©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Ergebnisse und Probleme der Elektronenmikroskopie in der Botanik

von Michael Hesse, Wien

Die Botanik, die „scientia amabilis" der Humanisten und der Romantik, umfaßt heute verschiedenste Organisationsbereiche der Pflanze: von der Zelle über das Individuum bis hin zu ganzen Pflanzengesellschaften. Vor allem im Bereich des Kleinen und Kleinsten hat die sublichtmikroskopische Forschung in den letzten Jahrzehnten einen Wandel in unseren Kenntnissen und Anschauungen hervorgerufen; seine Auswirkungen sind aber auch in Forschungszweigen zu spüren, die man üblicherweise nicht mit Ultrastrukturforschung assoziiert.

Wohl am eindrucksvollsten erkennt man die eingetretene Veränderung beim Vergleich zweier im Abstand von einer Generation erschienenen Auflagen eines botanischen Standardlehrbuchs, dem „Strasburger". Die 27. Auflage (1951) brachte im damals erstmals von DENFFER redigierten Kapitel über die Morphologie der Zelle kein einziges

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

EM-Photo und kein Schema, das auf den damals publizierten Ergebnissen elektronenmikroskopischer Forschung beruht hätte; sogar im Absatz über den submikroskopischen Feinbau der „Zellulosezellmembranen" (nach heutiger Nomenklatur sind es die „Zellulosezellwände", da der Ausdruck „Membran" eben durch EM-Forschung seinen Inhalt gänzlich verändert hat; auch darin läßt sich der Wandel erkennen) zitiert der Verfasser nur Ergebnisse von Röntgenfeinstrukturuntersuchungen.

Derselbe Autor bringt in der 32. Auflage (1983) eine Unzahl Photos und Schemata, die Ergebnisse der Ultrastrukturforschung darstellen. Mit gutem Gewissen ist zu behaupten, daß es in manchen Wissensgebieten zu einem Umsturz in unseren Anschauungen gekommen ist, ja daß manche Forschungsdisziplinen ihre Existenz erst der Elektronenmikroskopie verdanken. Noch 1950 wären die mittlerweile zur Routine gewordenen Methoden und die darauf basierenden vielfältigen Resultate fast unvorstellbar gewesen. Durch die mittlerweile bis zur Perfektion entwickelten Ultradünnschnitt-Technik, durch den Einsatz des Raster-Elektronenmikroskops (etwa seit 1965) und durch die Entwicklung verschiedener analytischer Verfahren ist die Brücke von der Lichtmikroskopie zur Röntgenfeinstrukturuntersuchung bzw. zu biochem.-molekularbiologischen Methoden geschlagen worden. Das Ziel einer „Zellbiologie" im eigentlichen Sinne ist

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

somit erreicht! Heute gehören elektronenmikroskopische Laboratorien (zumindest in Standardausstattungen) zur Routineeinrichtung der biologischen Hochschulinstitute. Die Geräte sind nicht nur in so gut wie allen biologischen Fragestellungen einsetzbar, sondern in vielen Fällen dafür unverzichtbar. Eine moderne Zellbiologie kann ohne sie nicht mehr betrieben werden.
Das vorliegende Referat kann naturgemäß aus der Fülle neuer Kenntnisse nur eine kleine Auswahl bringen und keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben.

Die bedeutendsten Ergebnisse der Feinstrukturforschung sind zweifellos in den Bereichen der Mikromorphologie erzielt worden — es darf aber nicht übersehen werden, daß so manche Frage nach der Funktion einer Struktur bislang nicht oder nur unbefriedigend beantwortet ist; hier liegt noch viel Arbeit vor uns.

Das Transmissions-EM (der eine Haupttypus) läßt **zellmorphologische** Strukturen erkennen. Die **Pflanzenphysiologie** hat davon in vieler Hinsicht profitiert — beispielsweise die **Stoff- und Energiewechselphysiologie:** Die Rolle des Acetyl-CoA in den Mitochondrien beim Lipidstoffwechsel ist nur verständlich durch eine detaillierte Kenntnis der Mitochondrienstruktur und des Membranbaues. Gleiches gilt sinngemäß für Fettsäuren, die in Chloroplasten und im Cytoplasma auftreten; auch

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

dabei waren Detailkenntnisse der Membranstrukturen sehr hilfreich. Daß der Mineralstoffwechsel generell über „Carrier"-Membransysteme verläuft, daß die Reaktionsschritte der Auto- und Heterotrophie ganz unmittelbar und generell mit den Membranen der Chloroplasten und Mitochondrien verknüpft sind, wissen wir ebenfalls nur aus Forschungen über die Elementarmembran. Ebenso ist das Kapitel der Stoffausscheidungen (Sekretion und Exkretion) eng mit unseren Vorstellungen über „unit-membranes" verbunden. Aus der **Entwicklungsphysiologie** sind Untersuchungen über Formwechsel-Strukturen zu nennen: Vorgänge bei der Bildung einer neuen Zellwand, ferner Self-Assembly und Dis-Assembly-Prozesse, Struktur und Funktion von Mikrotubuli, Mikrofilamenten und dgl. Weiter unten werden wir auf einige dieser Strukturen noch im Detail eingehen.

Das zweite große Gebiet der Botanik neben der Pflanzenphysiologie, die **Morphologie und Systematik i. w. S.,** hat zweifellos in erster Linie vom anderen Grundtypus des Elektronenmikroskops, dem Raster-Elektronenmikroskop, profitiert. Stellvertretend für andere Gebiete seien genannt die **Cuticularanalyse,** die **Palynologie,** die **Sproßmorphologie.** Die gleichzeitige Verwendung des Transmissions-Elektronenmikroskops ist aber in allen Fällen — dies muß betont werden — nicht nur nützlich, sondern oft unumgänglich, da Aussagen über Oberflächen mit

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Aussagen über den Zellinhalt in Übereinstimmung gebracht werden müssen.

Nach diesem allgemeinen Überblick nun einige spezielle Kapitel im Detail. Die feinstrukturelle Untersuchung der pflanzlichen Zelle im Allgemeinen und der Zellorganellen im Besonderen erbrachte ein wesentlich besseres Verständnis der Morphogenese und der Zusammenhänge der einzelnen Zellbestandteile. Das Erscheinungsbild des **Zellkerns** ist im TEM-Ultradünnschnitt einerseits vom jeweiligen Entwicklungsstadium, andererseits aber auch von der jeweils angewendeten Präparationstechnik abhängig. Davon abgesehen überraschte vor allem die Kernhülle durch ihren Bau: sie besteht im Wesentlichen aus 2 parallelen, meist kontinuierlichen Membranen, die den Bereich des Kernmaterials gegen das Cytoplasma abgrenzen. Unser Wissen um die Dicke der Membranen, um ihren asymmetrischen Aufbau, um ihren Abstand voneinander und vor allem um das Auftreten von komplex gebauten Poren in dieser Kernhülle verdanken wir nur dem Elektronenmikroskop. Die bereits frühzeitig gewonnene Einsicht, daß Kernhülle und Endoplasmatisches Reticulum miteinander in Verbindung stehen, führte — nach der Entdeckung weiterer Verbindungswege des ERs mit anderen Zellorganellen — zur Annahme der **gänzlichen Kompartimentierung der Zelle.**

Leider hat das EM unsere Kenntnisse über den Feinbau anderer Bestandteile des Zellkerns nicht annähernd so stark bereichert; dies liegt wohl an den

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

nicht adäquaten Strukturerhaltungen durch die Fixierung. Beispielsweise hat die Elektronenmikroskopie das Problem der dreidimensionalen Anordnung bzw. Funktionsweise der vererbungsaktiven Abschnitte im Chromosom noch nicht lösen können. Überhaupt brachten EM-Untersuchungen des genetischen Materials bislang nicht allzuviele und noch dazu manchmal kontroverse Ergebnisse; einzig die Spindelfasern der Meiose und Mitose sind als ähnlich den cytoplasmat. Tubuli (siehe unten) erkannt worden. Im Gegensatz dazu sind Fortpflanzungszellen in ihrer Gesamtheit aber heute doch viel besser bekannt als noch vor einer Generation — nicht nur bei Algen, Pilzen, Moosen und Farnen, sondern vor allem bei Blütenpflanzen ist speziell der männliche Fortpflanzungsapparat (Mikrosporen und Pollenkörner, siehe unten) untersucht worden, wogegen das weibliche Gegenstück (wegen größerer präparatorischer Probleme) weit weniger gut bekannt ist. Auch hier sind Rückstände aufzuholen.

Plastiden sind bekanntlich ein spezifischer Bestandteil pflanzlicher Zellen (sie fehlen lediglich Pilzen und Bakterien). Ähnlich wie die **Mitochondrien** sind sie von einer Doppelmembran umgeben. Die innere und die äußere Membran unterscheiden sich nicht nur morphologisch (Dimension), sondern auch physiologisch (Enzymausstattung, Lipidkomponenten). Der Substanz- und der Ionentransport verläuft bei den Chloroplasten über die Thylakoidmembran und die

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Chloroplastenhülle in verschiedenen Richtungen, je nach Belichtung oder Verdunkelung.

Auffallenderweise unterscheiden sich pflanzliche Mitochondrien von tierischen vor allem in Details der Atmungskette, was vermutlich auch auf die lange zurückliegende Trennung von „Pflanze" und „Tier" zurückzuführen ist.

Der Aufbau der **Dictyosomen** („Golgi-Apparat") aus Lamellenstapeln ist im Ultradünnschnitt sehr variabel, jedoch durch seine spezielle räumliche Struktur und vor allem Funktion begründet. Im übrigen ist der Feinbau der großen Organellen (Chloroplasten, Mitochondrien, Dictyosomen) so allgemein bekannt, daß hier nicht näher darauf eingegangen werden soll. Daneben treten in fast allen Zellen kleine Zellorganellen bzw. Zellbestandteile auf, deren Existenz eigentlich erst durch das EM bekannt geworden ist. Lysosomen, Peroxysomen, Microbodies sind im LM nicht erkennbar; im Gegensatz dazu waren die Mikrofilamente i.w.S. schon aus der Zeit der Lichtmikroskopie zwar noch nicht bekannt, ihre Existenz jedoch mit Hilfe indirekter Methoden zwingend nahegelegt worden. So wie die anderen kleinen Zellorganellen sind die Microbodies nur von **einer** Membran umgeben und enthalten oft sog. „Biokristalle" (Proteine mit Enzymkomplexen, z. B. Catalase).

Die **Ribosomen,** ebenfalls essentieller Bestandteil jeder Zelle, sind nicht von einer Membran umgeben.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Sie sind der Ort der Polypeptidsynthese. Jedes Ribosom ist aus 2 verschieden geformten Untereinheiten aufgebaut, die mit der Funktion der Ribosomen im Zusammenhang stehen. Die Größe der Ribosomen-Untereinheiten ist bei verschiedenen Organismen und selbst bei verschiedenen Organellen ganz unterschiedlich; daraus hat man bedeutsame Hinweise auf Evolution und Systematik abzuleiten versucht. Man kennt heute im wesentlichen 3 Klassen von Ribosomen: 1. Bakterielle Ribosomen, die im Prinzip auch in Plastiden und Mitochondrien auftreten, 2. plasmatische Ribosomen bei Tieren und 3. plasmatische Ribosomen bei Pflanzen. Die angeführten Ribosomentypen unterscheiden sich nicht nur in Größe, Sedimentationsgeschwindigkeit in der Ultrazentrifuge und Proteingehalt, sondern auch in funktioneller Hinsicht.

Eine ganz besondere plasmatische Struktur stellen die **Mikrotubuli** bzw. **Mikrofilamente** dar; sie wurden erst nach der Einführung der Glutaraldehydfixierung (ca. Beginn der 60er Jahre) entdeckt. Sie treten so gut wie in allen Eukaryontenzellen auf, nicht jedoch in der Prokaryontenzelle, was zu Spekulationen über Phylogenese im Allgemeinen und über den Symbiontencharakter der Mikrotubuli Anlaß gab (eine Parallele zur Symbiontentheorie für Plastiden und Mitochondrien in den Zellen der Eukaryotischen Pflanzen). Die Mikrotubuli (MT) bestehen im Prinzip aus 2 Proteinen, dem *a*- und dem *β*-Tubulin. Mikrotubuli sind unter Umständen millimeterlange,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

röhrenförmige Strukturelemente mit einem Außendurchmesser von ca. 24 nm und einem Innendurchmesser von ca. 15 nm. Sie sind im Cytoplasma und im Zellkern, nicht jedoch in den Plastiden, Mitochondrien und Dictyosomen zu finden. Die Wand des MT besteht aus 12 - 13 längsorientierten Protofilamenten **oder** (je nach Herkunft bzw. Präparationstechnik!) aus 1 - 4 helikal angeordneten aufgewundenen Filamenten. Ein einzelnes Protofilament besteht aus perlschnurartig angeordneten globulären Untereinheiten mit einem Durchmesser von ca. 4 nm.

Benachbarte Protofilamente liegen ca. 5 nm auseinander und sind in Längsrichtung ca. 1 nm gegeneinander verschoben. Jedes Protofilament ist aus Doppelmolekülen aufgebaut und setzt sich — wie erwähnt — aus 2 verschiedenen, einander aber sehr ähnlichen Proteinen, dem *a*- und dem *β*-Tubulin zusammen. Je 1 Molekül *a*- und *β*-Tubulin bilden zunächst ein Dimer. Die Dimere heften sich einander und bilden Ringe oder Spiralen. Sodann entstehen blattartige Strukturen aus Ketten von Protofilamenten, die sich zu einer Röhre einrollen können. Diese Röhren sind geringfügig in Längsrichtung versetzt, so daß im Querschnitt ein Spiralmuster entsteht. Jede Spiralwindung enthält 13 Untereinheiten, die 13 Protofilamenten entsprechen.

Die MT stellen „Zellgerüste" dar. Sie bilden aber nicht so sehr ein starres Skelett, sondern ein instabiles Gerüst, denn sie können innerhalb ganz kurzer Zeit in

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

ihre Untereinheiten zerfallen, aus denen sich oft ganz neue Strukturen bilden. Neben den Mikrotubuli enthält das Cytoplasma weitere aus Protein bestehende Fasern. Die dünnsten bestehen aus dem kontraktilen Protein Aktin und heißen Mikrofilamente. Sie sind schlanker als die Mikrotubuli, jedoch viel stabiler. Neben der Funktion als Skelettstrukturen haben sowohl Mikrotubuli als auch Mikrofilamente als 2. wichtige Funktion die einer Leitstruktur: Sie treten bei Geißeln und Wimpern als „Gleitschienen" auf, sind am Stofftransport in der Zelle beteiligt, treten gehäuft in Sekretionszellen auf und spielen vor allem bei der Kernteilung eine ganz wesentliche Rolle (Spindelfasern!). Weiters sind insbesondere die MT an Assembly- und Disassemblyprozessen, und somit an Morphogeneseprozessen ganz unmittelbar beteiligt. Bei den Morphogeneseprozessen handelt es sich einerseits um die Ausbildung permanenter Strukturen (z. B. Centriolen) oder um transitorische Differenzierungen mit relativ kurzer Lebensdauer (Spindelapparat bei Mitose und Meiose).

Derzeit ist noch nicht zu erkennen, ob die sog. „Mikrotrabekelstruktur" des Cytoplasmas und aller (großen) Organellen ein „Systemartefakt" darstellt oder eine Grundeigenschaft der Zelle ist. Sie ist nur im Höchstspannungs-EM (ca. 1000 kV gegenüber ansonst gebräuchlichen 60 - 150 kV im konventionellen TEM) darstellbar, ist **nicht** mit der Membran-Kompartimentierung (siehe oben) zu vergleichen,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

sondern stellt vermutlich ein Netzwerk aus „Zellgrundbestandteilen" dar. Wir werden darauf noch kurz zurückkommen.

Einen gesicherten Erkenntnisfortschritt erbrachte die EM schon in den 50er Jahren in Bezug auf die mikrofibilläre Struktur der Zellulosezellwand. Vor der Anwendung der Elektronenmikroskopie konnte man polarisationsoptisch und später durch Röntgenbeugung eine kristalline Struktur der Zellulose in den Zellwänden nachweisen: Diese Mikrofibrillen waren unter den ersten biologischen Objekten, die in den frühen 50er Jahren — also noch vor dem methodischen Durchbruch in der Ultradünnschnitt-Technik, der erst in der zweiten Hälfte des Jahrzehnts mit dem Einsatz des Diamantmessers bzw. neuer Einbettungskunststoffe eintrat — mit Hilfe von schrägbedampften Direkt- oder Abdruckpräparaten anschaulich dargestellt werden konnten. Aber erst die Ultradünnschnitte ließen die Mikrofibrillen als morphologische Grundeinheit der Zellwand erkennen. Weiters waren die Lamellenstruktur der Zellwände und die Feinstruktur der Plasmodesmen im Prinzip schon vor der Ära des Elektronenmikroskops durch detaillierte LM- bzw. Röntgenbeugungsuntersuchungen bekannt; anschauliche Abbildungen und eindeutige Aussagen konnten aber erst mittels Gefrierätzung bzw. Ultradünnschnittauswertung gewonnen werden. Bekanntlich erfolgt die Bildung der Tochterzellwand erst nach der Mitose (während und nach der Telophase). Nur das TEM läßt die Vesikelbildung und

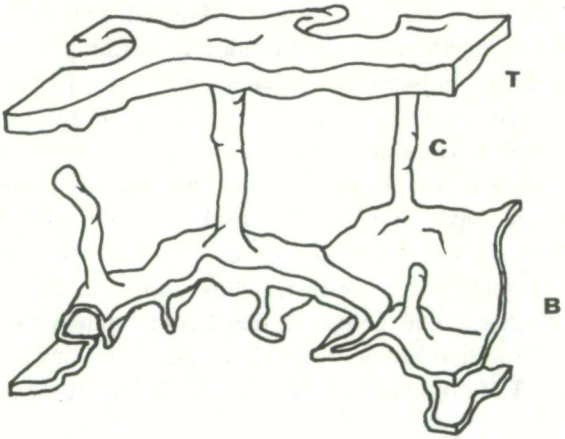
©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

den Spindelfasernkomplex („Phragmoplast") erkennen. Der Vesikelkomplex (die „Zellplatte") entstammt dem Golgi-Apparat, dessen Prinzip („Plättchenbildung" bei manchen Algen) schon im LM bekannt war, dessen Formveränderlichkeit und Funktion aber erst die Ultrastrukturforschung dokumentierte.

Vorläufig nicht oder nur unvollständig sind Fragen der **Synthese** und dem **Abbau** akkrustierter bzw. inkrustierter Wandsubstanzen wie etwa Sporopollenin, Wachs u. a.. **Vorgänge** in einem belebten System können — methodisch bedingt — durch „Momentaufnahmen" allein, wie sie elektronenmikroskopische Photos darstellen, ohne Zusatztechniken, wie etwa Autoradiographie, nur schwer nachvollzogen werden. Davon abgesehen sind Fragen nach Bau, Entstehung und Funktion der **Pollenkornwand** eng mit denen der üblichen Zellulosezellwand verwandt. Wir betreten damit ein weites Gebiet, das mit zwei Schlagworten (Mikrosporogenese und Palynologie) nur approximativ eingegrenzt werden kann. In den letzten Jahren hat die Elektronenmikroskopie gerade auf dem Gebiet der Palynologie nachgerade stürmische Weiterentwicklungen gebracht. Vor allem die ästhetisch ansprechenden, ungemein anschaulichen Raster-Elektronenmikroskop-Abbildungen reifer Pollenkörner mit ihrer ungeheuren Vielfalt in Form und Skulptur haben letztlich Rückwirkungen auf die heterogensten Wissenschaftsrichtungen. Somit stellt die moderne Ultrastruktur-Palynologie ein exzellen-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

tes Beispiel für den Aufbruch der „Grundlagenforschung" aus dem vielzitierten elfenbeinernen Turm dar, da diese Untersuchungen enorme Auswirkungen auf Angewandte Wissenschaftszweige (Erdölgeologie oder Allergenforschung in der Medizin) haben; sogar so weit entfernte Gebiete wie Archäologie und Kriminalistik profitieren durch exakte Nachweismöglichkeit von Pollentypen. Dies zeigt, daß ein Überbetonen etwa der Zweckforschung **zugunsten** der Grundlagenforschung gänzlich verfehlt wäre (Die „Väter" der Elektronenmikroskopie stammten bezeichnenderweise einerseits aus Hochschulinstituten, andererseits aber aus der Industrie, und ihr Zusammenwirken erbrachte vor etwa einem halben Jahrhundert das erste brauchbare kommerzielle Elektronenmikroskop gegen die Widerstände sowohl der Firmenleitung als auch der damaligen Hochschulbehörde).



©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Die graphische Darstellung erläutert den Fortschritt unserer Kenntnisse in Bezug auf den prinzipiellen Bau der Pollenwand. Erst durch die Elektronenmikroskopie sind Form, Abmessungen, Fältelungen, Perforationen des Tectums (T), der „Säulchen" (Columellae C) und der Basalschicht (B) genau bekannt geworden. Darüber hinaus bieten die verschiedenen Elektronenmikroskopie-Techniken Aufschlüsse über Keimungsverhalten, Fertilitätsstörungen etc. etc., also ebenfalls nicht nur „reine Wissenschaft", sondern durchaus handfeste, wirtschaftsbezogene Erkenntnisse.

Über soviel „Erfolgsmeldungen" dürfen aber keinesfalls die derzeit (und wahrscheinlich noch längere Zeit) **ungelösten Probleme prinzipieller Natur** in der Ultrastrukturforschung vergessen werden. Es handelt sich dabei um Begrenzungen, die im Verfahren selbst liegen, also nicht oder nur schwer zu überwinden sind. Es ist prinzipiell nur „totes" Material der Untersuchung zugänglich, selbst moderne Tieftemperatur-Methoden müssen mit einem Stop der Lebensvorgänge rechnen. Damit ist zugleich die Frage nach der „Artefaktbildung" angesprochen: beobachten wir das Abbild der Realität, oder sind es mehr oder weniger gravierende, systematisch auftretende Fehlbeobachtungen? Ebenso ist es uns — wie oben angedeutet — verwehrt, Bewegungsabläufe zu beobachten. Die Dynamik des Lebendigen wird in den statischen Momentaufnahmen, die uns vor allem das TEM beschert, fast bis zu Unkenntlichkeit

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

abgeschwächt. Umgekehrt ausgedrückt: die Abläufe lebendigen Geschehens wären uns durch die EM-Verfahren allein rätselhaft und verborgen geblieben.

Was ist aus heutiger Sicht noch von der Elektronenmikroskopie zu erwarten?

1. **Erarbeitung neuer Methoden und Verfahren:** beispielsweise Tieftemperaturmethoden, die Fixierung- und Artefaktprobleme reduzieren könnten, aber auch Rekonstruktion dreidimensionaler Gebilde mit Hilfe der Datenverarbeitung (mit Ausnahme der derzeit noch etwas problematischen High-Voltage-EM in der Biologie ergeben TEM-Beobachtungen und Photos im wesentlichen nur zweidimensionale Ansichten).
2. **Knüpfung von Querverbindungen zu anderen Disziplinen.** Die Elektronenmikroskopie ist eine *per se* interdisziplinäre Methode, eine Summe von Verfahren. Nur so wird es wie in den vergangenen Jahrzehnten zu manchmal spektakulären, epochalen neuen Einsichten und katalogisierten Einzellen neuen Einsichten kommen können. Die **Fragen nach der Funktion** der vielen beobachteten und katalogisierten Einzelheiten sind noch lange nicht befriedigend beantwortet. Hier liegt die Zukunft verborgen.

Anschrift des Verfassers:

Univ. Prof. Dr. Michael Hesse
Institut f. Botanik der Universität Wien
Rennweg 14
A-1030 WIEN

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: 126

Autor(en)/Author(s): Hesse Michael

Artikel/Article: Ergebnisse und Probleme der Elektronenmikroskopie in der Botanik. 297-311