Wachstumstypen plastischer Pflanzenmembranen

Autor(en): **Schoch-Bodmer, Helen / Huber, Paul**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen**

Band (Jahr): **21 (1946)**

PDF erstellt am: **25.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-584875

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.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

b) BOTANIK

2.

WACHSTUMSTYPEN PLASTISCHER PFLANZENMEMBRANEN

von

HELEN SCHOCH-BODMER und PAUL HUBER, St. Gallen

(mit 4 Figuren)

(Mit Subvention der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft ausgeführt)

In der vorliegenden Studie wird eine kurze Darstellung der verschiedenen Wachstumstypen und ihrer Kombinationen angestrebt. Das Hauptgewicht legen wir auf die Besprechung des Interpositionswachstums[1]) und seines Vorkommens bei der Faser- und Gefäßbildung. Es handelt sich hier um eine alte Streitfrage, denn drei verschiedene Hypothesen befassen sich mit dem Problem der Entstehung von Fasern und Gefäßen: die Theorien des sog. gleitenden Wachstums, des symplastischen Wachstums und des Interpositionswachstums[2]). Eine ausführliche Darstellung der verschiedenen Anschauungen findet man in der Arbeit von MEEUSE (1941), die ein umfangreiches Literaturverzeichnis bietet. Es geht hier um sehr vielgestaltige und komplizierte Vorgänge, zu denen unsere Arbeit nur einen kleinen Beitrag zu leisten vermag. Möglicherweise kommt dem Typus des Interpositionswachstums, das in Form von Spitzen- und von Weitenwachstum auftritt, eine sehr allgemeine Verbreitung innerhalb

[1]) von interponere = einschalten, dazwischenlegen; Definition siehe weiter unten.

[2]) Sinnott und Bloch (1939) sprechen von „intrusive growth", was soviel wie Wachstum durch Eindringen bedeutet und u. E. keine ganz eindeutige Bezeichnung ist.

des Pflanzenreiches zu. Es wird die Aufgabe umfassender Studien sein, bei Vertretern aus allen Gruppen des Systems Zusammenhänge aufzuzeigen. Da die Frage der Tüpfelbildung bei Cambiumderivaten in den Diskussionen über Faser- und Gefäßentstehung eine sehr große Rolle spielt, ist auch sie hier noch mitberücksichtigt worden.

Wie in einer früheren Arbeit (SCHOCH-BODMER 1945 a) kurz skizziert wurde, kann sich jeder Teil einer jungen Membran in einem mehr oder weniger plastischen Zustande befinden und durch osmotischen Druck[3]) (vgl. SAKAMURA 1937) eine Dehnung erfahren. Voraussetzung ist, daß an jeder Stelle der Membran, entweder nur an einzelnen Punkten oder Streifen, die regelmäßig verteilt sind, oder dann auf abgegrenzten Bezirken, neue Wandsubstanz eingeschaltet werden kann. Nur im Urmeristem (vgl. SCHÜEPP 1926) dürfte in manchen Fällen ein gleichmäßiges Wachstum der gesamten Membranfläche einer Zelle anzutreffen sein. Das sog. differentielle Wachstum, d. h. ein unterschiedlicher Plastizitäts- und Wachstumsgrad verschiedener Teile einer Zellwand, wird wohl die Regel sein (vgl. SINNOTT und BLOCH 1939). — Der bis jetzt am genauesten untersuchte Wachstumstypus ist der des Streckungswachstums (vgl. HEYN 1940). Hier findet eine Membrandehnung in der Längsrichtung statt (Fig. 1 A). Die Querwände sind nicht plastisch und setzen dem osmotischen Druck einen Widerstand entgegen, wodurch die Streckung der plastischen Längswände erleichtert oder vielleicht überhaupt erst ermöglicht wird. Fig. 1 B stellt einen Fall von differentiellem Streckungswachstum ganz schematisch dar: die gezeichnete Zelle hat im oberen Teil eine andere Wachstumsgeschwindigkeit als im unteren. Wenn die Längswände nur in der Querrichtung plastisch sind, erfolgt Weitenwachstum (= Umfangwachstum, Fig. 1 C), wie es bei der Gefäßbildung z. B. typisch in Erscheinung tritt. Auch das Weitenwachstum erfaßt bisweilen nur einen Teil der Wand oder geht an verschiedenen Stellen des Umfangs in ungleichem Maße vor sich (Fig. 1 D). Außerdem kann Längen- und Weitenwachstum gleichzeitig stattfinden (Fig. 1 E), was hauptsächlich bei primären Meristemen der Fall ist. Für die Frage der Micellierung,

---

[3]) nach Frey-Wyssling (1945) wäre es die „plasmatische Pumptätigkeit", welche Wasseraufnahme und Volumenzunahme der wachsenden Zellen bewirkt.

d. h. der Anordnung der zellulosischen Wandbestandteile bei den verschiedenen Wachstumstypen, verweisen wir auf FREY-WYSSLING (1938) und ZIEGENSPECK (1938).

Wenn an einer begrenzten Stelle einer Zellmembran neue Wandsubstanz eingeschaltet wird, haben wir es zumeist mit Spitzenwachstum zu tun (Fig. 1 F), wie es für Pilzhyphen, Pollenschläuche, Wurzelhaare und andere Haartypen beschrieben wurde (s. vor allem REINHARDT 1892; ferner SCHOCH-BODMER 1945 b). Es können außerdem mehrere begrenzte Stellen einer Zelle zur Membran-Neubildung und damit zu Spitzenwachstum übergehen (Fig. 1 I). — Wir konnten nachweisen (SCHOCH-BODMER und HUBER 1945 a), daß auch Fasern ihre Enden durch Spitzenwachstum zu bilden vermögen, was schon ZIMMERMANN (1887) und in letzter Zeit SINNOTT und BLOCH (1939) vermuteten. Bei *Linum perenne* fanden wir plasmareiche, pollenschlauchähnliche Enden bei in Entstehung begriffenen primären Bastfasern. Untersuchungen an sekundären Phloem- und Xylemfasern von *Sparmannia africana* lassen auch hier echtes Spitzenwachstum erkennen. Fig. 4 A zeigt eine Radialreihe aus dem Xylem von *Sparmannia,* mit dem zugehörigen Cambium und den großen, für diese Art charakteristischen Holzparenchymzellen (ANDRÉ 1920), die häufig innerhalb einer Radialreihe mit den Fasern abwechseln. Die Cambiumzellen sind etwa 500 μ lang und besitzen radiale Durchmesser von 8—10 μ, während die ausgewachsenen Xylemfasern Längen bis über 1200 μ und radiale Durchmesser von 20—30 μ erreichen. Die Abbildung zeigt mit aller Deutlichkeit, daß diese Fasern weder durch gleitendes (KRABBE 1886), noch durch symplastisches (PRIESTLEY 1930) Wachstum[4]) entstehen können. Es läßt

[4]) Die Theorie des gleitenden Wachstums besagt, daß jede Faserinitiale ein selbständiges Längenwachstum durchführt und dabei auf der Mittellamellensubstanz an den Nachbarzellen vorbeigleiten muß. Nach den Anschauungen von Priestley wachsen dagegen Gruppen von Faserinitialen gemeinsam, ohne Verschiebungen der gegenseitigen Lage ihrer Wände, unter den Druck- und Zugwirkungen des umgebenden Gewebes; die Fasern primärer Meristeme strecken sich nur solange, als das umgebende Parenchym in Streckung begriffen ist; die Holzfasern verlängern sich unter dem Druck der in Bildung begriffenen Gefäße. — Der Theorie des symplastischen Wachstums wird von Meeuse befürwortet, während in der letzten Auflage des Lehrbuches für Botanik (1944) von deutschen Botanikern immer noch gleitendes Wachstum angenommen wird.

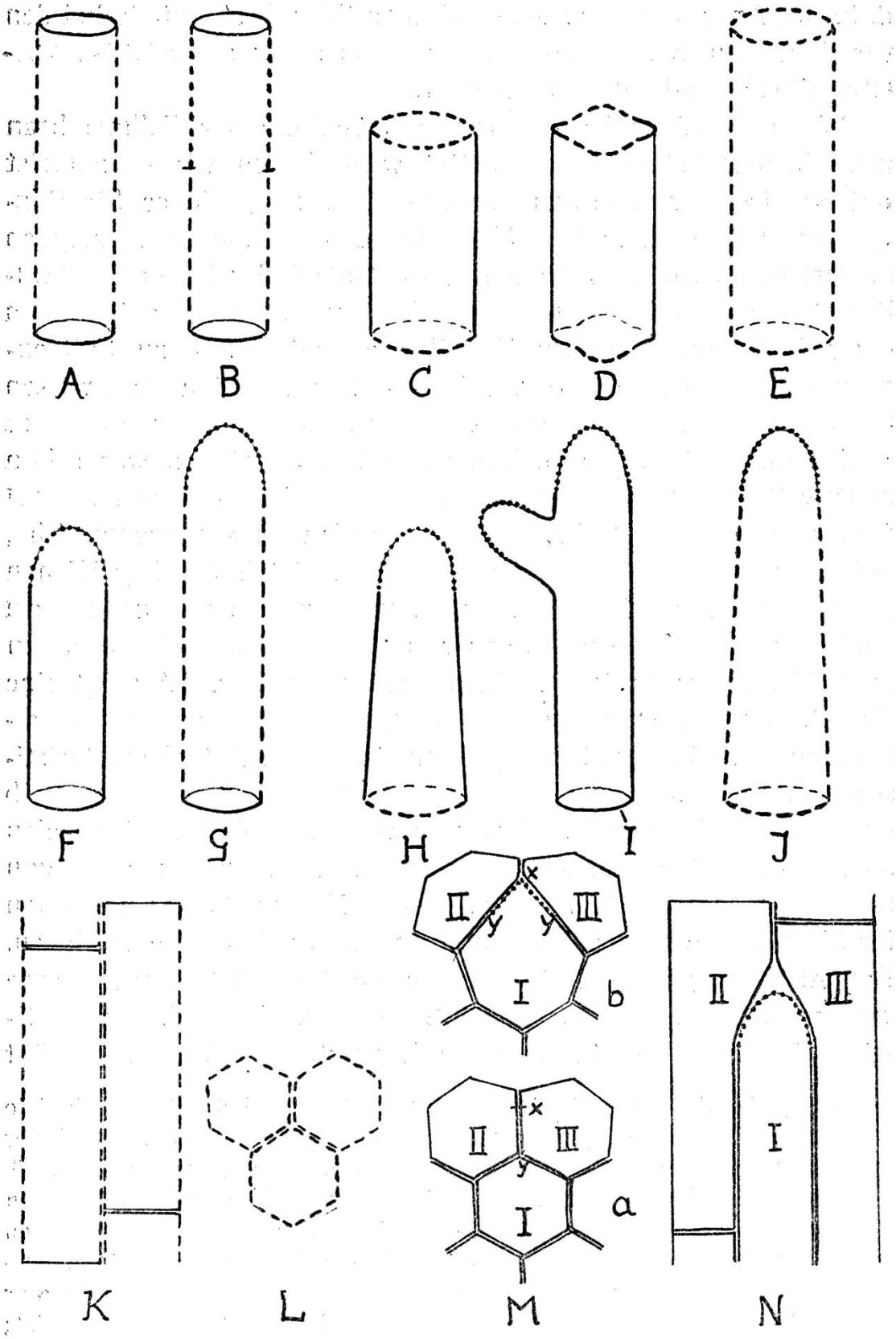

Fig. 1. Wachsende Zelltypen (schematisch). Die wachsenden Wände sind gestrichelt, wo es sich um Einschaltung neuer Membransubstanz handelt, punktiert, wo an begrenzten Stellen (Spitzen) neue Membransubstanz auswächst. A gleichmäßiges Streckungswachstum. B differentielles Streckungswachstum. C gleichmäßiges Weitenwachstum. D differen-

sich nämlich an jeder Faser ein Mittelteil erkennen, der in seiner Länge und Lage genau der ursprünglichen Cambiumzelle entspricht und sich deutlich von den beiden auswachsenden Enden abhebt. Hie und da entstehen auch an den obersten und untersten Holzparenchymzellen einer Gruppe (Fig. 4 A, Pa) hornförmige oder anders gestaltete Auswüchse, die den Faserenden homolog sind (Fig. 4 D).

Man vermutete schon früher (meist auf Grund des Verlaufes der sog. Sanio'schen Balken, vgl. GROSSENBACHER 1914), daß nur die Enden der Fasern und Tracheiden ein „gleitendes" Wachstum ausführen. Für Monocotylen-Tracheiden nehmen SCOTT und BREBNER (1893) an, daß das gleitende Wachstum vorwiegend durch Verlängerung der plasmareichen Enden der Initialen zustandekomme. In den wellenförmigen Membranbildungen, die er an Faserspitzen feststellte, sah NEEF (1914) einen Beweis für Stauungen der Fasermembran beim gleitenden Wachstum. Die Tatsache jedoch, daß solche Wellenstrukturen sehr oft einseitig sind (vgl. Fig. 4 A, C, G), sowie das Auftreten von Blindsäcken und andern seitlichen Auswüchsen (Fig. 4 B, E, G, H) an verschiedenen Stellen, nicht nur an den äußersten Spitzen der Xylem- und Phloemfasern, lassen sich durch die Annahme von gleitendem Wachstum nicht deuten, sondern u. E. nur durch lokales Wachstum. Die verschiedenen Abzweigungen und Aufblähungen haben eine große Ähnlichkeit mit entsprechenden Bildungen bei Pilzhyphen und Pollenschläuchen (vgl. auch RENNER und PREUSS-HERZOG 1943). REINHARDT (1892) erblickt in solchen Gebilden einen Hauptbeweis für das Auftreten streng lokalisierter Wachstumsbezirke. Die

---

tielles Weitenwachstum. E Streckungswachstum mit Weitenwachstum kombiniert. F Spitzenwachstum. G Spitzenwachstum mit Streckungswachstum. H Spitzenwachstum mit Weitenwachstum. I Spitzenwachstum (lokalisiertes Wachstum) an mehr als einer Stelle einer Zelle (Gabelbildung etc.). J Spitzenwachstum mit Streckungswachstum und Weitenwachstum kombiniert. Wachstum der Zellen im Verband: K gemeinsames (synchrones) Streckungswachstum. L gemeinsames (synchrones) Weitenwachstum. M ungleiches Weitenwachstum der Zellen I, II, III. a) vor dem Eindringen der Zelle I zwischen die Zellen II und III. b) die neugebildeten Wände x y der Zelle I spalten die Mittellamelle zwischen II und III bis zum Punkte x und legen sich den auseinander weichenden Zellen II und III durch Verwachsung an; dabei Formänderung der Zellen II und III. N Zelle I dringt durch Spitzenwachstum zwischen die Zellen II und III ein; das Uebrige wie sub M. M und N: Interpositionswachstum.

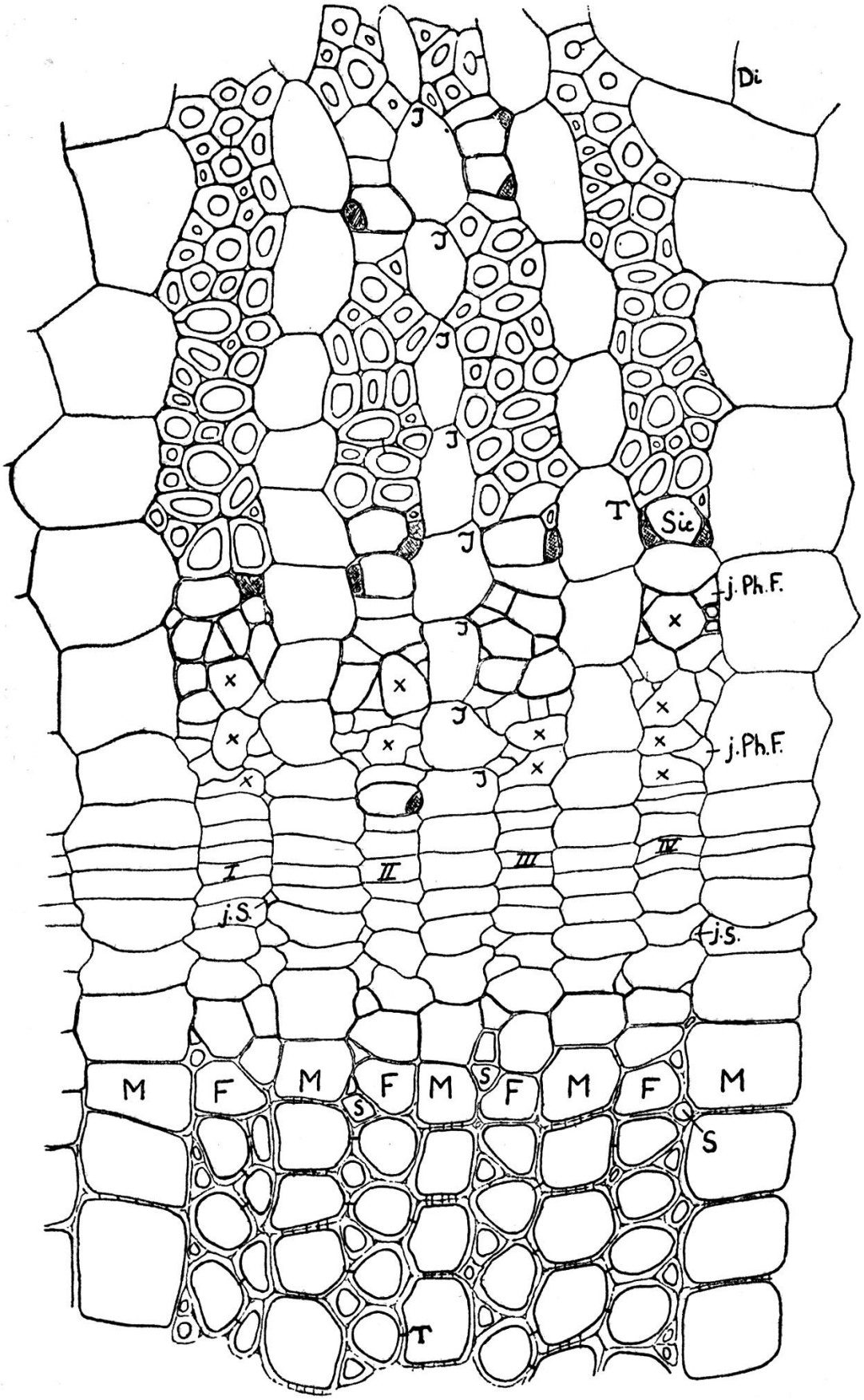

Fig. 2. Phloem und Xylem von *Sparmannia africana* mit einreihigen Fibrovasalcambien. In das Querschnittsniveau, d. h. auf ein Cambium-Mittelstück (ursprüngliche Cambiumzelle) wachsen 3—5 Phloem-Faserspitzen

bogigen, konvexen Umrisse (Fig. 4 A, C, G) werden bei den Fasern von *Sparmannia* dort gebildet, wo sie an radiale Markstrahlwände grenzen (nicht, wo sie in gespaltene Wände hineinwachsen oder an andere Fasern anstoßen). Jede Vorwölbung der Faserwand liegt zwischen zwei warzenförmig erhöhten einfachen Tüpfeln der Markstrahlzelle, an die sie sich anlegt. Die Tüpfel-Warze bedingt eine Vertiefung in der Faserwand, ohne daß in dieser bis jetzt an solchen Stellen Tüpfel gefunden wurden; der Vorwölbung der Faserwand entspricht eine konkave Bildung in der Markstrahlwand. Verfolgt man eine bogig verlaufende Faserstrecke, so läßt sich erkennen, daß in jede Einbuchtung der Faserwand eine Tüpfelwarze hineinragt, daß demnach jeder Bogen die Distanz zweier Tüpfel des anliegenden Markstrahles markiert. Diese bogig verlaufenden Wände sind also nicht durch Verschiebungen (Aufstauungen) beim „gleitenden Wachstum" entstanden (wie NEEF annimmt), sondern müssen beim Spitzen- und Weitenwachstum der Fasern an Ort und Stelle gebildet worden sein. Man kann sich nicht vorstellen, daß sich eine Reihe von Bogen, unter genauer Wahrung der gegenseitigen Konturen von Faser- und Markstrahlwand, gegen die Faserspitze zu durch Streckungswachstum verschieben könnte. Es liegt übrigens auch gar kein logischer Grund zu der Annahme vor, daß die an den Enden der ursprünglichen Cambiumzellen (Mittelstücke) sich neu bildenden Membranen eine nachträgliche Verschiebung durch Streckung oder Gleiten erfahren, so wenig wie dies bei Pollenschläuchen der Fall ist.

Die sekundären Phloemfasern erreichen bei *Sparmannia*, wohl infolge der Möglichkeit stärkerer radialer und tangentialer

---

von oben und unten hinein. Im Xylem kommen auf ein Cambium-Mittelstück 1 oder höchstens 2 Spitzen. Charakteristisch sind die „verbogenen" Wände der jungen Fasern und Cambium-Mittelstücke. — I–IV = Fibrovasalcambien. × = gut erkennbare Cambium-Mittelstücke im Phloem, die infolge der Interposition von Faserspitzen ihre Form verändert haben. Raumbeschaffung für die Vergrößerung der Cambium-Mittelstücke und Faserspitzen durch Radialstreckung und Markstrahl-Verschmälerung. Sie = Siebröhren mit 1 oder 2 Geleitzellen (letztere dunkel gezeichnet). j. Ph. F. — j Ph. F. = Gruppe junger Phloemfasern. T = Tüpfel, nur zwischen Cambium-Mittelstücken oder zwischen diesen und Markstrahlzellen. J = Interposition von Fasern (Gruppe III) in die tangentialen Markstrahlwände. j. S. = Spitzen der jungen Xylemfasern. F = Mittelstücke der Xylemfasern. S = Spitzen der ausgewachsenen Xylemfasern. M = Markstrahlzellen im Xylem. Di = Markstrahl-Dilatation im Phloem. Vergr. 275-fach. Frischer Schnitt in Glycerin.

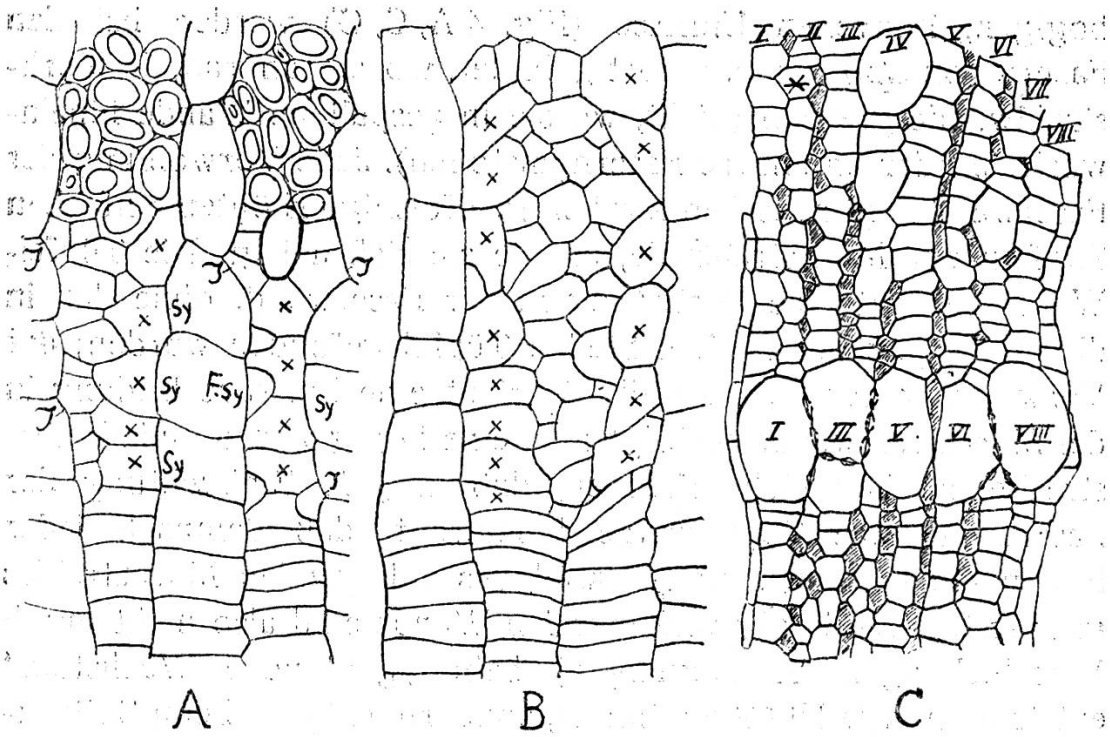

Fig. 3. A und B Phloemgruppen von *Sparmannia africana,* bei denen die Cambium-Mittelstücke (×) zufällig zusammenhängen. Sie interponieren sich nicht oder kaum in die Markstrahltangentialwände, sondern wachsen symplastisch (Sy), d. h. gemeinsam, mit den Markstrahlzellen in radialer Richtung. Die Faserspitzen interponieren sich, häufig mit „verbogenen" Wänden zwischen die Cambium-Mittelstücke und in die Markstrahl-Tangentialwände (bei J); sie strecken sich nachträglich radial mit den Markstrahl-Radialwänden (z. B. bei F. Sy). — C Tüpfelbildung auf interponierten Gefäßwänden bei *Tilia cordata,* zwischen den Gefäßen der Reihen I und III, III und V, VI und VIII. Die Faserreihen II, IV und VII sind bei der Gefäßausweitung durchbrochen worden. Auch die Reihe II ist aus Cambium-Mittelstücken hervorgegangen; sie enthält, wie die Reihen IV und VII, Gefäße (außerhalb von ✱). Interponierte Faserspitzen sind dunkel gezeichnet. Vergr. 250-fach.

Gewebeerweiterung, größere Längen (2000—4000 μ) als die Xylemfasern. In ihren Enden konnten wir, ähnlich wie bei *Linum*-Fasern, häufig Plasma-Ansammlung finden. Bei den Phloemfasern von *Sparmannia* tritt Spitzenwachstum in Verbindung mit Weitenwachstum auf (Fig. 2 j. Ph. F.), übrigens in beschränktem Maße auch bei den Xylemfasern. Querschnitte durch die Entstehungszone dieser Fasern zeigen besonders deutlich, wie die Faserspitzen zwischen die Cambium-Mittelstücke hineinwachsen, und daß diese in keiner Weise eine Querschnittabnahme erleiden, was doch bei gleitendem Wachstum (vgl. FITTING etc. 1944) oder bei symplastischem Wachstum

(PRIESTLEY 1930) der Fall sein müßte, wenigstens in den Anfangsstadien der Faserbildung. Messungen der Querschnittflächen von je 50 Cambiumzellen, jungen Phloem- und Xylemfasern der Cambium-Mittelzonen ergaben Werte von 43,2 ± 1,8, 82 ± 2,1, resp. 124,8 ± 3,2 mm² (bei 460facher linearer Vergrößerung). Von einer Querschnittabnahme, wie sie beim Strecken von Kautschukschläuchen eintritt (vgl. die Darstellung des symplastischen Wachstums bei MEEUSE 1941) kann also hier keine Rede sein. Die Beobachtung, daß Tüpfel nur im mittleren Teil der Fasern zu finden sind, entweder zwischen den Cambium-Mittelstücken oder zwischen Markstrahlen und Cambium-Mittelstücken, spricht dafür, daß diese Mittelteile keine Längsverschiebung durch gleitendes Wachstum erfahren. Es soll aber hier nicht verallgemeinernd behauptet werden, daß dieser Wachstumstypus überhaupt nicht vorkomme. Gewisse Beobachtungen über das Dickenwachstum bei Astansätzen (JOST 1901) und besonders über die Verschiebung von fernerliegenden Fasern aus ihren radialen Reihen während der Gefäßausweitung (KRABBE 1886) lassen sich vielleicht nur durch Annahme von gleitendem Wachstum erklären. — Spitzenwachstum kann sich nicht nur mit Weiten-, sondern auch mit Streckungswachstum kombinieren (Fig. 1 G), und zwar in der Weise, daß die an der wachsenden Faserkuppe neugebildete Membran, sobald sie als Längswand ausgebildet ist, eine nachträgliche (wahrscheinlich passive) Streckung erfährt; vgl. SCHOCH-BODMER und HUBER 1945 a, *Linum perenne* betreffend. Bei *Linum* kommt außerdem noch Weitenwachstum hinzu, sodaß eine Kombination aller drei Wachstumstypen vorliegt (Fig. 1 J).

Nachdem die Typen einzelner wachsender Zellen besprochen worden sind, soll auf das Verhalten dieser Zellen innerhalb des Zellverbandes eingegangen werden. Dort bestehen, soweit wir dies überblicken können, mindestens zwei Möglichkeiten: 1. gemeinsames Wachstum, wenn die Wände benachbarter Zellen sich in gleichem Ausmaße und synchron vergrößern (Fig. 1 K, L); 2. Interpositionswachstum, wenn die Wände benachbarter Zellen nicht gleichschnell und daher nicht gemeinsam wachsen. Die schneller wachsende Zelle löst in diesem Falle die Mittellamelle zwischen den Nachbarzellen und trennt deren Wände in der Längs- oder in der Querrichtung; die neugebildete Membran-

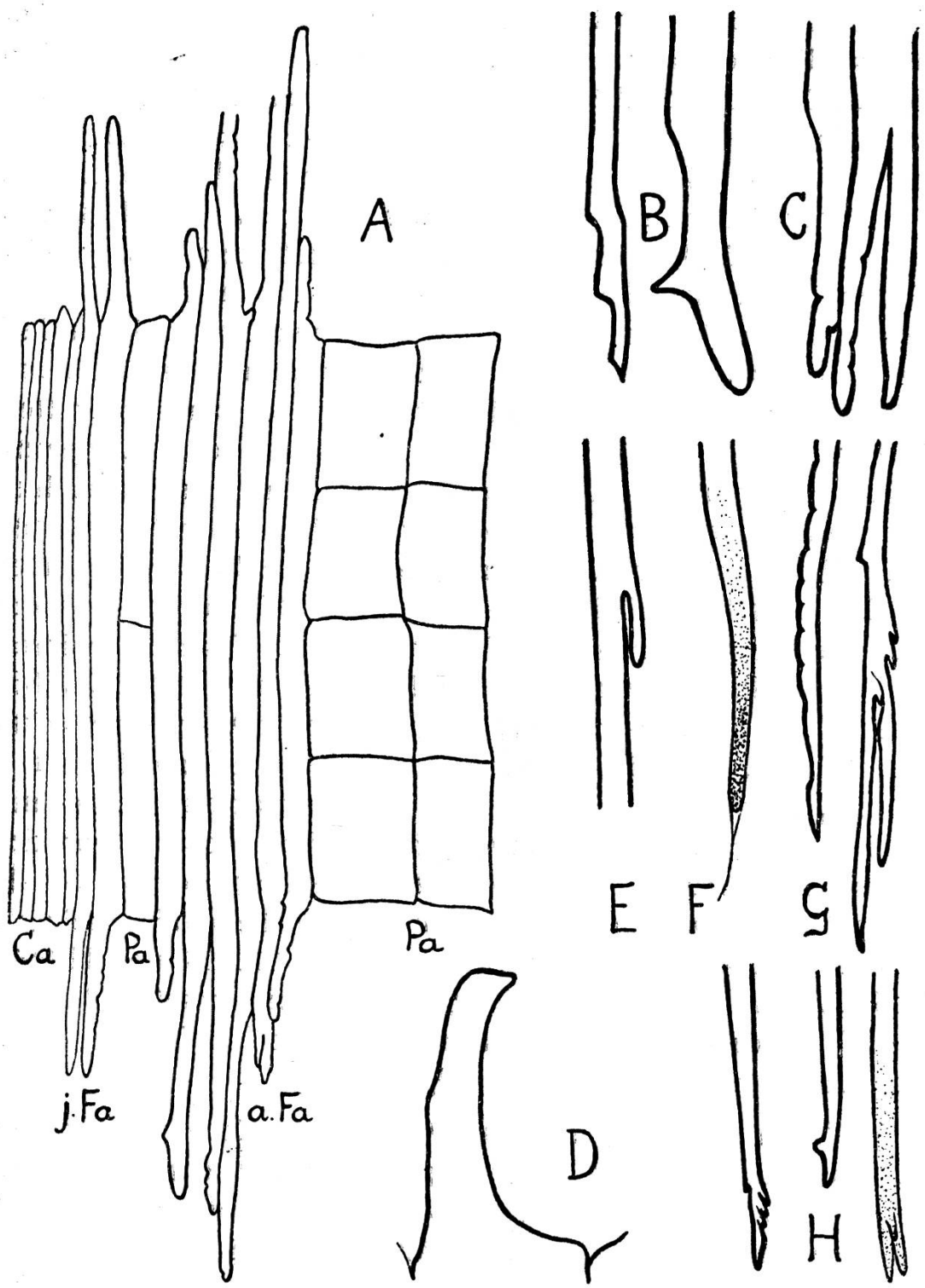

Fig. 4. A Entstehung der Xylemfasern von *Sparmannia africana* durch Spitzenwachstum der Cambium-Zellenden. Zeichnung nach radialem Mikrotomschnitt (20 μ, Färbung mit Karbolfuchsin-Hämatoxylin). Ca = Cambiumzone j. Fa = junge Fasern (violett gefärbt). a. Fa = ausgewachsene Fasern (rot). Pa = Xylemparenchym. Vergr. 130-fach. B Xylemfaserspitzen mit Ecken und Dornbildung. C Gabelfaser im Xylem. D Auswuchs an einer Xylem-Parenchymzelle. E Phloemfaser mit seitlichem Blindsack, der etwa 1 mm von der Spitze entfernt ist. F noch nicht aus-

substanz der schneller wachsenden Zelle wird den auseinanderweichenden Wänden der Nachbarzellen angelegt (Fig. 1 M u. N). Es muß jedoch nicht unbedingt angenommen werden, daß eine Auflösung von Mittellamellensubstanz stattfindet; es könnte sich auch um Spaltung durch Druck handeln, genügt doch z. B. bei der gewöhnlichen Interzellularenbildung der Turgor, um die streckenweise Trennung der Zellen zu bewirken. Bei *Sparmannia* läßt sich im Phloem die Spitzen- und Umfanginterposition der zwischen die Markstrahlen und die Cambium-Mittelstücke eindringenden Faserspitzen besonders gut verfolgen, weil hier schmale, meist nur einreihige (z. T. auch zwei- bis dreireihige) Fibrovasal-Cambien mit ebensolchen Markstrahl-Cambien abwechseln (Fig. 2 I—IV). Auf einen Cambium-Mittelteil kommen drei oder mehr eindringende Faserspitzen. Wo eine Membranspaltung infolge der gegenseitigen Lage der Zellen nicht in Frage kommt, deformiert die schneller wachsende Zelle ihre Nachbarzellen; „verbogene" Wände sind ein charakteristisches Merkmal junger Fasergruppen (Fig. 2 j. Ph. F. unten). Der Widerstand der älteren, langsamer wachsenden Wand kann jedoch so bedeutend sein, daß die Zelle mit größerer Plastizität ihre Wachstumsmöglichkeit in Kontakt mit dieser Nachbarzelle nicht voll zu entfalten vermag. Sobald sie an die Nachbarzellen angewachsen sind, können die Faserspitzen synchron mit Markstrahlzellen, Cambium-Mittelstücken oder andern Faserspitzen weiter an Umfang zunehmen. Für das Problem der Mittellamelle ist noch folgende Erwägung von Bedeutung: die Faserspitzen dringen nicht nur zwischen Markstrahlzellen und Cambium-Mittelteile vor, sondern wachsen auch zwischen andere, etwas ältere Faserspitzen hinein. Es ließ sich im polarisierten Lichte feststellen, daß eine optisch isotrope Mittellamelle auch zwischen diesen, durch Interposition aneinander gelagerten Faserspitzen entsteht. Die Mittellamelle (wie sie von KERR und BAILEY 1934 zwischen allen Cambiumderivaten gefunden wurde) färbt sich mit Rutheniumrot; doch nehmen auch die anisotropen Primärmembranen, die der Mittellamelle beiderseits anliegen, eine Rotfärbung an. — Beim reinen Streckungswachstum (Län-

---

gewachsene, stark plasmahaltige Phloemfaser. G Phloemfaserspitze mit einseitig gebuchteter Wandung und Gabel mit drei kleineren Auswüchsen. H dasselbe: „Traubenbildung", Dorn und dreifache Gabel. B—D: Details aus Mikrotomschnitt, E—H: frische Fasern in Wasser. B—H: Vergr. 260-fach.

genwachstum) ist Interposition naturgemäß nicht möglich. Wenn sich benachbarte Zellen nicht gemeinsam strecken können, müssen die Wände, die nicht streckungsfähig sind oder langsamer wachsen, zerreißen (Beobachtungen an Gramineen-Filamenten, vgl. SCHOCH-BODMER 1939 und SCHOCH-BODMER und HUBER 1945 b). Hier sei noch erwähnt, daß die mittleren Teile der primären Fasern durch gemeinsames Streckungswachstum mit benachbarten Fasern oder Parenchymzellen entstehen, wobei sich letztere mehrfach teilen, die jungen Fasern dagegen nicht. Nach TAMMES (1907) und MEEUSE (1941) entständen diese Fasern in ihrer gesamten Länge durch gemeinsames Wachstum; nach unsern Befunden an *Linum* tritt, wie schon erwähnt, auch bei primären Fasern Spitzenwachstum an den Faserenden auf. — Bei der Entstehung der Gefäße findet Umfang-Interposition (vgl. Fig. 1 M b) wahrscheinlich in noch viel ausgedehnterem Maße statt als bei der Faserbildung.

Es wurde weiter oben betont, daß neben dem Interpositionswachstum in manchen Fällen vielleicht auch gleitendes Wachstum vorkommt, so bei der Verschiebung von Faserinitialen in der weiteren Umgebung großer Gefäße. In der unmittelbaren Nähe der Gefäße läßt sich die Lagenänderung der Faserinitialen aber sehr gut durch Membranspaltung und Interposition von neugebildeter Gefäß-Wandsubstanz zwischen die Faserreihen erklären (vgl. SCHOCH-BODMER 1945 a). Auch die bekannte Trennung von Fasern einer Radialreihe durch Markstrahlen, welche sich unter der Wirkung eines benachbarten, in Bildung begriffenen großen Gefäßes ausbuchten (KRABBE 1886), kann durch Annahme von Interposition gedeutet werden: wenn ein großes Gefäß entsteht, verlängern die benachbarten Markstrahlen ihre radialen Wände oft beträchtlich. Diese neugebildeten Wandbestandteile haben nun offenbar eine größere Plastizität als die Faserinitialen; daher besteht die Möglichkeit, daß die Markstrahlwand die Tangentialwände zwischen den Faserreihen an gewissen Stellen spaltet. Die Fasern einer Radialreihe werden darauf durch fortschreitende Verlängerung der Markstrahlradialwand immer weiter voneinander entfernt, wobei ursprünglich durch Faserreihen getrennte Markstrahlen sogar zur Berührung kommen können. — Es ist immer die Membran mit größerer Plastizität, welche die weniger plastischen Wände spaltet. Hier wachsen die Markstrahlwände intensiver als die

Faserwände, während z. B. im Phloem von *Sparmannia* das Umgekehrte der Fall ist.

Abschließend soll noch das Problem der Tüpfelbildung kurz behandelt werden. Als Hauptgrund gegen gleitendes Wachstum wie auch gegen „intrusive growth", also gegen Interpositionswachstum, wird angeführt, daß Tüpfelbildung bei solchen Wachstumstypen nicht möglich wäre und zwar wegen der Plasmodesmen-Unterbrechung (PRIESTLEY 1930, MEEUSE 1941). Doch ist bekannt, daß bei der Thyllenbildung in Gefäßen und sogar zwischen Pilzgeflechten Tüpfel entstehen können, obwohl diese „Gewebe" nicht aus primär vereinigten Zellen hervorgehen (vgl. STRASBURGER 1901). Es wurde nun vermutet (SCHOCHBODMER 1945 a), daß bei Interposition überall dort Neubildung von Tüpfeln möglich wäre, wo gleich alte, plasmadurchdrungene Membranen verwachsen. — Bei der Besprechung der Faserbildung im Phloem von *Sparmannia* wiesen wir darauf hin, daß an den durch Spitzenwachstum entstandenen Enden der Fasern keine Tüpfel gefunden wurden, während sie häufig zwischen Cambium-Mittelstücken und Markstrahlzellen oder andern Cambium-Mittelstücken auftreten. Das Fehlen von Tüpfeln an den Faserenden ist darauf zurückzuführen, daß hier selten genau gleich alte Membranteile zur Berührung und Verwachsung kommen: die Faserspitzen jeder Gruppe (Fig. 2 I—IV) wachsen aus 3—5 verschiedenen Cambiumschichten zwischeneinander hinein. Die Wahrscheinlichkeit ist also nicht sehr groß, daß eine weiter entfernte Spitze die andere einholt und solcherart zwei Spitzen (Enden) direkt nebeneinander her wachsen. Auch im Xylem von *Sparmannia* fanden wir keine Tüpfel zwischen Cambium-Mittelstücken der Holzfasern und deren Spitzen. In Reihe I sieht man jedoch, daß die Mittelstücke der Xylemfasern scheinbar (nach rechts) mit Faserspitzen durch Tüpfel verbunden sind. Es muß sich hier aber um obere Teile von Cambium-Mittelstücken der nächstuntern Cambium-Etage[5]) handeln, die in Reihe I, besonders im Xylem, etwas höher liegen als in den Reihen II—IV (Fig. 2). Zwischen allen andern Cambium-Mittelteilen und Faserspitzen des betreffenden Querschnitts waren keine Tüpfel zu finden. KLINKEN (1914, Abb. 13) fand dagegen Tüpfel an den aufeinderstoßenden Spitzen von

[5]) Die Cambiumzellen sind sehr stark zugespitzt, was nur auf Tangentialschnitten sichtbar ist.

Coniferen-Tracheiden, was er als Beweis dafür ansieht, daß bei gleitendem Wachstum Tüpfelbildung stattfinden kann. Die Tatsache jedoch, daß diese Tüpfel ausgerechnet an den aufeinandertreffenden Spitzen der Tracheiden gefunden wurden, darf wohl auch hier in dem Sinne gedeutet werden, daß bei Interpositionswachstum Tüpfelbildung zwischen gleich alten, sich berührenden Membranen möglich ist. Wahrscheinlich kann ein Kontakt von Zelle zu Zelle nur dann stattfinden, wenn die junge Membran noch von Plasma durchdrungen ist, während hinter den wachsenden Spitzen rasch eine Membranverdickung eintritt; entsprechende Beobachtungen über Membranverdickung konnten an Pollenschläuchen und an Phloemfasern von *Linum* und *Sparmannia* gemacht werden (vgl. Fig. 4 F).

Einen eindeutigen Beweis für die Annahme, daß zwischen gleich alten interponierten Membranen Tüpfelbildung möglich ist, fanden wir im Frühholz eines jungen Zweiges von *Tilia cordata*. Dort lagen häufig zwei oder mehrere Gefäße tangential nebeneinander. Bei ihrer Ausweitung hatten die Gefäße die Reihen der benachbarten Faserinitialen durchbrochen, bis sich die Gefäßwände berührten, verwuchsen und gemeinsam eine Flächenvergrößerung erfuhren, und zwar in radialer Richtung (Fig. 3 C). Diese neuen, von zwei Gefäßen gemeinsam gebildeten Radialwände sind regelmäßig mit Hoftüpfeln versehen, genau wie die Tangentialwände benachbarter Gefäße, die schon vom Cambium her vereinigt waren. Die Hoftüpfel der radialen Wände sind also auf gleich alten, interponierten Membranen entstanden.

Zusammenfassung.

Streckungs-, Weiten- und Spitzenwachstum, sowie ihre Kombinationen werden besprochen. — Im Zellverbande liegt gemeinsames Wachstum dann vor, wenn benachbarte Zellen oder Teile von solchen gleichschnell wachsen, — Interpositionswachstum, wenn einzelne Zellen schneller wachsen als die andern und durch Auflösung und (oder) Spaltung der Mittellamelle ihrer Nachbarzellen zwischen diese eindringen. Interpositionswachstum kann Spitzen- oder Weitenwachstum sein, einzeln oder kombiniert.

Die sekundären Bast- und Holzfasern von *Sparmannia africana* entstehen nicht durch gleitendes Wachstum und auch nicht

durch symplastisches Wachstum der Initialen, sondern durch Spitzenwachstum der Enden dieser Initialen. Die Mittelstücke der sekundären Fasern, d. h. die ursprünglichen Cambiumzellen, verschieben sich nicht longitudinal, sondern erfahren nur Formveränderungen und Querschnitt-Vergrößerung. Bei *Tilia cordata* konnten korrespondierende Hoftüpfel auf radialen Gefäßwänden nachgewiesen werden, die durch Interposition zur Berührung kamen, indem sie benachbarte Faserinitialenreihen durchbrochen hatten. Es ist also erwiesen, daß Tüpfel auch auf Wänden entstehen können, die erst nachträglich (nicht schon innerhalb des Cambiums) zur Berührung kommen.

Literaturverzeichnis.

André, H. Ueber die Ursachen des periodischen Dickenwachstums des Stammes. Zeitschr. f. Bot. 1920, **12**, 177–218.

Fitting, Schumacher, Harder, Firbas. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 22. Aufl., Jena 1944.

Frey-Wyssling, A. Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. Archiv Jul. Klaus-Stiftg. 1945. Ergänzungsbd. zu Bd. **20**, 381—402.

Heyn, A. N. J. The physiology of cell-elongation. The Bot. Review 1940, **6**, 515—574.

Meeuse, A. D. J. A study of intercellular relationships among vegetable cells with special reference to „sliding growth" and to cell shape. Recueil trav. bot. Néerl. 1941. **38**, 18—143.

Reinhardt, M. O Das Wachstum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetabilischer Membranen. Jahrbücher für wiss. Bot. 1892. **23**, 479—566.

Renner, O. und Preuss-Herzog, Gudrun. Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Oenotheren. Flora 1943. **136**, 215—222.

Sakamura, T. Eine schematische Darstellung der osmotischen Arbeitsleistung und Zustandsgrößen der Pflanzenzelle. Cytologia, Fuji Jubiläumsband **1**, 1937. 115—124.

Schoch-Bodmer, Helen. Beiträge zur Kenntnis des Streckungswachstums der Gramineen-Filamente. Planta 1939. **30**, 168 204.

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

— b) Ueber das Spitzenwachstum der Pollenschläuche. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1945. **55**, 154—168.

Schoch-Bodmer, H. und Huber, P. a) Das Spitzenwachstum der Fasern von Linum perenne L. Experientia 1945. **1**, 327.

— b) Ueber die Filamentstreckung bei Secale cereale. Verhandlungen Naturforsch. Ges. Basel 1945. **56 II**, 343—365.

Die übrige zitierte Literatur findet man bei Meeuse 1941.

(Manuskript am 22. März 1946 eingegangen.)