© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

# Bau und Bewegung der Sporen-Hapteren bei *Equisetum arvense L.*

Von P. Sitte, Heidelberg

Die Hapteren (Elateren) der Sporen von *Equisetum* und ihre hygroskopischen Bewegungen sind jedem Botaniker — meist vom Anfängerpraktikum her — vertraut. Allerdings scheint über ihren Bau und ihr Funktionieren bei den chastischen Bewegungen wenig Gesichertes bekannt zu sein.

Mit der Entwicklung der Hapteren hat sich — nach ersten Studien von v. MOHL (vgl. 1845, S. 72, 96) und SCHLEIDEN (1843, S. 91f.) — vornehmlich HANNIG (1911) im 1. Teil seiner umfangreichen Studie „Über die Bedeutung der Periplasmodien" auseinandergesetzt. Das Sporoderm der unreifen *Equisetum*-Sporen bildet danach eine komplizierte Schichtenfolge, wobei besonders das vom Periplasmodium gebildete Perispor (vgl. auch STRASBURGER 1882, 1907) kräftig entwickelt ist: Über Intine und Exine befinden sich vier weitere Lagen, die — von innen nach außen — als innere Gallertschichte, Mittelhaut, äußere Gallertschichte und Elaterenschichte bezeichnet werden. Bei der Sporenreifung schwindet nach HANNIG die äußere Gallertschichte und die Elaterenschicht zerreißt, so daß nunmehr die Hapteren frei beweglich werden und nur mehr am Nabel der Spore (bzw. der Mittelhaut) aufsitzen.

Über den Bau der einzelnen Hapteren hatte sich vor über hundert Jahren bereits SANIO (1856, 1857) geäußert; er fand in den flachen Hapteren ein zentrales Band mit Chlorzinkjod kräftig violett färbbar und leitete daraus die Vorstellung ab, sie bestünden aus einem Celluloseband, das beidseits von mit Jod nicht färbbaren, in Schwefelsäure unlöslichen „Fasern" flankiert sei. HANNIG nahm dagegen an, daß jede Haptere einen kräftigen Cellulosedocht enthielte, der rings von einer Hautschicht umgeben sei (SANIO's das Celluloseband seitlich begleitende „Fasern" wären demnach als Teil dieser ringsum geschlossenen Hautschicht aufzufassen); daß die Haut einer Kutikula entspräche, was vor allem CAMPBELL (1905) vertreten hatte, gab HANNIG nicht zu, da es sich nach seinen Erfahrungen (im Gegensatz zu SANIO's Angaben) in Schwefelsäure auflöst. Zur Cytochemie der *Equisetum*-Hapteren hatte sich auch LECLERC DU SABLON (1885) geäußert; sie sollen nach diesem Autor in ihrem äußeren Teil Cellulose enthalten, während der Rest kutinisiert oder gar lignifiziert sein soll.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Die auffällige schräge Streifung, die jedes Hapterenband in Aufsicht auf die flachen Seiten zeigt und die PRINGSHEIM schon 1853 beschrieben hatte[1], wird von den älteren Autoren teils dem cellulosischen Docht, teils der Außenhaut zugeschrieben.

v. GUTTENBERG hat dann 1926, gelegentlich der Behandlung der Bewegungsgewebe in LINSBAUER's Handbuch der Pflanzenanatomie, einen ersten Versuch unternommen, aus den einander zum Teil widersprechenden Befunden über den Bau der Hapteren (er stützte sich vor allem auf HANNIG's Beobachtungen) eine Hypothese über den Mechanismus ihrer hygroskopischen Bewegungen, die ihrerseits nie gründlich untersucht worden sind, abzuleiten. v. GUTTENBERG schreibt (l. c., S. 59): „Beim Austrocknen erfolgt eine Kontraktion des Cellulosekerns senkrecht zu seinen Streifen, das Band wird schmäler und erfährt eine schiefe Krümmung, die die ursprüngliche Schraubendrehung der Elateren aufhebt und sie geradestreckt oder gar nach der entgegengesetzten Richtung überdreht. Als Widerlager funktioniert die resistentere Außenhaut. Es liegt also der umgekehrte Fall vor, wie bei den Leguminosenhülsen, diese drehen sich bei Trockenheit und strecken sich bei Feuchtigkeit, wogegen die trocken gestreckten Elateren sich bei Befeuchtung zufolge ihrer Schrägstruktur schraubig krümmen." Hier wird also die schräge Streifung der Hapteren als Ausdruck eines besonderen Baues des cellulosischen Zentraldochtes (Schrägtextur der Cellulose) gewertet, und die Haut als Widerlager, der Cellulosedocht als Quellmembran aufgefaßt.

Seither hat sich das Bild nicht mehr wesentlich gewandelt (vgl. die Zusammenfassung bei STRAKA, 1962). FREY-WYSSLING (1935) hat den Jod-Dichroismus der Hapteren untersucht und findet — im Gegensatz zur Vorstellung v. GUTTENBERG's — nicht Schräg-, sondern Längstextur der Cellulose, auch in den Endplättchen der Hapteren. Dieser Befund steht in klarem Widerspruch zu der Annahme, die schräge Streifung der Hapteren sei der Ausdruck einer entsprechenden Cellulosetextur. ERDTMAN (1954) teilt mit, daß Acetolyse "... no trace of elaters..." übrigläßt (l. c., S. 146); da Kutin bei Acetolyse kaum angegriffen wird, steht dies in Übereinstimmung mit den oben zitierten Angaben HANNIG's, wonach die Hautschicht der Hapteren nicht als Kutikula aufzufassen ist.

Alles in allem vermitteln aber die bisher mitgeteilten Befunde kein klares Bild vom Bau der Sporenhapteren bei *Equisetum*, von ihrer Bewegung und vom Zustandekommen dieser Bewegung. Ich habe daher versucht, Bau und Feinbau der voll ausgebildeten Hapteren bei *Equisetum arvense* zu klären (die Hapteren-Entwicklung blieb außer Betracht), ihre Bewegung präziser zu beschreiben und den Bewegungsmechanismus aufzuspüren, also Widerlager und Quellschicht zu lokalisieren. Ich widme diesen Versuch meinem Lehrer HELMUT GAMS in tiefer Verehrung zur

[1] Die Mitteilung von PRINGSHEIM enthält zahlreiche Angaben über die Struktur der Hapteren, die jedoch zum Teil unrichtig sind; man vergleiche dazu die Kritik SANIO's (1856, im „Nachtrag").

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Vollendung seines siebenten Lebensjahrzehntes, zum Eintritt in das achte: Möge ihm sein Eifer, dem auch ich so sehr viel verdanke, ungeschmälert erhalten bleiben!

## Bau und Feinbau der Hapteren

Die Hapteren umschließen im feuchten Zustand die Sporen als zwei parallele Schraubenbänder (Breite etwa 5 $\mu$, Dicke zirka 2 $\mu$; Abb. 1); eine andere Anordnung ist nicht möglich, wenn sie sich — entsprechend den Angaben v. MOHL'S, SANIO's und HANNIG's — aus einer ursprünglich geschlossenen Schichte des Perispors durch bandartigen Zerfall bilden; Überkreuzungen können sich dabei naturgemäß nicht ergeben. Die Endplättchen sind aus dem gleichen Grunde bezüglich der Längs-

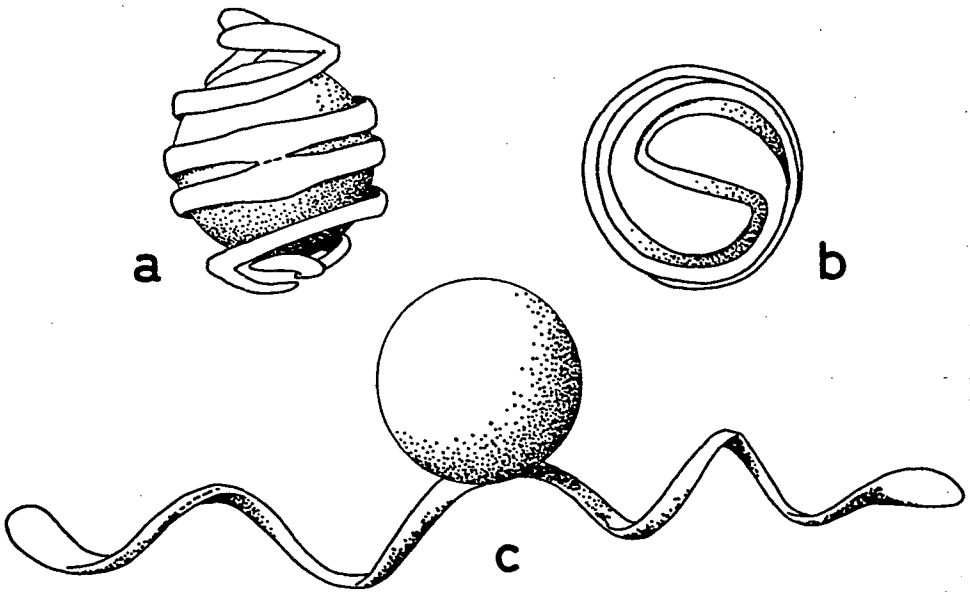



Abb. 1: Hapteren der *Equisetum*-Spore, halbschematisch; a — Blick auf die Hapteren-Ansatzstelle; b — Aufsicht auf die Endplättchen; c — Überdrehung einer Haptere in trockener Luft (die zweite Sporen-Haptere ist in der Zeichnung aus Gründen der Übersichtlichkeit weggelassen worden).

achse der Hapteren asymmetrisch (Abb. 1b). Der Windungssinn dieser Schraubenbänder läßt sich am besten an jungen Sporen feststellen, die bei der Zerreißung eines noch geschlossenen Sporangiums in Wasser ausgequetscht werden; bei meinen eigenen Untersuchungen lagen ohne eine einzige Ausnahme Z-Schrauben im Sinne der üblichen Definition vor[1] (vgl. ROELOFSEN, 1959, S. 105; sowie FREY-

[1] Das Material wurde in den Jahren 1959, 1960 und 1962 in der Umgebung von Heidelberg gesammelt. —

Auch bei HANNIG (1911, S. 288), sowie besonders deutlich bei FREY-WYSSLING (1935, S. 42) sind die Hapteren in Z-Schraube dargestellt, und schon SANIO hatte die „Schrauben-

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

WYSSLING, 1959, S. 19f.; Abb. 1a). Den Hapteren kommt damit jener Windungssinn zu, der bei Schraubenstrukturen in der Organismenwelt allgemein überwiegt. Hapteren, die nach Streckung — also nach einem ersten Austrocknen — bei erneuter Befeuchtung wieder etwa die ursprüngliche Gestalt annehmen, behindern sich häufig gegenseitig, so daß dann nicht mehr ausschließlich ungestörte Z-Schrauben beobachtet werden. In trockenem Zustande drehen sich die Hapterenarme schraubenförmig von der Spore weg und bilden dann bei ungestörter Bewegung infolge Überdrehung ausnahmslos S-Schrauben (Abb. 1c).

Die Lokalisation der Cellulose in den stark positiv doppelbrechenden Hapteren wurde mit Hilfe von Chlorzinkjod geprüft; von den bekannten Zellwandstoffen gibt nur die Gerüstsubstanz (Cellulose, Chitin) auf Grund des charakteristischen, mikrofibrillären Feinbaues mit diesem Reagens Einschlußverbindungen von Jod, so daß Violettfärbung und — unter entsprechenden Umständen — Dichroismus auftreten. Dabei konnte mit aller Klarheit ein Befund erhoben werden, der für das Verständnis der Hapterenbewegung von entscheidender Bedeutung ist: Die Hapteren sind nicht, wie noch HANNIG und im Vertrauen auf ihn v. GUTTENBERG angenommen hatten, etwa symmetrisch aufgebaut aus einem zentralen Cellulose-band und einer dieses umhüllenden Hautschicht, sondern in Seitenansicht ausgesprochen asymmetrisch; das Vorkommen der Cellulose ist auf die im feuchten Zustand der Spore zugewandte „Innen"-seite beschränkt, die ihr abgewandte „Außen"-seite nimmt auch bei langdauernder Einwirkung von Chlorzinkjod keine violette Färbung an und weist dementsprechend auch keinen Dichroismus auf (Abb. 2). Dieser Umstand ist bereits von SANIO (1856) im wesentlichen richtig erkannt worden, später jedoch — wohl unter dem Eindruck der Kritik HANNIG's (der von einem „Versehen" SANIO's spricht; l. c. S. 222) — offenbar wieder in Vergessenheit geraten.

Jede Haptere ist somit ein aus zwei etwa gleich dicken, flachseits aufeinandergelegten Bändern bestehendes zweischichtiges Gebilde, in dem eine cellulosische, an der eingerollten Haptere innen liegende „C-Schicht" von einer nicht-cellulosischen (unter gleichen Umständen außen liegenden) „A-Schicht" unterschieden werden kann. Überraschenderweise ist auch die A-Schichte, obwohl sie keine Cellulose enthält, relativ kräftig doppelbrechend (bezüglich der Hapteren-Längserstreckung positiv wie die C-Schichte). Beide Lagen sind ihrerseits noch von einer dünnen Hautschichte umfaßt, die mit Chlorzinkjod nicht violett wird und isotrop oder schwach negativ doppelbrechend erscheint (vgl. unten).

Der Dichroismus der C-Schicht ist stark positiv (d. h. die Absorptionsellipse liegt längs in der Haptere und parallel der Indexellipse, auch wenn sie von der Fläche

---

bänder" bei *Equisetum palustre* ausschließlich „links" gewunden gefunden. Man vgl. auch Fig. 6 und 7 der zweiten Tafel bei v. MOHL (1845). Soweit mir bekannt, gibt es nur einen einzigen gegenteiligen Befund, der auf SANIO zurückgeht; er schrieb 1857 (S. 663f.): „Bei *Equisetum Telmateja*, dessen Sporen mir Hr. Prof. BRAUN aus seinem Herbarium zur Untersuchung überließ, fand ich nicht gerade selten die Elateren rechts gedreht."

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

her beobachtet wird), woraus sich — in Übereinstimmung mit dem Befund von FREY-WYSSLING (1935) — Fasertextur (Längsausrichtung) der Cellulose ergibt. Zur genaueren Abklärung der Texturverhältnisse wurde die opt. Anisotropie an nativen, nicht mit Jod behandelten Hapteren eingehend untersucht; dabei ergab sich wieder im wesentlichen Fasertextur, doch ist in Aufsichten auf Flachseiten von Hapteren häufig eine geringe Auslöschungsschiefe feststellbar, so daß — wie bei den meisten Fasern — nicht eigentliche Fasertextur, sondern eine steile Schraubentextur vorliegen dürfte; es ist allerdings auch nicht ausgeschlossen, daß die Auslöschungsschiefe durch die opt. Anisotropie der A-Schichte hervorgerufen wird. Die Endplättchen löschen — im Gegensatz zu dem von FREY-WYSSLING (1935) auf Grund des Jod-Dichroismus gegebenen Schemas — stets deutlich schief aus (Abb. 3, Abb. 4).

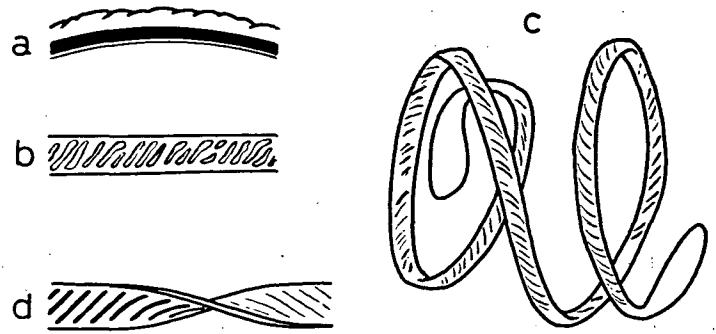



Abb. 5: Hapteren als S-Bänder, schematisch. a — Seitenansicht in feuchtem Zustand, C-Schichte schwarz gehalten; schräge Einkerbungen über der A-Schichte. b — Aufsicht auf A-Schichte. c — losgerissene Haptere als S-Band. d — S-Band erscheint bei Betrachtung von der Rückseite als Z-Band.

Hieraus ist bereits klar ersichtlich, daß die schräge Streifung der Hapteren nicht durch eine besondere Textur der Cellulose bedingt sein kann. Tatsächlich läßt sich (zumal an Hapteren, die in Chlorzinkjod liegen, vgl. Abb. 2b) leicht zeigen, daß diese Streifung durch Einkerbungen der äußeren (im feuchten Zustand der Spore abgekehrten) Flachseite der Hapteren zustande kommt (Abb. 5a). Die schrägen Kerben nehmen dabei an den verschiedenen Hapteren jeweils die gleiche relative Lage ein: Sie erscheinen wie Ausschnitte aus einer S-Schraube, wenn man auf die Außenseite einer Haptere blickt (Abb. 5b, c), so daß die Hapteren bezüglich ihrer Schrägstreifung als S-Bänder bezeichnet werden können. Eine Ausnahme davon wurde im untersuchten Material nicht gefunden; man kann also im mikroskopischen Bild jederzeit sicher entscheiden, ob man auf eine (etwa losgerissene) Haptere oder ein Hapterenbruchstück von „innen" oder von „außen" her daraufblickt: Liegt die C-Schicht obenauf, dann ergeben die von der anderen Seite her durchschimmernden Kerben ein Z-Band, blickt man dagegen auf die A-Schichte, so liegen auch die Kerben obenauf und es erscheint das S-Band (Abb. 5c, d). Der Winkel, den die

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Kerben mit der Längsachse der Hapteren einschließen, streut um zirka 40°. Wahrscheinlich betrifft diese Kerbung nicht die A-Schichte, sondern nur die ihr aufliegende Hautschichte, da die Kerben stets in (etwa) isotropes Material eingeschnitten erscheinen und sich auch in Aufsicht durch keinerlei Anisotropie-Erscheinungen ausprägen. Erwähnt sei auch noch, daß die Auslöschungsschiefe der Hapteren in Flachschicht nicht nur im Winkelbetrag, sondern auch im Drehungssinn bezüglich der Hapteren-Längsachse nicht der schrägen Streifung entspricht.

Es ist nun über Versuche zu berichten, mit Hilfe cytochemischer Reaktionen die stoffliche Zusammensetzung der Hapteren aufzuklären. Auf Grund des Jod-Dichroismus ist Cellulose in der C-Schichte sicher nachgewiesen. Mit Sudan III und IV sind die Hapteren nicht färbbar, so daß lipophile Komponenten ohne Bedeutung sein dürften. Ebenso lassen sie sich mit Rutheniumrot nicht, mit Methylenblau nur sehr blaß lila färben, so daß saure Kohlenhydrate höchstens in geringer Menge beteiligt sind; damit steht in Übereinstimmung, daß die Hapteren nach Behandlung mit Ammonoxalat (das durch die Bindung von $Ca^{2+}$ die Haftpunkte im molekularen Netzwerk von Pektinen und sauren Hemisubstanzen sprengt und dadurch diese Polysaccharide löslich macht) unverändert erscheinen, Polyuronide irgendeiner Art in den Hapteren mithin keine Rolle spielen. Auch Kallose konnte weder durch Färbung mit Resorcinblau (vgl. ESCHRICH, 1956) noch durch Fluorochromierung mit Anilinblau (CURRIER und STRUGGER, 1956) nachgewiesen werden.

Da die genannten Tests keine positiven Ergebnisse zeitigten und über die chemische Zusammensetzung der A-Schichte keinen Aufschluß brachten, wurde die stufenweise Laugen-Extraktion auf die Hapteren angewendet (vgl. dazu BOROUGHS und BONNER, 1953; JERMYN und ISHERWOOD, 1956; BURSTRÖM, 1958; BISHOP, BAILEY und SETTERFIELD, 1958; JENSEN, 1960; JENSEN und ASHTON, 1960), wobei die von JENSEN (1960) angegebene Vorschrift befolgt wurde. Es zeigte sich dabei, daß durch 4%ige Natronlauge, die bei Zimmertemperatur Hemicellulosen engerer Definition löst, in den Hapteren kein merklicher Massenverlust eintritt. Dagegen nimmt ihre Dichte in über 10%iger NaOH fast schlagartig beträchtlich ab, so daß der bisher infolge von Inversion negative Phasenkontrast in einen positiven umschlägt. Dies deutet auf das Vorhandensein sog. nicht-cellulosischer Polysaccharide (NCP) hin, die unter solchen Umständen löslich werden, während Cellulose selbst zwar quillt, sich aber nicht löst. Zur Sicherung dieser Vermutung wurde mit Hilfe der Perjodsäure-SCHIFF-(PAS-)Reaktion geprüft, ob die A-Schicht überhaupt aus Kohlenhydraten aufgebaut ist. Diese Reaktion, die bekanntlich auf alle — auch in Polysaccharidmoleküle eingebaute — Hexosen und Pentosen sowie die entsprechenden Uronsäuren anspricht, war — ausgeführt nach der Vorschrift von HOTCHKISS (1948) — zunächst nur schwach, auch in der C-Schichte, die ja nachweislich Cellulose enthält. Wurde nun aber die Einwirkungszeit der Perjodsäure verlängert (bis zu drei Stunden), um auch bei der anzunehmenden Maskierung der Kohlenhydrate durch Inkrustation oder Akkrustation (Hautschicht!) die Reaktion zu erzwingen, so waren tatsächlich C- und A-Schichte

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

leuchtend rot gefärbt. Nun ist allerdings die PAS-Reaktion nach den Untersuchungen von LEBLOND und seinen Mitarbeitern (vgl. dazu im ganzen PEARSE, 1961) insoweit nicht streng spezifisch, als sie verständlicherweise auch Muco- und Glycoproteine anzeigt. Daher wurden die Hapteren noch auf einen eventuellen Proteingehalt geprüft; erwartungsgemäß[1] war aber die Xanthoproteinreaktion, die auf die zyklischen Aminosäuren (darunter das ubiquitäre Tryptophan) anspricht, völlig negativ, und auch die Unlöslichkeit der A-Schichte bei kräftiger Oxydation (Chlorbleiche, vgl. ERDTMAN, 1954, S. 29) zeigt, daß Proteine in den Hapteren nicht vorkommen.

Die bisher kaum untersuchten NCP spielen demnach in den Sporenhapteren von *Equisetum* eine beträchtliche Rolle; JENSEN (1960) hat das Gleiche für die Zellwände in der *Allium*-Wurzel nachgewiesen und festgestellt (l. c., S. 295): "The considerable shrinkage of the cell diameter after the removal of the noncellulosic polysaccharides may indicate that the cellulose microfibrils are actually under tension." Dies dürfte auch für die Hapteren zutreffen, denn die durch NaOH-Extraktion entstehenden „Residualhapteren", die nur noch aus der Cellulose der C-Schichte und der Hapterenhaut bestehen, sind häufig geschrumpft oder zerknittert und lassen die ursprüngliche Form der Hapteren oft nur noch mühsam erkennen. Es fällt auch auf, daß die positive Doppelbrechung der Reste der C-Schicht in den Residualhapteren relativ schwach ist, was zum Teil wohl auf eine Desorientierung der Cellulose-Mikrofibrillen zurückgeht; daß diese andererseits keine vollständige ist, beweist neben der Restdoppelbrechung auch der starke positive Dichroismus der Residualhapteren.

Um den Mengenanteil zu bestimmen, den diese NCP in den Hapteren erreichen, wurden interferenzmikroskopische Messungen ausgeführt. Dabei wurde das von J. DYSON konstruierte Gerät der COOKE, THROUGHTON und SIMMS Ltd. verwendet, bei dem Strahlteilung und -vereinigung nicht durch doppelbrechende Kristallplatten, sondern durch halbdurchlässig verspiegelte Glasflächen erreicht wird, so daß eine Störung der Messung durch die kräftige opt. Anisotropie der Objekte nicht zu befürchten war. Als interferometrischer Gangunterschied erscheint dabei das Produkt aus Objektdicke in Durchstrahlungsrichtung und relativer opt. Dichte, d. h. Differenz der Brechungsindizes von Struktur und umgebendem Medium.

Flachsichten nativer Hapteren ergeben interferometrische Gangunterschiede in Höhe von etwa 350 nm, die entsprechenden Ansichten von Residualhapteren nur zirka 140 nm; aus dieser Verminderung der interferometrischen Gangunterschiede kann auf einen entsprechenden Verlust an Trockenmasse geschlossen werden, da auch diesem entweder eine Abnahme der Objektdicke oder der rel. opt. Dichte

[1] Die Annahme, Protein könnte am Aufbau der Hapteren beteiligt sein, war von vornherein unwahrscheinlich, da es sich hier um echte Faserproteine handeln müßte, die sonst im Pflanzenreich noch nirgends nachgewiesen worden sind, wenn man von einigen speziellen Bildungen absieht, wie den Cilien und den Protoplasmafibrillen, die JAROSCH im Characeen-Plasma fand (1958).

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

entspricht (vgl. BARER, 1952; DAVIES und WILKINS, 1952; HALE, 1958). Man muß allerdings noch die Schrumpfung in Rechnung stellen, welche die Hapteren bei der Laugenextraktion erfahren und welche infolge der Dichtezunahme, die sie bewirkt, das Ausmaß des Trockenmasse-Verlustes etwas zu gering erscheinen läßt. Entsprechende Abschätzungen ergeben letzten Endes, daß die Residualhapteren höchstens noch ein Drittel der Masse der nativen Hapteren enthalten. —

Nicht uninteressant ist auch die Interferometrie nativer Hapteren in Seitenansicht, die den zweischichtigen Bau wiederum klar erkennen läßt; dabei kommt der höhere interferometrische Gangunterschied der A-Schichte zu (zwischen 600 und 700 nm bei Beobachtung in Wasser oder Methanol), während die C-Schichte unter diesen Bedingungen Gangunterschiede von nur etwa 400 nm erreicht, Endplättchen in Aufsicht solche von zirka 100 nm. Die polarisationsoptisch vermeßbaren Gangunterschiede, die das Produkt von Objektdicke und opt. Anisotropie darstellen, sind dagegen in der C-Schichte am höchsten und fallen in der A-Schichte gegen außen hin kontinuierlich ab; dies ist wohl als Ausdruck der besonders starken Anisotropie der Cellulose (etwa $7.10^{-2}$, vgl. FREY-WYSSLING, 1959, S. 227) zu werten, die ausschließlich in der C-Schichte lokalisiert ist.

Residualhapteren lassen sich auch durch konzentrierte Lösungen von $ZnCl_2$ herstellen (25 g $ZnCl_2$ sicc. in 10 ml Wasser). An ihnen ist — wie nach Laugenextraktion — wenigstens jener Teil der Hapterenhaut gut erhalten, der der C-Schichte anliegt; diese Hautreste erweisen sich jetzt als deutlich negativ doppelbrechend. In Chlorzinkjod unterbleibt infolge eines noch unbekannten Stabilisierungseffektes die Extraktion der NCP.

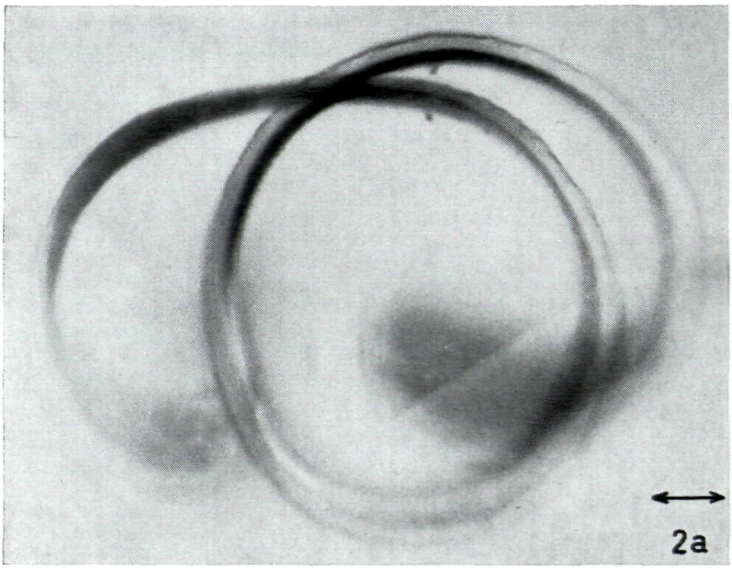
In 40%iger Chromsäure lösen sich die Hapteren relativ rasch völlig auf. Dabei bleibt die Cellulose der C-Schicht am längsten erhalten; während der Auflösung der A-Schichte, die mit starker Quellung verbunden ist, treten vorübergehend negativ doppelbrechende, sehr zarte, fädige Strukturen auf (abgeplatzte und aufgerollte Hautstücke?).

Über die Eigenschaften der A-Schichte und damit der NCP konnte noch folgendes ermittelt werden: Ihre Reißfestigkeit ist erwartungsgemäß gering verglichen mit jener der Gerüstsubstanz; daher bricht beim Knicken nativer Hapteren stets zuerst die A-Schichte, während die C-Schicht oft noch den Zusammenhalt an der Knickstelle gewährleistet (SANIO hatte bereits 1856 über entsprechende Beobachtungen berichtet). In Cuoxam löst sich nicht nur die Cellulose der C-Schicht, sondern auch die gesamte A-Schicht sofort auf[1]: es bleiben krümelige Reste der Hapterenhautschicht zurück, deren negative Doppelbrechung wiederum klar beobachtet werden kann. Durch diese Löslichkeit in Cuoxam unterscheiden sich die NCP deutlich von den Hemisubstanzen und den Pektinen, die in Cuoxam infolge einer Stabilisierung und auch Vermehrung der Haftpunkte ungelöst bleiben.

[1] Dieser Lösungseffekt der A-Schicht im stark ammoniakalischen SCHWEIZER-Reagens entspricht nicht der Auflösung in starker NaOH, da selbst in konzentriertem (etwa 25%igem) Ammoniak keine Auflösung erfolgt.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at





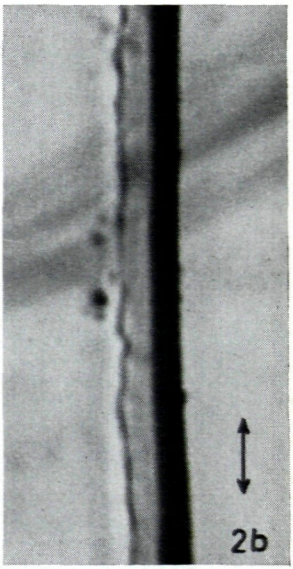
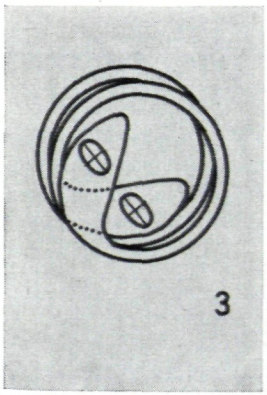
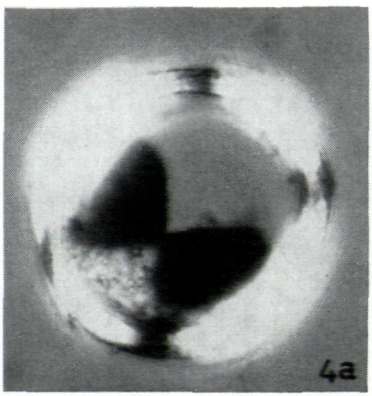




Abb. 2: Hapteren in Chlorzinkjod; die Tensoren geben die Lichtschwingungsrichtung an, a — losgerissene Haptere eingekrümmt, dichroitische C-Schichte an der Innenseite. 1100:1. b — Zweischichtigkeit der Haptere, 2200:1.



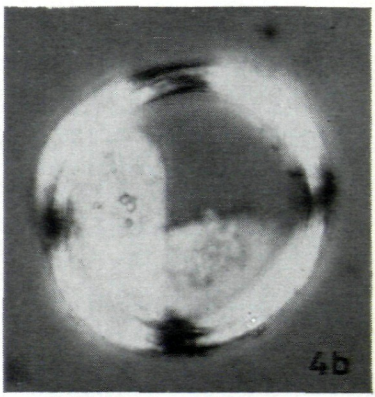




Abb. 3: Schiefe Auslöschung der Endplättchen einer losgerissenen Haptere; zugleich Schema für Abb. 4.

Abb. 4: Die beiden Endplättchen einer losgerissenen und in Wasser eingekrümmten Haptere liegen in der Bildebene senkrecht zueinander; dennoch läßt sich der von ihnen erzeugte Gangunterschied infolge der schiefen Auslöschung zugleich kompensieren (a; b — Additionslage des BRACE-KÖHLER-Kompensators); die Plättchen erscheinen daher gleichzeitig dunkel oder aufgehellt. 900:1.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

TAFEL IV

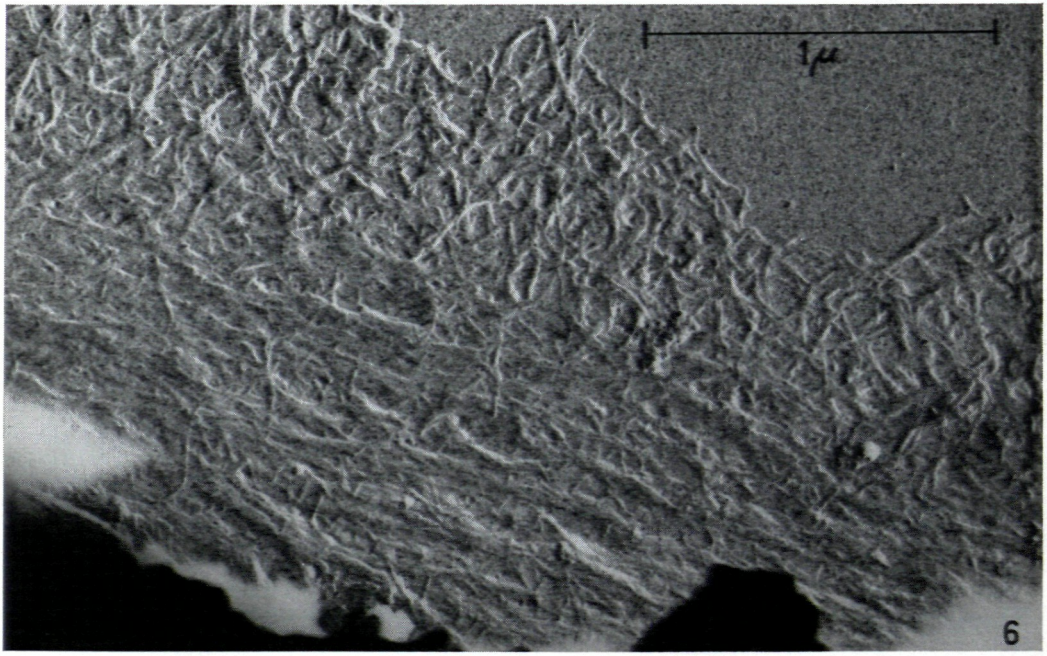



Abb. 6: Cellulose in Residualhapteren. Elektronenmikrogramm, Beschattung mit Au-Pd.

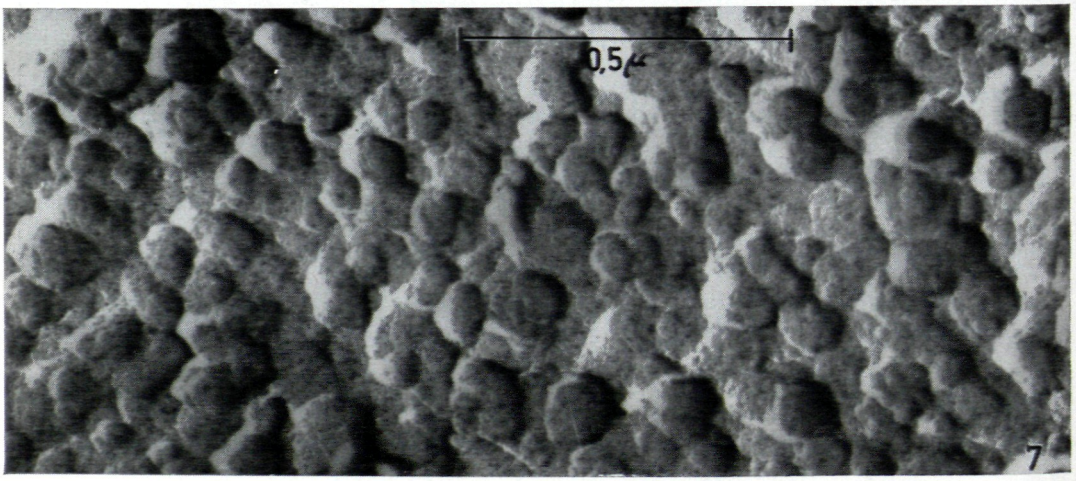
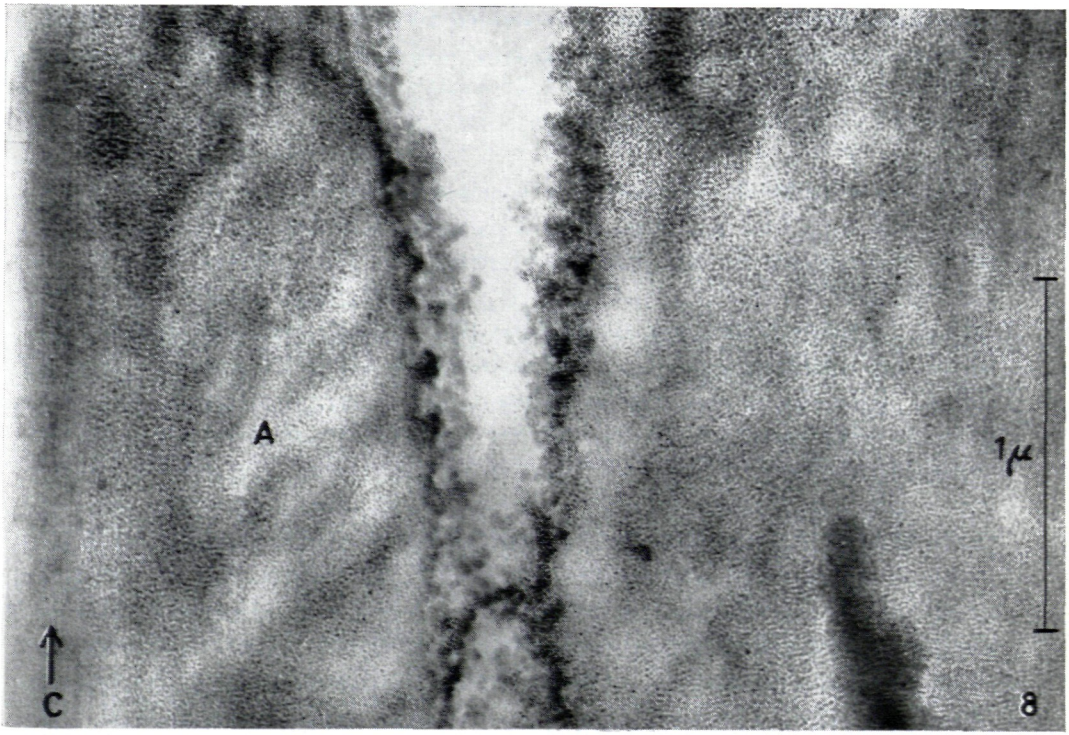
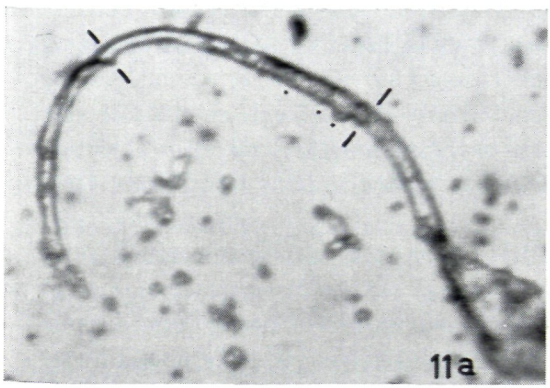



Abb. 7: Residualhapteren, Hautschichte. Elektronenmikrogramm, Beschattung mit Au-Pd.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at





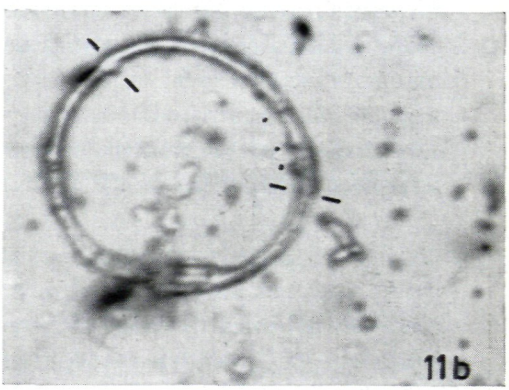




Abb. 8: Ultradünnschnitt durch zwei Hapteren (Elektronenmikrogramm; Einbettung der Hapteren in Araldit; Kontrastierung mit Pb nach KARNOVSKY). Im linken Hapteren-Anschnitt ist außer Haut und A-Schichte auch die C-Schichte im Schnitt getroffen (Längstextur in Pfeilrichtung). In den A-Schichten sind stellenweise Bündel paralleler Leptonen erkennbar.

Abb. 11: Aufnahmen des gleichen Hapteren-Bruchstückes in trockener (a) und feuchter (b) Luft, 780:1. Entsprechende Stellen der Hapterenoberfläche sind in beiden Bildern markiert. Die schlechte Auflösung der Bilder ist darauf zurückzuführen, daß sie ohne Deckglas aufgenommen werden mußten.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Insgesamt ergibt sich folgende vorläufige Übersicht über die Eigenschaften der NCP, welche die A-Schichte der *Equisetum*-Hapteren aufbauen: Ihre (wahrscheinlich positive) Doppelbrechung, die Löslichkeit in Cuoxam und der Mangel an sauren Gruppen stellen sie in die Nähe der Cellulose; von dieser unterscheiden sie sich aber durch die Unfähigkeit, Einschlußverbindungen mit Jod zu bilden, durch ihre Löslichkeit in konzentrierten Lösungen von $ZnCl_2$ und NaOH und vielleicht auch die leichtere Auflösung in Chromsäure, sowie die geringere mechanische Festigkeit der von ihnen aufgebauten Strukturen.

Die elektronenmikroskopische Untersuchung bestätigte wesentliche Züge des bereits ermittelten Bildes vom Hapterenbau. Für die Präparation wurde der Umstand benutzt, daß die Hapteren durch kräftiges Schütteln oder vorsichtiges Reiben (etwa durch leichte Bewegung einer Sporensuspension im BRAUN-MELSUNGEN-Homogenisator) von den Sporen losgerissen und durch Differentialzentrifugierung bei zirka 600 g (also noch mit der Handzentrifuge) von ihnen abgesondert werden können; die Sporen sedimentieren als relativ schwere, kugelige Teilchen rasch zu einem tiefgrünen Bodensatz, auf dem sich die Hapteren später als weiße Schicht absetzen. So kann man mit einfachen Mitteln eine Hapterensuspension gewinnen, die lediglich noch durch abgerissene Mittelhäute verunreinigt ist.

Native Hapteren sind im Totalpräparat undurchstrahlbar; dies war nach ihren Abmessungen nicht anders zu erwarten und bestätigt die alte Regel, daß nur Strukturen mit positivem Phasenkontrast durchstrahlbar sind (SITTE, 1954). Immerhin ergab sich bei der Beobachtung der unter diesen Umständen im Elektronenmikroskop resultierenden Schattenbilder, daß die Oberfläche der Hapteren rauh ist, zumal über der A-Schicht. Residualhapteren sind entsprechend ihrem positiven Phasenkontrast durchstrahlbar und zeigten im beschatteten Präparat erwartungsgemäß die Mikrofibrillen der Cellulose (Abb. 6) und Hautreste mit amorphscholliger Oberfläche (Abb. 7). Leider war die Untersuchung der NCP in beschatteten Präparaten nicht möglich, da eine Cellulose entsprechender Aktivität (Maskierung!) und zugleich Spezifität nicht zur Verfügung stand; so kann vorerst nicht einmal die entscheidende Frage beantwortet werden, wieweit etwa auch die NCP ein Substrat für hochgereinigte Cellulose sind.

Die Untersuchung der Hapteren in Ultradünnschnitten war wenig erfolgreich. Nach Einbettung in Plexiglas sind die C-Schichten von den von mir und FALK (1960) beschriebenen Artefizierungen in sehr starkem Ausmaß betroffen. Andererseits dringt Araldit in das dicht umhäutete Hapterenmaterial kaum ein, so daß die Ausbeute an brauchbaren Schnitten nur gering war. Diese ergaben immerhin, daß Hapterenhaut, C- und A-Schicht nicht scharf gegeneinander abgesetzt sind, bestätigte die exzentrische Lage der Cellulose in den Hapteren und zeigten bei Kontrastierung mit Blei nach der Methode von KARNOVSKY (1962), daß die A-Schichte einen im Vergleich zur C-Schicht weniger geordneten Feinbau besitzt (Abb. 8).

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

## Die Bewegung der Hapteren

Die Beobachtung der Hapterenbewegung erfolgte an deckglaslosen Trockenpräparaten, die durch Aufstreuen von Sporenpulver auf einen mit einer dünnen Schichte von Glyceringelatine überzogenen Objektträger erhalten wurden; bei trockener Luft können die chastischen Bewegungen der Hapteren während der Beobachtung mit starken Trockenobjektiven durch Anhauchen wiederholt ausgelöst werden.

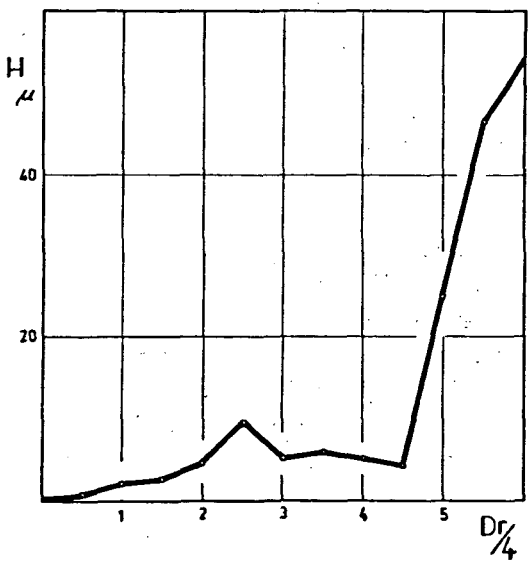



Abb. 9: Diagraphische Darstellung der Bewegung eines Hapteren-Endplättchens in Luft. Ordinate: Hebung (H); Abszisse: Drehbewegung in Viertel drehungen (Dr/4) bei abnehmender Luftfeuchtigkeit. Die starke, mit Torsionen verbundene Hebung setzt erst nach etwa einer vollen Umdrehung des Endplättchens ein.

Die vollständige Bewegung einer Haptere vom eingekrümmten (feuchten) zum überdrehten (trockenen) Zustand verläuft in zwei Phasen: Zunächst wird vor allem der Durchmesser der Z-Schraube, in der die Hapterenarme die Spore umschließen, vergrößert, ohne daß wesentliche Torsionen auftreten; die Endplättchen umkreisen während dieser ersten Phase also die Spore in zunehmender Entfernung, wobei ihre Drehbewegung vorerst ungefähr in einer Ebene erfolgt, so daß sie eine Spirale beschreiben. Bei weiter abnehmender Luftfeuchtigkeit im Objektbereich treten dann ziemlich unvermittelt Torsionen an den Hapteren auf, sie überdrehen sich zu S-Schrauben, und die Endplättchen verlassen die Ebene, in der sie sich bislang im wesentlichen bewegt hatten (2. Phase). Man kann den Bewegungsablauf dadurch quantitativ erfassen, daß man die Drehbewegung eines Hapterenplättchens in Beziehung setzt zu seiner Hebung über die Ebene der anfänglich beschriebenen Spiralbahn; im entsprechenden Diagramm der gesamten xerochastischen Bewegung (Abb. 9) treten die beiden Phasen deutlich hervor: In der ersten ist die Hebung des Endplättchens — bezogen auf seine Drehung — unbedeutend, in der zweiten tritt dagegen die Drehung zurück und die Hebung (verbunden mit einer Torsion des Hapterenarmes) dominiert.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Bei erneutem Anhauchen wird die Bewegung rückläufig, wobei dieselben Stadien in umgekehrter Reihenfolge durchlaufen werden — eine hysteretische Verschiebung von Hebung und Drehung tritt dabei nicht auf. Allerdings besteht dennoch die Möglichkeit einer gewissen Hysterese in der Abhängigkeit der Bewegung von der Luftfeuchtigkeit; diese Frage wurde jedoch nicht geprüft.

Es ist nun anzunehmen, daß den beiden Phasen der Hapterenbewegung verschiedene Mechanismen zu Grunde liegen; in der ersten Phase verhält sich die Haptere wie ein Doppelfolienhygrometer, während in der zweiten offensichtlich noch zusätzliche Torsionskräfte wirksam werden, deren Zustandekommen gesondert zu diskutieren ist.

Zunächst gilt es also, wenigstens die formale Seite der Bewegung in der ersten Phase abzuklären. In der Einleitung wurde die einzige bisher klar formulierte Hypothese zur Erklärung der Hapterenbewegung zitiert; man sieht leicht, daß sich diese Hypothese auf Vorstellungen vom Hapterenbau stützte, die nach den hier mitgeteilten Befunden nicht zutreffen. Durch diese Befunde, welche die von SANIO vor über hundert Jahren erhobenen im wesentlichen bestätigen, wird die Deutung der Drehbewegung erleichtert, da jede Haptere als zweischichtiges Gebilde durchaus einem Torsionshygrometer entspricht[1], was man von einer nach HANNIG's Vorstellungen aufgebauten Haptere nicht behaupten kann. Somit erhebt sich jetzt aber noch die Frage, welche der beiden Schichten die Quellschicht ist und welche das Widerlager bildet. Zur Beantwortung sind zwei verschiedene Annahmen möglich: Entweder gibt die C-Schicht das Widerlager ab und die Quellung der A-Schichte bestimmt den Krümmungsgrad der Haptere; oder aber die A-Schichte fungiert als Widerlager, die C-Schichte müßte sich in diesem Falle bei zunehmendem Wassergehalt verkürzen. Die erste Annahme ist von vornherein wahrscheinlicher als die zweite; denn einerseits quillt Cellulose nach dem Gegenmicelldehnungssatz (ZIEGENSPECK, 1948; vgl. auch BAILEY, 1940) stets quer zur Verlaufsrichtung der Mikrofibrillen, weil Wassereinlagerung die Länge gestreckter Hauptvalenzketten verständlicherweise nicht beeinflussen kann; da nun im Falle der Hapteren die Cellulose Längstextur aufweist, ist es nicht wahrscheinlich, daß die C-Schichte Längenänderungen in Abhängigkeit vom Quellungsgrad erleidet. Andererseits ist es noch weniger vorstellbar, daß sich die C-Schichte bei zunehmendem Wassergehalt, also steigender Quellung, verkürzen könnte; man kann zwar Modelle angeben, die dieser Forderung genügen würden (vgl. z. B. Abb. 10), doch scheint ein entsprechender Fall bei hygroskopischen Bewegungen von Pflanzen bisher nicht gefunden worden zu sein.

---

[1] Dieser Konsequenz seiner Beobachtungen war sich CARL SANIO durchaus bewußt; er schrieb 1857 (S. 665): „Die Zusammensetzung der Elateren aus zwei optisch wie chemisch verschiedenen, mechanisch trennbaren Schichten... gibt uns ein Mittel in die Hand, die sonst rätselhafte Geradestreckung der Fasern beim Trockenwerden zu erklären. Nimmt man nemlich an, daß sich die äußere Schicht beim Trockenwerden stärker zusammenzieht, als die innere, so muß das Band nothwendig gerade werden."

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Immerhin mußte versucht werden, auf Grund entsprechender Beobachtungen die vorhin gestellte Alternative zu entscheiden: Kommt also das Einkrümmen der Hapteren bei zunehmender Feuchtigkeit durch eine Streckung der A-Schicht (C-Schicht als Widerlager), oder durch eine Verkürzung der C-Schicht (A-Schicht als Widerlager) zustande?

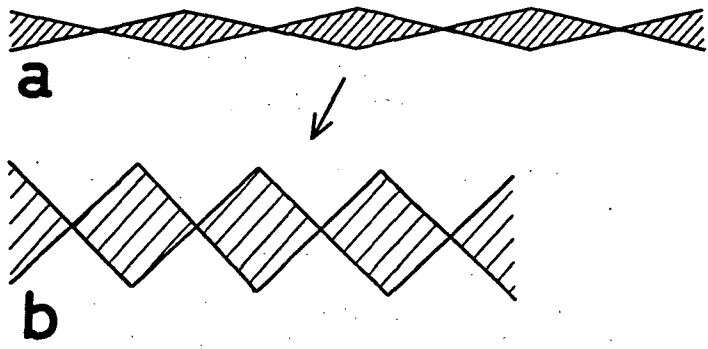



Abb. 10: Schematische Darstellung eines Modelles, das sich bei zunehmender Quellung einer Füllmasse (schraffiert) verkürzt: Die steile „Schraubentextur" (a) wird dabei in eine weniger steile (b) übergeführt.

Glücklicherweise haften an der Oberfläche nativer Hapteren Kugeln mit Durchmessern von etwa 0,4—1 $\mu$, die schon von den älteren Autoren immer wieder beobachtet worden waren, und als Markierung bestimmter Stellen der Hapterenoberfläche dienen können (wie weiland SACHS' Tuschemarken an Wurzelspitzen). Bei der Vermessung entsprechender Aufnahmen (vgl. z. B. Abb. 11a, b) ergab sich eindeutig, daß — entsprechend der oben geäußerten Erwartung — die C-Schichte als Widerlager, die A-Schichte als Quellmembran fungiert. Somit bestimmen im wesentlichen Änderungen des Quellungsgrades der NCP die Drehbewegung der Hapteren in der ersten Phase.

Wesentlich schwieriger ist es, den Torsionen der zweiten Bewegungsphase eine begründete Deutung zu geben. In dieser Phase werden nach den Beobachtungen zusätzliche Scherkräfte schräg zur Hapteren-Längsachse wirksam und es liegt nahe, ihr Auftreten mit der einzigen an den Hapteren beobachtbaren Schrägstrukturen in Zusammenhang zu bringen, den Kerben in der „äußeren" Hautschicht. Dabei bietet sich folgende Hypothese an: Die Hapterenhaut, die den Bewegungsablauf in der ersten Phase der Xerochasie nicht wesentlich beeinflußt und daher in feuchtem Zustand gallerartig-geschmeidig und flexibel sein dürfte, wird bei zunehmendem Wasserverlust durch Entquellung verfestigt und elastisch-spröde; die weitere Bewegung der Hapteren wird nunmehr also von der Hautschicht mitbestimmt, wobei die starr gewordenen flachen Stege zwischen den Kerben auf der Außenseite nicht mehr wesentlich verformt werden können und die dünneren Kerben selbst als schräge Scharniere fungieren. Die Richtigkeit dieser Vorstellung zunächst vorausgesetzt, müssen die Hapteren, wie man es tatsächlich beobachtet, bei der

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Überdrehung in trockener Luft ein steiles Schraubenband bilden; man kann sich das leicht an einem entsprechenden Modell (etwa einem Lederband mit schrägen, starren Beschlägen) veranschaulichen (Abb. 12): Beim Zusammendrehen kann nur ein Schraubenband entstehen, nicht etwa eine flache Rolle (Spirale). Man sieht auch leicht, daß nur dann die Beschläge ihrerseits nicht auf Torsion beansprucht werden,

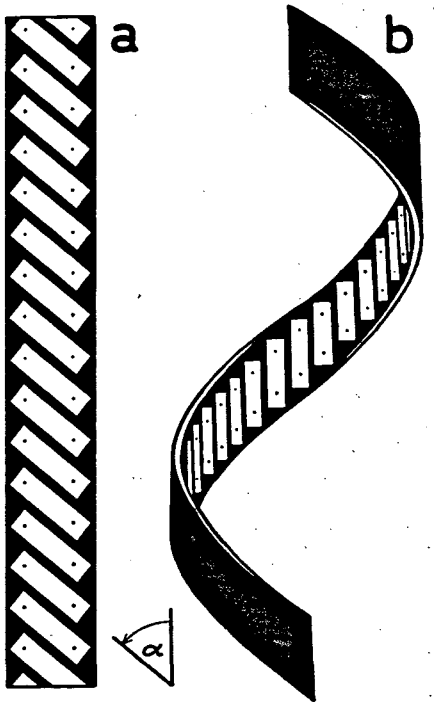



Abb. 12: Ein Band mit schräg stehenden, starren Elementen (a) läßt sich nicht zu einer Spirale, sondern zu einer Schraube eindrehen (b). Der Steigungswinkel dieser Schraube entspricht dabei jenem Winkel, den die starren Elemente mit der Längs achsedes Bandes bilden. Dargestellt sind S-Band und S-Schraube, wie sie auch bei (trockenen) Hapteren vorliegen.

wenn der Steigungswinkel dieser Schraube mit dem Winkel übereinstimmt, den die Beschläge mit der Längsachse des Lederbandes einschließen ($\alpha$ in Abb. 12). Diese formale Forderung der gegebenen Hypothese läßt sich an den Hapteren leicht prüfen: Der entsprechende Winkel der Kerben mit der Längsachse beträgt, wie bereits erwähnt, meist etwa 40° (der kleinste vermessene Winkel war 33°, der größte 44°); die Steigungswinkel der überdrehten, steilen S-Schrauben von Hapteren in trockener Luft liegen im gleichen Bereich, so daß sich in dieser Hinsicht kein Widerspruch zur dargelegten Hypothese ergibt. Desgleichen entspricht es ihr, daß die Hapteren unter den oben dargestellten morphologischen Gegebenheiten bei Überdrehung aus den im feuchten (ursprünglichen) Zustand vorliegenden Z-Schrauben in S-Schrauben umschnappen. Doch sind damit nur zwei formale Erfordernisse der vorgebrachten Hypothese erfüllt; ob sie wirklich zutrifft, kann nur durch direkte Messungen der Verformbarkeit bzw. Festigkeit der Hautschichte bei verschiedener Luftfeuchtigkeit geprüft werden. —

Für künftige Untersuchungen an Sporenhapteren von *Equisetum* sind damit einige Wege bereits vorgezeichnet. Neben der Überprüfung der hier vorgetragenen

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

Hypothese über das Zustandekommen der Torsionsbewegungen wird vor allem der submikroskopische und molekulare Bau der A-Schichte abzuklären sein; die Hapteren stellen dabei ein ausnehmend günstiges Objekt vor, da in ihnen die NCP, die weder den Gerüst-, noch den Grundsubstanzen zuzurechnen sind, eine massive Schichte bilden — ein bisher solitärer Fall. Schließlich wird man die verfeinerten Vorstellungen vom Bau der Hapteren aus entsprechenden Neu-Untersuchungen ihrer Entwicklung herzuleiten haben.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, für die besonders gedankt sei.

## SUMMARY

The morphology, chemical composition, and movement of elaters of the spores in *Equisetum arvense* L. were investigated by several methods including polarizing microscopy, interference microscopy, and electron microscopy. The following results were obtained:

1. The elaters exhibit a z-helix in the wet state, and an s-helix in the dry state.
2. Each elater contains two layers surrounded by a thin coating. One of these two layers contains cellulose with longitudinal microfibrils ("C-layer"). The other ("A-layer") is composed of noncellulosic polysaccharides. If the elater is convoluted by moistness, the A-layer lies on the outer side, and the C-layer on the inner side.
3. The noncellulosic polysaccharides of the A-layer exhibit birefringence. Like cellulose, they are soluble in cuprammonium solution but remain uncolored in zinc chloroiodide. They dissolve in sodium hydroxide solutions with concentrations of over 10%. They constitute about 2/3 of the elaters.
4. There are two phases of movement of the elaters when passing from the wet to the dry state. In the first phase, the elaters straighten out; in the second, they undergo some oblique torsion.
5. The movement in the first phase is due to shrinkage of the A-layer, the C-layer maintaining its original lenght.
6. The torsions in the second phase are interpreted hypothetically. It is assumed that oblique incisions, which can be observed in the coating sheath the elaters over the A-layer, cause these torsions to occur by acting as hinged joints at which the layer folds preferentially.

### Literaturverzeichnis

BAILEY, I. W. (1940): The walls of plant cells. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. **14**, 31—43.
BARER, R. (1952): Interference microscopy and mass determination. Nature **169**, 366.
BISHOP, C. T., S. T. BAYLEY, and G. SETTERFIELD (1958): Chemical constitution of the primary cell walls of *Avena* coleoptiles. Plant. Physiol. **33**, 283—289.

© Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck; download unter www.biologiezentrum.at

BOROUGHS, H., and J. BONNER (1953): Effects of indoleacetic acid on metabolic pathways. Arch. Biochem. Biophys. **46**, 279—290.
BURSTRÖM, H. (1958): The influence of growth regulators on the composition of the cell wall. Fysiogr. Sällk. Forh. (Lund) **28**, 53—64.
CAMPBELL, D. H. (1905): The structure and development of mosses and ferns. 2nd Ed. New York.
CURRIER, H. B., and S. STRUGGER (1956): Aniline blue and fluorescence microscopy of callose in bulb scales of *Allium cepa* L. Protoplasma **45**, 552—559.
DAVIES, H. G., and M. H. F. WILKINS (1952): Interference microscopy and mass determination. Nature **169**, 541.
ERDTMAN, G. (1954): An introduction to pollen analysis. Waltham and Stockholm.
ESCHRICH, W. (1956): Kallose (Ein kritischer Sammelbericht). Protoplasma **47**, 487—530.
FREY-WYSSLING, A. (1935): Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin (vgl. S. 42).
— (1959): Die pflanzliche Zellwand. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
v. GUTTENBERG, H. (1926): Die Bewegungsgewebe. In K. LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie, **5**. Berlin (vgl. bes. S. 58f.).
HALE, A. J. (1958): The interference microscope in biological research. Edinburgh and London.
HANNIG, E. (1911): Über die Bedeutung der Periplasmodien, I. Flora, N.F. **2**, 209—242.
HOTCHKISS, R. D. (1948): A microchemical reaction resulting in the staining of polysaccharide structures in fixed tissue preparations. Arch. Biochem. **16**, 131—141.
KARNOVSKY, M. J. (1961): Simple methods for "staining with lead" at high pH in electron microscopy. J. Biochem. Biophys. Cytol. **11**, 729—732.
JAROSCH, R. (1958): Die Protoplasmafibrillen der Characeen. Protoplasma **50**, 93—108.
JENSEN, W. A. (1960): The composition of the developing primary wall in onion root tip cells. II. Cytochemical localization. Amer. J. Bot. **47**, 287—295.
— and Mary ASHTON (1960): Composition of developing primary walls in onion root tip cells. I. Quantitative analyses. Plant Physiol. **35**, 313—323.
JERMYN, M. A., and F. A. ISHERWOOD (1956): Change in the cell wall of the pear during ripening. Biochem. J. **64**, 123—132.
LECLERC DU SABLON (1885): Recherches sur la dissémination des spores chez les cryptogames vasculaires. Ann. Sci. nat. Bot., Sér. VII, **2**, 5—27.
v. MOHL, H. (1845): Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen.
PEARSE, A. G. E. (1961): Histochemistry, Theoretical and Applied. Neudruck der 2. Aufl. London (vgl. S. 231ff.).
PRINGSHEIM, N. (1853): Notiz über die Schleuderer von *Equisetum*. Bot. Ztg. **11**, 241—244.
ROELOFSEN, P. A. (1959): The Plant Cell-wall. In K. LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Bd. **III/4**. Berlin.
SANIO, C. (1856): Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Sporen von *Equisetum palustre*. Bot. Ztg. **14**, 177—185, sowie 193—200.
— (1857): Einige weitere Bemerkungen über die Sporenentwicklung bei den Equiseten. Bot. Ztg. **15**, 657—671.
SCHLEIDEN, M. J. (1843): Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, II. Bd. Leipzig.
SITTE, P. (1954): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Zellwand-Feinbau höherer Pflanzen. Diss. Innsbruck (vgl. S. 10).
— und H. FALK (1961): Artefakte in pflanzlichen Zellwänden durch Methacrylat-Einbettung. Z. wiss. Mikrosk. **65**, 26—30.
STRAKA, H. (1962): Nicht durch Reize ausgelöste Bewegungen. In W. RUHLAND, Handb. d. Pflanzenphysiologie, Bd. **17/2**. Berlin-Göttingen-Heidelberg (vgl. bes. S. 737).
STRASBURGER, E. (1882): Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena (vgl. S. 135).
— (1907): Apogamie bei *Marsilia*. Flora **97**, 123—191 (vgl. S. 181).
ZIEGENSPECK, H. (1948): Die Bedeutung des Feinbaues der pflanzlichen Zellwand für die physiologische Anatomie. Mikroskopie (Wien) **3**, 72—82.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. P. Sitte, Botan. Inst. Heidelberg.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: 53

Autor(en)/Author(s): Sitte Peter

Artikel/Article: Bau und Bewegung der Sporen-Hapteren bei Equisetum arvense L. 193-207