Das Spitzenwachstum der Bastfasern bei Linum usitatissimum und Linum perenne

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

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

Band (Jahr): 61 (1951)

PDF erstellt am: 02.07.2024

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-43013

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

Das Spitzenwachstum der Bastfasern bei Linum usitatissimum und Linum perenne

Von Helen Schoch-Bodmer und Paul Huber¹

Fräulein Prof. Dr. Clara Zollikofer zum 70. Geburtstag in Verehrung und Dankbarkeit zugeeignet

(Eingegangen am 12. März 1951)

I. Problemstellung

Die vieldiskutierte Frage, wie Bastfasern ihre oft große Länge erreichen, ist bekanntlich von Krabbe (1886) dahin beantwortet worden, daß dies durch gleitendes Wachstum geschehen könnte, während T a m m e s (1907, S. 265) die Ansicht vertritt, bei Linum spiele gleitendes Wachstum nur eine unbedeutende Rolle und die großen Faserlängen kämen fast ausschließlich durch Streckungswachstum zustande. Anderson (1927, S. 197) betont hingegen, nach einem Vergleich der Gestalt der Initialen mit der von ausgewachsenen Fasern, daß die scharf zugespitzten Faserenden von Linum wohl kaum durch Streckungswachstum allein erklärt werden können. Priestleys Theorie (1930) vom symplastischen Wachstum der Fasern, auf die wir später hier zurückkommen, führt ebenfalls zu keinem befriedigenden Resultat. Es bleibt noch die Hypothese Zimmermanns (1887, S. 165), der die Entstehung der Faserenden durch lokalisiertes Wachstum zu erklären versucht. Sinnott und Bloch (1939, S. 632) haben die Theorie von Zimmermann unter der Bezeichnung « intrusive growth » wieder aufgenommen, und Schoch - Bodmer und Huber (1945b) nannten den Vorgang der Einschaltung wachsender Spitzen in das Nachbargewebe Interpositionswachstum (von interponere = einschalten, dazwischenlegen). Zur Vermeidung von Unklarheiten möchten wir die Unterschiede der Begriffe « Spitzenwachstum » und « Interpositionswachstum » hier nochmals definieren (vgl. Schoch-Bodmer und Huber, 1946 b, S. 32). Der Ausdruck «Spitzenwachstum» will besagen, daß nur das äußerste Ende einer Zelle Neubildung primärer Membransubstanz zeigt, wie dies für Pilzhyphen, Pollenschläuche, Wurzel-, Blatt-

¹ Die Photographien wurden mit Subvention der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft reproduziert.

und Stengelhaare bekannt ist. Die Bezeichnungen « intrusive growth » und « Interpositionswachstum » betreffen hingegen nicht die einzelne Zelle, sondern das Wachstum der Zellen im Verband: das Aufspalten der Mittellamellen benachbarter Zellen und das Anwachsen der eindringenden Spitze an die Nachbarwände.

Es soll in der vorliegenden Studie gezeigt werden, daß die Enden der Linum-Fasern durch echtes bipolares Spitzenwachstum entstehen müssen, wie wir dies schon für Linum perenne in einer vorläufigen Mitteilung darlegten (Schoch-Bodmer und Huber, 1945b). Dabei ergibt sich auch eine Auseinandersetzung mit den neuesten elektronenmikroskopischen Untersuchungen: Mühlethaler (1950, S. 625) wirft nämlich die Frage auf, ob bei der Interposition von Zellenden (bei Xylemfasern) das Protoplasma frei aus der Zellspitze herauswachse, die Mittellamellen der Nachbarzellen auflöse und diese Zellen auseinanderdränge. Da die Aufnahmen Mühlethalers (Figur 32 und 41) deutlich zeigen, wie die Zellulosemikrofibrillen an den scheinbar membranfreien Zellspitzen nach und nach «gewoben» werden, muß man vielleicht annehmen, daß anfänglich ein sehr widerstandsfähiges Plasmalemma die wachsende Spitze umgibt. Aber die Schlußfolgerung Mühlethalers (1950, S. 624), wonach eine nachträgliche «Plastizierung» (vgl. Frey-Wyssling, 1948, S. 160, und 1949, S. 14) der geflochtenen Primärwände nicht anzunehmen ist, dürfte für die Linum-Fasern wohl nicht zutreffen, da sie eine auf das Spitzen- und Streckungswachstum folgende Durchmesserzunahme zeigen (vgl. Kap. VI).

In den Bereich unserer Untersuchungen wollen wir auch noch die Frage miteinbeziehen, ob die Faserinitialen dem Protophloem oder dem Pericyclus zuzurechnen sind.

II. Die Zugehörigkeit der Bastfasern von Linum zum Protophloem

Die Frage, ob die Faserinitialen von Linum usitatissimum und Linum perenne aus dem Procambium oder aus dem Pericyclus hervorgehen, ist zuerst von H a v en st e in (1874), dann von T a m m e s (1907, S. 120) und, in einer Spezialstudie, von W inter (1909) erörtert worden. Während T a m m e s die Initialen dem Pericyclus zurechnete, nahm W inter an, daß sie von den Procambiumbündeln abstammen. Seine Darlegungen wurden von E s au (1942 und 1943) für Linum perenne durch eine eingehende Untersuchung bestätigt. In 160 μ Entfernung vom Vegetationspunkt können die Faserinitialen noch nicht von den übrigen Procambiumzellen unterschieden werden (E s a u, 1942, Figur 14). Unsere Längsschnitte bei Linum perenne zeigen genau dasselbe Bild; erst in etwa 300 μ Entfernung vom Vegetationspunkt ist eine deutliche Sonderung der Faserinitialen von den übrigen Gefäßbündelinitialen feststellbar (S c h o c h - B o d m er und H ub er, 1945 b). Bei Linum usitatissimum tritt die Scheidung in etwa 800 μ Distanz vom Vegetationspunkt ein (Schoch-Bodmer und Huber, 1946 a). Der Begriff « Pericyclus » wird übrigens sowohl von Tobler (1939, S. 4) wie von Esau (1943 b und 1943 c, S. 579) als entbehrlich abgelehnt.

Eine weitere Bestätigung für die Zugehörigkeit der Faserbündel zum Gefäßbündelsystem findet Esau (1943 c, S. 582) im Vorkommen von Siebröhren zwischen den jungen Faserzellen: Schon in 1,6 mm Entfernung vom Vegetationspunkt verzeichnet sie bei Linum perenne Siebröhren, die dann wenig tiefer basalwärts (2,5 bis 6 mm vom Vegetationspunkt) obliterieren. Auf Querschnitten von Linum usitatissimum-Stengelspitzen konnten wir in 1,3 mm Distanz vom Vegetationspunkt keine Siebröhren erkennen; dagegen fanden wir in 4,5 mm Entfernung Gebilde, die den von Esau für Linum perenne dargestellten obliterierten Siebröhren sehr ähnlich sehen (vgl. Esau, 1943 c, Figur 7, und diese Arbeit Tafel IX, Nr. 6, S). Doch ließ sich die Natur dieser kollabierten Zellen nicht mit Sicherheit feststellen (vgl. auch die Zusammenfassung bei Rüdiger, 1950). Auf Längsschnitten konnten wir bis jetzt keine Siebröhren ermitteln. Kundu (1942, S. 116) vermerkt zwar auch für Cannabis sativa, daß er Siebröhren zwischen den ganz jungen primären Fasern gefunden habe und rechnet diese ebenfalls dem Protophloem zu. Sehr zugunsten dieser Theorie spricht bei Linum usitatissimum übrigens die weitere Beobachtung, daß sowohl in ganz jungen wie in ausgewachsenen Stengeln die Faserinitialengruppen und später die Fasergruppen durch Markstrahlen getrennt sind, die zugleich auch die übrigen primären Phloemelemente und die primären Xylembündel trennen (vgl. Winter, 1909, Figur 8). Bei unserem Material fanden wir 38 bis 42 primäre Bündel, die schon 1,3 mm vom Vegetationspunkt gut erkennbar waren.

III. Faserlängen und Internodienlängen

T a m m e s (1907, S. 265) nimmt an, daß sich die oberen Enden der jungen Fasern von Linum usitatissimum mit der wachsenden Stengelspitze weiterstrecken, während die unteren Faserteile nicht mehr weiterwüchsen. Die oft beträchtliche Faserlänge (bis über 10 cm) soll, wie einleitend erwähnt, nur durch Streckungswachstum zustande kommen, wobei die unteren Faserenden nach T a m m e s (S. 257) viel früher verdickte, fertig ausgebildete Wände zeigen sollen als die oberen. Da aber die Faserinitialen zu ununterbrochenen Reihen aneinandergefügt sind, ist es undenkbar, daß sich die oberen Enden ohne gleitendes Wachstum über das Internodium, dem sie angehören, hinaus verlängern könnten, falls nur Streckungswachstum stattfände. Wie man auf Längsschnitten durch jüngere und ältere Stengelstücke erkennen kann, liegen zudem immer Mittelteile von Fasern neben Faserenden, so daß eine Verlängerung der Enden durch reine Streckung auch aus diesem Grunde ohne Gleiterscheinungen nicht vorstellbar ist.

Wenn wir nun berechnen wollen, welche Endlängen durch bloße Streckung der Faserinitialen erreichbar wären, dann müssen wir das Verhältnis der Längen der Faserinitialen zur Länge der jungen Internodien, in denen sie sich befinden, ermitteln. Aus der Länge der gestreckten Internodien läßt sich darauf die «Streckungslänge» der Fasern berechnen. Nur so wird man Anhaltspunkte dafür bekommen, ob die ganze Faserlänge durch Streckungswachstum entsteht oder ob Spitzenwachstum zur Streckung hinzukommt. Allerdings muß dabei berücksichtigt werden, daß nachträglich durch Teilungen mehrere kürzere Fasern aus längeren entstehen könnten (oder sogar im Innern von längeren, wie es C e l à l 1936 zeigte); dies hängt wohl mit der Mehrkernigkeit der Fasern zusammen. Eine Statistik der Faserlängen würde, infolge solcher Teilungen, einen zu niedrigen Mittelwert vortäuschen. Symplastisches Wachstum, wie es Priestley (1930) für die Faserentstehung annimmt, ist ausgeschlossen, weil es eine Längsverschiebung ganzer Faserkomplexe voraussetzt, was räumlich gar nicht möglich ist, da weder nach oben noch nach unten in der Faserzone freie Räume vorhanden sind, in die hinein sich die Faserkomplexe verschieben könnten (vgl. Schoch-Bodmer und Huber, 1949, S. 191). Beim Auftreten von symplastischem Wachstum wären zudem abgerundete Faserenden, wie sie bei noch unfertigen und auch fertigen Linum-Fasern vorkommen, nicht denkbar.

Unser Samenmaterial von Linum usitatissimum stammt von der Sorte Herkules Svalöf (von Gembloux), Ernte 1944, und wurde uns durch das Entgegenkommen von Herrn Dir. Dr. R. K oblet (Eidg. Landw. Versuchsanstalt, Zürich) zur Verfügung gestellt. Die Pflanzen wuchsen in St. Gallen auf mäßig gedüngtem Boden, in Reihenabständen von 15 cm, bei ziemlich großer Saatdichte. Um Bodenmüdigkeit zu verhindern, wurde der Standort innerhalb des Versuchsgartens jedes Jahr gewechselt. Die im April ausgesäten Pflanzen erreichten Höhen von 90 bis 110 cm; die Verzweigung begann (bei erwachsenen Pflanzen gemessen) in etwa 70 cm Höhe. Die Durchmesser betrugen maximal etwas mehr als 4 mm (vgl. T obler, 1928, S. 35). Das Material von Linum perenne bezogen wir von der Firma Frikart (Stäfa); die untersuchten Triebe waren sterile Seitentriebe (dekapitierter Pflanzen), die im September fixiert wurden (S c h o c h - B o d m er und H u b er, 1945 b). Die Fixierung der Stengelspitzen erfolgte in 95 % Alkohol; Dicke der Paraffinschnitte 15 μ , Färbung bei Linum usitatissimum mit Hämatoxylin, bei Linum perenne mit Anilinblau-Azocarmin (vgl. H u b er und S c h o c h - B o d m er, 1944).

Um festzustellen, wie groß der durch Streckungswachstum erklärbare Anteil der Faserlänge ist, haben wir auf Längsschnitten durch die Stengelspitze vorerst die Längen von jungen Internodien und die mittleren Längen der Faserinitialen innerhalb dieser Internodien zu vergleichen versucht. Bei Berücksichtigung der 3/8-Blattstellung, die für unser Material gilt (vgl. auch E s a u, 1943 *a*) liegt im Längsschnitt jede 8. Blattanlage auf derselben Mediane; je die 4. und die 6. Blattanlage kann sich auch noch im gleichen Schnitt zeigen, da die Blattbasen mehr als ein Achtel des jungen Stengels umfassen.

Die Faserinitialen befinden sich meist unter der 4. oder 5. Zellschicht von außen, also unter der drei- bis vierschichtigen Rinde. Ihre Länge wurde bei *Linum usitatissimum* an Längsschnitten durch mehrere Vegetationskegel von 20 bis 25 cm hohen, jungen Pflanzen gemessen. Für *Linum perenne* verweisen wir auf E s au (1942, 1943 c), deren Arbeiten uns leider erst nach dem Kriege zugänglich wurden und daher in unserer früheren Publikation über diese Art (S c h o c h -B o d m e r und H u b e r, 1945 b) nicht berücksichtigt worden sind.



Figur 1

Linum usitatissimum: Zweimal acht Internodien und Längen der Faserinitialen innerhalb dieser Internodien. Stengellängsschnitt, halbiert. Vergr. 52mal

Wie T a m m e s fanden wir bei *Linum usitatissimum* die Initialen in weniger als 1 mm Entfernung vom Vegetationspunkt deutlich von den übrigen Geweben gesondert vor; sie sind im Längsschnitt vier- bis sechseckig, weisen Längen von etwa 40 bis 80 μ und Querdurchmesser um 5 μ auf (Textfigur 1 und Tafel IX, Nrn. 1 und 2). Wahrscheinlich sind es meist 14-Flächner (vgl. L e w i s, 1935), ähnlich wie viele Cambiumzellen. Die daneben liegenden jungen Rindenzellen sind etwa 10 μ lang und 8 μ breit. Die gesamte Streckungszone mißt bei unserem Material von *Linum usitatissimum* höchstens 4,2 cm, wie aus dem Auftreten junger Tüpfelgefäße in dieser Entfernung vom Vegetationspunkt geschlossen werden darf. Auch hierin stimmen unsere Befunde mit

Tafel IX

Linum usitatissimum

Nr. 1

Stengellängsschnitt in etwa 1 mm Entfernung vom Vegetationspunkt. (Procambiumzone und Faserinitialen meist dunkel gefärbt.) Ein Teil der Faserinitialen weiß markiert. Vergr. 130mal

Nr. 2

Faserinitialen (4 Reihen) aus der in Nr. 1 weiß markierten Zone, 1 mm vom Vegetationspunkt. Rinde rechts von den Faserinitialen. Vergr. 1300mal

Nr. 3

Faserende, 4,5 mm vom Vegetationspunkt, ziemlich plasmareich, zwischen zwei Fasermittelstücken aufwärts wachsend. Sp = Spaltraum! (Der dunkle Streifen unten rechts ist ein mit Hämatoxylin gefärbtes Membranstück einer aufgeschnittenen Nachbarfaser.) Der Pfeil gibt die Wachtumsrichtung des Stengels an. Vergr. 1200mal

Nr. 4

Faserende, 8,5 mm vom Vegetationspunkt, abwärtswachsend, mit Abknickung, entstanden durch ein entgegenwachsendes Faserende (letzteres liegt in einer andern Ebene als die Photographie). Solche Formen sind durch gleitendes Wachstum nicht erklärlich. Vergr. 1150mal

Nr. 5

Stengelquerschnitt, 1,3 mm vom Vegetationspunkt. Fasergruppen noch nicht deutlich vom Procambium gesondert. Grenze des mittleren Faserbündels gegen die Rinde zu mit Tusche markiert. Vergr. 300mal

Nr. 6

Stengelquerschnitt, 4,5 mm vom Vegetationspunkt. Fasergruppen deutlich vom Procambium gesondert. Kleine 3- und 4eckige Faserenden sind zwischen die äußeren Fasermittelstücke hineingewachsen. Grenze des linken Faserbündels gegen die Rinde mit weißer Farbe markiert. S: mutmaßliche obliterierte Siebröhren. Vergr. 300mal

denen von T a m m e s überein. Bei den untersuchten Seitentrieben von Linum perenne war die Streckungszone nur etwa 1,8 cm lang.

Um die gestreckten Stengel mit den jungen Stengelspitzen vergleichen zu können, berechneten wir aus der Zahl der entwickelten und noch unentwickelten Blätter und Blattanlagen, daß die obersten Blattanlagen bei unseren 20 cm hohen Pflanzen von *Linum usitatissimum* in die obere Stengelhälfte der gestreckten, etwa 100 cm hohen Pflanzen fallen würden, und zwar in etwa 70 cm Höhe zu suchen wären. In den folgenden Ausführungen soll vorerst die *Länge der Initialen in ihrer Beziehung zu den embryonalen Internodien*, denen diese Initialen angehören, festgestellt werden (Textfigur 1). *Ein Vergleich mit den fertigen Internodien der erwachsenen Pflanzen ergibt dann Einblicke in die Möglichkeiten des Streckungswachstums*. In mehreren Stengelspitzen wurden die Faserinitialen und die zugehörigen jungen InterTafel IX



Tafel X



Faserenden bei Linum usitatissimum (1-4) und Linum perenne (5-8)

Nr. 1

Vier Faserenden, die sich entgegenwachsen und umeinander herumwachsen, 3 mm vom Vegetationspunkt. Vergr. 410mal

Nr. 2

Zwei Faserenden, die zwischen Fasermittelstücke hineinwachsen, 5,5 mm vom Vegetationspunkt. Vergr. 440mal

Nr. 3

Mehrere Faserenden in der Nähe eines Blattansatzes, 5,5 mm vom Vegetationspunkt. Rechts Gabelung. Vergr. 440mal.

Nr. 4

Zwei Faserenden, die sich zuerst gegenseitig abflachen und dann umwachsen, 11 mm vom Vegetationspunkt. (Das Faserende links liegt in einer höheren Ebene als die Photographie und ist daher nicht deutlich erkennbar.) Solche Formen lassen sich nicht durch gleitendes Wachstum erklären. Vergr. 440mal

Nr. 5

Faserende, 7 mm vom Vegetationspunkt, sehr plasmareich, zwischen zwei Fasermittelstücke aufwärts hineinwachsend. Rinde rechts unten. \pm Radialschnitt. Vergr. 660mal

Nr. 6

Wie Nr. 5, aber 15 mm vom Vegetationspunkt. Rinde links. Faserende zwischen Paremchymzellen und Fasermittelstück aufwärts wachsend. \pm Radialschnitt. Vergr. 660mal

Nr. 7

Drei aufwärtswachsende Faserenden, 14 mm vom Vegetationspunkt. Spindelförmige Kerne in den Fasermittelstücken, Mitte rechts. ± Tangentialschnitt. Vergr. 660mal

Nr. 8

Abwärtswachsendes Faserende (Spitze abgeschnitten), 18 mm vom Vegetationspunkt. Rinde rechts. Spiralgefäße links. Radialschnitt. Vergr. 440mal

nodien gemessen. Nur in zwei Fällen lagen im gleichen Schnitt 1. und 9. Blatt genau übereinander, so daß eine größere Zahl von Initialen in der Längsrichtung exakt meßbar waren. Weil Markstrahlinitialen mit den Faserinitialengruppen abwechseln, werden in den Längsschnitten auch öfters erstere getroffen und nicht die Faserinitialen. Da in Zusammenhang mit der 3/8-Blattstellung die Distanz zwischen zwei genau übereinanderliegenden Blattansätzen (vgl. auch E s a u, 1943 *a*) acht Internodien entspricht, haben die Faserinitialen (laut Tabelle 1) im Mittel die Länge von etwa 1¹/₃ Internodien. In einigen weiteren, in der Tabelle nicht erwähnten Sproßspitzen, bei denen jeweils nur einige wenige Initialenlängen bestimmbar waren, fanden wir ungefähr dasselbe Verhältnis.

Sproßspitze Nr.	Länge von 8 jungen Internodien 1 mm vom Vegetations- punkt einer 20 cm hohen Pflanze entfernt	Anzahl der gemessenen Faser- initialen	Variationsbreite der Initialen- längen	Mittelwerte der Initialen- längen	Verhältnis der Länge von 8 jungen Inter- nodien zur mittleren Initialenlänge
I II	$\frac{290 \ \mu}{340 \ \mu}$	15 22	$38-58 \ \mu \\ 45-76 \ \mu$	$\begin{array}{c} 44,5 \pm 1,5 \mu \\ 58 \pm 1,5 \mu \end{array}$	6,5 5,9
	Wirkliche Länge von 8 ausgewachsenen Internodien bei einer 110 cm hohen Pflanze, in 60—80 cm Höhe		Berechnete Variationsbreite der durch Strek- kungswachstum erreichbaren Faserlängen	Berechneter Mittelwert der durch Streckung erreichbaren Faserlängen	
	8 cm		1–1,8 cm	1,35 cm	

Tabelle 1 Internodienlängen und Faserinitialenlängen bei *Linum usitatissimum*

Die gestreckten Internodien maßen bei einem 110 cm hohen Exemplar von Linum usitatissimum im oberen Stengeldrittel 1,0 \pm 0,08 cm (n = 28). An dieser Pflanze wurden 84 Internodien mit einer mittleren Länge von 0,82 cm gemessen, wobei die oberen Internodien länger waren als die unteren. Wenn wir für die oberen eine mittlere Länge von etwa 1 cm annehmen, könnten die Faserinitialen der jungen Stengelspitze also durch Streckungswachstum 1 bis 1,8 cm Länge erreichen (im Mittel 1,35 cm), wie aus den Längenverhältnissen auf Tabelle 1, letzte Kolonne, berechnet werden kann. Es fragt sich nun: wie verhält sich die wirkliche Länge ausgewachsener Fasern zu diesen berechneten Werten? Tammes (1907, S. 105) bestimmte die Längen von ausgewachsenen Fasern bei Linum usitatissimum. Im oberen Stengelteil stellte sie eine mittlere Faserlänge von 3,85 cm fest; auch A. Herzog (zitiert nach Schilling, 1930, S. 144) fand in 50 bis 70 cm Stengelhöhe einen Mittelwert von 3,79 cm. Die Faserlänge hängt jedoch von der Stengellänge ab (nach A. Herzog). Wir berechneten aus 100 Fasermessungen¹ in 60 bis 80 cm Stengelhöhe einer 110 cm hohen Pflanze einen Mittelwert der Faserlängen von 2,6 \pm 0,14 cm. Die kürzesten Fasern maßen hier 0,8 cm, die längsten 7,5 cm, während T a m m e s als Maximum bei ihrem Material 12 cm nennt. Da die Zahl der kurzen Fasern die der langen ziemlich stark übertrifft, erhält man eine schiefe Variationskurve, wie sie sich übrigens auch aus Tammes' Statistik ergibt, nur daß bei ihren Bestimmungen im oberen Drittel der Flachspflanzen Fasern von 2 bis 3 cm Länge die häufigsten waren, bei unserer Pflanze solche von 1 bis 2 cm Länge. Es wäre mög-

¹Herr Prof. Dr. O. Widmer, St. Gallen, hat in freundlicher Weise für uns Fasern mit Kalilauge isoliert und mit Alkohol gehärtet.

lich, daß eine Anzahl kleiner Fasern, wie schon erwähnt, im Innern von größeren entständen (vgl. Celâl, 1936; wir können seine Angaben bestätigen, wonach zwei bis drei kleine Fasern manchmal im Querschnitt einer großen Faser gefunden werden). Die kürzeren Fasern sind stets auch viel dünner als die längeren. Möglicherweise zerfällt die Wand der Mutterfaser bei frühzeitiger Teilung und gibt die Tochterfasern frei. Statistisch läßt sich wohl kaum einwandfrei feststellen, ob ein Teil der Kurzfasern aus ursprünglich längeren entstanden ist. Die Durchmesser- und Längenunterschiede der Faserinitialen sind aber verhältnismäßig viel kleiner als die der ausgewachsenen Fasern, so daß nachträgliche Teilungen nicht ausgeschlossen scheinen. Das Vorkommen von Fasern, die viel länger als 1,8 cm sind, berechtigt auf alle Fälle zu dem Schlusse, daß zum Streckungswachstum ein zusätzlicher anderer Wachstumstypus hinzukommen muß. Bei den untersuchten 10 bis 15 cm langen Seitentrieben von Linum perenne waren die Fasern nur 1 bis 5 mm lang.

IV. Die Zahl der Fasern im Stengelquerschnitt in ihrer Beziehung zum Wachstumstypus

Um die Theorie des gleitenden Wachstums für Linum usitatissimum zu widerlegen, versuchte T a m m e s (S. 251) die Zahl der Initialen auf verschiedenen Querschnittsniveaux der Stengelspitze auszuzählen. Sie fand dabei in 1 bis 5,5 cm Distanz vom Vegetationspunkt einer 8 cm hohen, jungen Pflanze keine Vermehrung der Faserinitialen. Wir haben nun ebenfalls versucht, diese auf Querschnitten von 20 cm hohen Pflanzen auszuzählen, und zwar in 1,3, 4,5 und 9 mm Abstand vom Vegetationspunkt. In 1,3 mm Entfernung sind die Initialen noch ganz jung, und wir stießen bei dem Versuch, sie auszuzählen, auf große Schwierigkeiten, da sich die embryonalen Fasern auf diesen Querschnitten oft nicht genau von den jungen, noch nicht differenzierten Leitungselementen unterscheiden lassen (während sie auf den Längsschnitten derselben Zone schon gut erkennbar sind). Die Photographie Nr. 5, Tafel IX, vermittelt einen Begriff davon, wie schwierig das Erkennen der Faserinitialen auf ganz jungen Querschnitten ist. Anhaltspunkte für die Art und Weise des Wachstums der Faserenden ergeben sich aber aus der Änderung des Gesamtbildes der Initialengruppen bei den etwas tiefer geführten Querschnitten (4,5 und 9 mm vom Vegetationspunkt). Die ziemlich gleichmäßige Größe der Faserinitialen in 1,3 mm Entfernung vom Vegetationspunkt verändert sich nach unten zu stark durch die Einschaltung zahlreicher kleiner, drei- bis fünfeckiger Zellquerschnitte zwischen die größeren (Tafel IX, Nr. 6, und Textfigur 3). Auch beim Schneiden von frischem Material und Einlegen der Schnitte in Wasser können solche kleinen Zellquerschnitte inner-

25

halb der Faserinitialengruppen erkannt werden. Diese müssen die auswachsenden Enden der Faserinitialen sein.

Zählt man die ganze Zone (nicht allein die schwer erkennbaren Faserinitialen bei 1,3 mm) zwischen Rinde und mutmaßlichen Siebröhrenanlagen aus, wobei die Markstrahlzellen zwischen den Faserinitialen miterfaßt werden, so bekommt man für den Querschnitt 1,3 mm etwa 750, für den Querschnitt 4,5 mm etwa 1100 Zellen, also jedenfalls eine Vermehrung der Zellquerschnitte; zudem werden in 1,3 mm Distanz vom Vegetationspunkt ja eher zu viele als zu wenige



Figur 2

Linum usitatissimum: Junger Stengelquerschnitt. Teil eines Stengelquerschnittes in 1,3 mm Entfernung vom Vegetationspunkt. Mutmaßliche Faserinitialen mit × bezeichnet. Vergr. 380mal

Querschnitte mitgezählt. Daß Tammes (S. 251) in 1 bis 5,5 cm Entfernung vom Vegetationspunkt bei 8 cm hohen Pflänzchen eine Abnahme der Faserquerschnitte von 750 auf 300 (von oben nach unten) fand, läßt sich durch eine Beobachtung derselben Autorin leicht erklären: Bei einer ausgewachsenen, 115 cm hohen Pflanze hat sie 0,5 cm über dem Kotyledonenansatz 180, in 10 cm Höhe 875, in 30 cm Höhe dagegen 1230 Faserquerschnitte gezählt. Vergleichen wir nun ihr junges mit dem ausgewachsenen Individuum: In der 8 cm hohen Pflanze sind etwa 4 bis 4,5 cm noch in Streckung begriffen; die untersten 3,5 cm sind schätzungsweise fertig gestreckt. Ein Querschnitt durch die junge Pflanze bei 2,5 cm Höhe (d. h. 5,5 cm vom Vegetationspunkt) zeigte 300 Fasern, was mit den Zählungen beim ausgewachsenen Exemplar ungefähr übereinstimmen dürfte. Der Querschnitt in 6 cm Höhe (2 cm vom Vegetationspunkt der jungen Pflanze) müßte aber, weil er der Streckungszone angehört, beim ausgewachsenen Individuum ziemlich viel weiter oben gesucht werden, so daß wir hier schon gegen den faserreichsten Teil des Stengels vorrücken, der zwischen 10 und 60 cm Höhe liegt und über 800 Faserquerschnitte aufweist, was mit den 750 Querschnitten in 1 cm Distanz vom Vegetationspunkt der jungen Pflanze gut übereinstimmt. Schon rein anlagemäßig sind nämlich, wie dies U11rich (1950) neuerdings auch für Asclepias incarnata feststellte, in verschiedenen Stengelhöhen die Faserzahlen nicht dieselben,

Figur 3

Linum usitatissimum: Junger Stengelquerschnitt. Teil eines Stengelquerschnittes in 9 mm Entfernung vom Vegetationspunkt. Die Fasermittelstücke mit ●, die zwischen diese hineinwachsenden Faserenden mit × bezeichnet. Vergr. 380mal



wobei besonders das Hypocotyl und die untersten Internodien durch kleine Faserzahlen auffallen. Bei unseren 20 bis 25 cm hohen Pflanzen entspricht die untersuchte Zone in 1,3 bis 4,5 mm Distanz vom Vegetationspunkt, nach Schätzungen der Blattanlagenzahl, ungefähr der Strecke Stengelmitte bis Anfang des oberen Stengeldrittels erwachsener Pflanzen, wo man nach T a m m e s etwa 800 bis 900 Fasern findet. Rechnen wir bei unserem Querschnitt in 4,5 mm Distanz (vom Vegetationspunkt) von den ausgezählten 1100 Zellen die Markstrahlzellen ab, so ist die Übereinstimmung mit T a m m e s' Angaben nicht schlecht. Eine genaue Ermittlung ist aber kaum möglich wegen der vielen Faktoren, welche die Faserzahl schon rein anlagemäßig beeinflussen; auch Standort und Sorte sind bekanntlich von Bedeutung.

Jedenfalls setzt das Spitzenwachstum der Faserenden schon sehr frühzeitig ein; wann es seinen Abschluß findet, ist nicht bestimmbar, weil sich die Fasern auf verschiedenen Niveaux und sogar innerhalb desselben Stengelniveaus ungleich verhalten.

V. Spitzenwachstum und Interposition der Faserenden

Es sollen im folgenden eine Reihe von Beobachtungen angeführt werden, die uns eindeutige Beweise für das Spitzenwachstum der Faserenden zu sein scheinen. Wo nichts anderes vermerkt ist, gelten die Ausführungen stets für *Linum usitatissimum* und *Linum perenne*. Die Fasern lassen übrigens immer *an beiden Enden dieselben Merkmale* erkennen, wie die Untersuchung von sehr vorsichtig aus der Rinde herausgelösten lebenden jungen Fasern ergab. Auch bei Aufhellung von Rindenstücken mit Chloralhydrat wird das übereinstimmende Verhalten der beiden Faserenden sichtbar.

1. Plasmagehalt der Faserenden und Faserchlorophyll

Krabbe (1886, S. 46) beobachtete, daß sich bei Cambiumzellen das Plasma in den Spitzen ansammelt; dasselbe sahen Scott und Brebner (1893, S. 28) in den Enden wachsender Dracaena-Tracheiden. Die letztgenannten Autoren schließen daraus, daß die Enden der Tracheiden-Initialen Sitz des aktiven Längenwachstums seien (« the seat of the active longitudinal growth »). Auch bei Sparmannia africana beobachteten wir in frischen Schnitten reichliche Plasmaansammlung in den wachsenden Enden junger Phloemfasern (Schoch-Bodmer und Huber, 1946 b, Figur 4F). Dasselbe wurde bei frischen Linum perenne-Stengeln festgestellt (Textfigur 4). Viel schöner jedoch tritt der Plasmareichtum bei mit Anilinblau und Azocarmin gefärbten Stengeln zutage (Huber und Schoch-Bodmer, 1944). Wie Tafel X, Nrn. 5 bis 8, zeigt, sind die Faserenden bei den Linum perenne-Seitentrieben dicht mit Plasma gefüllt und sehen Pollenschläuchen täuschend ähnlich. In einer gewissen Entfernung von der Faserspitze nimmt der Plasmagehalt rasch ab. Solche plasmareichen Faserenden werden bei Linum perenne, aufwärts und abwärts wachsend, schon in 1800 bis 2000 μ Entfernung vom Vegetationspunkt gefunden. Bei Linum usitatissimum ist der Plasmagehalt der offenbar sehr rasch wachsenden Faserenden nicht so ausgeprägt; am besten erkennt man ihn auf Tafel IX, Nr. 3.

In manchen Fällen lassen sich aus jungen Stengelteilen herausgezogene Faserenden *nicht plasmolysieren*, auch mit starken Rohrzuckerlösungen (1,5 Mol, volummolar) nicht, worauf schon Aldaba (1927, S. 18) für *Linum usitatissimum* hingewiesen hat. Kundu (1942, S. 119) findet auch bei den Enden junger Hanffasern, daß Plasma und Primärwand sehr eng verbunden, ja sogar durch Mazeration oft nicht trennbar sind. In dieser Nicht-Plasmolysierbarkeit zeigt sich ebenfalls eine Parallele zum Verhalten der Pollenschläuche. Nach Mühlethalers Befunden wäre an der wachsenden Zellspitze überhaupt noch keine Zellulosehaut vorhanden, sondern nur Plasma, wor-

388

auf wir schon hinwiesen. Mit der Bildung einer zellulosischen Membranschicht würde dann die Plasmolysierbarkeit bald einsetzen.

Die Erwähnung des Vorkommens von Chlorophyll in den Fasern von Linum usitatissimum und Linum perenne gehört, streng genommen, nicht in den Rahmen dieser Abhandlung und dieses Kapitels. Da jedoch dem Faserchlorophyll bei der Bildung namentlich der sekundären Wandschichten sicher eine wesentliche Rolle zukommt, soll es hier nicht unerwähnt bleiben. Chlorophyllkörner von 1 bis $2,5 \mu$ Durchmesser können in Faserenden bis zu 5μ Durchmesser herunter



Linum perenne: Faserenden. a—f Plasmareiche Faserenden mit dünnwandigen Spitzen; bei *b* Spaltraum vor der Spitze. *g—l* Mit Membransubstanz ausgefüllte Faserenden; bei *i* und *k* hat sich der Spaltraum vor der Kuppe auch noch mit Membransubstanz gefüllt, daher

die scharfe Zuspitzung der Fasern.

Fasern aus lebenden Stengeln herauspräpariert. Vergr. 380mal

gefunden werden; sehr auffallend sind sie in den Faseranschwellungen. Schon in ganz jungen Hypocotylen, aber auch noch in 4 Monate alten Pflanzen trifft man lebende Chloroplasten an (Textfigur 5), wie E. Steinmann im Fluoreszenzmikroskop nachweisen konnte (Schoch-Bodmer, Huber und Steinmann, 1949). Es sei noch, worauf uns Herr Prof. Fr. Tobler aufmerksam machte, erwähnt, daß Schwendener (1874, S.110) in einigen Fällen « einzelne Chlorophyllkörnchen» in Bastzellen beobachtete, so bei *Paris quadrifolia.* — Die Bastfasern erinnern in jüngeren Stadien ganz entfernt an chlorophyllhaltige Kollenchymzellen, die ja auch prosenchymatischen Charakter aufweisen können (vgl. Tobler, 1939, S.7). Für *Linum perenne* erwähnen wir das Faserchlorophyll hier erstmals. Schon lange bekannt ist der Stärkegehalt der Linum-Fasern. Gewöhnlich verschwinden in absterbenden Fasern die Stärkekörner zugleich mit den Chlorophyllkörnern. Doch findet man umgekehrt nicht immer gleichzeitig mit den Chloroplasten auch Stärkekörner. In neuen, noch unveröffentlichten Versuchen konnte E. Steinmann (1950) nachweisen, daß bei Verdunkelung 19 Tage alter wie auch 3 Monate



alter Pflanzen mit Glasglocken, die innen mit Stanniol ausgekleidet waren, die Stärkekörner nach einem Tag zum größten Teil, nach sechs Tagen vollständig aus den Fasern verschwunden waren, während bei den Kontrollen sämtliche Fasern viel Stärke enthielten. Unsere Vermutung, daß die Stärke für Wachstum und Wandbildung der Fasern mobilisiert werden kann, dürfte also wohl zu Recht bestehen. Diese Versuche werden fortgesetzt.

390

2. Abgerundete, abgeflachte und umeinander wachsende Faserenden

Wenn ausschließlich Streckungswachstum oder gleitendes Wachstum stattfände, wären Bilder von abgerundeten Faserenden, wie sie auf Tafel IX, Nrn. 3 und 4, Tafel X, Nrn. 1 bis 3 und 5 bis 7, sowie in Textfigur 4 wiedergegeben sind, nicht möglich, sondern die Fasern müßten, wie ihre Initialen, mit Winkeln aneinanderstoßen. Auf abgerundete Faserenden trifft man aber schon in 1,5 mm Distanz vom Vegetationspunkt (Textfigur 6). Von Interesse ist vor allem das Umwachsen und Nebeneinanderherwachsen zweier Faserenden. Solche sich entgegenwachsenden Fasern bieten bei *Linum usitatissimum* genau denselben Anblick wie sekundäre Fasern von *Sparmannia africana*, die, aus zwei übereinanderliegenden Reihen von Cambiumderivaten stammend, zusammentreffen, wobei sie sich gegenseitig abflachen und dann mit ihren Spitzen nebeneinander weiterwachsen, unter Bildung einer

Figur 6

Linum usitatissimum: Abgerundete Faserenden. Abgerundete, durch lokalisiertes Wachstum entstehende Faserenden in 1,5 bis 2 mm Distanz vom Vegetationspunkt. Bei a befindet sich das um Faser III herumwachsende Ende von Faser II räumlich vor der Faser I. Vergr. 400mal



scharfen Abknickung (Schoch-Bodmer und Huber, 1949, Figur 2). Auch bei Pilzhyphen ist gegenseitige Abflachung bekannt (Reinhardt, 1892).

3. Dünnwandigkeit der Faserenden (Frage des Streckungswachstums)

Die Faserenden sind, wie schon in Abschnitt 1 angedeutet wurde, solange sie wachsen, stets sehr dünnwandig, wiederum eine Parallele zum Verhalten der sekundären Phloemfasern von Sparmannia. Am besten läßt sich dies an aus frischem Material herausgezogenen Faserenden erkennen, aber auch an Chloralhydratpräparaten. Gemäß den Angaben von T a m m e s soll die Wandverdickung zuerst am unteren Faserende einsetzen. Dies trifft aber nicht zu: Man kann leicht erkennen, daß in jungen Fasern von Linum die Wanddicke von beiden Enden her gegen die Fasermitte hin zunimmt. Auch A l d a b a (1927, S. 21) beobachtete Dünnwandigkeit der Faserenden bei Linum usitatissimum, die aber auf das obere Ende der Fasern beschränkt sein und

auf teleskopartigem Wachstum der Endmembran beruhen soll (wobei « Kappen » entständen, etwa wie bei Oedogonium), was wir nicht bestätigen können. Beim Hanf beschreibt Kundu (1942, S. 105) Abnahme der Wanddicke an beiden Faserenden; das gleiche fanden Sinnott und Bloch (1943) bei Fasern von Luffa cylindrica. Schon die Dünnwandigkeit der Faserenden schließt deren aktives Streckungswachstum aus, falls dem Turgor eine wesentliche Rolle zukäme. Nach den neuesten elektronenmikroskopischen Untersuchungen Mühlethalers (1950, Figuren 7 bis 9) fände das «Streckungswachstum » ebenfalls hauptsächlich an den Zellenden statt und wäre ein fast rein plasmatischer Prozeß, ohne wesentliche Mitwirkung des Turgors. Mühlethalers Befunde bei einzelnen Parenchymzellen von Gramineen-Koleoptilen können jedoch wohl noch nicht verallgemeinert werden. Bei Sporogonstielen von Pellia (Overbeck, 1934) zum Beispiel und bei Gramineen-Filamenten (Schoch-Bodmer, 1939, Schoch-Bodmer und Huber, 1945 a) scheint sich der Streckungsprozeß über die ganze Länge der Epidermiszellen zu verteilen. Wie bei Bastfaserwänden das Streckungswachstum in den mittleren Faserteilen vor sich geht, müssen weitere elektronenmikroskopische Untersuchungen zeigen. Die Textur der Primärwände der Flachsfasern ist übrigens schon bei Frey-Wyssling (1949, Figur 5) elektronenmikroskopisch dargestellt, wobei jedoch die Streckungsvorgänge hier nicht in den Bereich der Untersuchung einbezogen sind.

4. Spaltraumbildung und Interposition

Da das wachsende Faserende die Mittellamelle der Nachbarzellen auflöst oder spaltet und mit abgerundeter Kuppe zwischen diese Zellen hineinwächst, beobachtet man sehr oft Spaltraumbildung, die vor allem auf Tafel IX, Nr. 3 Sp deutlich in Erscheinung tritt. Auch bei Sparmannia africana werden solche Spalträume vor den abgerundeten Enden (sekundärer) Fasern beobachtet. Nach unserer Annahme wächst, wie bei Pollenschläuchen, Haaren und Hyphen, nur die äußerste Zellkuppe. Sobald die Wand vom paraboloiden in das zylindrische Stadium übergeht, legt sie sich der Nachbarwand an und vereinigt sich mit dieser. Herr Prof. H. Fitting, Bonn (briefliche Mitteilung, 1947), machte uns in freundlicher Weise darauf aufmerksam, daß man nicht mit Sicherheit entscheiden könne, ob nur die Kuppe wachse oder auch der unmittelbar anschließende Teil des Faserendes. Im letzteren Falle wären Gleiterscheinungen nach der Ansicht von Herrn Prof. Fitting, wenigstens auf beschränktem Raume, unvermeidlich. Es muß noch hervorgehoben werden, daß nie eine mikroskopisch sichtbare Grenze zwischen der durch Spitzenwachstum entstandenen Endzone und der Streckungszone der Fasermitte gefunden worden ist. Die Plastizität der Zellwände ist anfänglich sehr groß, wie in Kapitel VI noch ausgeführt

werden soll. Die Spalträume vor der Spitze können sich nach Abschluß des Spitzenwachstums mit Membransubstanz füllen (vgl. Kapitel VII).

5. Gleichbleibender kleiner Durchmesser der Faserenden

Als ein weiterer Beweis für das Spitzenwachstum darf der auf längere Strecken gleichbleibende kleine Durchmesser der Faserenden angesehen werden; weiter gegen die Fasermitte hin erfolgt häufig eine rasche Durchmesserzunahme. Enddurchmesser von 3 bis 4 μ sind keine Seltenheit. Als ein Beispiel unter vielen sei eine Faser aus einer 105 cm hohen, im Garten blühenden Flachspflanze angeführt (in 20 cm Entfernung vom Wurzelhals isoliert): ihr Ende wies auf einer Strecke von 400 μ einen Durchmesser von 3 bis 4 μ auf; bis 100 μ war die Wand ganz dünn — das Plasma übrigens abgestorben —, im Abstand von 100 bis 400 μ nahm die Wanddicke rasch zu, bei 400 μ Entfernung vom Faserende war das Lumen schon sehr klein; weiter gegen die Fasermitte hin nahm dann auch der Faserdurchmesser rasch zu (ebenfalls sehr dicke Wände).

Ein anderes Beispiel: Bei einigen 15 bis 20 cm hohen etiolierten Pflanzen, die 15 Tage nach der Aussaat (in Töpfen im Freien) in ein Zimmer an ein Südfenster gestellt wurden, wo sie 17 Tage blieben, konnten sogar Faserenden von 800 μ Länge mit einem gleichbleibenden Durchmesser von etwa 4 μ gefunden werden. Die Ähnlichkeit mit Pollenschläuchen ist hier besonders auffallend. Auch bei Linum perenne (Tafel X, Nrn. 5 bis 7) können die Durchmesser der Faserenden auf Strecken von 200 μ unverändert sein.

6. Fasergabelung

In früheren Arbeiten (erstmals Schoch-Bodmer, 1945b) wurde auseinandergesetzt, daß auch die Fasergabelung sich am einfachsten durch Annahme von lokalisiertem Spitzenwachstum erklären läßt. Parallelen zur Gabelung anderer Zelltypen mit Spitzenwachstum (vgl. Reinhardt, 1892; Brink, 1924; Renner und Preuss-Herzog, 1943; Gorter, 1945, und Kopp, 1948) können bis in alle Einzelheiten nachgewiesen werden. Namentlich die Ähnlichkeit mit den in Hohlräumen gabelnden Trichosklereiden von Monstera deliciosa ist äußerst auffallend (vgl. Bloch, 1946), nur mit dem Unterschiede, daß sich die Fasern ihre Spalträume erst selber schaffen müssen. Wir versuchten an anderem Orte (Schoch-Bodmer und Huber, 1949) darzulegen, daß die Gabelbildung auch bei Fasern als Hemmungserscheinung mechanischer oder physiologischer Art aufzufassen ist. Während der Scheitelpunkt des Faserendes in seiner weiteren Entwicklung mechanisch oder physiologisch gehemmt wird, wachsen dicht unterhalb der gehemmten Spitze neue Spitzen aus, genau wie dies

R e i n h a r d t bei Pilzhyphen und G o r t e r sowie K o p p bei Wurzelhaaren feststellten. Die primäre Spitze verdickt dabei häufig ihre Kuppenmembran (vgl. Textfigur 7). Die Versuche G o r t e r s, der bei Wurzelhaaren eine Zunahme der Plastizität durch Colchicineinfluß erreichte, sprechen dafür, daß das Mikrofibrillengeflecht, entgegen den Anschauungen M ü h l e t h a l e r s (1950), nachträglich aufgelockert werden kann. K o p p zeigte bei normalen Wurzelhaaren, daß hinter dem Wurzelhaarscheitel eine Zone von *einem* Haardurchmesser plastisch bleibt und daß



Figur 7

Fasergabelung, schematisch:

- a) Wachsende Spitze, von der Seite.
- b) Dasselbe wie a, von oben.
- c) Hauptspitze im Wachstum gehemmt; es wachsen zwei seitliche Spitzen unterhalb der Hauptspitze heraus.
- d) Die seitlichen Spitzen von c sind zu Gabelästen geworden; der Gabelpunkt verschiebt sich nicht.
- e) Bildung eines kleinen Gabelastes ohne Hemmung der Hauptspitze; vielleicht durch einen mechanischen Widerstand verursacht.
- f) Die Hauptspitze und der Gabelast von e sind weitergewachsen; der Gabelpunkt verschiebt sich nicht.

dort die Abzweigungen entstehen, wenn die Hauptspitze im Wachstum gehemmt wird. Bei *Linum usitatissimum* findet man die *meisten Gabeln* bekanntlich *im Hypocotyl* (Textfigur 8); es wäre noch zu untersuchen, ob hier der Anlaß zu Wachstumshemmungen häufiger ist als in den oberen Teilen der Pflanze. Auch in den *Knoten* scheinen *Gabeln öfters* aufzutreten (Tafel X, Nr. 3). Schilling (1923, S. 124) betont für den *Hanf*, daß die Gabeln an Stellen stärkerer mechanischer Beanspruchung am häufigsten vorkommen, so bei den Ansatzstellen der Seitenäste und im Hypocotyl, wo die Rindenspannung größer sein soll als in den oberen Teilen des Stengels. Beim *Flachs* fand er Gabelfasern nur im Hypocotyl. Es soll hier ausdrücklich betont werden, daß Schilling auf Grund von Experimenten über Stengelknickung beim Hanf zu folgenden Schlüssen kam: « Den Bastfasern wohnt ganz allgemein die Fähigkeit inne, auf geeignete Reize hin mit lokal begrenztem Flächenwachstum (von uns hervorgehoben) zu reagieren. Als reaktionsfähig erweist sich das Faserende, sowohl das basale als auch das apikale. Als Folge davon treten auf: papillenähnliche Ausstülpungen der Membran, größere Höcker und Zinken, Verzweigung der Faser, lokale Anschwellungen. » Auch chemische Reize sollen eine entsprechende Wirkung haben.

Figur 8

Linum usitatissimum: Gabelbildung.

- a) Faser mit drei Gabelenden, in einem mit Chloralhydrat aufgehellten Hypocotyl.
- b) Faser mit zwei langen Gabelästen, aus einem lebenden Hypocotyl herausgezogen.
- c) Einzelheiten zu b.
 Beide Pflanzen etwa 20 Tage alt.
 Vergr. a und c: 300mal; b: 150mal

S c h i l l i n g nahm also schon 1923 an, daß Fasern lokalisiertes Wachstum zeigen können, doch glaubte er, es trete nur bei Reizwirkungen in Erscheinung. Beim *Flachs* fand er keine Gabelungen nach Stengelknickung, was wir durch eigene Versuche bestätigen konnten. U l l r i c h (1950, S. 108) stellte auch für die Fasern von *Asclepias incarnata* fest, daß sie in späteren Entwicklungsstadien auf äußere Reize an den Zellenden mit lokalem Wachstum reagieren.

a

7. Verbogene Wände auf Querschnittsbildern von jungen Fasern

Im Kapitel IV wurde ausgeführt, daß man auf Querschnitten in der Nähe der Stengelspitze das Eindringen der meist drei bis fünfeckigen Faserenden zwischen die Fasermittelstücke beobachten kann. Junge Faserenden sind demnach nicht genau zylindrisch. Während des Hineinwachsens der Spitzen findet vorerst keine wesentliche Volumvergrößerung der gesamten Fasergruppe statt, weil die Zellwände sich einbiegen, wenn Faserspitzen zwischen Mittelteile benachbarter Fasern eindringen. Der Verlauf der Wände bei Querschnitten von frischem Material (in Wasser oder in Paraffinöl untersucht) zeigt nicht nur bei Linum (Textfigur 9), sondern bei ganz verschiedenen Objekten mit Spitzenwachstum und Interposition eine starke Übereinstimmung. Wir konnten auch bei jungen, sekundären Phloem- und Xylemfasern von Sparmannia africana sowie bei Tracheiden einer Dracaena-Spec. dieses Phänomen der Verbiegung beobachten: die Oberflächenvergrößerung verläuft nicht parallel mit der Volumenvergrößerung, sondern eilt dieser voraus. Erst während der nachfolgenden Volumenzunahme scheint



Figur 9

Linum usitatissimum: Verbogene Wände. Verbogene Wände (Oberflächenvergrößerung) bei wachsenden Fasern. Rinde mit großen Chloroplasten. Frischer Querschnitt in der Nähe des Vegetationspunktes. Vergr. 300mal

der Turgor in Aktion zu treten und die Wände in der Querrichtung zu strecken. Man darf hierin wohl einen Beweis dafür erblicken, daß dem Flächenwachstum der Membran die primäre Rolle (Intussuszeption == Einflechtung neuer Mikrofibrillen), dem Turgor aber eine sekundäre Aufgabe beim Spitzenwachstum der Fasern und Tracheiden zukommt. Auch bei Frühjahrsgefäßen von Ulmus campestris konnte in sehr frühen Entwicklungsstadien eine ganz entsprechende Verbiegung (nach außen) der jungen Gefäßwände beobachtet werden. Diese Verbiegungen sind so deutlich auf die Faser- und Gefäßinitialen beschränkt, daß wohl kaum von Schnittartefakten die Rede sein kann.

8. Der verschlungene Faserverlauf

Zugunsten des Spitzenwachstums der Faserenden spricht auch ihr verschlungener und verkeilter Verlauf, wie ihn Tammes auf Querschnittsserien durch kurze Stengelstrecken feststellen konnte. Entsprechendes fanden schon Scott und Brebner (1893, S. 57) bei Dracaena-Tracheiden, die hyphenähnlich verschlungen sein können; dasselbe gilt nach Sinnott und Bloch (1943, S. 96) für Fasern aus Luffa-Früchten. Gingen die Fasern durch reines Streckungswachstum aus ihren Initialen hervor, so müßten sie in ziemlich geraden Reihen aneinanderschließen. Es wäre dabei auch nicht möglich, daß beim ausgewachsenen Stengel von Linum usitatissimum sieben und mehr Faserquerschnitte in einer Radialreihe liegen könnten, wo doch die Zahl der Faserinitialen auf einem Radius meist nicht größer als 4 ist. Und wenn, wie dies Tammes (1907), Meeuse (1941) und Frey-Wyssling (1945) annehmen, die Enden sich noch streckten, während es die mittleren Faserteile nicht mehr tun, so wären dort, wo Mittelteile von Fasern neben Enden liegen, erstere fertig gestreckt, während die Enden sich noch weiterhin strecken könnten, also gleiten müßten, was von denselben Autoren bestritten wird.

VI. Nachträgliches Streckungs- und Weitenwachstum. Frage des gleitenden Wachstums

Die Faserenden, welche sich in der Streckungszone befinden, machen, direkt anschließend an ihr Spitzenwachstum, wahrscheinlich ein passives Streckungswachstum mit, verursacht durch die Streckung der Fasermittelstücke, an welche sie bei ihrer Interposition anwachsen¹. In diesem Zusammenhange wollen wir auch auf die Ausführungen von Meeuse (1941) und von Frey-Wyssling (1945) hinweisen, die bei gleichzeitiger Streckung von Rindenparenchymzellen und anstoßenden Fasern ein mosaikartiges Wachstum der Faserwände annehmen. das sich dem Streckungsrhythmus der Parenchymzellen anzupassen hätte. Diese Vorstellung führt jedoch zu der notwendigen Annahme, daß alle sich berührenden Parenchym- und Faserzellen dasselbe Wachstumsmosaik aufweisen müßten und daß auch alle Rindenparenchymzellen und sogar alle Fasern des ganzen Stengels mitsamt den übrigen Teilen der Procambiumderivate in ihrem Mosaikwachstum aufeinander abgestimmt wären. Das ist aber räumlich nicht vorstellbar; und wenn es tatsächlich kein solches genau reguliertes Mosaikwachstum der Zellwände gibt, dann muß doch stellenweise gleitendes Wachstum stattfinden. Somit ist, neben Interpositionswachstum und gemeinsamer Strekkung, gleitendes Wachstum (wenigstens in beschränktem Maße) nicht auszuschließen. Und dies gilt wohl nicht nur für das Längenwachstum, sondern auch für das Weitenwachstum (Durchmesserzunahme) der

¹ Sollte sich die Beobachtung M ü h l e t h a l e r s (1950) über apikales Streckungswachstum bei Parenchymzellen auch für Mittelstücke von Fasern bestätigen, so käme eine nachträgliche passive Streckung der Faserenden weniger in Frage.

Fasern. Ganze Fasern oder Faserteile von Linum usitatissimum und Linum perenne können unter Umständen ein bemerkenswertes Weitenwachstum durchmachen, während die Enden der Fasern schon lange mit Membransubstanz ausgefüllt sind (vgl. Kapitel VII). Entweder schwellen einzelne Faserteile blasenartig an, oder größere Faserstrecken erfahren fortlaufend eine Durchmesserzunahme, die bis zum Lebensende der Fasern andauern kann (Tammes). Die blasenartigen Anschwellungen treten auf, wenn sich Interzellularräume vergrößern, was namentlich im Hypocotyl häufig der Fall ist, aber auch in den oberen Stengelteilen bei der Rindendilatation in Erscheinung tritt. Ferner können bekanntlich beim sog. Hagelflachs oder durch Knickung bei gesunden Pflanzen Hohlräume entstehen, in denen die Fasern Anschwellungen bilden (Schilling, 1921). Durch künstliche Biegung von einmonatigen Pflanzen konnten wir in einem zwei Monate dauernden Versuch auf der Konkavseite der Stengel von Linum usitatissimum ganze Ketten blasenartiger Anschwellungen hervorrrufen. Auch hier wird in manchen Fällen ein Gleiten der Blasenwände auf den Wänden der Nachbarzellen unvermeidlich sein. Diese Blasenbildung ist eine Analogieerscheinung zu den Anschwellungen, die man bei Pilzhyphen (Reinhardt, 1892, S. 546) und bei Pollenschläuchen (Schoch-Bodmer, 1945 a) finden kann. Reinhardt bemerkt für die Pilzhyphen, daß hier statt des lokalisierten Spitzenwachstums allgemeines Oberflächenwachstum erfolgt, indem die Intussuszeption nicht mehr auf das Zellende beschränkt bleibt. Wie diese Tatsachen mit den elektronenmikroskopischen Beobachtungen (vgl. Frey-Wyssling und Mühlethaler, 1949; Mühlethaler, 1950) in Einklang zu bringen sind, müssen künftige Forschungen über das Verhalten der Primärwände beim Weitenwachstum zeigen.

Besonders interessant ist in diesem Zusammenhange die bekannte Erscheinung, daß die Fasern bis zu ihrem Lebensende eine Durchmesserzunahme erfahren können, trotz beträchtlicher Wanddicke. Dasselbe stellte Ullrich (1950, S. 108) bei Fasern von Asclepias fest. Bei solchen Linum-Fasern sieht die innerste Wandschicht auf frischen Querschnitten unregelmäßig zackig-bogig aus, ist also (faltig) eingebuchtet. Vielleicht besteht ein Zusammenhang zwischen diesen Einkerbungen und der Durchmesserzunahme: man könnte sich vorstellen, daß neue Membranteile durch eine Art von Kanälen in die schon verdickte Wand eingelagert würden und so deren Ausweitung bewirkten. Die Flachsfaser zeigt uns also den Fall einer Zelle, bei der sich Streckungs-, Spitzen- und Weitenwachstum kombinieren, wobei im Zellverband gemeinsame Streckung, Interposition und wahrscheinlich gleitendes Wachstum vorkommen. Daß die Stellen, wo das Spitzenwachstum einsetzt, bei primären Fasern (im Gegensatz zu den sekundären) nicht erkennbar sind, läßt sich durch diese Kombination von verschiedenen Wachstumstypen und die große Plastizität der Wände primärer Fasern erklären (vgl. auch Schoch-Bodmer und Huber, 1946 a und b).

Der Chlorophyllgehalt alter Fasern ist auch in Zusammenhang mit ihrem Weitenwachstum von Interesse, da er eine fortgesetzte Neubildung von Membransubstanz und die Entstehung osmotisch wirksamer Substanzen in der Faser selbst ermöglicht (Schoch-Bodmer, Huber und Steinmann, 1949).

VII. Die Wandbildung an den Faserenden und im Spaltraum

Wenn man die meist scharf zugespitzten Enden ausgewachsener Fasern mit den abgerundeten vergleicht, die während des Wachstums erkennbar sind, fragt man sich, wie wohl diese scharfen Spitzen zustande kommen (vgl. auch Anderson, 1927). Bei Fasern aus Seitentrieben von Linum perenne ließ sich die Bildung scharfer Membranspitzen besonders gut verfolgen, sowohl an herausgezogenen Fasern (Schoch-Bodmer und Huber, 1945b) als auch in Mikrotomschnitten und frischen Längsschnitten (in Wasser). Textfigur 4, a bis f, stellt wachsende, abgerundete Faserenden mit dünner Kuppenmembran dar, während in Textfigur 4, g bis l, einige fertige Faserspitzen festgehalten wurden. Manche, namentlich solche mit größerem Durchmesser, bewahren die kuppenförmige Gestalt, andere dagegen werden scharf zugespitzt. Der Seite 392 erwähnte Spaltraum vor dem wachsenden Faserende kann sich nach Abschluß des Spitzenwachstums mit Membransubstanz füllen (Violettfärbung mit Chlorzinkjod). Wahrscheinlich werden die Membranstoffe hier durch die Primärwand hindurch in den Spaltraum hinein ausgeschieden. Durch diese Spaltraumfüllung kommen die oft haarscharfen Faserspitzen zustande. Dann lagert das Plasma in bekannter Weise mehrere Membrankuppen an, wobei es sich eine Strecke weit nach und nach zurückzieht (Textfigur 4, g bis l). Die weitere Ausfüllung des Lumens mit Membranstoff ist ebenfalls häufig beschrieben worden. Es kommt auch vor, daß die Faserenden abgerundet bleiben, wobei manchmal die Wandverdickung erst in einiger Distanz vom Ende (zum Beispiel 200 μ) einsetzt, was offenbar mit einer sog. Kappenbildung (vgl. Tammes) in Zusammenhang steht, die das Lumen des Faserendes abschneidet und das Plasma dort frühzeitig zum Absterben bringt. Bei Linum perenne scheint die Faserbildung früher zum Abschluß zu kommen als bei Linum usitatissimum, wo die Faserenden häufig erst mit dem Ende des Vegetationszyklus vollständig mit Membran ausgefüllt sind. Bei Linum perenne (Seitentriebe) trifft man schon in 3 cm Entfernung vom Vegetationspunkt zahlreiche mit Membransubstanz ausgefüllte Faserspritzen, während wir bei Linum usitatissimum-Exemplaren von 40 cm Höhe erst in 17 cm Abstand vom Vegetationspunkt ausgefüllte Spitzen fanden. Im Hypo-

399

cotyl und in den untersten Internodien dagegen setzt die Apposition sekundärer Membranschichten in allen Faserteilen relativ früher ein als in den mittleren und oberen Stengelpartien. Die Fasern im untersten Teil des Stengels sind wohl deshalb die kürzesten, weil hier nach unten zu nur ein beschränkter Raum für das Spitzenwachstum zur Verfügung steht, abgesehen von der geringeren Streckung der unteren Internodien im Vergleich mit den oberen.

Herrn Prof. Dr. Fr. Tobler (Eidg. Materialprüfungs- und Versuchsanstalt, St. Gallen) sind wir für die Durchsicht dieser Arbeit sowie für zahlreiche Literaturhinweise zu herzlichem Danke verpflichtet, ebenso Herrn Prof. Dr. Otto Widmer (Kantonsschule, St. Gallen), der Flachsfasern aus erwachsenen Stengeln isolierte, und Herrn Direktor Dr. R. Koblet (Eidg. Landwirtschaftl. Versuchsanstalt, Zürich-Oerlikon) für Samenmaterial von *Linum usitatissimum*. Der Kommission der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft sprechen wir unsern Dank aus für die Gewährung eines Beitrages an die Druckkosten der Photographien.

Zusammenfassung der Hauptresultate

- 1. Die Fasern von Linum usitatissimum sind, wie schon E s a u für Linum perenne feststellte, dem Protophloem und nicht dem Pericyclus zuzurechnen, da sie aus dem Procambium hervorgehen und die Fasergruppen bei Linum usitatissimum überdies durch primäre Markstrahlen voneinander getrennt werden. Ob primäre Siebröhren, die sehr früh obliterieren, wie bei Linum perenne (E s a u) so auch bei Linum usitatissimum vorkommen, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden.
- 2. Die Frage, ob die Fasern durch Streckungswachstum allein ihre oft große Länge erreichen, wurde durch einen Vergleich des Verhältnisses von Faserinitialen- und Internodienlänge in der Nähe des Vegetationskegels einerseits mit dem Verhältnis der definitiven Faser- und Internodienlänge im gestreckten Stengel anderseits zu berechnen versucht. Die Messungen ergaben, daß die langen Fasern nicht ausschließlich durch Streckung entstehen können. Eine Schwierigkeit bei dieser Untersuchung erwächst aus der Überlegung, daß in Frühstadien der Faserbildung mehrere kürzere Fasern durch Teilung aus längeren hervorgehen könnten. Die Zahl der kurzen Fasern ist in der Variationskurve stärker vertreten als die der längeren.
- 3. Entgegen den Angaben von T a m m e s, wonach die Zahl der jungen Faserquerschnitte in der Stengelspitze von oben nach unten abnimmt, konnte auf Querschnitten in 1,3 und 4,5 mm

400

Abstand vom Vegetationskegel ermittelt werden, daß die Zahl der Faserquerschnitte in dieser Zone annähernd um einen Drittel zunimmt, weil die Faserenden durch Interposition zwischen die Fasermittelstücke hineinwachsen.

- 4. Als weitere Beweise für lokalisiertes Spitzenwachstum der Faserenden und Interposition der Spitzen zwischen die Nachbarfasern werden folgende Beobachtungen angeführt:
 - a) Anhäufung von Plasma in den Faserenden (besonders bei Linum perenne);
 - b) abgerundete Form der Enden schon in 1,5 mm Entfernung vom Vegetationspunkt, während die Initialen mit Winkeln aneinander stoßen. Faserenden, die sich treffen, können sich gegenseitig abflachen und dann weiter wachsen und dabei umeinander herumwachsen;
 - c) extreme Dünnwandigkeit der Faserenden: hier haftet das Plasma stark an der jungen Membran, so daß in manchen Fällen keine Plasmolyse möglich ist;
 - d) Spaltraumbildung vor den Faserenden, die nur durch Interpositionswachstum, aber nicht durch symplastisches oder durch gleitendes Wachstum erklärbar ist;
 - c) gleichbleibender kleiner Durchmesser, im Minimum 3 μ , auf Faserendstrecken bis 400 μ , bei etiolierten Pflanzen bis 800 μ Länge;
 - f) Fasergabelung, namentlich im Hypocotyl und an den Stengelknoten, wahrscheinlich durch mechanische und physiologische Wachstumshemmungen bedingt;
 - g) Einbiegung der Wände bei Fasermittelstücken, während sich die Spitzen zwischen diese interponieren; bei reinem Strekkungswachstum wäre dies nicht verständlich. Es kommt dabei eine rasche Oberflächenvergrößerung der Membran zustande, mit erst später folgender Volumzunahme durch Geradestrekkung der Wände (zuerst Intussuszeption, dann Turgorwirkung);
 - h) der verschlungene und verkeilte Verlauf der fertigen Fasern innerhalb eines Bündels wäre bei reinem Streckungswachstum nicht möglich, da die Initialen in ziemlich geraden Reihen aneinanderschließen.
- 5. Die durch Spitzenwachstum entstandenen Faserenden können wahrscheinlich ein nachträgliches (passives) Streckungswachstum mitmachen, zudem ist nachträgliches Weitenwachstum, u. a. Bildung der sog. Anschwellungen, möglich. Es muß also angenommen werden, daß die Primärwände der Linum-Fasern « plastizierbar » sind im Sinne von Frey-Wyssling, entgegen den

- Anschauungen Mühlethalers. Auch ist beim Streckungsund Weitenwachstum mit gewissen Gleiterscheinungen benachbarter Zellen zu rechnen; ein «mosaikartiges » Wachstum (Frey-Wyssling) kommt wohl kaum in Betracht.
- 6. Die scharfe Zuspitzung ausgewachsener Faserenden kommt dadurch zustande, daß sich die Spalträume vor den Kuppen mit Membransubstanz füllen, bevor sich das Plasma zurückzieht.

Literaturverzeichnis

- Aldaba, V. C., 1927. The structure and development of the cell wall in plants I. Bast fibers of *Boehmeria* and *Linum*. Amer. J. Bot., **14**, 16–24.
- Anderson, D. B., 1927. A microchemical study of the structure and development of Flax fibers. Amer. J. Bot., 14, 187–211.
- Bloch, R., 1946. Differentiation and pattern in *Monstera deliciosa*. The idioplastic development of the trichosclereids in the air root. Amer. J. Bot., 33, 544–551.
- Brink, R. A., 1924. The physiology of pollen. Amer. J. Bot., 11.
- Celâl, M., 1936. Über Zwillings- und Drillingsbildung in den Bastfasern des Flachses. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 54, 372-378.

Esau, K., 1942. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. I. The procambium. Amer. J. Bot., 29, 738-747.

- 1943 a. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. II. The first phloem and xylem. Amer. J. Bot., **30**, 248-255.
- 1943 b. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Review, 9, 125-206.
- 1943 c. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of bast fibers. Amer. J. Bot., 30, 579—586.

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

- \rightarrow 1948. The growth in surface of the plant cell wall. Growth Symposium, 12, 151-169.
- 1949. Formgestaltung im sublichtmikroskopischen Gebiet. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 59, 5—22.
- 1950. Physiology of cell wall growth. Ann. Review of Plant Physiol., p. 169-182.
- Frey-Wyssling, A., und Mühlethaler, K., 1949. Über den Feinbau der Zellwand von Wurzelhaaren. Mikroskopie, 4, 257–266.
- Gorter, Chre. J., 1945. De invloed van colchicine op den groei van den celwand van wortelharen. Proceed. Koninkl. Nederland. Akad. Wetensch., 48, 3–12.
- H a v e n s t e i n , G., 1874. Beiträge zur Kenntnis der Leinpflanze und ihrer Struktur. Diss., Göttingen.

Herzog, A., 1926. Die Unterscheidung der Flachs- und Hanffaser. Berlin.

- Huber, P., und Schoch-Bodmer, H., 1944. Pollenschläuche im Narben- und Griffelgewebe. Ein Verfahren zu ihrer Darstellung im Mikrotomschnitt. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 54, 71-74.
- Kopp, M., 1948. Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 58, 283-319.
- K r a b b e , G., 1886. Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen. Berlin.

402

K u n d u , B. Ch., 1942. The anatomy of two Indian fibre plants, *Cannabis* and *Corchorus*, with special reference to fibre distribution and development. J. Indian Bot. Soc., **21**, 93–128.

Lewis, F. T., 1935. The shape of the tracheids in the Pine. Amer. J. Bot., 22, 741-762.

- M e e u s e, A. D. J., 1941. A study of intercellular relationships among vegetable cells with special reference to "sliding growth" and to cell shape. Recueil Trav. Bot. Néerland., 38, 18—143.
- M ühlethaler, K., 1950. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembranen in Mais- und Haferkoleoptilen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **60**, 614–628.
- Overbeck, F., 1934. Beiträge zur Kenntnis der Zellstreckung (Untersuchungen am Sporogonstiel von *Pellia epiphylla*). Ztschr. Bot., 27, 129–170.
- Priestley, J. H., 1930. Studies in the physiology of cambial activity. II. The concept of sliding growth. New Phytologist, **29**, 96–140.
- Reinhardt, M. O., 1892. Das Wachstum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetabilischer Membranen. Jahrb. wiss. Bot., 23, 479-566.
- Renner, O., und Preuss-Herzog, G., 1943. Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Önotheren. Flora, 136, 215–222.
- Rüdiger, W., 1950. Entstehung und Verlauf der Bastfasern im Leinstengel. Ein Überblick über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse. Melliand Textilber., **32**, 7–9.
- Schilling, E., 1921. Über die lokalen Anschwellungen der Bastfasern. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **39**, 379–383.
 - 1923. Zur Morphologie, Physiologie und diagnostischen Bewertung der Bastfasern von Cannabis sativa. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 41, 121-127.
 - 1930. Botanik und Kultur des Flachses. In: Herzog, R. O. Technologie der Textilfasern, Bd. V, 1, 1. Teil.
- Schoch-Bodmer, H., 1939. Beiträge zur Kenntnis des Streckungswachstums der Gramineen-Filamente. Planta, **30**, 168–204.
 - 1945 a. Über das Spitzenwachstum der Pollenschläuche. Ber. Schweiz. Bot. Ges.,
 55, 154—168.
 - 1945 b. Interpositionswachstum, symplastisches und gleitendes Wachstum. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 55, 313—319.

Schoch-Bodmer H., und Huber, P., 1945 a. Über die Filamentstreckung bei Secale cereale. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 56, 343-365.

- — 1945 b. Das Spitzenwachstum der Fasern bei Linum perenne L. Experientia, 1, 327.
- — 1946 a. Über Spitzenwachstum bei Fasern und zur Theorie des Flächenwachstums im allgemeinen. Verhandl. Schweiz. Nat. Ges., S. 148/149.
- — 1946 b. Wachstumstypen plastischer Pflanzenmembranen. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen, 21, 29—43.
- . — 1948. Fasergabelung durch Auftreten lokalisierter Wachstumsbezirke. Experientia, 4, 146.
- — 1949. Über Flächenwachstum, insbesondere über Fasergabelungen. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, **94**, 188—193.
- Schoch-Bodmer, H., Huber, P., und Steinmann, E., 1949. Chlorophyll in den Bastfasern von *Linum usitatissimum* L. Experientia, 5, 157.
- Schwendener, S., 1874. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig.
- Scott, D. H., and Brebner, G., 1893. On the secondary tissues in certain Monocotyledons. Annals Bot., 7, 21-62.

- Sinnott, E. W., and Bloch, R., 1939. Changes in intercellular relationships during the growth and differentiation of living plant tissues. Amer. J. Bot., 26, 625-634.
 - — 1943. Development of the fibrous net in the fruit of various races of Luffa cylindrica. Bot. Gazette, 105, 90—99.
- Steinmann, E., 1950. Verhalten der Faserstärke von *Linum usitatissimum* bei Verdunkelung. Briefl. Mittlg.
- T a m m e s, T., 1907. Der Flachsstengel. Eine statistisch-anatomische Monographie. Natuurk. Verhand. Holland. Maatsch. Wetensch. III, 6, 4. Stuk.

Tobler, F., 1928. Der Flachs als Faser- und Ölpflanze. Berlin.

- 1939. Die mechanischen Elemente und das mechanische System. Handbuch Pflanzenanat., Abt. I, Bd. 4.
- Ullrich, J., 1950. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Fasern von Asclepias und Apocynum. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 43, 100-109.
- Winter, R., 1909. Über den Ursprung und die Entwicklung der Faser von Linum usitatissimum (ist die Leinfaser eine Bildung des Perizykels?). Diss. Berlin.
- Zimmermann, A., 1887. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau.

Nachtrag bei der Korrektur: Die Faserenden sind anfänglich wahrscheinlich von Membranen aus Pektin und Hemizellulosen umhüllt. Aus der neuesten Arbeit von Frey-Wyssling und Mühlethaler (Mikroskopie, 6, 1951, S. 28) geht hervor, daß eine teilweise «Lösung des ursprünglichen Mikrofibrillengeflechtes» eintreten kann. Solchen Lösungserscheinungen dürfte bei den Wachstumsvorgängen der Zellmembranen, vor allem beim Streckungswachstum, eine wesentliche Rolle zukommen. Die Fibrillen sind dabei offenbar zu autonomem Wachstum befähigt.