Matsui, 1959; Shalla, 1959; Wehrmeyer, 1959), während Baker et

al. (1960) in tierischen Zellkernen einen Zusammenhang zwischen Kristallen und einer Virusvermehrung feststellen.

Lipoidtropfen. Auch sie sind in meristematischen Zellen regelmäßig als schwarze Tropfen anzutreffen. Ihre Größe schwankt zwischen 0,04 und $0,5 \mu$; man findet aber Exemplare bis zu 3μ Größe. Sie liegen im Plasma verstreut oder der Vakuole entlang. Die großen Tropfen spalten bei der Präparation in parallele Schichten auf, während die kleinen immer völlig homogen bleiben. Eine Membran lässt sich nirgends feststellen.

Lipoidtropfen treten in den Meristemen verschiedener Pflanzen auf (Mühlethaler, 1955; Strugger, 1957a; Sitte, 1958). Sie sind rund oder gelappt. Gelappte Formen stellen aber eher Artefakte dar (Sitte, 1958). Durch ihre hohe Dichte, die starke Größenstreuung und das Fehlen einer Membran lassen sie sich leicht von den Sphaerosomen unterscheiden.

9. Vakuole

Junge, primäre Meristemzellen enthalten anfänglich keine Vakuolen. Später beginnen sie sich an mehreren Stellen gleichzeitig zu bilden. Sie vergrößern sich im Laufe der Differenzierung und fließen zusammen, so daß die Vakuolen zwar immer größer werden, ihre Zahl aber laufend abnimmt. Im Kambium ist das anfänglich komplizierte Vakuolensystem auf eine einfache, große Zentralvakuole reduziert.

Die in der Vakuole gelösten Substanzen werden bei der Fixierung ausgefällt und koagulieren zu unregelmäßigen Fetzchen. Während junge Vakuolen noch große Mengen dieses Materials enthalten, wird es mit zunehmender Differenzierung spärlicher. Die Vakuolen erscheinen dann im elektronenmikroskopischen Bilde praktisch leer (Abb. 18, 19, 20, 21).

Nach Mühlethaler (1960) entstehen die Vakuolen durch Entmischungsvorgänge, welche im Plasma kleine Höhlungen erzeugen, die erst allmählich mit einer Membran abgegrenzt werden. Nach Buvat (1958a) hingegen bildet sich das Vakuolensystem aus dem ER, indem die Lamellensysteme stellenweise auseinanderweichen und so ein zusammenhängendes System von Vakuolen aufbauen. Nach dieser Auffassung sind die Vakuolen von Anfang an durch eine Membran – die Lamelle des ER – vom Plasma abgetrennt. Einen klaren Entscheid für eine dieser beiden Möglichkeiten konnten wir nicht erbringen, da wir sowohl für die eine wie für die andere Ansicht sprechende Unterlagen besitzen.

II. Kambium

Das Kambium tritt im jungen Stengel zuerst intrafaszikulär auf. Bei Beginn des Dickenwachstums schließt es sich zu einem Ring, in dem die benachbarten Parenchymzellen zu kambialer Tätigkeit angeregt werden (Abb. 2).

Bemerkungen zu den Abbildungen 3-30

Der Strich unten rechts auf dem Bilde bedeutet immer $1\text{ }\mu$

r. = rechts, l. = links, o. = oben, u. = unten auf dem Bilde

OsO_4 = Fixierung mit 1prozentigem Osmiumtetroxyd und nachträglicher Kontrastierung

KMnO_4 = Fixierung mit 2prozentigem Kaliumpermanganat

Abbildung 3

Teil des Vegetationskegels von *Datura stramonium* in Übersicht.

Erklärung im Text. KMnO_4 , 4000 \times

Abbildung 4

Teil einer primären Meristemzelle mit Kern (K) und Kernwand, die stellenweise aufgelöst ist.

Eine Lamelle des ER zweigt von der Kernwand ab (Pfeil)

Abbildung 5

Kernwand mit echter Pore (O), Initialkörperchen mit doppelter Hüllmembran. ER = Doppellamelle des Endoplasmatischen Retikulums, ZW = Zellwand. KMnO_4 , 36000 \times

Abbildung 6

Initialkörperchen in Teilung, bereits sind einzelne Innenstrukturen erkennbar.

KMnO_4 , 47000 \times

Abbildung 7

Querschnitt durch 2 Haare des Vegetationspunktes: Kern (K), gut ausgebildetes Ergastoplasm (E), hufeisenförmig gebogene Golgi-Komplexe (GO), Proplastiden (PP) und Mitochondrien. KMnO_4 , 7500 \times

Abbildung 8

3 Proplastiden im Übergangsstadium zu Jungchloroplasten. Mehrere Lamellen sind bereits ausgebildet und teilweise zu Paketen geordnet. Stomalamellen verbinden die Pakete untereinander. KMnO_4 , 32000 \times

Abbildung 9

Teil eines Jungchloroplasten mit Lamellenpaketen. Deutlich erkennbar der Aufbau der Pakete aus flachen «Schläuchen». KMnO_4 , 48000 \times

Abbildung 10

Proplastid mit Einschlußkörper (Erklärung im Text), o. ein Mitochondrium mit den bei Osmiumsäurefixierung üblichen *sacculi*. OsO_4 , 23000 \times

Abbildung 11

Zellgruppe des Kambiums in Übersicht. Auffallend die großen Vakuolen (V) und der schmale Plasmabelag. r. u. eine Zelle nach erfolgter Teilung. Die neue Zellwand (Pfeil) durchquert die Zelle diagonal und ist beiderseits von dickeren Plasmabelägen eingerahmt.

$\text{OsO}_4 + \text{KMnO}_4$, 2100 \times

Abbildung 12

Detail von Abbildung 11 (aber anderer Schnitt). Teil der neugebildeten Zellwand, deren Zusammensetzung aus einzelnen Bausteinen noch gut erkennbar ist. Im Plasma junge Proplastiden (PP). $\text{OsO}_4 + \text{KMnO}_4$, 7700 \times

Abbildung 13

Zwei Golgi-Komplexe (GO), wovon einer quer, der andere parallel zum Lamellenpaket getroffen. Im Plasma Mikrosomen in großer Zahl. OsO_4 , 25 000 \times

Abbildung 14

Teil eines jungen Blattes in Übersicht. Epidermis auf der linken Bildhälfte enthält nur Proplastiden (PP). Zwischen den Zellen große Interzellularräume. Zellwände mit vielen Chloroplasten ausgekleidet. $\text{OsO}_4 + \text{KMnO}_4$, 1900 \times

Abbildung 15

Tüpfel aus einer Markzelle in flachem Anschnitt, r. Zellwandoberfläche mit Elementen des Plasmas, l. o. nur noch Zellwand. In einzelnen Poren (Pfeil) Plasmalemma und dunkler Docht erkennbar. OsO_4 , 35 000 \times

Abbildung 16

Plasmodesmenaggregat in einer Sekundärwand. Erklärung im Text.
 OsO_4 , 22 000 \times

Abbildung 17

Kristallkörper aus einer Rindenkollenchymzelle, deutlich sichtbar in einem Körperchen gelegen. Gitterebenen wegen zu schwacher Vergrößerung nicht erkennbar. OsO_4 , 38 000 \times

Abbildung 18

Typischer Aspekt der differenzierten Parenchymzelle: Zwischen der Vakuole (V) und der Zellwand (ZW) ein schmaler Plasmasaum. Im Plasma Mitochondrien, Golgi-Komplexe und Reste des ER (Pfeil). Tonoplast in der Zelle r. o. gut erhalten. KMnO_4 , 9200 \times

Abbildung 19

Ausschnitt zweier Rindenparenchymzellen mit Zellwand, Vakuolen und Plasmasaum; darin eingelagert Mitochondrien. In der Zelle l. u. ein Sphaerosom (Pfeil). Plasma r. o. gut, l. u. schlecht erhalten. OsO_4 , 13 000 \times

Abbildung 20

Ausschnitt aus 2 Rindenparenchymzellen. Das Plasma liegt als dünner, kompakter Belag der Zellwand an. Der Chloroplast (P) ist gut entwickelt, hat jedoch keine Grana ausgebildet. Das lamellenfreie Peristromium (PE) ist schmal. V = Vakuole. OsO_4 , 12 000 \times

Abbildung 21

Typisches Beispiel einer schlecht erhaltenen Parenchymzelle (man vgl. mit Abb. 20): Plasma ausgewaschen oder zu groben Blasen verquollen, Tonoplast zerrissen. Plastid hat zwar seine äußere Form gewahrt, Lamellen im Innern jedoch zusammengedrückt, wodurch ein großes «Peristromium» (PE) entsteht. OsO_4 , 12 000 \times

Abbildung 22

Rindenkollenchymzelle mit zahlreichen Golgi-Komplexen, davon eine Gruppe dreieckförmig angeordnet. Im leicht verquollenen Plasma viele Mikrosomen. OsO_4 , 22 000 \times

Abbildung 23

Umwandlung kambialer Zellen zu Siebröhren. In der Bildmitte zwei zukünftige Siebröhren, bereits stark gestreckt. Bei der Zelle r. Umwandlung vollzogen, Plastiden (P) wie in Abbildung 24. In der Zelle l. Stärkekörner mit dunklen Korrosionsstellen (Pfeil). Näheres im Text. KMnO_4 , 2600 \times

Abbildung 24

Plastiden aus einer Siebröhre (Detail von Abb. 27) mit doppelter Grenzmembran und umgewandelten Stärkekörnern (PS). Plasma undeutlich lamelliert. V = Vakuole. KMnO_4 , 17 000 \times

Abbildung 25

Plasmaanhäufung in apolarer Siebröhre einer Gewebekultur, lamellärer Bau des Siebröhrenplasmas besonders deutlich erkennbar. Lamellen strahlen frei in die Vakuole (oben), da ein Tonoplast fehlt. Plasmalemma vorhanden (Pfeil). Mikrosomen fehlen. ZW = Zellwand. OsO_4 , 32 000 \times

Abbildung 26

Siebplatte, mit Kallose weitgehend verstopft. Inselförmige Zellwandpartien mit Mittellamelle, Primär- und Sekundärwand. Im Bilde l. ein freiliegendes Phloemstärkekorn (PS). OsO_4 , 8500 \times

Abbildung 27

Übersicht: Siebröhre (SR) mit Geleitzelle (GZ). Am obersten Rand der SR eine schräg angeschnittene Siebplatte (Pfeil). Großer Schleimpfropfen (SP). Im dichten Plasma der Geleitzelle zahlreiche Mitochondrien und Sphaerosomen. KMnO_4 , 4200 \times

Abbildung 28

Ausschnitt aus einer Geleitzelle. 2 Mitochondrien fragmentieren sich. K = Kern. KMnO_4 , etwa 12 000 \times

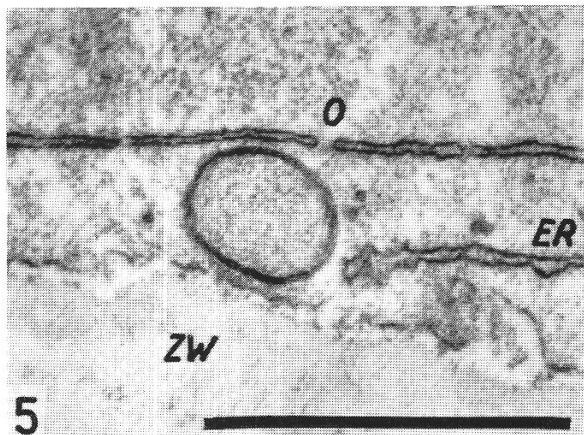
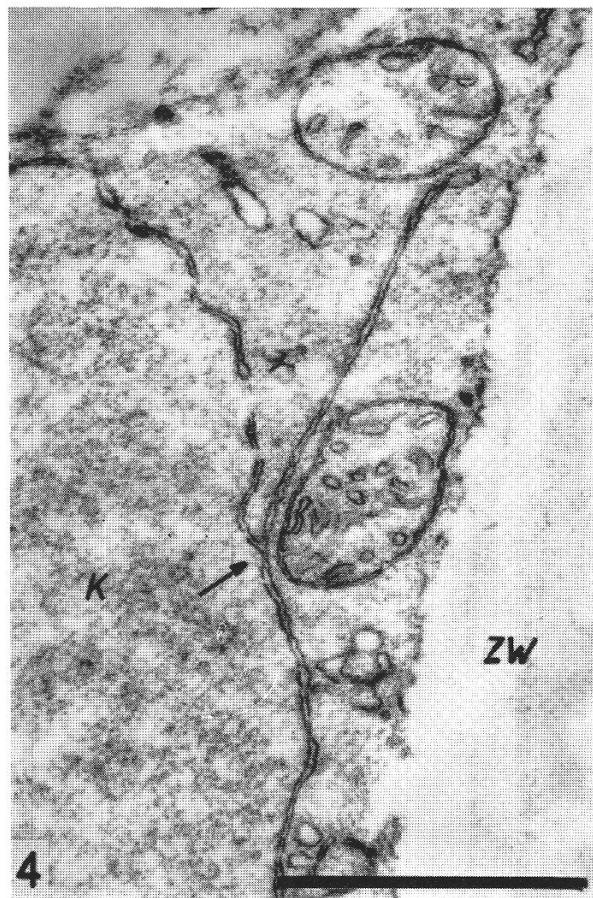
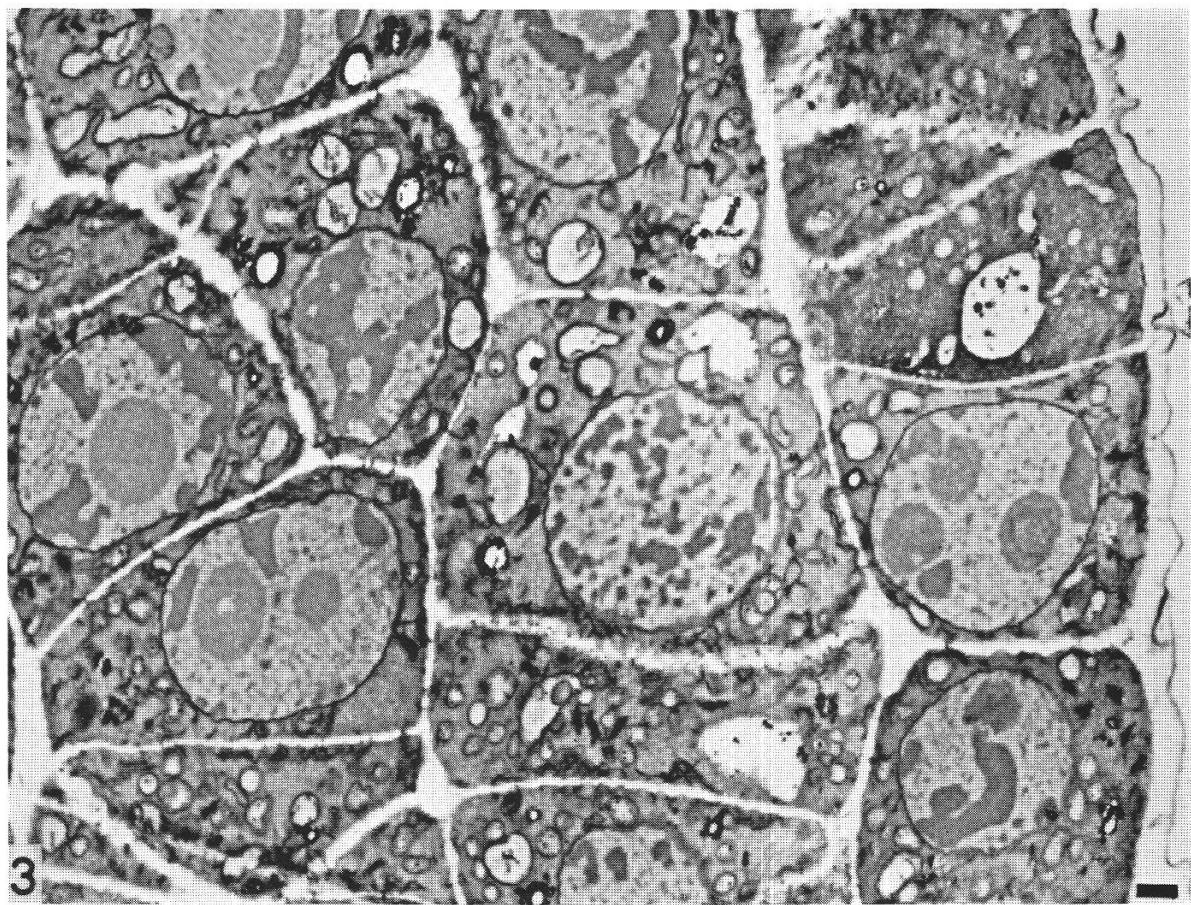
Abbildung 29

Teil einer Geleitzelle. Großer Plastid (P) mit wenigen, die ganze Länge durchziehenden Lamellen. Zahlreiche Mitochondrien. KMnO_4 , 23 000 \times

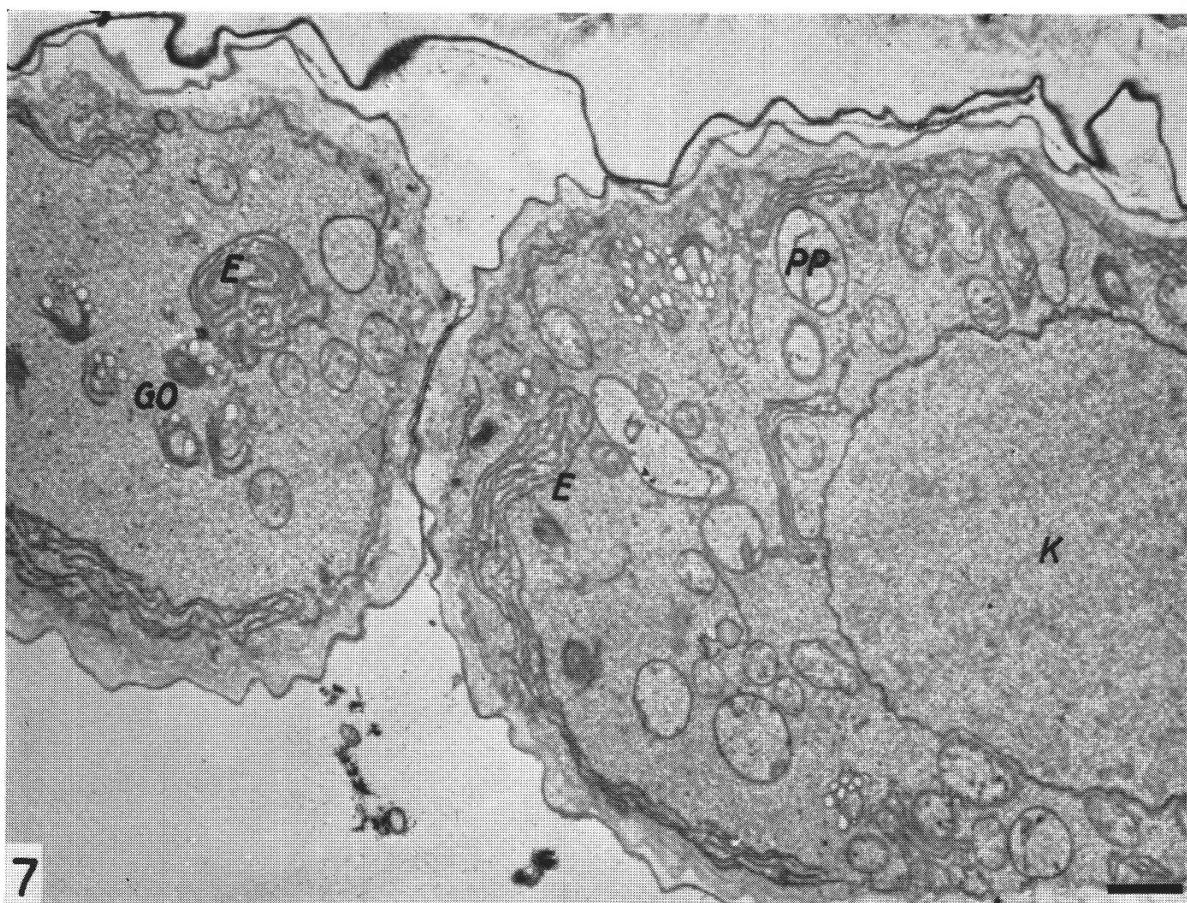
Abbildung 30

Teil eines vollentwickelten Chloroplasten. Fein lamellierte Grana (G), am Rand mit kleinsten, durch Entmischung entstandenen Lipoidtropfen besetzt. Im Stroma größere Lipoidtropfen (L). r. u. ein Golgi-Komplex ohne freie Bläschen. (Aufnahme Dr. A. Vogel) OsO_4 , 32 000 \times

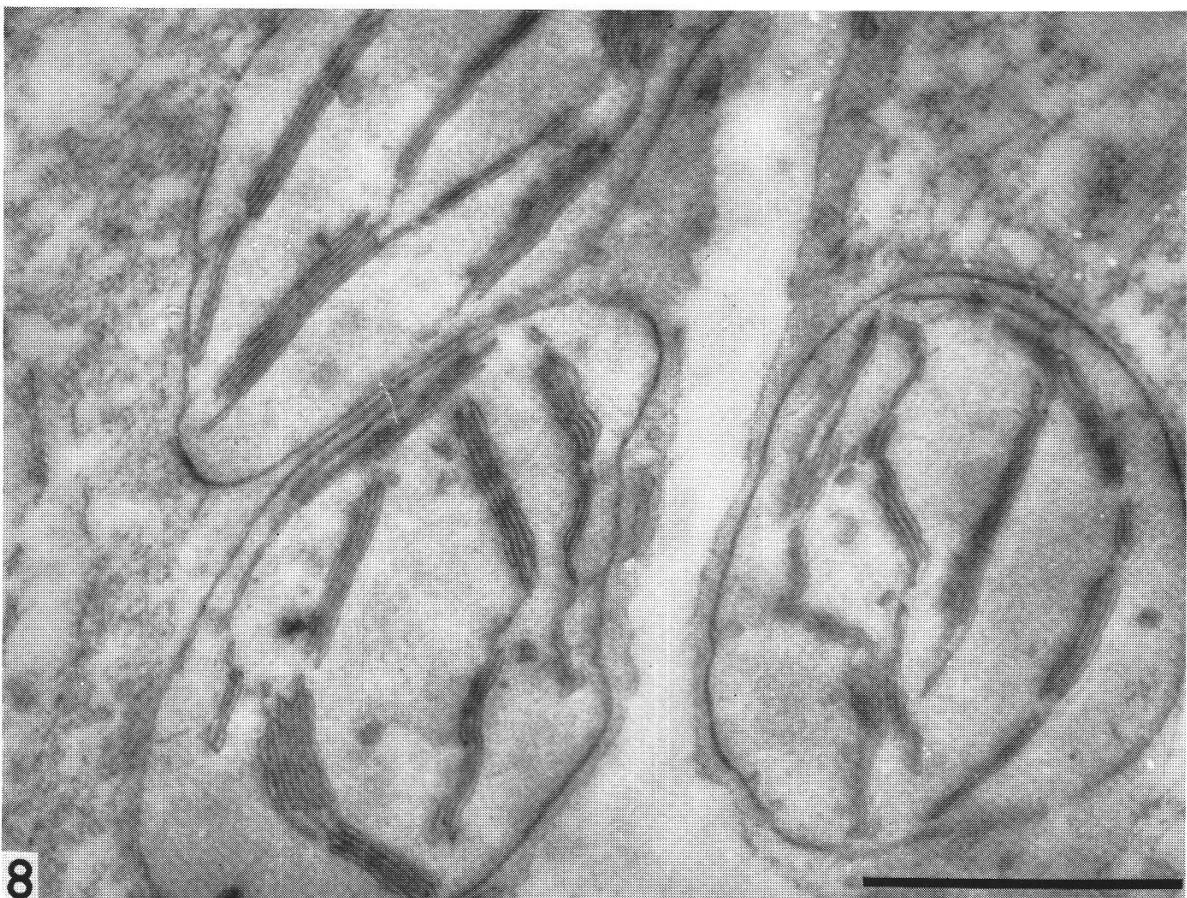
Tafel I



Tafel II

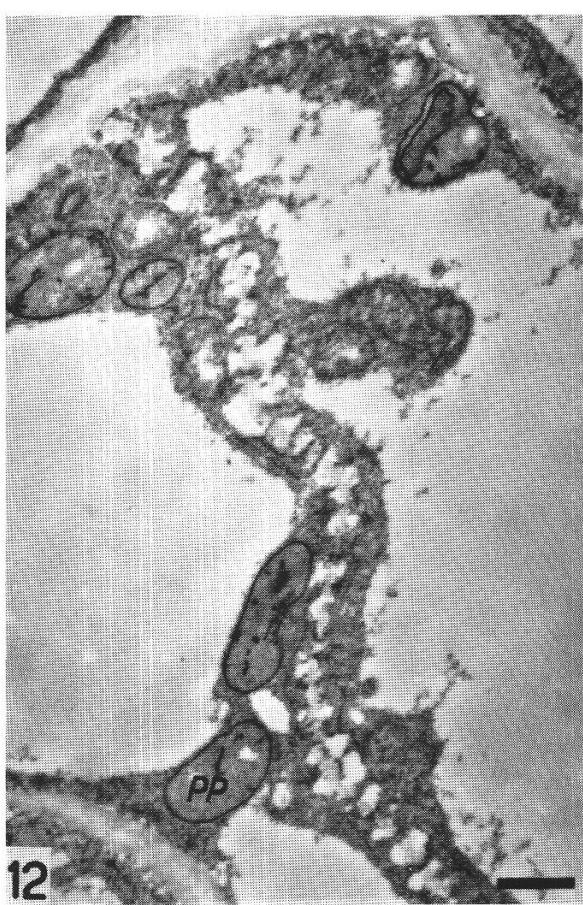
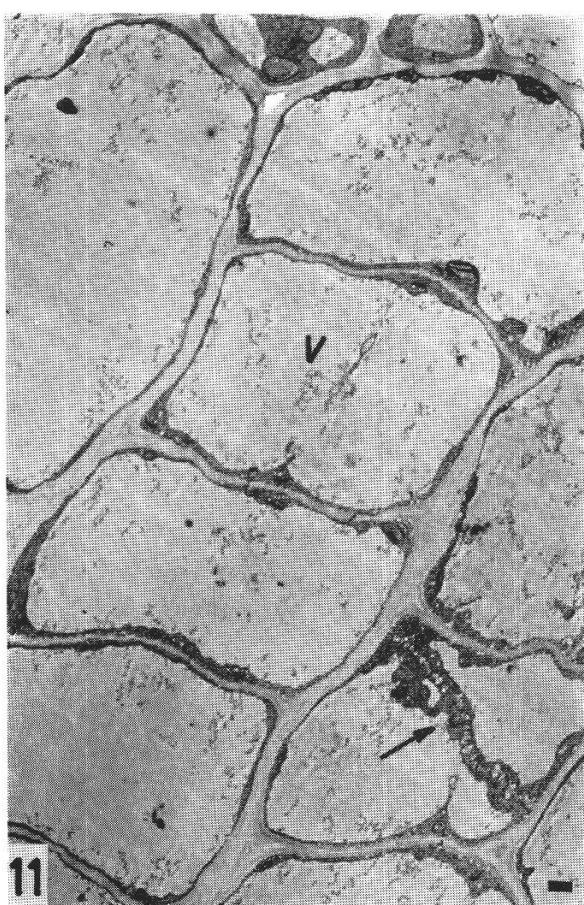
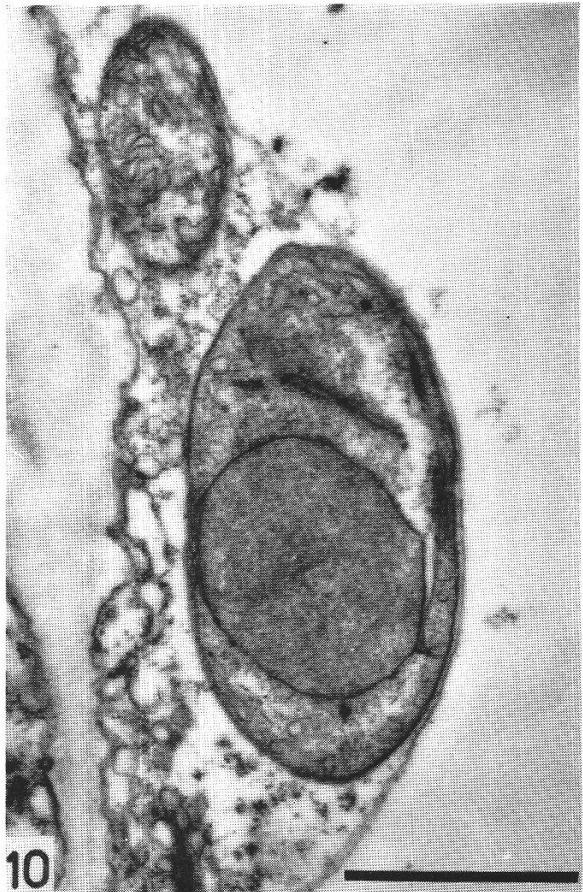
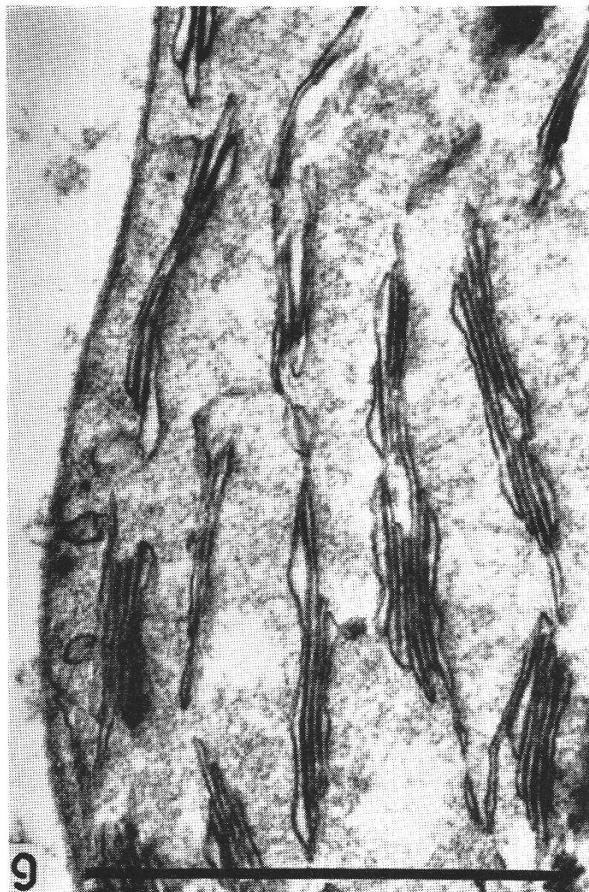


7

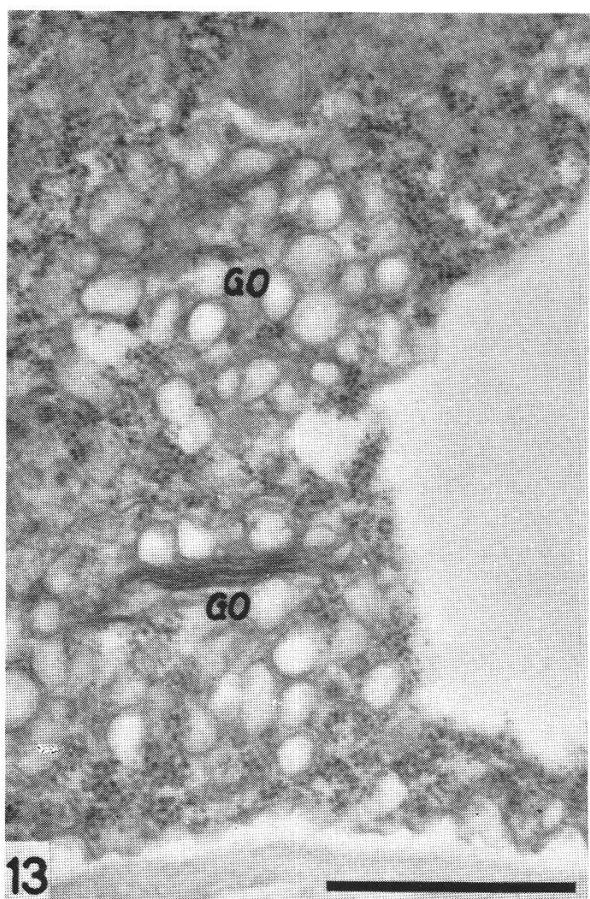


8

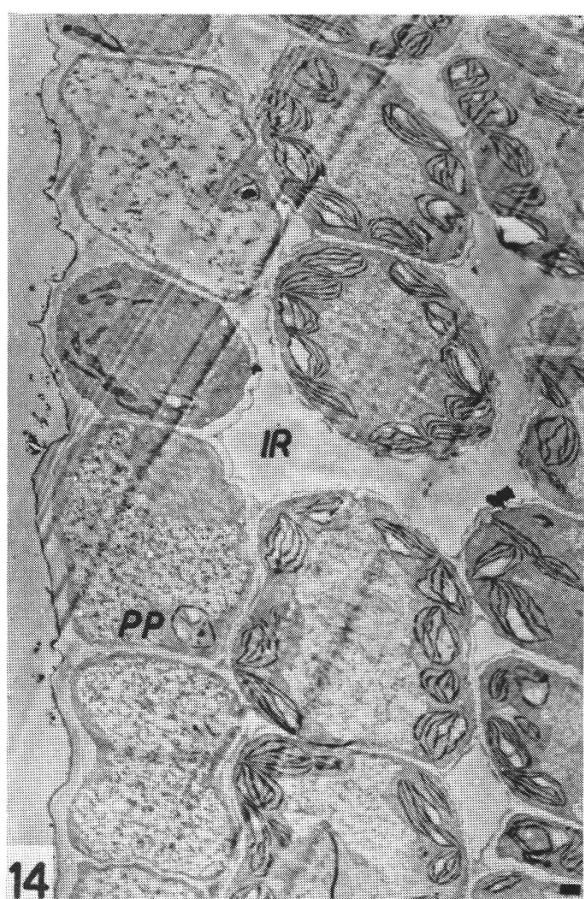
Tafel III



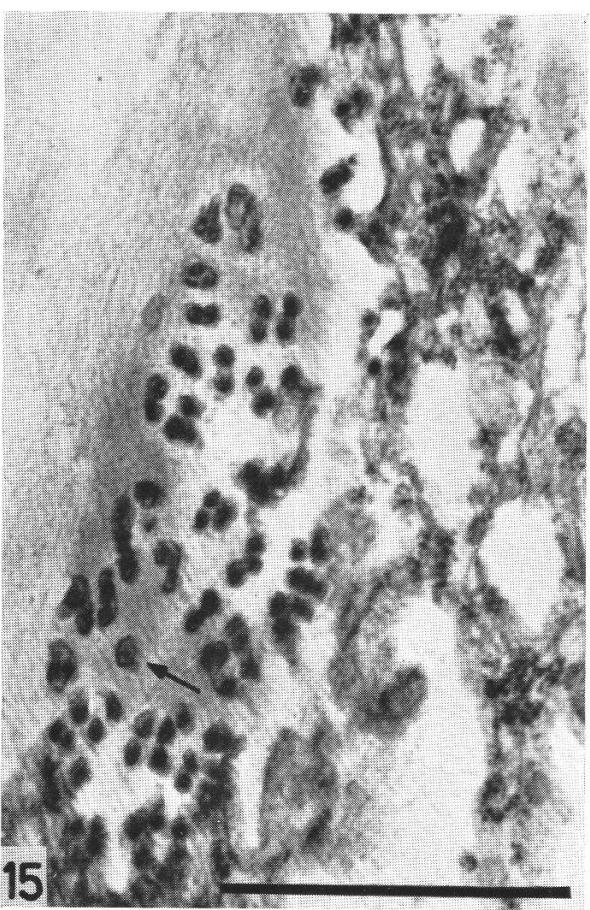
Tafel IV



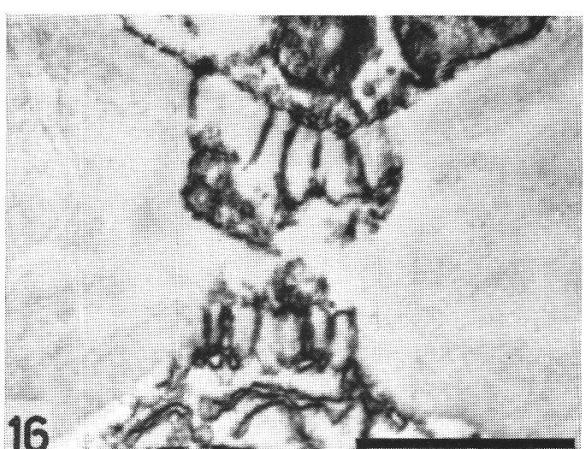
13



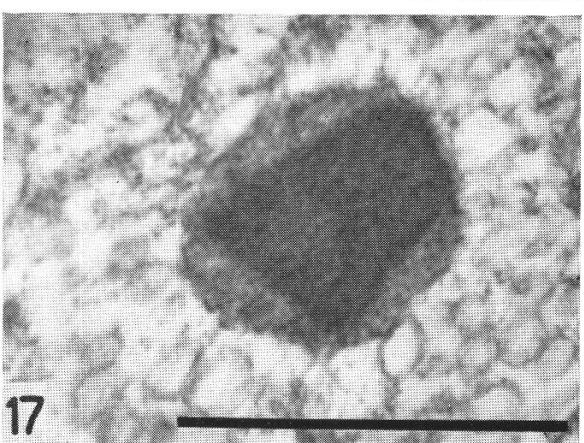
14



15

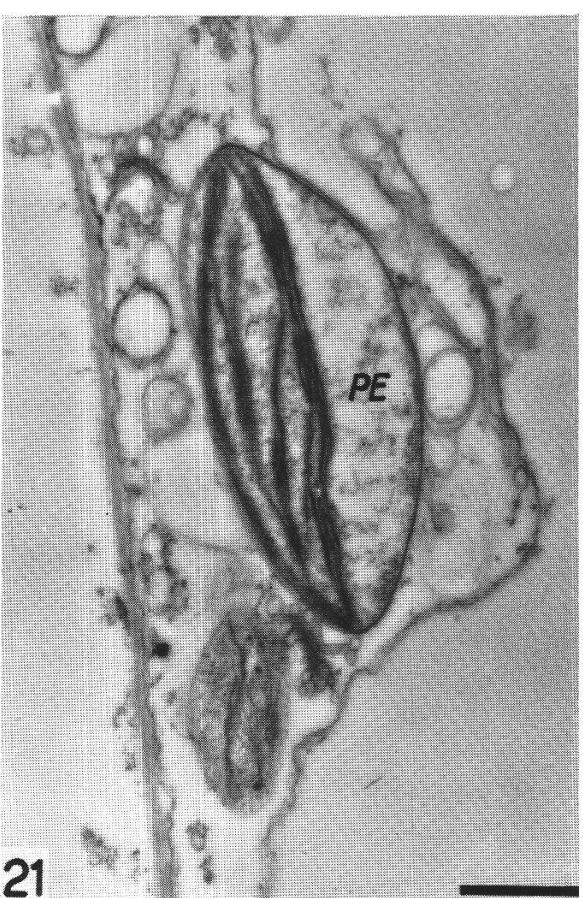
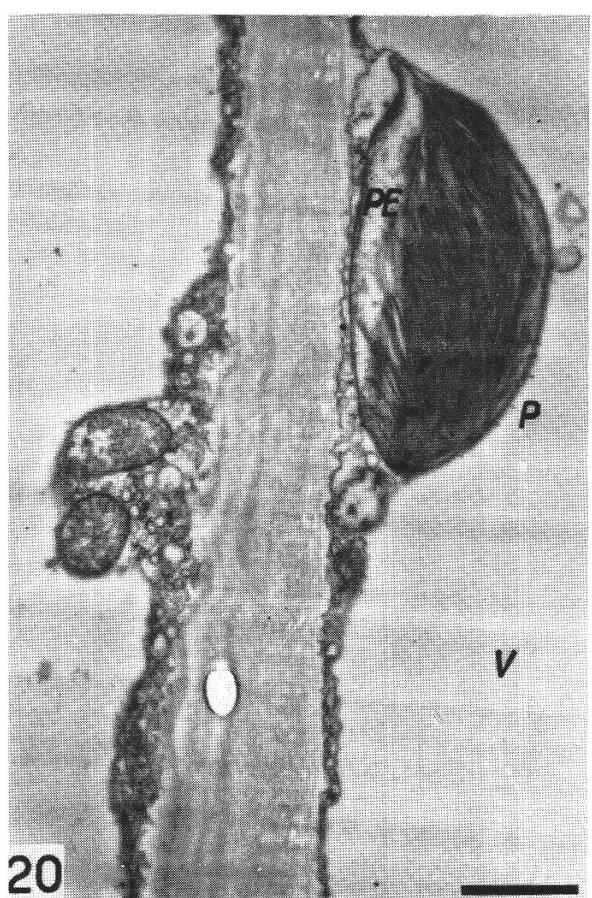
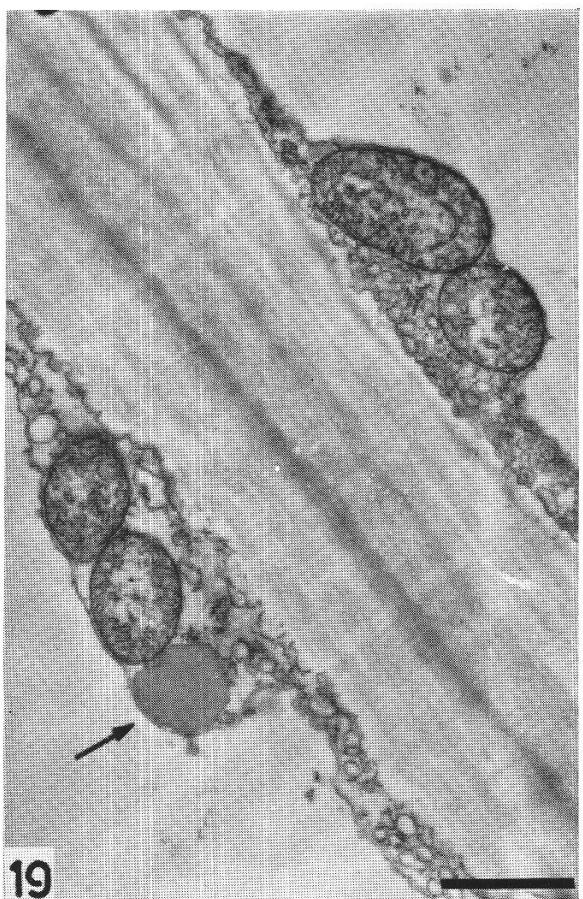
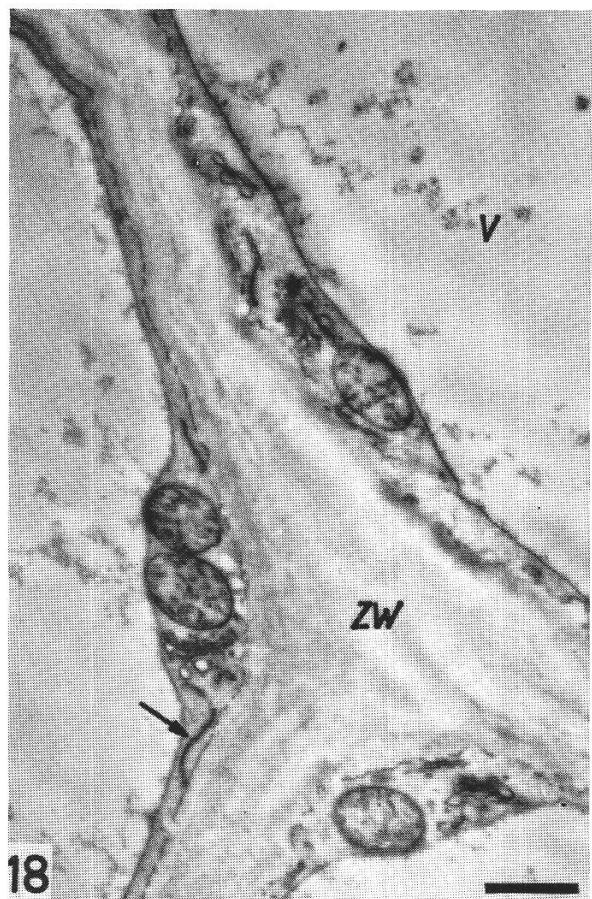


16

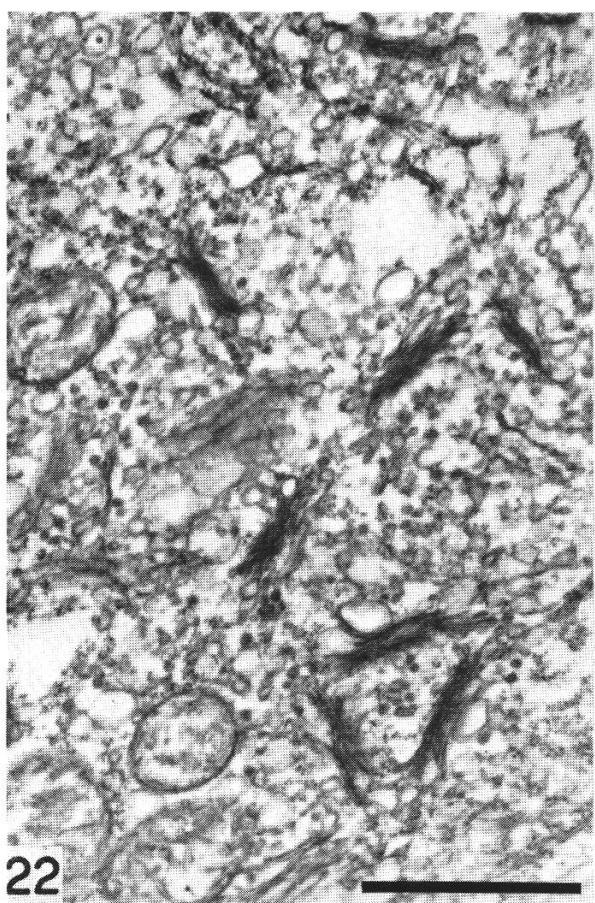


17

Tafel V



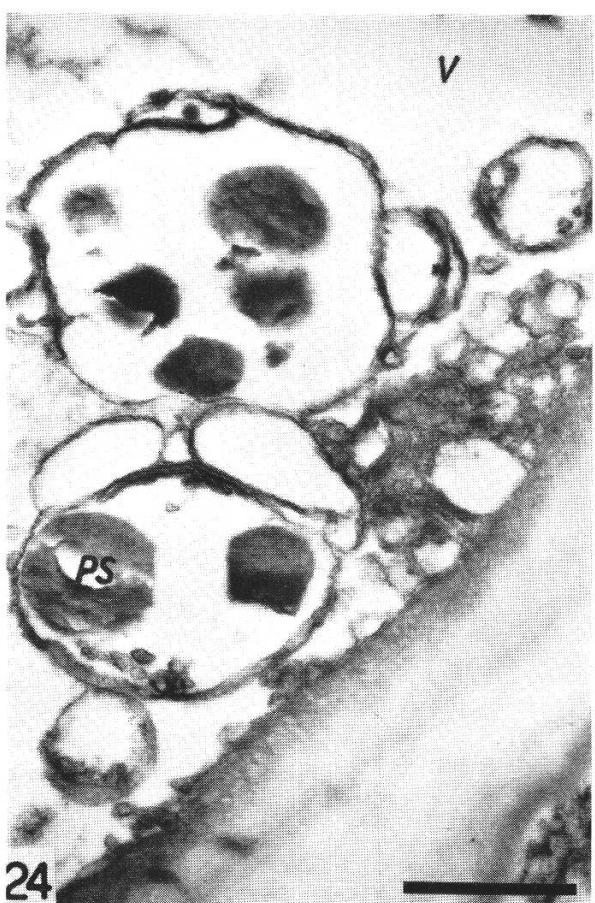
Tafel VI



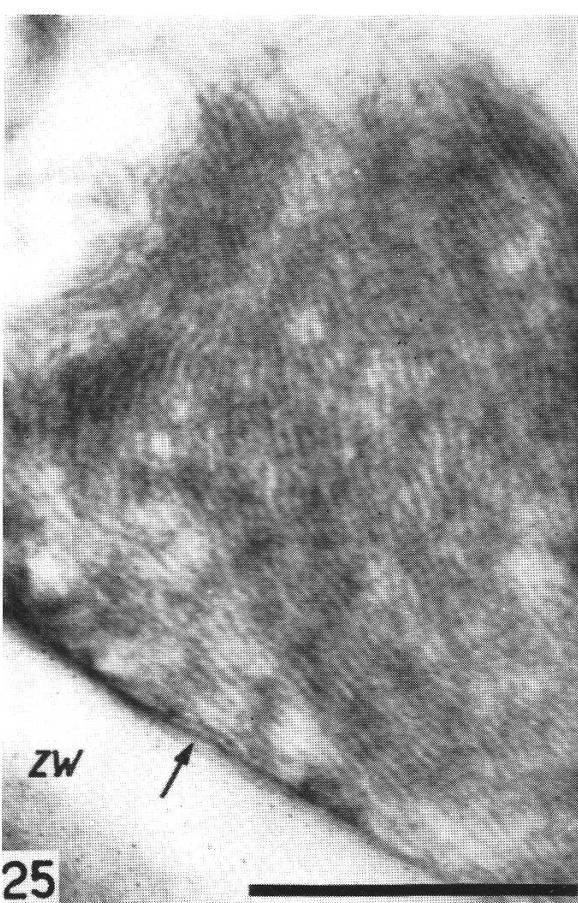
22



23

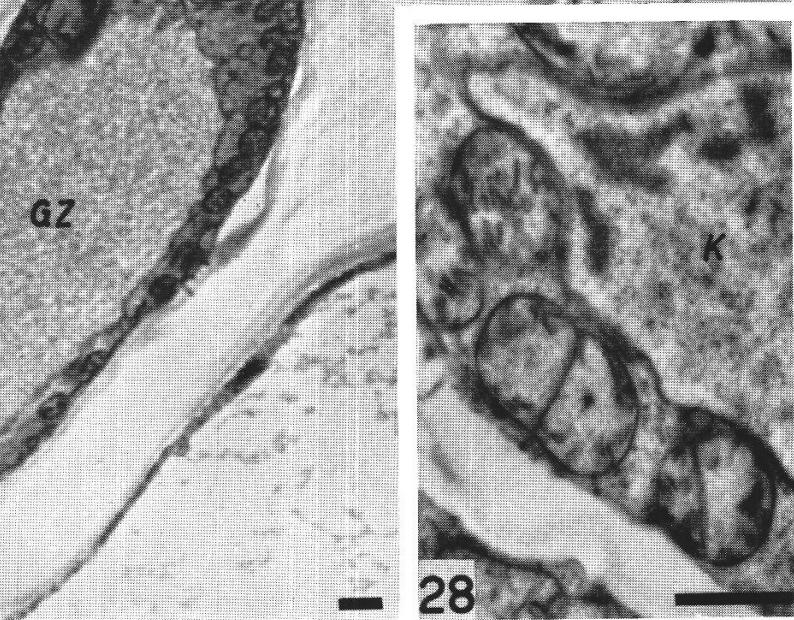
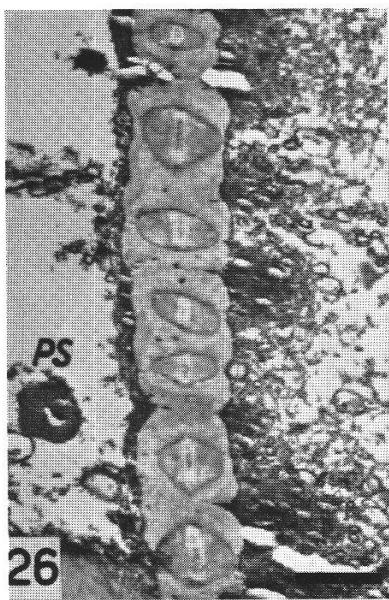


24

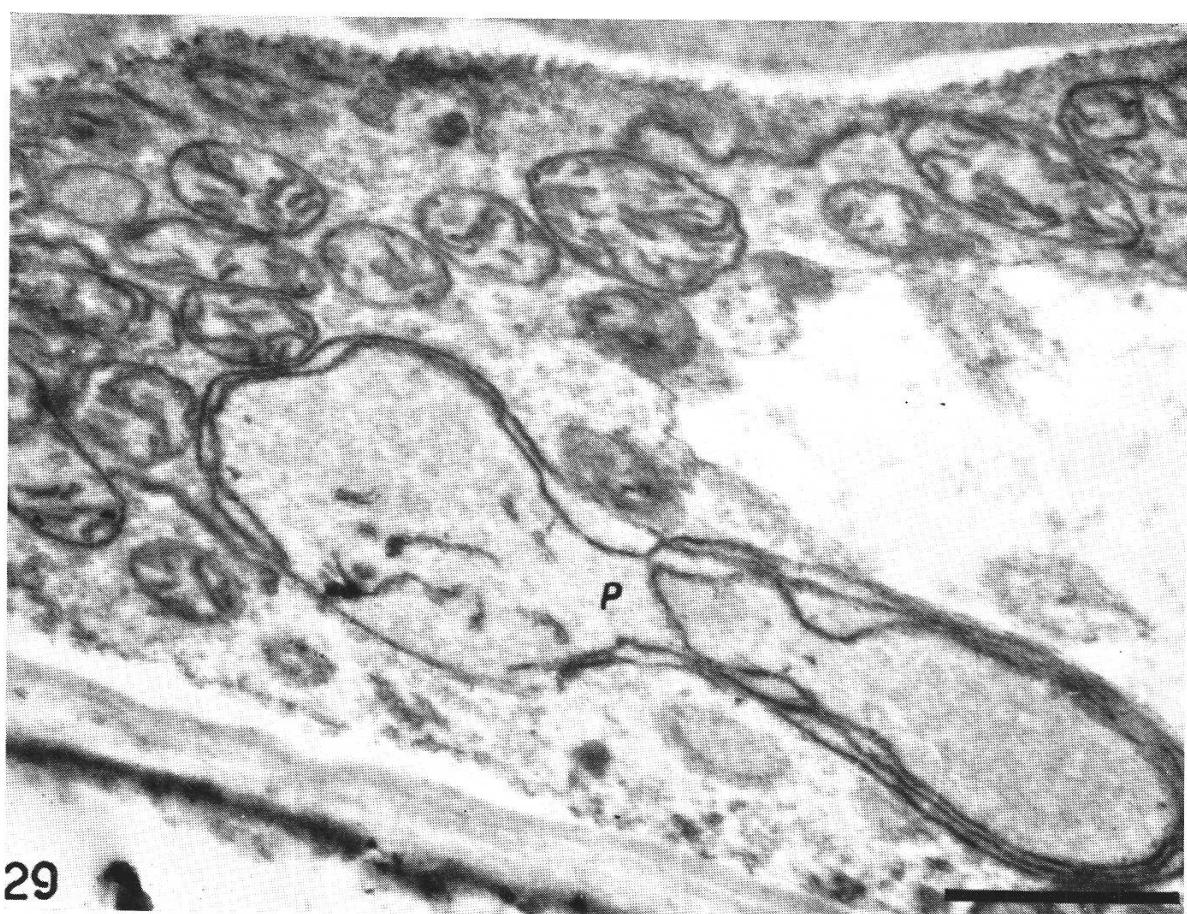


25

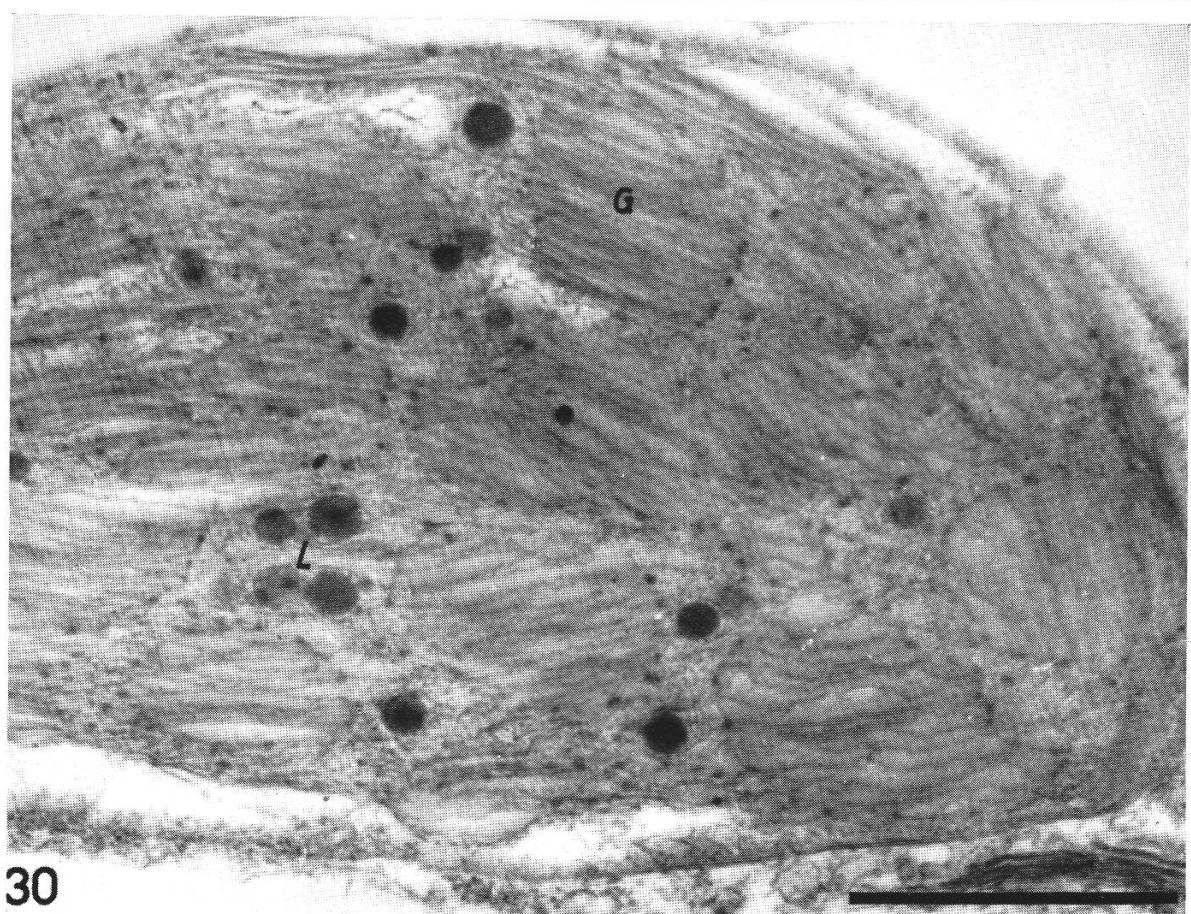
Tafel VII



Tafel VIII



29



30

Morphologisch bildet es den Übergang von den völlig undifferenzierten Zellen der primären Meristeme zu den ausdifferenzierten Stengelgeweben. Lichtmikroskopisch unterscheidet es sich vom primären Meristem durch die große Zentralvakuole und den randständigen Kern. Das Plasma füllt, bedingt durch das Streckungswachstum, die Zellen nicht mehr aus, sondern liegt nur noch als schmaler Belag den Zellwänden an.

Dieses morphologische Stadium wird offenbar von allen aus dem primären Meristem hervorgehenden Zellen durchlaufen. Es ist deshalb angebracht, auch bei Zellen, die letztlich nicht vom Kambium abstammen – z. B. den Blattanlagen des Vegetationspunktes –, von einem kambialen Entwicklungsstadium zu sprechen; man betrachtet dabei das Kambium nicht als einen topographischen, sondern als einen morphologischen Begriff. In diesem Sinne wird der Ausdruck hier verwendet.

1. Eigene Untersuchungen

Kern, Mitochondrien, Golgi-Komplexe, Plasmodesmen und tote Plasmaleinschlüsse bleiben im Kambium in *unveränderter* Ausbildung erhalten (vgl. Tab. 1). Der Kern liegt allerdings meist nicht mehr in der Zellmitte, sondern einer Wand angenähert; auch ist das Verhältnis von Kernvolumen zu Zellvolumen durch die Zellstreckung bedeutend kleiner geworden.

Verändert sind die Verhältnisse bei Plasma, Vakuole, ER und Plastiden. Das Plasma zeigt zwar noch prinzipiell den gleichen Bau: Im dichten Grundplasma sind zahlreiche Mikrosomen eingelagert. Es ist weder vakuolisiert noch porös (Abb. 12, 13, 23), beschränkt sich jedoch auf einen 0,5–2 μ dicken Belag, da es durch die sich immer mehr vergrößernde Zentralvakuole an die Zellwand gedrängt wird (Abb. 11).

Das ER hat sich zurückgebildet und zeigt nirgends mehr Anlagen zu einem Ergastoplasm. Die Doppellamellen durchziehen nur noch einzeln oder zu zweit das Grundplasma und stehen miteinander kaum mehr in Zusammenhang.

Plastideninitialkörper, wie wir sie beim primären Meristem geschildert haben, fehlen meist. Die jüngsten feststellbaren Stadien, besonders häufig nach eben erfolgter Zellteilung anzutreffen, sind bereits eindeutig als Proplastiden identifizierbar (Abb. 12). Stärkekörper sind nicht häufig, der neubeschriebene Einschlußkörper (Abb. 10) ist sogar sehr selten.

Daß immer zwei Lamellen miteinander am Rande verschmolzen sind, geht deutlich aus Abbildung 9 hervor. Man kann sie deshalb als abgeplattete Schläuche betrachten (Sitte, 1958).

In andern Plastiden haben sich die Doppellamellen bereits zu granaartigen Paketen (Abb. 8, 9) geordnet, wobei einzelne lange Lamellen den ganzen Plastiden durchziehen und an mehreren Granen gleichzeitig teilhaben: Grana- und Stromalamellen bilden sich nebeneinander. Diese La-

Tabelle 1
Verteilung der Organellen auf die verschiedenen Zelltypen

	Kern	Mitochondrien	Initialkörper	Proplastiden	Jungchloroplasten	Chloroplasten	Spez. Formen	Sphaerosomen	Golgi-Komplexe	ER	Mikrosomen	Grundplasma	Plasmalemma	Tonoplast	Siebröhrenplasma	Plasmodesmen	Kristallkörper	Lipoidtropfen
Primäres Meristem	+	+	+	+	—	—	—	+	+	++	+	+	+	+	—	++	+	+
Kambium	+	+	±	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Rindenparenchym	+	+	—	—	±	+	—	+	+	±	+	+	+	+	—	+	+	+
Rinden-kollenchym	+	+	—	—	—	+	—	+	+	±	+	+	+	+	—	+	+	+
Mark	+	+	—	—	+	±	—	+	+	±	+	+	+	+	—	+	+	+
Siebröhren	—	±	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	?	
Geleitzellen	+	++	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—
Blattmesophyll	+	+	—	—	±	++	—	+	+	±	+	+	+	+	—	+	+	+
Blattepidermis	+	+	—	+	±	—	—	?	?	?	+	+	+	+	—	+	?	?

++ häufig + normal ± selten — fehlend ? fraglich

mellenbildung schreitet rasch weiter und führt zu *Jungchloroplasten*, die entwicklungsmäßig zwischen den amöboiden Proplastiden und den Chloroplasten liegen. Sie sind typisch für den Übergang vom Kambium zum Dauergewebe.

2. Diskussion

Der kambiale Zelltyp bildet eine Differenzierungsstufe, die noch von allen Zellen durchlaufen wird. Er besitzt nach unsrern Befunden das qualitativ unveränderte Organellenbesteck der primären Meristemzelle. Von Bedeutung ist aber, daß jüngste Entwicklungsstadien — z. B. Initialkörperchen — kaum mehr auftreten. Allerdings muß die Frage, ob bei Zellteilungen ihre Neubildung aus dem Plasma möglich ist — man denke an die bereits erwähnte Arbeit von Buvat (1958a), wonach sich die Mitochondrien bei der Zellteilung *de novo* bilden können —, offen gelassen werden.

Sieht man von den Veränderungen der Vakuolen und der Anordnung des Plasmas entlang der Zellwände ab, Vorgänge, die auf das Streckungswachstum der Zellen und die damit verbundene Volumenzunahme zurückzuführen sind, kann von einer *eigentlichen Differenzierung* nur beim ER und den Plastiden gesprochen werden; das erstere wird zu einem lokkeren Netz oder gar zu Einzellamellen reduziert, in letzteren nimmt die Zahl der Lamellen zu. Die Differenzierung der Zelle als Ganzes ist folglich verbunden mit Vorgängen, die zu einer Komplizierung, wie auch mit solchen, die zur Vereinfachung der Struktur führen.

Der kambiale Typ stellt die einzige allen Zellen gemeinsame Entwicklungsstufe dar. Die weitere Differenzierung erfolgt nun auf getrennten Wegen. Wir werden später sehen, daß die Vorgänge bei der Differenzierung wieder zum kambialen Zelltyp zurückführen. Dieser nimmt demnach im Differenzierungsgeschehen eine zentrale Stellung ein.

III. Rindenparenchym, Rindenkollenchym, Mark

Mit dem Rindenparenchym behandeln wir zum ersten Male ein ausdifferenziertes Gewebe. Die Parenchyme weisen in der Regel keine hervorstechende funktionelle Spezialisierung auf. Deshalb sind hier auch keine ausgeprägten morphologischen Eigenschaften zu erwarten. Uns interessiert die Frage, welche Organellen überhaupt noch vorhanden sind und welche auf die Meristeme beschränkt bleiben.

Da wir im Rindenkollenchym und im Mark weitgehend ähnliche Verhältnisse wie im Rindenparenchym angetroffen haben, werden wir die drei Zelltypen gemeinsam behandeln.

1. Eigene Untersuchungen

Rindenparenchym. Wie aus Tabelle 1 zu entnehmen ist, lassen sich Kern, Mitochondrien, Plastiden, Sphaerosomen, Golgi-Komplex, ER, Mikrosomen, Grundplasma mit Plasmalemma und Tonoplast, Kristalle, Fetttropfen und Vakuole nachweisen, also im Prinzip der gesamte Organellenapparat, der auch den primären Meristemzellen zur Verfügung steht. Allerdings sind einige Einschränkungen anzubringen. Die Plastiden treten nur in ihrer vollendeten Form als Chloroplasten auf (Abb. 20,30); Proplastiden fehlen ganz. Die Stromalamellen in den Chloroplasten sind immer gut ausgebildet, die Differenzierung zu Granen kann jedoch unterbleiben (Abb. 20). Der Aspekt des Peristromiums, des lamellenfreien Randbereichs der Plastiden, ist stark von der Fixierung abhängig: Je besser die Fixierung, desto schmäler das Peristromium. Man vergleiche dazu etwa Abbildung 20 mit Abbildung 21. Die Plastiden liegen immer im Plasma, der Plasmaraum zwischen Plastid und Vakuole ist aber häufig bis auf die Tonoplastenhaut reduziert.

Die Golgi-Bezirke, deren Zahl im Verhältnis zur primären Meristemzelle nicht abgenommen hat, sind normal ausgebildet. Ihre Membranen liegen, bedingt durch den schmalen Plasmasmaum, parallel zur Vakuolenoberfläche (Abb. 30). Auch die Zahl der Mitochondrien, Sphaerosomen und Kristallkörper dürfte ungefähr gleich geblieben sein.

Das ER hat sich weiter zurückgebildet. In der Regel ist es auf wenige isolierte Doppellamellen reduziert, welche sich im Plasmasmaum längs Zellwand und Vakuole erstrecken (Abb. 18). In einzelnen Zellschnitten kann es auch ganz fehlen (Abb. 19). Von einem Retikulum kann hier nicht mehr gesprochen werden.

Das *Grundplasma ausdifferenzierter Zellen* ist schwierig zu fixieren. Vielfach wird es ausgewaschen, und der Tonoplast zerreißt (Abb. 21). Anstelle des dichten Grundplasmas entstehen dann große, etwa 1μ messende Blasen, welche eine schaumige und grobvakuolare Struktur des Plasmas vortäuschen. Je besser aber der Erhaltungszustand wird, desto kleiner werden diese blasigen Verquellungen, und desto eher wird das Plasma demjenigen der Meristemzellen vergleichbar. Plastiden und Golgi-Körper sind bedeutend widerstandsfähiger.

Rindenkollenchym. Der Unterschied zum Rindenparenchym liegt nur in der *vermehrten* Zahl der Chloroplasten und der Golgi-Komplexe (Abb. 22). Die Plastiden sind in der Regel etwas größer und stärker differenziert. Proplastiden haben wir auch hier nie gefunden. – Der Unterschied von Kollenchym und Parenchym beruht somit im wesentlichen auf der Beschaffenheit der Zellwände. Wie weit die vermehrte Zahl der Golgi-Komplexe im Zusammenhang mit den kollenchymatischen Wandverstärkungen steht (z. B. Synthese von Polysacchariden), ist noch ungewiß.

Mark. Das großzellige Mark von *Datura stramonium* nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als es im Verlaufe der Stengelentwicklung degeneriert und einem Hohlraum Platz macht. Unterschiede zum Rindenparenchym bestehen kaum. Die Plastiden sind in der Regel etwas weniger ausdifferenziert und bleiben in ihrer Entwicklung zwischen dem Jungchloroplasten- und dem Chloroplastenstadium stehen. Proplastiden oder Initialkörperchen konnten hier ebenfalls nie gefunden werden.

2. Diskussion

Bei den drei behandelten Zelltypen haben wir gefunden, daß mit wenig Ausnahmen der Organellenbestand der primären Meristemzelle weiterhin erhalten wird und das zahlenmäßige Verhältnis der Organellen ungefähr konstant bleibt. Der unspezifischen Funktion dieser Zellen entspricht in der Tat auch eine wenig spezialisierte morphologische Differenzierung.

Als *typisch meristematische Strukturen* haben sich nur die Initialkörperchen, die Proplastiden und das ER in seiner Retikulum- oder Ergasto-

plasmaform erwiesen. Das Fehlen von Proplastiden in ausdifferenzierten Zellen ist bereits von Frey-Wyssling et al. (1956) vermutet worden.

Die Chloroplasten des Stengels besitzen oft etwas weniger Lamellen als diejenigen der Blätter. Zudem können die Granen völlig fehlen, eine Beobachtung, die auch Hodge et al. (1955) an Chloroplasten der Parenchym scheide von *Zea Mays* L. gemacht haben.

Was die *Struktur des Grundplasmas* betrifft, weisen unsere Befunde darauf hin, daß es in gut fixiertem Zustand dicht gebaut ist und viele Mikrosomen enthält. Häufig tritt aber, bedingt durch die Fixierung, eine blasige Verquellung dieser Strukturen ein, was auch unter natürlichen Bedingungen, beim Absterben des Plasmas, vorkommt und nach Küster (1956) als «schaumige Degeneration» bezeichnet wird. Nach unserem Da fürhalten stellt das häufig als porös und vakuolisiert beschriebene, differenzierte Plasma (Lund et al., 1957; Strugger, 1957a; Perner, 1958; Menke, 1959, u. a. m.) ein Fixierungsartefakt dar.

IV. Blattmesophyll und Blattepidermis

1. Eigene Untersuchungen

Das auffälligste Merkmal der Blattmesophyllzellen (wie übrigens auch der Palisadenzellen) ist die große Zahl der Chloroplasten, welche in höchstem Maße differenziert sind und die Zellen lückenlos auskleiden (Abb. 14). Die Plastiden von Blatteilen gleichen Alters zeigen in der Regel den gleichen Differenzierungsgrad. Ihre Entwicklung scheint demnach synchron abzurollen.

In jungen Blattpartien findet man häufig Plastiden, die sich durchschnüren und teilen. An ausgewachsenen Chloroplasten sind solche Teilungsstadien nur selten zu beobachten. Abgesehen von den Plastiden lassen sich die Verhältnisse mit dem Parenchym vergleichen. Auch die Mesophyllzelle besitzt demnach fast alle Organellen der Meristeme (vgl. Tab. 1).

Die Plastiden der Epidermiszellen, die kaum über das Stadium der Proplastiden hinaus differenziert sind, bleiben klein, entwickeln nur einzelne Lamellen und enthalten kleine Stärkekörner (Abb. 14).

2. Diskussion

Die Tendenz zu vermehrter Plastidenbildung, die sich bereits beim Rindenkollenchym angekündigt hat, ist hier voll ausgeprägt und bestimmt den Charakter des ganzen Gewebes. Die funktionelle Spezialisierung auf die Photosynthese führt zu einer morphologischen Spezialisierung, indem sich das numerische Verhältnis der Organellen stark zugunsten der Plastiden verschiebt. Es handelt sich mithin um eine quantitative und nicht um eine qualitative Veränderung im Organellenbestand.

Neben äußeren Faktoren, wie Licht, das einen großen Einfluß auf die Metamorphose der Plastiden ausübt (Fasse-Franzisket, 1955; Mühlenthaler und Frey-Wyssling, 1959), müssen noch innere Beweggründe für die vermehrte Bildung und stärkere Differenzierung der Plastiden verantwortlich sein. Das geht daraus hervor, daß die Blattepidermis, welche direkt an die Mesophyllzellen anschließt, die Entwicklung ihrer Plastiden nicht zu Ende führt, ein Sachverhalt, der allgemein verbreitet ist (Kaja, 1954; Troll, 1959). Demgegenüber besitzen die Schließzellen der Spaltöffnungen voll entwickelte Plastiden (Troll, 1959).

V. Phloem

1. Einleitung

Das Phloem ist bis jetzt nur selten Gegenstand elektronenmikroskopischer Untersuchungen gewesen. Über den Bau der Siebplatten mazerierter Siebröhren liegen Arbeiten von Huber und Kolbe (1948), Volz (1952) und Frey-Wyssling und Müller (1957). Daraus geht hervor, daß die Siebplatten spezialisierte Abkömmlinge der Plasmodesmen darstellen.

Hepton et al. (1955), Preston (1958) und Schumacher und Kollmann (1959) fanden anhand von Dünnschnittserien, daß die Siebplattenporen von Plasma erfüllt sind und die Vakuolen benachbarter Siebröhren nicht kommunizieren. Schumacher und Kollmann (1959) weisen in den Siebröhren zudem einen Tonoplasten, Plastiden, Mitochondrien und Golgi-Lamellen in Formen nach, die auch von meristematischen Zellen bekannt sind. Nach diesen Autoren unterscheidet sich der Zellinhalt von Siebröhren qualitativ kaum von demjenigen meristematischer Zellen.

Die Geleitzellen sind bekannt für ihr dichtes Plasma. Sie sind nach Resch (1958) erfüllt von Körperchen, die von Schumacher und Kollmann (1959) als Mitochondrien identifiziert wurden.

2. Eigene Untersuchungen

Siebröhren. Die Siebröhren besitzen einen schmalen Plasmasaum mit zahlreichen Plastiden und spärlichen Mitochondrien (vgl. Tab. 1). Erstere können aber auch frei in der Vakuole liegen.

Der Bau des Siebröhrenplasmas besitzt, vom Normalplasma völlig abweichend, als Grundelement *osmiophile, 200 Å dicke Lamellen*. Diese sind dicht gepackt; der hellere Zwischenraum ist ebenfalls ca. 200 Å dick (Abb. 25). Da der Plasmasaum im Mittel etwa 0,2 μ mächtig ist, umfaßt er ungefähr fünf dunkle und fünf helle Schichten, die mehr oder weniger parallel der Zellwand verlaufen. Die in Abbildung 25 gezeigte Struktur stellt insofern einen Sonderfall dar, als sie eine besonders dicke Plasma-

zone wiedergibt. Hier läßt sich aber schön zeigen, daß die Lamellen weder zum Golgi-Apparat noch zum Ergastoplasma gehören, ein Nachweis, der sich bei schmalen Plasmasäumen nicht leicht erbringen läßt (Abb. 24).

Mikrosomen ließen sich bis jetzt nicht nachweisen, ebensowenig Golgi-Komplexe. Nur ganz selten zu finden sind Mitochondrien. Von besonderer Bedeutung ist die Frage nach den *Plasmabegrenzungen*. Während das Plasmalemma regelmäßig anzutreffen ist (Abb. 25), konnte nie ein Tonoplast nachgewiesen werden. Die Lamellen des Plasmas scheinen vielmehr in die Vakuole einzustrahlen und dort frei zu endigen (Abb. 25). Der Übergang vom Plasma zur Vakuole ist deshalb kontinuierlich, und die vorhandenen Plasmapartikel können auch in der Vakuole auftreten. Die Möglichkeit einer präparationsbedingten Zerstörung des Tonoplasten glauben wir ausschließen zu können, da das gleichgebaute Plasmalemma erhalten bleibt und der Tonoplast benachbarter Geleitzellen in der Regel leicht nachgewiesen werden kann.

Über die *Entstehung* dieses «Lamellenplasmas» aus dem Plasma der meristematischen Zellen können wir noch keine Angaben machen. Sicher vollzieht sich der Wandel sehr rasch (eventuell unter Beteiligung des ER), da in den ersten Differenzierungszonen unmittelbar beim Vegetationskegel die Metamorphose bereits vollzogen ist.

Die *Plastiden* sind in der Regel zwischen 1 und 2 μ groß, besitzen eine Doppelmembran, jedoch keine internen Lamellen oder Granen. Dagegen enthalten sie 1–5 dunkle, runde, homogene und membranlose Einschlüsse von 0,4–0,8 μ Durchmesser (Abb. 24, 27). Die Plastiden sind häufig verquollen oder aufgesprungen, so daß die Einschlüsse auch frei in Plasma oder Vakuole liegen können. Die Siebröhrenplastiden stellen wahrscheinlich degenerative Formen dar.

Die Rück- und Umbildung normaler Proplastiden läßt sich in jüngsten Siebröhren verfolgen. Die Plastiden enthalten dort anfänglich noch einige Lamellenstrukturen und auch Stärkekörner. Bald verschwinden die Lamellen, die Stärkekörner bilden sich zu dunklen Körperchen um, wobei in den Übergangsstadien (vgl. Abb. 23) die von außen einsetzende «Korrasion» der Körner zu beobachten ist.

In der *Vakuole* der Siebröhren finden sich oft große Ansammlungen koagulierten Materials (Abb. 27), das, seiner amorphen bis fädigen Struktur nach zu schließen, wahrscheinlich aus Schleimstoffen besteht, wie sie von Currier et al. (1955) beschrieben werden. Sie sind nicht zu verwechseln mit dem wandständigen Plasmabelag.

Die *Siebplatten* enthalten Poren von etwa 0,5–1 μ Durchmesser, die oft mit Kallose derart ausgekleidet sind, daß der freie Porenraum auf etwa 0,2 μ beschränkt wird. (In Abb. 26 ist der freie Porenraum nicht getroffen.) Die verbleibende Öffnung ist von einer osmiophilen Substanz erfüllt. Ob es sich um Plasma handelt, was in Anbetracht ihrer Homologie mit den

Plasmodesmen zu erwarten ist, oder um Schleimstoffe (Esau, 1948), kann noch nicht endgültig entschieden werden. Neben den Siebplatten bestehen auch noch normale Plasmodesmen, über welche die Siebröhren in direktem plasmatischem Kontakt mit den umliegenden Zellen stehen.

Geleitzellen. Die Geleitzellen enthalten viel Plasma und ein gut entwickeltes ER. Im Plasma eingelagert sind Kern, Plastiden, Initialkörperchen, Mitochondrien, Sphaerosomen und Golgi-Komplexe (Tab. 1). Das Zentrum der Zelle wird von einer Vakuole mit dichtem Inhalt belegt.

Der relativ dicke *Plasmabelag*, begrenzt durch Plasmalemma und Tonoplast, zeigt die bei den Meristemen beschriebene Normalstruktur, also keine Lamellierung wie in Siebröhren (Abb. 27, 29). Das ER durchzieht die Zelle als lockeres Netz.

Die *Plastiden* haben eine vom Normaltypus abweichende Struktur. Sie wachsen zwar wie diese zu einer Größe von 4–7 μ aus, ihre innere Differenzierung hält jedoch nicht Schritt und bleibt auf einem niederen Entwicklungs niveau stehen. Es kommt lediglich zur Ausbildung einiger weniger Lamellen und Lipoidtropfen (Abb. 29). Diese Einzellamellen sind nach Fixierung mit Osmiumsäure vielfach etwas geblättert und bilden dann «Perlenketten». Stärkekörper werden keine ausgebildet.

Neben diesen ausgewachsenen Plastiden trifft man noch kleine Initialkörperchen von etwa 1 μ Größe, die von einer Doppelmembran umgeben sind. Sie lassen sich nur bei guter Fixierung von den ebenfalls vorhandenen, aber einfach konturierten Sphaerosomen unterscheiden.

Die *Mitochondrien* sind außergewöhnlich zahlreich (Abb. 27, 29), schätzungsweise finden sich hier zehnmal mehr als in Meristemen. Dies kommt wahrscheinlich dadurch zustande, daß bei der Teilung der Urtphloemzelle in Siebröhre und Geleitzelle der Großteil der Mitochondrien in die Geleitzelle übergeht. Jedenfalls findet man kurz nach erfolgter Teilung Mitochondrien nur noch in den Geleitzellen. Zudem scheinen sie sich noch zusätzlich durch Bildung von Querwänden mit anschließender Fragmentierung zu vermehren (Abb. 28).

3. Diskussion

Über den Stofftransport im Phloem lassen sich zwei grundsätzlich verschiedene Auffassungen vertreten (z. B. Bauer, 1953; Esau et al., 1958). Nach der einen (z. B. Münch, 1930) erfolgt der Stofftransport im Lumen der Siebröhren, nach der andern (z. B. Schumacher, 1947) im Plasma. Während für die Befürworter der Massenströmung, d. h. der Stoffwanderung in der Vakuole, das Plasma der Siebröhren ohne Bedeutung ist, von ihnen auch als enzymarm und inaktiv bezeichnet wird, kommt ihm bei den Vertretern der Molekularbewegung, d. h. einer Wanderung der Metabolite im Plasma, eine große Bedeutung zu. Man weiß, daß

das Siebröhrenplasma z. B. in bezug auf Enzymgehalt und Anfärbbarkeit (Wanner, 1952; Currier et al., 1955) sich vom Plasma anderer Zellen unterscheidet. Eine genauere Vorstellung über diese Molekularbewegung entwickelte einzig van den Honert (1932). Dieser Autor, dessen Ansichten später durch van Overbeek (1956) wieder aufgenommen wurden, präzisiert seine Vorstellung über den Transportmechanismus, indem er in Analogie zu Modellversuchen über Spreitungseffekte an Grenzschichten das Bestehen von «protoplasmic interfaces» fordert, entlang denen sich die Lösungen beschleunigt fortbewegen sollen.

Unsere eigenen Beobachtungen am *Siebröhrenplasma* haben nun in der Tat das Bestehen solcher *Grenzschichten* erwiesen. Das Plasma besteht aus aufeinandergeschichteten Lamellen, so daß damit morphologisch die Grundlagen für einen Stofftransport entlang von Plasmagrenzschichten gegeben sind.

Weiter ist nach unsren Befunden die Grenze zwischen Plasma und Vakuole nicht mehr scharf zu ziehen, da ein Tonoplast fehlt. Die Existenz eines Tonoplasten ist bereits auf Grund von lichtmikroskopischen Untersuchungen stark diskutiert und in Frage gestellt worden (Esau, 1950; Crafts, 1951; Currier et al., 1955).

Die *Plastiden* der Siebröhren tragen Merkmale der Degeneration. Sie platzen bei der Fixierung leicht und lassen ihre Granula austreten (Currier et al., 1955). Diese färben sich mit Jod rötlich an (Esau, 1950) und werden wegen ihres von der Normalstärke abweichenden Verhaltens als «Phloemstärke» bezeichnet. Im elektronenmikroskopischen Bilde zeigen sie, jedenfalls bei *Datura stramonium*, ebenfalls einen ungewöhnlichen Aspekt, wenn auch Ausnahmen, d. h. normale Stärkekörner, nicht fehlen. Sie färben sich mit Osmiumsäure und Permanganat homogen und dunkel an, was bei Stärke nie der Fall ist. Welcher Art die Umwandlung jedoch ist, bleibt noch abzuklären.

Weitere Organellen, die nach McGivern (1957) regelmäßig in den Siebröhren vorhanden sind, wie Mitochondrien und Sphaerosomen, findet man bei *Datura* nur sehr selten. Auch Resch (1958) beobachtet in den Siebröhren nur wenig kleine, mitochondrienähnliche Partikel; nach Schumacher und Kollmann (1959) besitzen dagegen die Siebröhren von *Passiflora coerulea* gut ausgebildete Mitochondrien.

Die *Poren* der *Siebplatten* sind von Material erfüllt, das von der Mehrzahl der Autoren als plasmatisch bezeichnet wird. Nach lichtmikroskopischen Befunden von Esau (1948) ist es dagegen schleimiger Natur. Unsere eigenen Bilder lassen keine eindeutige Interpretation zu. Ist das porenlörende Material auch stark osmophil, so konnten darin doch Plasmalemma oder Lamellen des Siebröhrenplasmas noch nicht nachgewiesen werden.

Die Wände der Poren sind immer von einem mehr oder weniger dicken Belag von Kallose überzogen. Da Kallose sehr rasch auf- und abgebaut werden kann (Currier, 1957), verfügt die Pflanze hier möglicherweise über ein Ventil, das den Durchfluß der Assimilate zu steuern vermag.

Man ist sich heute weitgehend darüber einig, daß mit dem Stofftransport energieverbrauchende Prozesse verbunden sind. Da eine rein physikalische Theorie der Stoffleitung allgemein abgelehnt wird, kann auch ein Nachweis der Energiebereitstellung zur Aufrechterhaltung der Siebröhrentätigkeit keinen Entscheid für eine bestimmte Stoffleitungstheorie bringen (Ziegler, 1958).

Nach Bauer (1953) kommt den *Geleitzellen* die Funktion zu, als Ende der polaren Stofftransportstrecke die primär in ihnen angereicherten dephosphorylierten Zucker an die Siebröhren abzugeben. Hier erfolgt der Ferntransport durch Kräfte, die ihren Sitz nicht in den Geleitzellen, sondern in der Blattspreite haben. Für eine Beteiligung der Geleitzellen am Übertritt der Assimilate in die Leitbahnen sind auch Ziegler (1956, 1958) und Wanner (1952).

Nach Willenbrink (1957) ist aber auch jedes Glied der Leitbahn (Siebröhre und Geleitzelle) durch seinen Energiestoffwechsel am Weitertransport der wandernden Stoffe beteiligt, denn der atmungsabhängige Ferntransport läßt sich nach diesem Autor mit Giften an beliebiger Stelle hemmen. Auch Spanner (1958) sieht vor allem in den Geleitzellen den Energielieferanten für den Stofftransport.

Die Geleitzellen haben somit zwei verschiedene energieverbrauchende Funktionen zu bewältigen: Sie müssen erstens den Übergang der Assimilate gegen ein Konzentrationsgefälle in die Siebröhren bewerkstelligen, und zweitens sind sie auch an der Wanderung dieser Assimilate in den Siebröhren selber aktiv beteiligt. Die hiezu benötigte Steigerung der energieliefernden Prozesse spiegelt sich im unterschiedlichen physiologischen Verhalten wie auch in der spezialisierten morphologischen Differenzierung dieser Zellen wider. Verschiedentlich hat man sie schon als Drüsenzellen angesprochen, was auch vom morphologischen Standpunkt aus gerechtfertigt erscheint, wenn man etwa die Geleitzellen mit den Drüsenzellen bei karnivoren Pflanzen (Schnepf, 1960; Vogel, 1960 b) vergleicht.

In physiologischer Hinsicht zeichnen sich die Geleitzellen durch ihre hohe Phosphataseaktivität (Wanner, 1952; Bauer, 1953; Ziegler, 1956), ihre Fähigkeit, Tetrazoliumchlorid zu Formazan zu reduzieren (Bauer, 1953), und ihre starke Färbbarkeit mit den üblichen Plasmafarbstoffen aus.

Dieser physiologischen Aktivität geht eine ausgeprägte *morphologische Spezialisierung* parallel. Von den ebenfalls sehr aktiven Meristemen unterscheiden sie sich durch ihre riesige Zahl an Mitochondrien und die überdimensionierten Proplastiden. Die vielen Mitochondrien machen diese

Zellen zu ausgeprägten energieliefernden Zentren. Auch dürften die Leistungen der Proplastiden infolge ihrer starken Größenzunahme erheblich gesteigert sein. Damit könnte die bekannte gesteigerte Atmung des Phloems (sofern sie nicht nur durch die präparationsbedingte Verletzung verursacht wird) hauptsächlich auf die Geleitzellen zurückzuführen sein.

D. Besprechung der Ergebnisse

Bevor wir mit der Besprechung der Ergebnisse bezüglich ihrer Bedeutung für das Problem der morphologischen Differenzierung beginnen können, müssen wir klarlegen, was wir unter den Begriffen Entwicklung, Differenzierung und Wachstum verstehen. *Wachstum* fassen wir auf als die Vergrößerung von schon Vorhandenem im Sinne einer irreversiblen Volumenzunahme. Unter *Differenzierung* verstehen wir die Entstehung von qualitativ Verschiedenem aus gleichem Ausgangsmaterial; *Entwicklung* stellt die Gesamtheit der im biologischen Geschehen untrennbar Wachstums- und Differenzierungsvorgänge dar. Für den Biologen stellt sich somit nur die Frage, welchen Gesichtspunkt er *bevorzugt* berücksichtigen will; eine völlige Auftrennung in Wachstum allein oder Differenzierung allein ist nicht möglich.

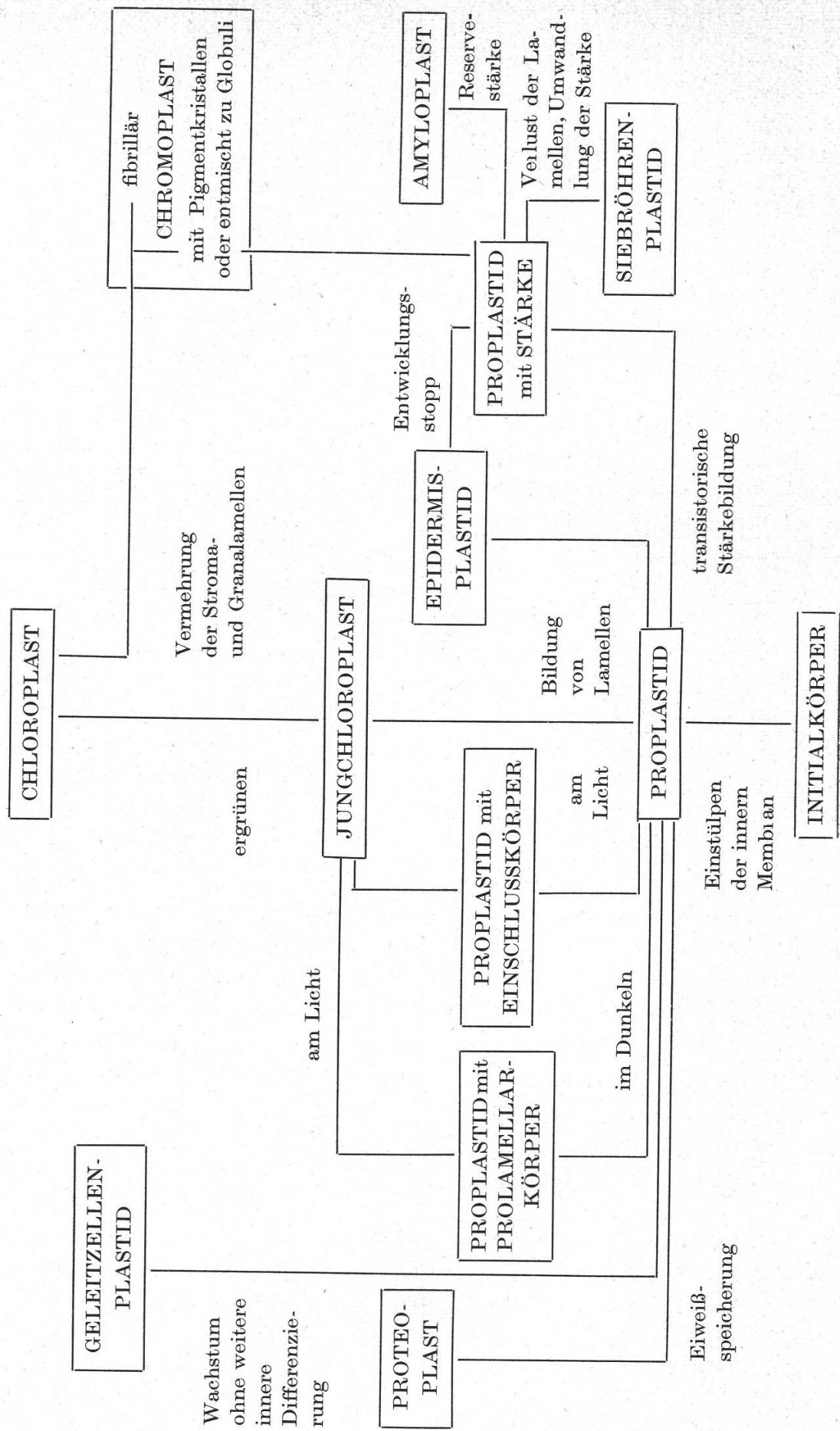
Wie wir einleitend erwähnt haben, möchten wir besonders den Fragen der morphologischen Differenzierung nachgehen. Dabei lassen sich in der Pflanze verschiedene, hierarchisch geordnete Differenzierungskategorien unterscheiden, die zueinander in starker Wechselbeziehung stehen: die Differenzierung der Pflanze als Ganzes, die Organdifferenzierung, die Gewebedifferenzierung, die Zelldifferenzierung und die Zellorganelldifferenzierung.

Das Elektronenmikroskop ist das geeignete Instrument zur Behandlung von Fragen der Organelldifferenzierung. Daneben haben wir auch Probleme der Zelldifferenzierung gestreift. Im folgenden möchten wir anhand der Resultate und unter Berücksichtigung der bereits bestehenden Literatur versuchen, *typische Entwicklungsschritte* zu charakterisieren, deren verschiedenartige Kombination zu den mannigfachen Endformen führt.

I. Organelldifferenzierung

Die *Plastiden* zeigen die mannigfältigsten Entwicklungsfähigkeiten und bilden deshalb vom morphologischen Standpunkt aus die interessantesten Zellorganellen. Berücksichtigt man die bereits bekannten Plastidentypen und gesellt sie zu den in dieser Arbeit beschriebenen, so ergibt sich – in Anlehnung an die Vorschläge von Frey-Wyssling et al. (1956) und Mühlenthaler und Frey-Wyssling (1959) – das in Abbildung 31

Abbildung 31
Formwechsel der Plastiden in den Normalgeweben



gezeichnete Entwicklungsschema. Man kann, da es sich um Gestalt- und Funktionsänderungen handelt, auch von einer Plastidenmetamorphose sprechen (Schimper, 1885).

Als *Normalfall* darf wohl die Entwicklung von den Initialkörperchen zu den Proplastiden, den Jungchloroplasten und schließlich den voll ergründeten, mit Stromalamellen und Granen dicht gepackten Chloroplasten gelten. Er zeichnet sich durch die Einstülpung der inneren Grenzmembran und eine anschließende Vermehrung der dabei gebildeten Lamellen aus, wobei kurze Granalamellen zwischen langen Stromalamellen sich zu Paketen ordnen. Parallel der Lamellenvermehrung vollzieht sich der Übergang von der amöboiden zur festen, diskusförmigen Gestalt. In der letzten Phase gesellt sich noch die Pigmentbildung dazu.

Die Proplastiden besitzen zudem starke *Synthesefähigkeiten*, welche sich morphologisch in der Bildung verschiedener Einschlußkörper zu erkennen geben. Letztere können im selben Proplastid gleichzeitig auftreten, sich zeitlich ablösen oder auch ganz fehlen.

Unter Umständen wird die Normalentwicklung vorzeitig abgebrochen; es tritt ein *Entwicklungsstop* ein, wobei die Plastiden *ohne weitere Veränderung* auf ihrem erreichten Niveau stehenbleiben. Dieser weitverbreitete Fall findet sich unter anderem bei den Plastiden der Epidermis, der Drüsenzellen von *Drosophyllum* (Schnepf, 1960) und *Pinguicula* (Vogel, 1960 b) und der Staubfadenhaare von *Tradescantia* (Perner, 1954), wo die Entwicklung auf dem Proplastidenstadium aufhört. In den Markzellen von *Datura* geht sie ungefähr bis zu den Jungchloroplasten.

Es sind aber noch weitere Möglichkeiten verwirklicht: Die Differenzierung wird gestoppt, ohne daß das Wachstum eine Hemmung erleidet. Es resultieren Formen von der Art der Geleitzellenplastiden, die eine normale Größe erreichen, jedoch bezüglich ihrer inneren Differenzierung Proplastiden geblieben sind. Wir bezeichnen diesen Typus als *Differenzierungsstop mit fortgesetztem Wachstum*.

Bei den Amyloplasten mit ihren riesigen Stärkekörnern und den Proteoplasten (Buvat, 1959 b) mit eingelagerten Eiweißraphiden handelt es sich ebenfalls um Formen, die auf der Stufe der Proplastiden zum Stehen gekommen sind. Bei ihnen wird nun aber die Speichertätigkeit intensiviert, was zu großen Einschlüssen führt. Man kann diesen Sachverhalt als *Entwicklungsstop mit übersteigerter Speicherfunktion* bezeichnen.

Zu den *Chromoplasten* führen zwei Entwicklungslinien, wobei die erste über die normal ausgebildeten Chloroplasten, die zweite von den Proplastiden direkt zu den Chromoplasten verläuft. Dabei entstehen folgende Typen: Chromoplasten in der Form normaler Chloroplasten, deren Innenstrukturen aber zu zahlreichen Fibrillen umgewandelt sind (Steffen und Walter, 1958). Ein zweiter Typ bildet in seinem Innern Pigmentkristalle; ein dritter enthält gelbe *globuli* von mikroskopischen und

submikroskopischen Ausmaßen, die durch Entmischungsvorgänge entstehen (Frey-Wyssling und Kreutzer, 1958a, 1958b; Lance-Nougarede, 1960). Die Ausfällung von Kristallen unter Zerstörung der bestehenden Strukturen sowie die einer Lipophanerose vergleichbare Entmischung zu Pigmentglobuli dürfen als *Degenerationserscheinungen* gewertet werden. Zu diesen degenerativen Bildungen zählen wir auch die Plastiden der Siebröhren, nur setzt hier die Degeneration bereits im Proplastidenstadium ein.

Die Plastidenmetamorphose lässt sich *zusammenfassend* folgendermaßen kennzeichnen:

1. *Hauptformen*, als da sind

Initialkörperchen, welche durch Einstülpung der inneren Grenzmembran in das Stadium des

Proplastiden übergehen, der amöboid ist und temporär verschiedene Speicherfunktionen ausübt. Die entstehenden Lamellen vermehren sich, der Plastid erhält eine feste Form. Man bezeichnet ihn dann als *Jungchloroplasten*. Dieser bildet weitere Lamellen und Granen, synthetisiert Farbstoffe und führt so zu den *Chloroplasten*.

2. *Nebenformen* entstehen durch

Entwicklungsstopp ohne weitere Veränderung,

Differenzierungsstopp mit fortgesetztem Wachstum,

Differenzierungsstopp mit übersteigerter Speicherfunktion und degenerative Vorgänge.

Die Differenzierung des *Endoplasmatischen Retikulums* ist durch eine *numerische Rückbildung* der Lamellen gekennzeichnet. Man kann hier auch von *degenerativen Vorgängen* sprechen, da vom ursprünglichen zusammenhängenden Lamellensystem nur einzelne lose Fragmente übrigbleiben. Ausnahmen bilden die Phloemgeleitzellen, vielleicht auch die Drüsenzellen, in denen durch einen frühzeitigen Abbruch der Differenzierung das ER z. T. erhalten bleibt.

Ebenfalls durch *numerische Rückbildung* zeichnet sich die Differenzierung der *Vakuolen* aus. Das in den primären Meristemen gebildete Vakuolensystem reduziert sich in den differenzierten Geweben zu einer einzigen Zentralvakuole.

II. Zelldifferenzierung

Die koordinierte Differenzierung der Zellorganellen führt zur Ausbildung der verschiedenen Zelltypen. Dabei wird in jeder Zellart nur ein Teil der ihren Organellen möglichen Formen verwirklicht, während alle andern Möglichkeiten unterdrückt werden. Die Zelldifferenzierung ist deshalb durch das *Prinzip der Hemmung* (Troll, 1959) gekennzeichnet. Wir

werden im zweiten Teile dieser Arbeit zu zeigen versuchen, wie weit diese Hemmung reversibel ist und durch Störung der Zellkorrelationen behoben werden kann.

Die Selektion der Organellen bei der Zelldifferenzierung erstreckt sich sowohl auf ihre qualitative wie auch auf ihre quantitative Ausbildung. Die *qualitative* Selektion entscheidet, welche Organellen sich am Aufbau der Zelle beteiligen und welche Entwicklungsrichtung sie dabei einschlagen; die *quantitative* Selektion regelt ihr zahlenmäßiges Auftreten.

Eine ausgesprochen *zahlenmäßige* Verschiebung im Organellenbestand kennzeichnet die Entwicklung der Blattmesophyllzellen und der Phloemgeleitzellen. Bei ersteren ist die Zahl der Chloroplasten stark angestiegen, während bei letzteren eine bis zehnfache Vermehrung der Mitochondrien festzustellen ist. In den Siebröhren fehlen dagegen die Mitochondrien praktisch ganz.

Vielfach bleibt jedoch das Verhältnis der Organellen zueinander mehr oder weniger konstant. Die Zellen unterscheiden sich dann vorwiegend in der Ausbildung ihrer Organellen, also in *qualitativer* Hinsicht. So bilden die Epidermiszellen nur Proplastiden aus; ähnlich verhalten sich gewisse Drüsenzellen von fleischfressenden Pflanzen (Schneppf, 1960; Vogel, 1960 b). Die Phloemgeleitzellen besitzen spezifische Plastiden mit undifferenzierter Innenstruktur, das Plasma (mitsamt dem ER) trägt meristematischen Charakter. In den Stärkescheiden finden sich Amyloplasten mit großen Stärkekörnern, die Siebröhren entwickeln ein völlig neu geartetes Plasma usw.

Der *koordinierte Zusammenschluß* der Zellen zu Zellverbänden, z. B. eindimensional zu Leitungsbahnen, zweidimensional zu Epidermen oder dreidimensional zu Parenchymen, gehört bereits ins Gebiet der *Gewebedifferenzierung*, auf deren Erörterung wir hier nicht eingehen.

Es ist nun Aufgabe der nächsten Arbeit, abzuklären, wie sich unter dem Einfluß von äußern Faktoren (Verletzung, Infektion, Abtrennung einzelner Teile) die Normalreaktionen der Gewebe verschieben und welche neuen Entwicklungsrichtungen dabei eingeschlagen werden.

E. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der morphologischen Differenzierung von Zellorganellen während der normalen Histogenese.

Zu diesem Zwecke wurden folgende Gewebe von *Datura stramonium* L. elektronenmikroskopisch untersucht: primäres Meristem, Kambium, Rindenparenchym, Rindenkollenchym, Mark, Blattmesophyll, Blattepidermis, Siebröhren und Geleitzellen.

Keine wesentlichen Formänderungen im Verlaufe der Zelldifferenzierung erfahren Kern, Mitochondrien, Sphaerosomen, Golgi-Komplexe, Plasmodesmen, Kristallkörper und Lipoidtropfen. Sie treten in den meisten untersuchten Zelltypen auf. Ausnahmen bilden die Siebröhren und die Geleitzellen. In den Siebröhren sind von den erwähnten Organellen nur die Plasmodesmen und wenige Mitochondrien zu finden. In den Geleitzellen fehlen Kristallkörper und Lipoidtropfen, Mitochondrien sind in außergewöhnlich hoher Zahl vorhanden.

Formänderungen mannigfacher Art sind Plastiden, daneben auch Plasma und Vakuolen unterworfen.

Die *Plastiden* entstehen wahrscheinlich aus kleinsten Initialkörperchen, deren homogene Innensubstanz von einer doppelten Membran begrenzt wird. Als erstes Zeichen einer Differenzierung stülpt sich die innere Grenzmembran lamellenartig ein. Die entstehenden Proplastiden zeigen eine ausgeprägte physiologische Aktivität, welche sich morphologisch in der Ausbildung verschiedener Einschlußkörper manifestiert. Eines dieser Körperchen wird neu beschrieben. Proplastiden sind auf die Meristeme, die Geleitzellen und die Epidermis beschränkt. In den verschiedenen Geweben ließen sich noch weitere, bisher z. T. unbekannte Plastidentypen aufzeigen. Der gesamte komplizierte Formwechsel der Plastiden wurde in einem Schema zusammengestellt.

Das *Grundplasma* ausdifferenzierter Zellen unterscheidet sich bezüglich seiner Dichte und seines Reichtums an Mikrosomen kaum von demjenigen primärer Meristeme. Nur ist es in differenzierten Zellen als schmaler Saum ausgebildet und füllt nicht, wie in primären Meristemen, die gesamte Zelle aus. Das Endoplasmatische Retikulum nimmt mit zunehmender Differenzierung ab: Während es in den Meristemen noch gut ausgebildet ist, z. T. zu ergastoplasmatischen Formationen konzentriert, reduziert es sich in den Parenchymen zu wenigen losen Doppellamellen. Plasmalemma und Tonoplast (beides feinste Doppellamellen) bleiben in allen Geweben außer den Siebröhren, die überhaupt ein völlig andersartig gebautes Plasma besitzen, unverändert erhalten. Das Siebröhrenplasma besteht aus osmiophilen Einzellamellen und besitzt weder Mikrosomen noch einen Tonoplasten; ein Plasmalemma kann hingegen regelmäßig festgestellt werden.

Die Resultate wurden mit Bezug auf morphologische Differenzierung und Zellfunktion diskutiert.

Summary

In this paper the author studied the morphological differentiation of cell organells in the course of normal histogenesis.

For this purpose the following tissues of *Datura stramonium* L. were investigated with the electron microscope: primary meristem, cambium, cortical parenchyma, cortical collenchyma, pith, leaf mesophyll, leaf epidermis, sieve tubes and companion cells.

No change of form during cell differentiation is undergone by nucleus, mitochondria, sphaerosomes, golgi-complexes, plasmodesmata, crystal bodies and lipoid droplets. They occurred in the majority of cell types investigated except sieve tubes and companion cells. Of the organells mentioned only plasmodesmata and a few mitochondria can be found in the sieve tubes. In companion cells crystal bodies and lipoid droplets are lacking, while mitochondria occur in an unusually high number.

Diverse changes of shape are undergone by plastids, plasma and vacuoles.

The *plastids* probably originate from minute initial bodies with a homogenous interior substance enclosed by a double membrane. As a first sign of differentiation the inner membrane turns inwards, forming a number of lamellae. The developing proplastids show a marked physiological activity as demonstrated morphologically by the formation of various inclusion bodies. One of these bodies has been described for the first time. Proplastids are limited to the meristems, companion cells and the epidermis. In addition to classical plastid forms, some new types were demonstrated in the various tissues. The entire, complicated metamorphosis of the plastids has been summarized in a diagram.

As regards density of *ground-plasma* contents and frequency of microsomes, fully differentiated and meristematic cells hardly differ. It can be said that between the two cell types the ground-plasma differs only in the extent to which it fills the cell, and not in inherent constitution. The endoplasmatic reticulum decreases with increasing differentiation: in meristems it is still fully developed, sometimes concentrated to ergastoplasmic formations, while in the parenchyma it is reduced to a few loose double lamellae. Plasmalemma and tonoplast (both fine double lamellae) remain unchanged in all tissues except the sieve tubes, the plasma of which has altogether a different structure. It consists of osmiophilic single lamellae and contains neither microsomes nor a tonoplast. However, a plasmalemma can be observed regularly.

The results are discussed with reference to morphological differentiation and cell function.

Literaturverzeichnis

- Amelunxen F. (1956a): Beobachtungen über die Entwicklung der Eiweißspindeln bei *Cactaceen*. *Protoplasma*, **45**, 164–172.
- (1956b): Über die Strukturanalyse der Eiweißspindeln der *Cactaceae*. *Protoplasma*, **45**, 228–240.
- (1958): Die Virus-Eiweißspindeln der Kakteen, Darstellung, elektronenmikroskopische und biochemische Analyse der Viren. *Protoplasma*, **49**, 140–178.
- Baker R.F., Gordon I. and Rapp F. (1960): Electron-dense crystallites in nuclei of human amnion cells infected with measles virus. *Nature*, **185**, 790–791.
- Bauer L. (1953): Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. *Planta*, **42**, 367–451.
- Böing J. (1955): Vitaluntersuchungen über die Kontinuität der Granastruktur in den Chloroplasten von *Helodea densa*. *Protoplasma*, **45**, 55–72.
- Bonner J. (1959): Protein synthesis and the control of plant processes. *Amer. J. Bot.*, **46**, 58–62.
- Brandes J. (1959): Elektronenmikroskopische Größenbestimmung von acht stäbchen- und fadenförmigen Pflanzenviren. *Phytopath. Z.*, **35**, 205–210.
- Buvat R. (1957a): Formations de golgi dans les cellules radiculaires d'*Allium cepa* L. *C. R. Acad. Sc.*, **244**, 1401–1403.
- (1957b): L'infrastructure des plasmodesmes et la continuité des cytoplasmes. *C. R. Acad. Sc.*, **245**, 198–201.
- (1958a): Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11^e série, **19**, 121–161.
- (1958b): Nouvelles observations sur l'appareil de golgi dans les cellules des végétaux vasculaires. *C. R. Acad. Sc.*, **246**, 2157–2160.
- (1959a): Sur la néoformation de mitochondries à partir du phragmoplaste, dans le méristème radiculaire du blé. *C. R. Acad. Sc.*, **248**, 1014–1017.
- (1959b): Infrastructures des protéoplastes de la racine de «*Phajus wallichii*» (Orchidacées). *C. R. Acad. Sc.*, **249**, 289–291.
- (1960): L'infrastructure des plasmodesmes, dans les cellules parenchymateuses des cordons conducteurs jeunes de *Cucurbita pepo*. *C. R. Acad. Sc.*, **250**, 170–172.
- Puissant A. (1958): Observations sur la cytodièse et l'origine des plasmodesmes. *C. R. Acad. Sc.*, **247**, 233–236.
- Chardard R. et Rouiller C. (1957): L'ultrastructure de trois algues desmidiées. Etude au microscope électronique. *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, **18**, 153–178.
- Crafts A.S. (1951): Movement of assimilates, viruses, growth regulators and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.*, **17**, 203–284.
- Currier H.B. (1957): Callose substance in plant cells. *Amer. J. Bot.*, **44**, 478–488.
- Esau K., Cheadle V. I. (1955): Plasmolytic studies of phloem. *Amer. J. Bot.*, **42**, 68–81.
- De D.N. (1957): Ultrastructure of nuclear membrane of plant cells. *Exptl. Cell Res.*, **12**, 181–184.
- Eichenberger M. (1953): Elektronenoptische Beobachtungen über die Entstehung der Mitochondrien aus Mikrosomen. *Exptl. Cell Res.*, **4**, 275–282.
- Esau K. (1948): Phloem structure in the Grapevine, and its seasonal changes. *Hilgardia*, **18**, 217–296.
- (1950): Development and structure of the phloem tissue. II. *Bot. Rev.*, **16**, 67–114.
- Currier H. B., Cheadle V. I. (1957): Physiology of phloem. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **8**, 349–374.
- Fasse-Franzisket U. (1955): Die Teilung der Proplastiden und Chloroplasten bei *Agapanthus umbellatus* l'Hérit. *Protoplasma*, **45**, 194–227.

- Frey-Wyssling A. (1955): Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. *Protoplasmatologia, II A 2*, 244 S.
- Kreutzer E. (1958a): The submicroscopic development of chromoplasts in the fruit of *Capsicum annuum* L. *J. Ultrastr. Res.*, **1**, 397–411.
 - — (1958b): Die submikroskopische Entwicklung der Chromoplasten von *Ranunculus repens* L. *Planta*, **51**, 104–114.
 - Müller H. R. (1957): Submicroscopic differentiation of plasmodesmata and sieve plates in *Cucurbita*. *J. Ultrastr. Res.*, **1**, 38–48.
 - Ruch F., Berger X. (1956): Monotrope Plastiden-Metamorphose. *Protoplasma*, **45**, 97–114.
- Gatenby B., Dalton A. J. and Felix M. D. (1955): The contractile vacuole of parazoa and protozoa, and the golgi apparatus. *Nature*, **176**, 301–302.
- Genevès L., Lance A. et Buvat R. (1958): Sur la présence, dans le cytoplasme végétal, et sur la nature ergastoplasmique de constituants figurés analogues aux «lysosomes» ou aux «dense bodies» des cellules animales. *C. R. Acad. Sc.*, **247**, 2028–2030.
- Golgi C. (1898): Sur la nature des cellules nerveux des ganglions spinaux. *Boll. Soc. med.-chir. Pavia/Milano*.
- Grave G. (1954): Studien über die Entwicklung der Chloroplasten bei *Agapanthus umbellatus*. *Protoplasma*, **44**, 273–298.
- Hämmerling H. and Hämmerling Ch. (1959): The formation and maintenance of a gradient of polarity in *Acetabularia*. *Planta*, **53**, 522–531.
- Hassenkamp G. und Liese W. (1957): Elektronenmikroskopische Beobachtungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in Zellwänden. *Exptl. Cell Res.*, **13**, 165–167.
- Heitz E. (1954): Kristallgitterstruktur des Granum junger Chloroplasten von *Chlorophyllum*. *Exptl. Cell Res.*, **7**, 606–608.
- (1956): Kristallgitterstruktur in den jungen Chloroplasten einer Dikotyledone (*Eranthemum leuconeurum*). *Experientia*, **12**, 476–478.
 - (1957a): Die Struktur der Chondriosomen und Plastiden im Wurzelmeristem von *Zea mays* und *Vicia faba*. *Z. Naturforsch.*, **12b**, 283–286.
 - (1957b): Die strukturellen Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Chondriosomen. *Z. Naturforsch.*, **12b**, 576–578.
 - (1957c): Über Plasmastrukturen bei *Antirrhinum majus* und *Zea Mays*. *Z. Naturforsch.*, **12b**, 579–580.
 - (1958): Weitere Belege für das gesetzmäßige Vorkommen plasmatischer Lamellen-systeme bei Pflanzen und ihre identische Struktur mit dem Golgi-Apparat bei Tieren. *Z. Naturforsch.*, **13**, 663–665.
- Hepton C. E. L., Preston R. D. and Ripley G. W. (1955): Electron microscopic observations on the structure of the sieve plates in *Cucurbita*. *Nature*, **176**, 868–870.
- Hodge A. J., McLean J. D. and Mercer F. V. (1955): Ultrastructure of the lamellae and grana in the chloroplasts of *Zea Mays* L. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **1**, 605–614.
- — — (1956): A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, 597–608.
- Hölzl J. und Bancher E. (1959): Fluoreszenzmikroskopische Studien an der Kartoffelknolle. II. Färbungen und Fluorochromierungen der Eiweißkristalle. *Protoplasma*, **50**, 303–315.
- Hohl H. R. (1961): Über die submikroskopische Struktur der normalen und hyperplastischen Gewebe von *Datura stramonium* L. II. Teil. Tumor, Wundkallus, Gewebekultur. *Phytopath. Z.*, in Vorbereitung.
- Honert van den T. H. (1932): On the mechanism of the transport of organic materials in plants. *Proc. Koninkl. Akad. Wetenschap. Amsterdam*, **35**, 1104–1111.

- Huber B., Kinder E., Obermüller E. und Ziegenspeck H. (1956): Spaltöffnungs-Dünnschnitte im Elektronenmikroskop. *Protoplasma*, **46**, 380–393.
- Kolbe R. W. (1948): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Siebröhren. *Svensk Bot. T.* **42**, 364–371.
- Huxley J. (1958): *Biological aspects of cancer*. George Allen & Unwin Ltd., London, 156 S.
- Kaja H. (1954): Untersuchungen über die Plastiden in den Epidermiszellen von *Spinacia oleracea* L. *Planta*, **44**, 503–508.
- Kenda G., Thaler J. und Weber F. (1951): Kern-Kristalloide in Stomata-Zellen? *Protoplasma*, **40** (zit. in Thaler, 1956a).
- Küster E. (1956): *Die Pflanzenzelle*. VEB Gustav-Fischer-Verlag, Jena, 3. Aufl., 986 S.
- Lambertz P. (1954): Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaußenwänden. *Planta*, **44**, 147–190.
- Lance A. (1958): Infrastructure des cellules du méristème apical et des jeunes ébauches foliaires de *Chrysanthemum segetum* L. (Composées). *Ann. Sc. Nat. Bot.*, **19**, 165–202.
- Lance-Nougarède A. (1960): Développement inframicroscopique des chromoplastes, au cours de l'ontogenèse des fleurs ligulées de *Chrysanthemum segetum* L. *C. R. Acad. Sc.*, **250**, 173–175.
- Lefort M. (1959): Sur la présence d'un centre plastidial dans les chloroplastes d'*Elodea canadensis*. *Rev. gén. Bot.*, **66**, 461–465.
- Leyon H. (1956): The structure of chloroplasts. *Svensk Kemisk T.*, **68**, 70–89.
- Lund H. A., Vatter A. E. and Hanzon J. B. (1957): Biochemical and cytological changes accompanying growth and differentiation in the roots of *Zea Mays*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **4**, 87–98.
- Marinos N. (1960): The nuclear envelope of plant cells. *J. Ultrastr. Res.*, **3**, 328–333.
- Matsui C. (1959): Fine structure of X-body. *Virology*, **9**, 306–313.
- McGivern M. J. (1957): Mitochondria and plastids in sieve-tube cells. *Amer. J. Bot.*, **44**, 37–48.
- Menke W. (1959): Zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden von *Oenothera hookeri* und Morphogenese der Chloroplastenstruktur. *Z. Naturforsch.*, **14**, 394–398.
- Miller F. und Sitte H. (1956): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Mäusenieren nach intraperitonealen Eiweißgaben. *Verh. Dtsch. Ges. Pathol.*, **39**, 183–190.
- Milovidov P. (1957): Zur Frage des sogenannten Golgi-Apparates («Apparato reticolare interno»). *Planta*, **49**, 91–102.
- Mühlethaler K. (1950): Electron microscopy of developing plant cell walls. *Biochim. Biophys. Acta*, **5**, 1–9.
- (1955): Untersuchungen über die Struktur und die Entwicklung der Proplastiden. *Protoplasma*, **45**, 264–279.
- (1959): Submikroskopische Morphologie. *Fortschr. Bot.*, **21**, 46–58.
- (1960): Die Entstehung des Vakuolensystems in Pflanzenzellen. 4. Int. Kongr. EM 1958, **2**, 491–494.
- Frey-Wyssling A. (1959): Entwicklung und Struktur der Proplastiden. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **6**, 507–512.
- Münch E. (1930): *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Gustav-Fischer-Verlag, Jena, 234 S.
- Niklowitz W. (1957): Über den Feinbau der Mitochondrien des Schleimpilzes *Badhamia utricularis*. *Exptl. Cell Res.*, **13**, 591–595.
- Overbeek van J. (1956): Absorption and translocation of plant regulators. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **7**, 355–372.
- Palade G. E. (1953): An electron microscope study of the mitochondrial structure. *J. Histochem. Cytochem.*, **1**, 188–211.

- Perner E. S. (1953): Die Sphaerosomen (Mikrosomen) pflanzlicher Zellen. *Protoplasma*, **42**, 457–481.
- (1954): Zum mikroskopischen Nachweis des «primären Granums» in den Leukoplasten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **67**, 26–32.
 - (1956): Die ontogenetische Entwicklung der Chloroplasten von *Chlorophyllum comosum*. II. Das Verhalten der Proplastiden bei der Entwicklung zu Jungchloroplasten. *Z. Naturforsch.*, **11b**, 567–573.
 - (1958): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Cytomorphologie des sogenannten «Golgi-Systems» in Wurzelzellen verschiedener Angiospermen. *Protoplasma*, **49**, 407–446.
- Porter K. R. and Machado R. D. (1960): Studies on the Endoplasmic Reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **7**, 167–180.
- Powers E., L. Ehret C. F., Roth L. E. and Minick O. T. (1956): The internal organization of mitochondria. *J. Biochem. Biophys. Cytol.*, **2**, 341–346.
- Preston R. D. (1958): The physiological significance of electron microscopic investigations of plant cell walls. *Science Progress*, **46**, 593–605.
- Reiter L. (1956a): Einschlüsse im Zellkern von *Campanula*. *Protoplasma*, **45**, 507–509.
- (1956b): Zerfall homogener *Epiphyllum*-Eiweiß-Spindeln in Fibrillen. *Protoplasma*, **45**, 615–617.
- Resch A. (1958): Weitere Untersuchungen über das Phloem von *Vicia faba*. *Planta*, **52**, 121–143.
- Richter G. (1959): Die Auslösung kerninduzierter Regeneration bei gealterten kernlosen Zellteilen von *Acetabularia* und ihre Auswirkungen auf die Synthese von Ribonucleinsäure und Cytoplasmaproteinen. *Planta*, **52**, 554–564.
- Robertson J. D. (1960): A molecular theory of cell membrane structure. 4. Int. Kongr. EM 1958, **2**, 159–171.
- Rouiller C. and Bernhard W. (1956): “Microbodies” and the problem of mitochondrial regeneration in liver cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, 355–359.
- Sager R. and Palade G. E. (1957): Structure and development of the chloroplast in *Chlamydomonas*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **3**, 463–488.
- Schimper A. F. W. (1885): Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. *Jb. wiss. Bot.*, **16**, 1–247.
- Schnepf E. (1959): Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflussbarkeit durch stoffliche Faktoren. *Planta*, **52**, 644–708.
- (1960): Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. *Planta*, **54**, 641–674.
- Schumacher A. (1947): Beitrag zur Kenntnis des Stofftransports in dem Siebröhrensystem höherer Pflanzen. *Planta*, **35**, 642–700.
- Schumacher W. und Kollmann R. (1959): Zur Anatomie des Siebröhrenplasmas bei *Passiflora coerulea*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **72**, 176–179.
- Lambertz P. (1956): Über die Beziehungen zwischen der Stoffaufnahme durch Blattepidermen und der Zahl der Plasmodesmen in den Außenwänden. *Planta*, **47**, 47–52.
- Scott F. M., Hamner K. C., Baker E. and Bowler E. (1956): Electron microscope studies of cell wall growth in the onion root. *Amer. J. Bot.*, **43**, 313–324.
- Sedar A. W. (1956): Mitochondria of protozoa. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, 331–336.
- Shalla T. A. (1959): A method for increasing the electron density of Tobacco Mosaic Virus in ultrathin tissue sections. *Virology*, **7**, 150–160.
- Sitte P. (1957): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an meristematischen Pflanzenzellen. *Experientia*, **13**, 419.
- (1958): Die Ultrastruktur der Wurzelmeristemzellen der Erbse (*Pisum sativum*). *Protoplasma*, **49**, 447–522.

- Sorokin H. P. (1955): Mitochondria and spherosomes in the living epidermal cell. *Amer. J. Bot.*, **42**, 225–231.
- Spanner D. C. (1958): The translocation of sugar in sieve tubes. *J. Exptl. Biol.*, **9**, 332–342.
- Steffen K. (1955): Chondriosomen und Mikrosomen (Sphaerosomen). *Hb. der Pflanzenanalyse*, **1**, 574–613.
- Walter F. (1958): Die Chromoplasten von *Solanum capsicastrum* L. und ihre Genese. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Plastidenmetamorphose. *Planta*, **50**, 640–670.
- Strugger S. (1954): Die Proplastiden in den jungen Blättern von *Agapanthus umbellatus* l'Hérit. *Protoplasma*, **48**, 120–173.
- (1956): Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Chloroplasten von *Chlorophytum comosum*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **69**, 177–188.
- (1957a): Schraubig gewundene Fäden als sublichtmikroskopische Strukturelemente des Cytoplasmas. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **70**, 91–108.
- (1957b): Der elektronenmikroskopische Nachweis von Plasmodesmen mit Hilfe der Uranylimprägnierung an Wurzelmeristemen. *Protoplasma*, **48**, 231–236.
- (1957c): Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Proplastiden des Vegetationskegels von *Elodea densa*. *Protoplasma*, **48**, 360–364.
- (1957d): Elektronenmikroskopische Beobachtungen über die Teilung der Proplastiden im Urmeristem der Wurzelspitze von *Allium cepa*. *Z. Naturforsch.*, **12b**, 280–283.
- Perner E. (1955): Beobachtungen zur Frage der ontogenetischen Entwicklung des somatischen Chloroplasten. *Protoplasma*, **46**, 711–742.
- Thaler I. (1956a): Die Plastiden der *Cerinthe*-Epidermis. *Protoplasma*, **45**, 483–485.
- (1956b): Eiweißkristalloide von *Lilium tigrinum*. *Protoplasma*, **45**, 486–490.
- Troll W. (1959): Allgemeine Botanik. Ferdinand-Enke-Verlag, Stuttgart, 3. Aufl., 927 S.
- Turian G. et Kellenberger E. (1956): Ultrastructure du corps paranucléaire, des mitochondries et de la membrane nucléaire des gamètes d'*Allomyces macrogynus*. *Exptl. Cell Res.*, **11**, 417–422.
- Valentine R. C. (1959): The shape of protein molecules suggested by electron microscopy. *Nature*, **184**, 1838–1841.
- Vogel A. (1960a): Die Herstellung von Schnitten für das Elektronenmikroskop durch lichtmikroskopisch ausgewählte Gewebebezirke. *Mikroskopie*, im Druck.
- (1960b): Zur Feinstruktur der Drüsen von *Pinguicula*. Beiheft *Z. Schweiz. Forstw.* **30**, 113–122.
- Volz G. (1952): Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Porengrößen pflanzlicher Zellwände. *Mikroskopie*, **7**, 251–266.
- Wanner H. (1952): Phosphataseverteilung und Kohlehydrattransport in der Pflanze. *Planta*, **41**, 190–194.
- Watson M. L. (1955): The nuclear envelope. Its structure and relation to cytoplasmic membranes. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **1**, 257–270.
- Wehrmeyer W. (1959): Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Struktur von Tabakmosaikvirus-Einschlußkörpern, unter besonderer Berücksichtigung der fibrillären Formen. *Protoplasma*, **51**, 165–196.
- Weissenfels N. (1958a): Über die Entleerung und Entwicklung der Mitochondrien und den Feinbau des Cytoplasmas von embryonalen Zellen. *Z. Naturforsch.*, **13b**, 182–186.
- (1958b): Über die Entstehung der Promitochondrien und ihre Entwicklung zu funktionstüchtigen Mitochondrien in den Zellen von Embryonal- und Tumorgewebe. *Z. Naturforsch.*, **13**, 203–205.
- Wettstein D. v. (1957): Chlorophyll-letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden. *Exptl. Cell Res.*, **12**, 427–506.
- (1958): The formation of plastid structures. *Brookhaven Symp. in Biol.*, **11**, 138–159.

- Willenbrink J. (1957): Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme. *Planta*, **48**, 269–342.
- Williams W. T., Preston R. D. and Ripley G. W. (1955): A biophysical study of etiolated broad bean internodes. *J. Exptl. Biol.*, **6**, 451–457.
- Wohlfarth-Bottermann K. E. (1956): Protistenstudien VII. Die Feinstruktur der Mitochondrien von *Paramaecium caudatum*. *Z. Naturforsch.*, **11b**, 578–581.
- (1957): Cytologische Studien IV. Die Entstehung, Vermehrung und Sekretabgabe der Mitochondrien von Paramaecien. *Z. Naturforsch.*, **12b**, 164–167.
- Moericke V. (1959): Gesetzmäßiges Vorkommen cytoplasmatischer Lamellensysteme in Abhängigkeit vom Funktionsrhythmus einer Zelle. *Z. Naturforsch.*, **14**, 446–450.
- Wolken J. J. and Palade G. E. (1953): An electron microscope study of two flagellates, Chloroplast structures and variation. *Ann. Acad. Sc., N. Y.*, **56**, 873–889.
- Wyckoff R. W. G. (1957): La structure des cristaux macro-moléculaires au microscope électronique. *Bull. Microsc. appl.*, 2^e série, **7**, 1–8.
- Ziegler H. (1956): Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. *Planta*, **47**, 447–500.
- (1958): Über die Atmung und den Stofftransport in den isolierten Leitbündeln der Blattstiele von *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. *Planta*, **51**, 186–200.