

Über Flächenwachstum, insbesondere über Fasergabelungen

Von

HELEN SCHOCH-BODMER und PAUL HUBER (St. Gallen)

(Mit 3 Figuren im Text)

Beim Flächenwachstum pflanzlicher Zellwände können bekanntlich mehrere Typen unterschieden werden: *Teilungs-*, *Streckungs-*, *Weitenwachstum* und *lokalisiertes* Wachstum. Wie schon früher betont wurde (13, 16, 17), besteht aber zwischen den drei letzteren *kein prinzipieller Unterschied:*

jeder Teil einer jungen Membran kann sich in einem mehr oder weniger *plastischen* Zustande befinden und durch Einschaltung neuer Membranteile (Intussuszeption) unter Mitwirkung des Innendruckes [arbeitsleistender osmotischer Druck nach SAKAMURA (11), Turgor nach FREY-WYSSLING (3)] eine

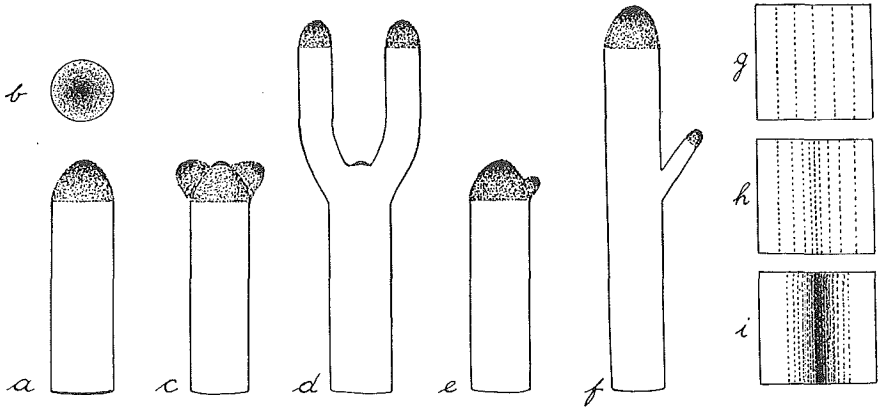


Fig. 1. Spitzenwachstum (a—f). Drei Wachstumsmodi einer Membran (g—i).
Spitzenwachstum: a wachsende Spitze in Seitenansicht, b von oben, c Hemmung der Hauptspitze, Auswachsen von seitlichen Kuppen, daraus entsteht d: *Gabelbildung*. e und f Entstehung einer seitlichen Gabelung. g *uniformes* (gleichmässiges) Wachstum, h *differentielles* und i *lokalisiertes* Wachstum einer Membranfläche.

Oberflächenvergrößerung erfahren. Die Plastizität kann die *ganze Zelloberfläche* etwa gleichmäßig betreffen (bei primären Meristemen), sie kann sich auf die Längswände einer Zelle beschränken, die sich entweder *longitudinal* oder *circumferentiell* dehnen können (Streckungs- und Weitenwachstum). Aktives Streckungswachstum setzt wahrscheinlich den Widerstand von Querwänden voraus (14). Über das Wachstum der Querwände, d. h. *terminales Wachstum*, ist nicht viel bekannt. — Wenn sich die Einflechtung neuer Membranfibrillengleichmäßig über eine ganze Fläche verteilt, so resultiert *uniformes Wachstum* (Fig. 1 g), wenn die Membraneinheiten in verschiedenen Teilen der Wand in ungleichem Masse eingelagert werden, erfolgt *differentielles Wachstum* (20) (Fig. 1 h). Der Grenzfall des letzteren ist das *lokalisierte Wachstum* (17). Dieses tritt zumeist als *Spitzenwachstum* auf (Fig. 1 a—f), wahrscheinlich auch als *Streifenwachstum* (20, 22) (Fig. 1 i), indem auf begrenzten Flächenteilen die Lockerung des Micellargefüges so weit geht, dass ganz neue Membranspitzen (oder -streifen) angefügt werden können, wie dies bei Pilzhypen, Pollenschläuchen, Wurzelhaaren und andern Haartypen der Fall ist. Es können auch mehrere begrenzte Stellen einer Zellwand zur Membranneubildung übergehen (vgl. 16). Mit diesen Annahmen las-

sen sich alle, auch die kompliziertesten Zellformen, wie Fasern und Tracheiden mit mehrfacher Gabelung und anderen Auswüchsen (7), sowie Markstrahlen mit in der Längsachse des Stammes orientierten Fortsätzen erklären (17).

Aus den neuen elektronenmikroskopischen Befunden über den Bau der Zellwände geht hervor, dass deren Mikrofibrillen sich gegenseitig durchweben (4), woraus die Verfasser schliessen, «dass sich die Primärwand nicht an der Oberfläche des Protoplasten bildet, sondern dass sie während des Wachstums vom lebenden Plasma durchtränkt ist.» Diese Ergebnisse dürften für das lokalisierte Wachstum folgende Schlüsse zulassen: die Lockerung des Fibrillennetzes geht an wachsenden Membranspitzen (und evtl. auf Streifen) so weit, dass am Scheitelpunkt der Kuppe die Plasmahaut die junge Membran immer wieder «durchstösst» und vollständig neue Membranbezirke ausscheidet. Versuche über das Platzen der Membrankuppe am Scheitelpunkt (6) und Abbildungen der wachsenden Membran (4) lassen sich in dieser Richtung deuten (Fig. 1 a—f). Gegen die Basis der paraboloidischen Membranfläche zu muss die Einflechtung der Fibrillen nur in dem Ausmasse erfolgen, das nötig ist, um die gekrümmte Membran in eine zylindrische überzuführen. Vom Scheitelpunkt gegen die

Basis des Paraboloids zu (6) nimmt die Zahl der neugebildeten Membraneinheiten pro Flächeneinheit daher ständig ab, wie dies REINHARDT schon dargestellt hat (9). Beim reinen Spitzenwachstum kann die Wachstumsfähigkeit dort erlöschen, wo die Krümmung aufhört. Innerhalb der wachsenden Zone ist die Bildung von seitlichen Auswüchsen möglich (Fig. 1 c, e). — Dass übrigens auch ausgewachsene Wandflächen nachträglich wieder plastisch werden können, geht aus Regenerationsversuchen hervor.

Bei *Hemmung des Spitzenwachstums* kommt es häufig zu *Gabelbildungen* oder zur Entstehung von finger-, trauben- und wellenförmigen Auswüchsen. Die primäre Spitze kann durch *mechanische* oder *chemische Einflüsse* ihr Wachstum einstellen, wobei unterhalb des Scheitelpunktes sekundäre Spitzen auswachsen. Solche Hemmungsbildungen wurden bei Pilzhyphen (9), Wurzelhaaren (5, 6), Trichosklereiden (1) und Pollenschläuchen (10) beobachtet. — Die Gabelungen und traubigen Bildungen, die wir bei Phloem- und Xylemfasern von *Sparmannia africana* fanden (16), zeigen genau dieselben Merkmale wie die genannten Zelltypen, so dass es unmöglich wäre, für diese *Fasern* eine Erklärung durch Streckungswachstum zu geben. Auf Fig. 2 sind eine Anzahl solcher Gabelbildungen wiedergegeben. Ausser der Gabelung spricht auch die *gegenseitige Abflachung* (Fig. 2 b)

der Spitzen bei Fasern, die sich entgegenwachsen, für lokalisiertes Spitzenwachstum. In manchen Fällen wachsen Faserspitzen einseitig oder gegabelt umeinander herum (Fig. 2 c—f), wie Pollenschläuche oder Pilzhyphen sich gegenseitig umwachsen.

Die *Gabelung* auf dem *Niveau der Enden der Cambiumzellen* (18) dürfte in der Weise zustandekommen, dass hier die nebeneinander liegenden *Cambiumreihen nicht alternieren*, so dass die wachsende Spitze an der Nachbarzelle einen Widerstand findet und sich gabeln muss: Fig. 3 b und c zeigen normale Cambiumzellenden mit *einer* auswachsenden Spitze, Fig. 3 d und e die Entstehung einer Doppelspitze.

Diese Beobachtungen leiten über zum *Verhalten der Zellen im Zellverband*. Hier liegen folgende Möglichkeiten vor (13, 16): 1. *symplastisches Wachstum*, wenn benachbarte Zellen gleichzeitig und gleich schnell wachsen, 2. *Interpositionswachstum* [nach SINNOTT und BLOCH: «intrusive growth» (20)], wenn Zellen mit lokalisiertem Spitzen- oder Streifenwachstum (22) durch Spaltung der Mittellamellen zwischen die Nachbarzellen eindringen, sich mit ihren neuen Membranteilen den Wänden der Nachbarn anlegen und mit ihnen *verwachsen*, 3. *gleitendes Wachstum*, wenn die Wände benachbarter Zellen sich frei auf der gemeinsamen Mittellamelle gegeneinander verschieben. Es ist noch eine 4. Möglichkeit vorhanden, nämlich das *Zerreißen von Zellwänden*,

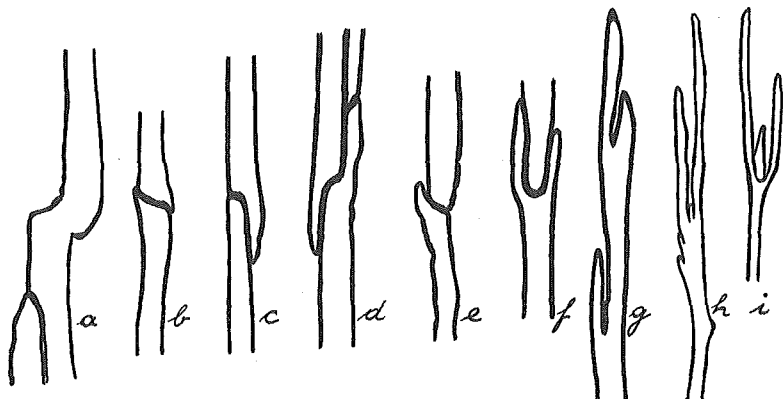


Fig. 2. Faserenden.

Sparmannia africana: a—f Xylemfasern, g und h Phloemfasern.
Linum usitatissimum: i Bastfaser im Hypocotyl mit 3 Gabelenden.
 Vergrößerung: a—g und i 220fach, h 110fach.

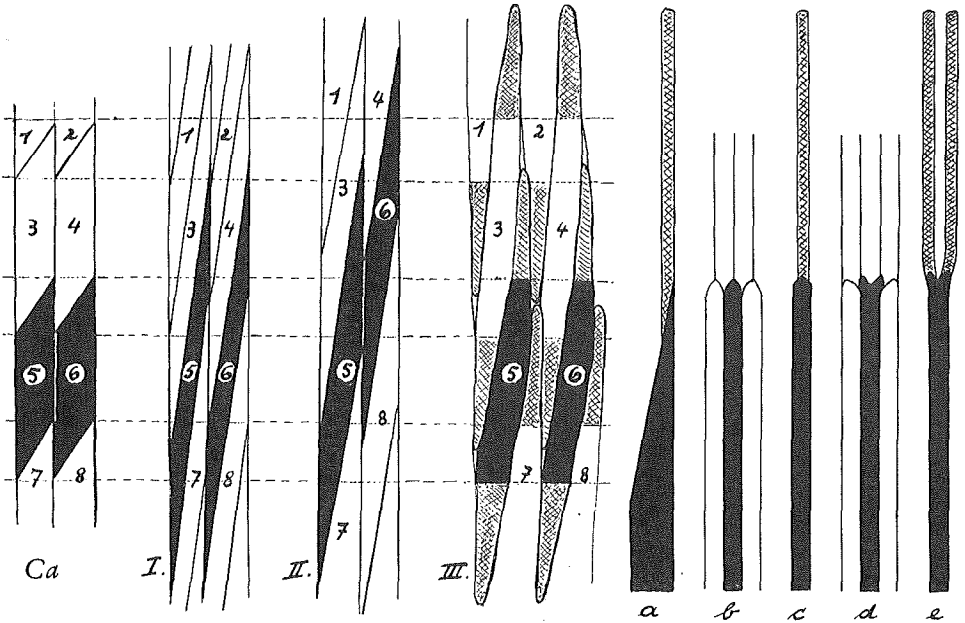


Fig. 3. Theorien zur Faserbildung.

Ca = Cambium (Tangentialschnitt). I. *Gleitendes Wachstum*. II. *Symplastisches Wachstum*. III. *Interpositionswachstum* (Tangentialschnitte). a Ende einer Cambiumzelle von *Sparmannia* mit auswachsender Spitze, in natürlichem Grössenverhältnis, tangential. c dasselbe radial, e dasselbe mit Gabelbildung auf dem Niveau des Cambium-Zellendes, radial. b gegenseitige Lage der Cambiumzellen vor der Entstehung von nur einer Spitze pro Zelle (alternierende Zellen); d gegenseitige Lage bei Entstehung der Gabel von e (opponierte Zellen). (Ca und I nach Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen.)

die sich nicht strecken, während benachbarte Zellen ein Streckungswachstum durchführen (12). Am Beispiel des Faserwachstums im Xylem sollen die drei erstgenannten Möglichkeiten besprochen werden (eine Arbeit von MAJUMBAR über dieses Thema war uns bis jetzt nicht zugänglich). Die ersten beiden Figuren von Fig. 3 sind dem Bonner Lehrbuch (2) entnommen; zwei Cambiumzellen wurden schwarz gezeichnet. Beim gleitenden Wachstum (Fig. 3 I) wäre der ganze Zellkomplex «im Fluss», wodurch den Verschiebungen innerhalb der Phloem- und Xylemzone überhaupt keine Grenzen gesetzt würden; die Zellen könnten hier wie selbständige Organellen unter den andern umherwandern. — Für das symplastische Wachstum (Fig. 3 II) setzt PRIESTLEY (8) voraus, dass alle Membranen miteinander in Kontakt bleiben. Bei der Faserentstehung müssten dann ganze Zellkomplexe

sich in der Längsachse des Stengels verschieben. Zudem ergäben sich Verschiebungen der Wände an einer und derselben Zelle, die, räumlich betrachtet, ebenfalls ganz unmöglich sind. Symplastisches Wachstum ist wohl nur bei Vorhandensein nicht stark abgechrägter Querwände möglich. Die Theorie des Interpositionswachstums (Fig. 3 III) gibt dagegen eine befriedigende Erklärung für das Verbandswachstum zugespitzter Zellen: die Faserteile, die den ursprünglichen Cambiumzellen entsprechen (Mittelstücke), verändern ihre Lage in der Längsachse des Stengels nicht (16), während sich ihre Querschnittsform durch das Eindringen der Spitzen umgestaltet. Die schon von Anfang an stark zugespitzten Enden der Cambiumzellen (diese sind meist Viereck- oder zehnförmig) wachsen durch Spitzenwachstum aus, und die neugebildeten Membrankuppen legen sich fortlaufend den aufge-

spaltenen Wänden der Mittelstücke an und verwachsen mit ihnen. Fig. 3 a—e gibt für *Sparmannia* die Durchmesser der Cambiumzellen, ihren Winkel (ca. 10°) und die Faserspitzen in den natürlichen Grössenverhältnissen wieder.

Das Flächenwachstum *primärer Fasern* [untersucht wurden *Linum perenne* und *Linum usitatissimum* (15, 17)] ist insofern von dem der sekundären bei *Sparmannia* verschieden, als hier der *mittlere Faseranteil* durch *Streckungswachstum* entsteht (21). Die Faserenden sind in Jugendstadien abgerundet, oft plasmareich, zeigen Gabelungen (Fig. 2 i) und Abbiegungen wie *Sparmannia*-Fasern. Auch hier lassen sich alle diese Erscheinungen zwanglos durch Annahme von *Spitzenwachstum der Faserenden* deuten. Es kann übrigens schon aus dem *Verhältnis der Internodien- zur Faserinitialenlänge* in der Nähe des Vegetationskegels, verglichen mit der definitiven Internodien- und Faserlänge, geschlossen wer-

den, dass die Fasern nicht ausschliesslich durch Streckungswachstum ihre endgültige Länge erreichen. Die durch Spitzenwachstum entstandenen Enden müssen jedoch in der Streckungszone des Stengels nachträglich, d. h. nach der Verwachsung mit den Nachbarwänden, ein Streckungswachstum (vielleicht passiv) mitmachen (15). Zudem erfahren die Fasern bei *Linum* bekanntlich ein beträchtliches Weitenwachstum (21), das bis zum Ende der Vegetationsperiode andauert. Die stark verdickten Membranen solcher Fasern zeigen an ihrer Innenfläche auf dem Querschnitte eine zackig-bogige Kontur (frische Querschnitte in Wasser). Von Interesse ist in diesem Zusammenhang der Chlorophyllgehalt der Flachsfasern (17, 19), der wahrscheinlich beim Weitenwachstum für die Entstehung neuer Membransubstanz und osmotisch wirksamer Stoffe Bedeutung hat. — Eine ausführliche Publikation über die Resultate bei *Linum* ist in Bearbeitung.

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht gegeben über die verschiedenen Typen des Flächenwachstums bei einzelnen Zellen und über das Verhalten der Wände im Zellverband. Im besonderen wird das Spitzenwachstum und die Gabelung sekundärer Fasern von *Sparmannia africana* besprochen; die Gabelungen auf dem Niveau der Cambium-Zellenden und an den Faserenden dürften als

Hemmungserscheinungen beim Spitzenwachstum aufzufassen sein. — Auch bei primären Fasern von *Linum* müssen sich die Enden durch Spitzenwachstum bilden, weil durch Streckungswachstum allein die grossen Faserlängen nicht erklärlich sind, ebensowenig wie die Gabelungen und Abbiegungen bei Faserenden.

St. Gallen, den 28. Februar 1949.

Literaturverzeichnis

- (1) BLOCH, R., Amer. J. Bot. 33, 1946, 544.
- (2) FITTING, SCHUMACHER, HARDER, FIRBAS, Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen, 1947, 106.
- (3) FREY-WYSSLING, A., Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich 93, 1948, 24.
- (4) FREY-WYSSLING, A., K. MÜHLETHALER u. R. W. G. WYCKOFF, Experientia 4, 1948, 475.
- (5) GORTER, CH. J., Proceed. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. 48, 1945, 326.
- (6) KOPP, M., Ber. Schweiz. Bot. Ges. 58, 1948, 283.
- (7) NEEFF, F., Jahrb. wiss. Bot. 61, 1922, 205.
- (8) PRIESTLEY, J. H., The New Phytol. 29, 1930, 96.
- (9) REINHARDT, M. O., Jahrb. wiss. Bot. 23, 1892, 479.
- (10) RENNER, O. und G. PREUSS-HERZOG, Flora 136, 1943, 215.
- (11) SAKAMURA, T., Cytologia, Fuji Jubil. Bd. 1, 1937, 115.
- (12) SCHOCH-BODMER, H., Planta 30, 1939, 168.
- (13) DIES., Ber. Schweiz. Bot. Ges. 55, 1945, 313.
- (14) SCHOCH-BODMER, H. und P. HUBER, Verhandl. Nat. Ges. Basel 56, 1945, 343.
- (15) DIES., Experientia 1, 1945, 327.
- (16) — Mitteil. Nat. Ges. Schaffhausen 21, 1946, 29.
- (17) — Verhandl. Schweiz. Nat. Ges. 1946, 148.

- (18) — *Experientia* 4, 1948, 146.
- (19) SCHOCH-BODMER, H., P. HUBER und E. STEINMANN, *Experientia* 5, 1949, 157.
- (20) SINNOTT, E. W., und R. BLOCH, *Amer. J. Bot.* 26, 1939, 625.
- (21) TAMMES, T., *Nat. Verh. Holland. Maatsch. Wetensch. Ser. III*, 6, 4. Stuk, 1907.
- (22) ZIMMERMANN, A., *Die Morphologie u. Physiologie der Pflanzenzelle*, Breslau 1887.
-