

Wachstumsleistungen des pflanzlichen Zytoplasmas

Autor(en): **Frey-Wyssling, A.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **62 (1952)**

PDF erstellt am: **20.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-43635>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Wachstumsleistungen des pflanzlichen Zytoplasmas

Von A. Frey-Wyssling¹

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der ETH Zürich

Eingegangen am 17. April 1952

In dieser Studie ist der Begriff Leistung nicht im physikalischen Sinne als die während einer Zeiteinheit vollbrachte Arbeit zu verstehen, sondern er soll zum Ausdruck bringen, daß das Wachstum der pflanzlichen Zellen oft gegen ansehnliche Drucke erfolgt, die überwunden werden müssen.

Wandspannung und äußere Drucke werden durch den osmotisch bedingten Turgordruck aufgewogen. Häufig wird angenommen, daß durch Steigerung des Turgordruckes Wachstumsvorgänge ausgelöst werden. Dies ist jedoch unrichtig, denn Turgorschwankungen vermögen nur reversible Formveränderungen durch Wasserverschiebungen zu verursachen, während das Wachstum eine *irreversible Formänderung*, bedingt durch Stoffeinlagerung, vorstellt. Das Zytoplasma muß deshalb unter dem herrschenden Turgordruck Plasma und Zellwandsubstanz erzeugen; da das dem Zellsaft entnommene Baumaterial (z. B. Zucker) durch Nachschub gedeckt wird, wie aus der Erhaltung des osmotischen Wertes in wachsenden Zellen hervorgeht, muß eine Volumenvergrößerung stattfinden und ein zum Turgordruck zusätzlicher Plasmadruck entwickelt werden. Dieser vom Zytoplasma erzeugte Druck ist von den alten Zellphysiologen als Intussuszeptionsdruck bezeichnet worden (Pfeffer, 1893). Wie die Quellungsdrucke kann der Druck wachsender Zytoplasten viel größere Werte annehmen als der Turgor, der höchstens den der Zellsaftkonzentration entsprechenden osmotischen Druck erreicht. Immer wenn der von einer wachsenden Zelle entwickelte Druck größer als ihr Turgor ist, liegt ein solcher Plasmadruck vor.

Pfeffer (1893, S. 429) hat einwandfrei nachgewiesen, daß der Turgor nicht imstande ist, die beim Wachstum entwickelten Drucke zu liefern. Diese betragen nach seinen Messungen (1893, S. 420) bei sich verlängernden Keimwurzeln 7—12 at und bei der geotropischen Aufrichtung von Grashalmen im Knoten 15—16 at. In den Wurzeln des Weizens steigt der Turgordruck jedoch nie über 4 at (Burström, 1942); dieser Wert ist beim Wachstum in verdünnten Nährlösungen

¹ Herrn Prof. Dr. A. Fleisch, Lausanne, zum 60. Geburtstage zugeeignet.

festgestellt worden, deren osmotischer Wert vernachlässigt werden kann, so daß der Turgor gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes ist. In anderen Fällen begegnet die Messung des Turgordruckes in wachsenden Zellen jedoch großen Schwierigkeiten. Leichter läßt sich der gesamte Wachstumsdruck ermitteln. Wie dieser aus dem osmotisch bedingten Turgor und dem aktiven Plasmadruck zusammengesetzt ist, läßt sich in besonderen Fällen abschätzen, aber nicht genau messen.

Im folgenden soll in Ergänzung zu den Messungen von P f e f f e r (1893) und K r a b b e (1884) der Wachstumsdruck pflanzlicher Zellen an geeigneten Beispielen berechnet werden.

1. Wachstumsdruck in jungen *Valonia*-Coenocyten

S t e w a r d und M ü h l e t h a l e r (1952) haben gezeigt, daß die multilamellare Sekundärwand der *Valonia ventricosa* mit ihrer in aufeinanderfolgenden Lamellen kreuzweise verlaufenden Paralleltextrur in jungen Blasen von einer Primärwand umgeben ist. Diese besitzt, im Gegensatz zu der Paralleltextrur der Sekundärwand, eine gewobene Textur aus Zellulosemikrofibrillen. Das Primärwandgeflecht macht das Flächenwachstum der darunter angelegten Sekundärwand nur in beschränktem Maße mit und wird daher beim Heranwachsen der *Valonia*-Zellen zerrissen.

Da die Zugfestigkeit der Zellulosefibrillen bekannt ist, kann man ausrechnen, welcher Druck in der *Valonia*-Blase entwickelt werden muß, um die Primärwand aufzusprengen.

Der in der *Valonia*-Zelle entwickelte Binnendruck muß von der Zellwand aufgenommen werden. Da die Wanddicke im Verhältnis zum Blasendurchmesser klein ist, gilt die einfache Beziehung, daß auf einem Schnitt durch die *Valonia*-Zelle das Produkt Blasenquerschnitt mal Binnendruck gleich Wandquerschnitt mal Wandspannung ist. Betrachtet man die *Valonia*-Blase in erster Näherung als Kugel, so heißt dies

$$r^2 \pi \cdot p = 2 r \pi \cdot d \cdot \delta, \quad (1)$$

wobei p den gesuchten Wachstumsdruck, δ die Wandspannung, r den Zellradius und d die Wanddicke bedeuten. Wenn p so weit gesteigert wird, bis die Wand bricht, geht δ in die Bruchfestigkeit δ_b der Zellulosewand über. Der Wachstumsdruck, der die Primärwand zum Reißen bringt, ist daher

$$p = \frac{2 d}{r} \cdot \delta_b. \quad (2)$$

Die Zerreifestigkeit von Zellulosefasern von der hohen Kristallinität der *Valonia*-Mikrofibrillen beträgt etwa 100 kg/mm² (F r e y - W y s s l i n g, 1952). Da sich in der Primärwand von *Valonia* die Mikrofibrillen kreuzweise durchflechten, muß nur die Hälfte der Fi-

brillen zerrissen werden, während die übrigen Fibrillen parallel auseinanderweichen. Die Bruchfestigkeit der Primärwand dürfte daher etwa 50 kg/mm² betragen. Die Dicke *d* der Wand entspricht der Fibrillendicke 250 Å, der Radius einer jungen *Valonia*-Zelle dagegen mißt etwa 2,5 mm. Wenn man die Größen in mm in (2) einsetzt, ergibt sich:

$$p = \frac{2 \cdot 2,5 \cdot 10^{-5}}{2,5} \cdot 50 = 10^{-3} \text{ kg/mm}^2 = 0,1 \text{ at.}$$

Für die Sprengung der Primärwand ist also ein Wachstumsdruck von nur einem Bruchteil einer Atmosphäre notwendig. An diesem Ergebnis ändert sich auch nichts, wenn man die Primärwand, aus mehreren Fibrillenlagen bestehend, zwei- bis mehrfach dicker annimmt. Jedenfalls genügt ein Binnendruck von weniger als einer Atmosphäre, um die zarte Primärwand zu zerreißen.

Solche Drucke sind unbedeutend, verglichen mit dem osmotischen Druck, welcher der Zellsaftkonzentration von *Valonia* zukommt. Nach den von C o l l a n d e r (1930) zusammengestellten Analysen besitzt der *Valonia*-Zellsaft folgende Zusammensetzung:

Millimole je Liter	K	Na	Ca	Mg	Cl + Br	SO ₄	Total
<i>Valonia macrophysa</i>	515	90	3,4	Spur	597	1,0	1206
<i>Valonia ventricosa</i>	587	35	Spur	Spur	620	Spur	1242
Meerwasser	12	450	23	122	540	67	1214

Der Zellsaft von *Valonia* vermöchte nach diesen Zahlen in einem Osmometer einen Druck von 25—28 at zu entwickeln. Nun ist allerdings der osmotische Wert des Meerwassers ungefähr gleich wie jener des Zellsaftes, so daß der Turgor der *Valonia*-Blasen sicher sehr gering ist. Da indessen Konzentrationsunterschiede von 25 Millimol NaCl genügen, um 1 at Überdruck zu erzeugen, kann nicht entschieden werden, ob der Wachstumsdruck in der *Valonia*-Zelle osmotisch oder durch aktives Plasmawachstum entsteht.

Die äußeren Lamellen der Sekundärwand bersten beim weiteren Wachstum ebenfalls. Ihre Paralleltexur bedingt, verglichen mit der Primärwand-Sprengung, einen doppelt so großen Druck, um eine 250 Å dicke Lamelle quer zur Fibrillenrichtung zu zerreißen.

Eine derartige Sprengung der Primärwand konnten wir bei Zellen von normalem Durchmesser (Größenordnung 50 μ) nicht beobachten; es findet dort beim Flächenwachstum vielmehr ein Auseinanderdrängen der Mikrofibrillen ohne Bruch statt (Frey-Wyssling und Stecher, 1951, Bosshard, 1952). Das Zerreißen der Primärwand ist bisher nur von den Riesenzellen der Siphonokladen-Algen beschrieben worden (Noll, 1890). Da jene Durchmesser von über 5 mm erreichen können, sind sie linear 100mal größer als die Zellen

in den Geweben höherer Pflanzen; und da der Zellradius in Formel (2) im Nenner erscheint, müßte der Binnendruck in Zellen von 50 μ Durchmesser größenordnungsmäßig 100mal größer sein, um unter übrigens gleichen Umständen die Primärwand zu sprengen, d. h. es würden Drucke zwischen 10 und 100 at benötigt. Solche Werte liegen nun bereits über den in wachsenden Geweben festgestellten Wachstumsdrucken. Man beobachtet daher bei normaler Zellgröße, daß das Zytoplasma die Mikrofibrillen der Primärwandtextur lediglich lokal auseinanderdrängt und durch Mosaikwachstum eine bruchfreie Flächenvergrößerung der Primärwand erzielt.

2. Wachstumsdruck des Kambiums

Durch die Tätigkeit des Kambiums wird die Rinde gedehnt. Unter der Voraussetzung, daß sich die Rinde wie ein elastischer Mantel verhält, kann aus der Rindenspannung der vom Kambium entwickelte Wachstumsdruck berechnet werden. K r a b b e (1882) hat die Spannung in der Rinde folgendermaßen gemessen: Horizontale Rindenstreifen von 1 mm Breite werden aus in vollem Wachstum begriffenen Trieben geschnitten und nach der Ablösung vom Kambium ihre Verkürzung bestimmt. Diese beträgt 2—4,5 %. Hierauf wird der Streifen durch Anhängen eines Gewichtes wieder auf die ursprüngliche Länge gedehnt.

In einem durch Binnendruck beanspruchten Hohlzylinder ist die Spannung in achsialer und tangentialer Richtung verschieden. Unter der Bedingung, daß die Zylinderwand dünn ist im Vergleich zum Zylinderradius, gilt in achsialer Richtung die gleiche Formel (2) wie für eine Hohlkugel. In tangentialer Richtung ist die Spannung dagegen doppelt so groß. Für die Beziehung zwischen dem Wachstumsdruck p des Kambiums und der Rindenspannung δ gilt daher

$$p = \frac{d \cdot \delta}{r}, \quad (3)$$

wobei d die Dicke des Rindenstreifens und r den Triebradius bedeuten. Die Messung der Dicke d ist bei den dünnen Rindenschichten junger Triebe sehr ungenau. K r a b b e hat daher auf diese Dickenmessung verzichtet und die Rindenspannung nicht in kg/mm^2 , sondern lediglich in kg/mm , also das Produkt $d \cdot \delta$ von Formel (3) bestimmt; d. h. die Rindendicke geht in die erhaltenen Spannungswerte ein, und man kann daher die Rindenspannung verschiedener Triebe nicht miteinander vergleichen, da ihnen verschiedene Dicken zukommen. Für die Berechnung der vom Kambium entwickelten Wachstumsdrücke p , die miteinander verglichen werden sollen, ist dies jedoch bedeutungslos, denn durch Division des Wertes $d \cdot \delta$ durch r in mm ergibt sich der Druck p in kg/mm^2 .

Auf diesem Wege findet *K r a b b e* bei den Nadelhölzern Wachstumsdrucke von etwa 0,5 at und bei den Laubhölzern von 0,5—1 at. Diese Drucke sind wiederum nicht sehr bedeutend.

Durch künstliche Steigerung der Rindenspannung kann indessen der Gegendruck, den das Kambium bei der Zellteilung überwinden muß, vervielfacht werden. *K r a b b e* (1884) hat dies erreicht, indem er um Triebe Bänder legte, deren Spannung meßbar beliebig erhöht werden konnte. Er stellte fest, daß bei einer Steigerung der Rindenspannung auf das Dreifache keine Verminderung des Dickenwachstums eintritt. Erst bei noch höheren Spannungen läßt sich ein Einfluß auf das Wachstum des Kambiums feststellen. Aber selbst wenn das Kambium 10 at (Koniferen) oder 15 at (Laubhölzer) Gegendruck überwinden muß, erfolgen noch normale Zellteilungen. Aus diesen Daten folgt, daß die Kambiumzellen einen Wachstumsdruck von mindestens 10—15 at zu entwickeln vermögen.

Obschon die Preßsäfte von Gehölzen Konzentrationen aufweisen, deren osmotische Werte 10—20 at entsprechen (*H u b e r*, 1949; *P f e f f e r* bestimmte im Kambialsaft von *Castanea* osmotische Werte von 9,5—13,5 at), dürfte der Turgor im Kambium eines transpirierenden Baumes wesentlich tiefer liegen, so daß also ein zusätzlicher, vom Plasma entwickelter Plasmadruck vorhanden sein muß.

3. Geotropische Aufrichtung von Bäumen

Eine besonders interessante Wachstumsleistung stellt die geotropische Aufrichtung von gestürzten oder durch Erdschlipfe schief gestellten Baumstämmen dar. Wenn sich ein solcher Stamm aufkrümmt, um sein Stammende wieder in die ursprüngliche lotrechte Lage zu bringen, muß das Kambium den gesamten massiven Holzkörper des Stammes biegen.

Die Aufbiegung bringt ein exzentrisches Dickenwachstum mit sich, indem bei Nadelhölzern die Unterseite des schiefen Stammes stärker in die Dicke wächst (Hypoxylie), während sich bei Laubhölzern die Oberseite rascher verdickt (Epixylie). Das vom Kambium unter diesen Bedingungen gebildete Holz weicht in seiner Anatomie (*J a c c a r d*, 1917, 1919) und in seiner chemischen Zusammensetzung (*J a y m e*, *H a r d e r s* und *M o h r b e r g*, 1951) von normalem Holze ab. Es wird daher bei den Nadelhölzern als Druckholz (Rotholz, Buchs) und bei den Laubhölzern als Zugholz (Weißholz) vom normal gewachsenen Holze unterschieden. Die beiden verschiedenen Typen von anormalem Holz werden unter der Bezeichnung Reaktionsholz zusammengefaßt.

Die Biegung des Stammes kommt dadurch zustande, daß das Kambium der Nadelhölzer auf der Unterseite in aktives Längenwachstum übergeht, während sich das Kambium der Laubhölzer auf der

Oberseite aktiv verkürzt. Dadurch entstehen in den neu angelegten Jahrringen Spannungen. M ü n c h (1937, 1938) hat diese Spannungen nachgewiesen, indem er sich aufrichtende Stämme in Bretter zersägen ließ; es zeigte sich dann, daß sich das Reaktionsholz der Nadelhölzer bezogen auf das Stamminnere verlängert, während sich jenes der Laubhölzer verkürzt. M ü n c h ist daher der Ansicht, daß das Reaktionsholz zufolge des besonderen Fibrillenfeinbaues der Holzzellen (Schraubenfeinbau der Druckholztracheiden, achsenparallele Textur der Zugholzfasern, J a c c a r d und F r e y, 1928) aktiv an der Aufkrümmung teilnehme. Dieser Anschauung gegenüber möchte ich die Auffassung vertreten, daß nur die lebende Kambiumschicht imstande ist, die für die Aufbiegung notwendigen Spannungen zu entwickeln, und daß dem Reaktionsholz lediglich die Aufgabe zukommt, die erzielten Krümmungen zu fixieren, wozu es durch den Feinbau seiner Zellen, wie aus den Ausführungen von M ü n c h hervorgeht, ausgezeichnet geeignet ist. Diese Schlußfolgerung ergibt sich aus folgenden Messungen von M ü n c h. Während sich das Druckholz eines sich aufrichtenden Stammes beim Aufsägen in dünne Bretter um 1,2 % verlängert, streckt sich die Konkavseite (ohne Druckholz) um 4,8 %. Dort muß also die Druckspannung wesentlich größer sein als auf der wachsenden Konvexseite, denn obschon sich die Elastizitätseigenschaften von Druck- und Normalholz unterscheiden, verhalten sich ihre Elastizitätszahlen doch nicht wie 1 : 4. Es darf daher der Schluß gezogen werden, daß die im Holze eines aufgekrümmten Stammes feststellbaren Spannungen nicht die Ursache, sondern die Folge der Stammbiegung durch die Wachstumstätigkeit des Kambiums sind.

Die Wachstumsdrucke, die das Kambium entwickelt, um einen Baumstamm zu biegen, müssen sehr groß sein. M ü n c h (1938) stellt hiezu folgende Überschlagsschätzung an: Um einen Probekörper aus Fichtendruckholz durch Druck 1 % zu verkürzen, sind 300 kg/cm² notwendig. Daher müsse das Kambium also Drucke gleicher Größenordnung erzeugen, um eine Verlängerung der konvexen Seite eines sich aufkrümmenden Stammes um 1 % zu bewirken. Er schließt daraus, daß Drucke von mehreren hundert Atmosphären notwendig seien, und da der Kambialsaft von Bäumen osmotische Werte von nur 10—20 at besitzt, so daß also ihr Turgordruck unter den günstigen Verhältnissen nur höchstens 20 at erreichen kann, müsse ein außerordentlich hoher Wachstumsdruck erwartet werden.

Bei solchen Überschlagsrechnungen wird angenommen, daß sich das Holz des ursprünglich geraden Stammes wie ein elastischer Körper verhalte. Dies gilt jedoch keineswegs für Balken aus grünem Holz (K i n g s t o n und A r m s t r o n g, 1951), die sich bei lange andauernder Biegeb Belastung weitgehend plastisch erweisen. Durch Kriecherscheinungen verändert sich mit der Zeit die gegenseitige Lage der

submikroskopischen Bauelemente des Holzes, und trotz völliger Entlastung bleibt ein vorbelasteter grüner Balken gekrümmt. Die bleibende Verbiegung des Balkens ist um so größer, je länger die Belastung gedauert hat, und selbst nach einem Jahr hat sich noch kein Gleichgewicht eingestellt, denn die Verformung schreitet, allerdings in verlangsamttem Tempo, noch stets weiter. Diese Erscheinung dürfte beim Stammholz eines lebenden Baumes noch ausgeprägter sein. Wenn sich daher die Unterseite eines sich aufbiegenden Stammes während des Wachstums um 1 % verlängert, ist es keineswegs so, daß das Kambium eine Spannung erzeugen muß, die im Dehnungsversuche eine solche Streckung zur Folge hätte, sondern es genügt, wenn es einen beliebig kleinen Bruchteil dieser Spannung entwickelt. Nach dem Hookschen Proportionalitätsgesetz erreicht die elastische Dehnung dann allerdings nur einen entsprechenden Bruchteil des erwähnten Verlängerungsprozentes. Aber nach einiger Zeit wird die erzeugte Dehnungsspannung im grünen Holz durch Kriecherscheinungen abgeklungen sein, so daß das Kambium mit derselben bescheidenen Druckleistung eine weitere geringe Dehnung erzielt, die wiederum nach einer gewissen Zeit die Tendenz, elastisch zurückzufedern, verliert. Auf diese Weise kann also das Kambium mit Spannungen, die weit unter jenen für entsprechende elastische Verlängerungen liegen, eine Biegung von Baumstämmen erzielen, falls hierfür genügend Zeit zur Verfügung steht. Nun ist bekannt, daß die geotropische Aufbiegung von Baumstämmen sehr viel Zeit beansprucht. Der Krümmungseffekt während einer Wachstumsperiode ist oft gering, und es braucht Jahre, bis ein schief gestellter Nadelbaum den obern Teil seines Schaftes wieder lotrecht aufgerichtet hat.

Aus diesem Grund ist es wohl unmöglich, aus den elastischen Festigkeitseigenschaften des Holzes und den beobachteten einseitigen Wachstumsverlängerungen auf den notwendigen Wachstumsdruck zu schließen. Dieser kann viel geringer sein, als sich unter der falschen Voraussetzung, der Stamm sei ideal elastisch, berechnen läßt. Man kann daher bei einem sich aufrichtenden Stamme nur einen Minimaldruck, den das Kambium überwinden muß, berechnen, nämlich den Druck des auf einem Stammquerschnitt lastenden Gewichtes der darüber liegenden Holzmasse.

Nehmen wir an, daß über der Stelle, an der das Kambium ein nachträgliches Längenwachstum einleitet, 10 m Schaftholz vorhanden sei. Da das Frischholz häufig das Raumgewicht 1 erreicht oder dieses sogar überschreitet (z. B. Tanne, Burger, 1951), beträgt der Gewichtsdruck auf dem betrachteten Querschnitt $1 \cdot \cos \alpha$ at, wobei α den Neigungswinkel des schiefgestellten Stammes angibt. Unter der Voraussetzung, daß dieser Winkel 15° nicht überschreitet, kann die Neigung in grober Näherung vernachlässigt werden.

Der Radius des Baumes messe 10 cm und die Kambialschicht sei 1 mm dick (etwa 20 sich aktiv verlängernde Zellagen).

Das Gewicht, das auf dem Querschnitt lastet, muß nun vom Kambium gehoben werden. Unter der Annahme, daß sich der Stamm wie eine kriechende, zähflüssige Masse verhält, gilt dann wie in (1)

$$r^2\pi \cdot p = 2r\pi \cdot d \cdot \delta$$
$$\delta = \frac{r}{2d} \cdot p \quad (4)$$

p ist das Gewicht, das auf einem cm^2 Querschnitt lastet, r der Stammradius, d die Dicke der Kambialschicht und δ der gesuchte Wachstumsdruck. Wie aus dieser Formel (4) hervorgeht, ist der für eine Stammverlängerung nötige Wachstumsdruck δ proportional dem Gewichte p und dem Stammdurchmesser.

Dieser Wert ist, wie bereits erwähnt, ein Minimalwert. Erstens gibt er nur den Druck an, der notwendig ist, um das Gewicht des Stammes zu heben, und zweitens beteiligt sich an dieser Leistung nicht der gesamte Kambiumring, sondern nur ein Sektor davon. Trotzdem ist dieser Minimalwert von zirka 50 at größer als die Turgordrucke, die nach den osmotischen Messungen im Kambium zu erwarten sind. Es ist dadurch einwandfrei erwiesen, daß das Kambium befähigt ist, Wachstumsdrucke zu entwickeln, welche die Turgordrucke weit über-treffen.

Résumé

Une analyse exacte des valeurs de la pression que les cellules végétales peuvent développer pendant leur croissance montre que ces pressions n'atteignent en général pas les chiffres fantastiques qu'on peut rencontrer dans la littérature. Toutefois, elles sont dans certains cas beaucoup plus grandes que la pression maximum de la turgescence, de sorte que les cellules qui se développent doivent produire une pression accessoire (pression plasmatique).

Des valeurs minima de la pression de croissance ont été calculées. Elles sont les suivantes: 1° dans des jeunes Coenocytes de *Valonia* qui font éclater leur membrane primaire 0,1 at; 2° dans le cambium des arbres qui doivent élargir leur circonférence contre la pression de l'écorce 10—15 at; 3° dans le cambium des troncs d'arbre qui ont été déviés de leur position verticale et qui par la suite se redressent, au moins 50 at.

Literaturverzeichnis

- Bosshard, H. H. Elektronenmikroskopische Untersuchungen im Holz von *Fraxinus excelsior* L. Diss. ETH Zürich 1952.
- Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs der Tanne. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw., **27**, 247 (1951).
- Burström, H. Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. Lantbrukshögskolans Annaler (Schweden), **10**, 113 (1942).
- Collander, R. Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. I. Die normale Zusammensetzung des Zellsaftes. Acta Bot. Fennica, **6**, 1 (1930).
- Frey-Wyssling, A. Deformation and Flow in Biological Systems. Amsterdam 1952, p. 208.
- und Stecher, H. Das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwände. Experimentia, **7**, 420 (1951).
- Huber, B. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Heidelberg 1949, S. 33.
- Jaccard, P. Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei waagrechten Ästen von Laubhölzern. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, **62**, 303 (1917).
- Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Payot, Lausanne/Genève 1919.
- und Frey, A. Einfluß von mechanischen Beanspruchungen auf die Micellarstruktur der Zug- und Druckholzelemente beim Dickenwachstum der Bäume. Jb. wiss. Bot., **68**, 852 (1928).
- Jayme, G., Harders-Steinhäuser, M., und Mohrberg, W. Einfluß des Zugholzanteils auf die technologische Verwendbarkeit von Pappelhölzern. Papier, **5**, 411, 445, 504 (1951).
- Kingston, R. S. T., und Armstrong, L. D. Creep in initially green wooden beams. Austral. J. Appl. Sc., **2**, 306 (1951).
- Krabbe, G. Über die Beziehung der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitzber. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 14. Dez. 1882, S. 1093.
- Wachstum des Verdickungsringes. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Wien, 12. Juni 1884.
- Münch, E. Entstehungsursache und Wirkung des Druck- und Zugholzes der Bäume. Forstl. Wschr. Silva, **25**, 337, 345 (1937).
- Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand, besonders des Druck- und Zugholzes. Flora, **32**, 357 (1938).
- Noll, F. Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., **15**, 101 (1890).
- Pfeffer, W. Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. Hirzel, Leipzig 1893. Nr. III, XX. Bd. Abh. math.-phys. Cl. Kgl. Sächs. Ges. Wiss.
- Steward, F. C., und Mühlethaler, K. Amer. J. Bot. 1952 (im Druck).
-