

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

ZUR KENNTNIS DER SAMENHAARE
VON *EPILOBIUM HIRSUTUM**

Von

FERDINAND ESCHENBECHER

Mit 3 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. Oktober 1959)

Im Rahmen einer unter der Leitung von Herrn Professor Renner ausgeführten Dissertation über die Genetik von *Epilobium hirsutum cruciatum* (ESCHENBECHER 1956) wurden auch Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang angestellt, bei denen die Frage des Übergangs von Cytoplasma aus dem Pollenschlauch in den Embryosack geprüft werden sollte. Dieser nur orientierende Versuch führte nicht zum Ziel, aber die Präparate forderten dazu heraus, die Entwicklungsgeschichte der Flughaare am Samen zu verfolgen, an denen Herr Professor Renner ursprünglich das Auftreten von Luft im Haarlumen interessierte.

Als Fixierungsmittel für die Fruchtknoten und die jungen Früchte dienten die Gemische nach BOUIN und CARNOY, mitunter auch, weil das Cytoplasma und die Plastiden berücksichtigt werden sollten, das nach REGAUD. Nach Anwendung der üblichen Paraffintechnik wurden im Winterhalbjahr 1951/52 4—10 μ dicke Mikrotomschnitte angefertigt, die — gefärbt mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und gegengefärbt mit Eosin — in Form von Dauerpräparaten während der folgenden Jahre im Botanischen Institut der Universität München bzw. ab 1956 zu Hause untersucht wurden.

Daß die Größe der Zellkerne in den Haaren im Lauf der Entwicklung zunahm, war ohne weiteres zu erkennen, und es lag nahe, nach endomitotischen Vorgängen zu suchen. Außerdem wurden das Wachstum der Haare und die Struktur der Membran des reifen Flughaares untersucht.

1. Entwicklungsgeschichte

Noch ehe das äußere Integument der anatropen Samenanlage bei *Epilobium hirsutum* das innere umwächst, heben sich am chalazalen Pol mehrere, einander direkt benachbarte Epidermiszellen durch starke Plasmavermehrung von ihren Nachbarzellen ab. Sie wachsen zunächst gleichmäßig nach allen Richtungen, wobei sie nur in seltenen Fällen noch eine Teilung erfahren; und etwa zur selben Zeit, da die Embryosackmutterzelle sich im Nucellus ausdifferenziert und teilt, wölben sich die

* Herrn Professor Dr.-Ing. F. WEINFURTNER, TH München-Weihenstephan, zu seinem 60. Geburtstag gewidmet.

Außenwände der plasmareichen Zellen papillös vor: Diese Papillen sind es, die zu den langen einzelligen Flughaaren auswachsen.

Die Ausstülpung von Außenwänden greift vom Pol her auf benachbarte Zellen über, so daß der spätere, in der Fruchtkapsel vom Scheitel des Samenkorns aus aufwärts gerichtete Haarschopf durchschnittlich aus etwa 70—80 Einzelhaaren besteht.

Der zwischen den Epidermiszellen steckende Haarfuß und der darauffolgende basale Teil des Trichoms sind zusammen auf einer 800—1000 μ langen Strecke plasmareich, solange das Haar lebt; diese Plasmamasse entnimmt aus dem Nucellus die Stoffe, deren der ganze Haarkörper zum Aufbau bedarf. Der Hauptteil des Haares besitzt nur einen dünnen Wandbelag. Die Spitzenregion endlich ist gewöhnlich in einer Ausdehnung von 200—800 μ wieder stärker mit Plasma angefüllt, das seine größte Dichte meistens in der Mitte dieser Zone, also 100—400 μ unterhalb der Haarspitze hat. Angetrocknete Überreste dieser apikalen Plasmaansammlung sind im längst abgestorbenen Samenhaar noch deutlich erkennbar.

Mit der Entwicklung der Samenanlage zu dem viel größeren Samen wird der Durchmesser im Fuß und in bescheidenerem Ausmaß in der gesamten basalen Region vergrößert. Das ausgewachsene Haar verjüngt sich dadurch von der Basis gegen die Mitte zu stärker, während im übrigen, größeren Teil seine konische Gestalt kaum auffällt. Eine Unterbrechung erfährt die allmähliche Verjüngung des Haares dort, wo das apikale Plasma am dichtesten ist. Der Durchmesser des Haares ist hier häufig bis zu einem Drittel kleiner als in dem darauffolgenden terminalen Bereich, und aus der Verteilung des Plasmas ist zu schließen, daß das Haar vorzugsweise in dieser verengten Zone knapp unterhalb der Spitze wächst.

Die Ausweitung des Haarkörpers wird durch Substanzeinlagerung in die Primärwand bestritten, die nicht an Dicke einbüßt.

Aus einem Vergleich von Haarzellen verschiedener Entwicklungsstadien geht hervor, daß ihr Längen- und Dickenwachstum nicht synchron verlaufen. Die von der Haarzelle zu bewältigende Streckung kann mit ihrer intensiven Dehnung, besonders im basalen Bereich, nicht Schritt halten. Sie dauert daher noch längere Zeit an, nachdem der endgültige Durchmesser der Haarzelle (basal 30—50 μ) bereits erreicht ist. Die Streckung der Haare ist schließlich so ergiebig (maximale Länge 12000—13000 μ), daß der Schopf eines Samens sich an bis zu 9 darüberstehenden Samen vorbeischiebt; die obersten Schöpfe wachsen in den von Samenanlagen freien obersten Teil des Fruchtknotens hinein.

Obwohl das Samenkorn als Ernährungsbasis für das Flughaar dient, scheint das letztere auch nach einer vorzeitigen Unterbrechung der Samenentwicklung noch eine Weile weiterzuwachsen.

Das Längenwachstum der Haare wird größtenteils von einer $0,2-0,3\mu$ dicken Primärwand bestritten, der außen eine dünne Cuticula aufgelagert ist. Erst wenn basal der endgültige Haardurchmesser erreicht ist, setzt im plasmareichen unteren Haarteil ein sekundäres Dickenwachstum ein.

Von der gleichmäßigen Celluloseanlagerung im Haarfuß bleiben nur rundliche oder auch spaltenförmige (bis 4μ breite) Tüpfel ausgespart, durch die die Protoplasten der Flughaare miteinander kommunizieren. Im darüberstehenden größeren Teil des basalen Haarkörpers wird das

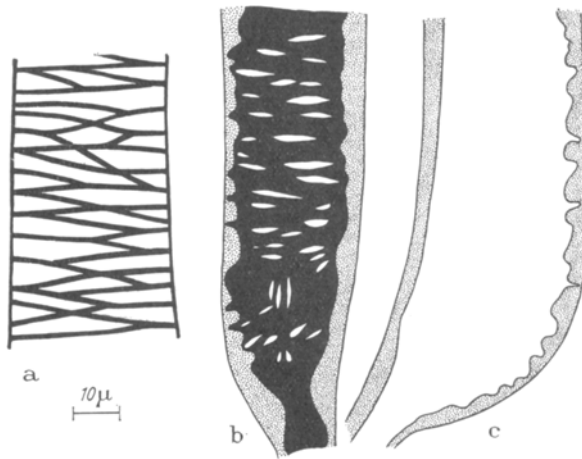


Abb. 1a—c. Längsschnitte durch den Basalteil von Flughaaren. a Verdickungsleisten (frühes Stadium des sekundären Dickenwachstums). b Ausgewachsenes, aber dünneres Haar; Verdickungsleisten zur Sekundärwand verwachsen. c Ausgewachsenes Flughaar; im Schopf peripher inseriert, dadurch deutlicherer Unterschied zwischen Innen- (linke Seite) und Außenflanke (rechte Haarseite)

sekundäre Wandmaterial in querverlaufenden, netzförmig angeordneten Cellulosespangen angelagert (Abb. 1a). Indem sich diese vergrößern, nähern sie sich einander und wachsen gleichzeitig in das Zellumen hinein. Die zwischen den Membranspangen befindlichen, nicht verstärkten Wandpartien schrumpfen dadurch zu schmalen Querspalten in der Sekundärwand zusammen, die auch im ausgewachsenen Haar vielfach noch bis zur Primärwand heranreichen (Abb. 1b). Ihre stärkste Ausprägung erfährt diese Struktur auf der der Schopfaußenseite zugekehrten Haarwand, während auf der Innenseite des Haares, die zum Schopfzentrum hin orientiert ist, die ursprünglich angelegten Membranspangen schließlich so weitgehend miteinander verwachsen, daß die Grenzfläche Sekundärwand/Zellumen annähernd glatt wird (Abb. 1c). Der morphologische Unterschied zwischen den beiden gegenüberliegenden Wandflächen im Basalteil des Haares ist um so deutlicher, je peripherer das Haar im Schopf inseriert ist.

Gegen Ende der Zellstreckung greift das Appositionswachstum auch auf den mittleren und oberen Haarbereich über. Die gleichmäßige Anlagerung der Wandsubstanz führt apikal zu einer Membrandicke von nur 2,0—2,5 μ gegenüber einer basalen Wandstärke von 6—8 μ .

Die Primärwand der Flughaare ist querstrukturiert; aber wie bei den Baumwollhaaren (WERGIN 1943) ist die negative Doppelbrechung (in bezug auf die Haarachse) schon vor der sekundären Wandverdickung nur schwach erkennbar. Nach Einsetzen des Dickenwachstums wird sie allmählich völlig überlagert durch die positive Anisotropie der größtenteils längsmicellierten Sekundärmembran. Nur an der Haarbasis ist ein schmaler Querstreifen optisch isotrop; auf die Folienstruktur dieser Zone weisen bereits die rundlichen Tüpfel, ganz besonders aber die ungleiche Anordnung der schon erwähnten Spalten (Abb. 1b) hin (vgl. HABERLANDT 1924). Weiterhin sind auf der Außenflanke (etwa $\frac{3}{5}$ des Haarumfangs) des basalen Bereichs, eben dort, wo der spangenförmige Ursprung der sekundären Wandschichten immer erkennbar ist, die Micelle der Sekundärwand senkrecht zur Wachstumsrichtung der Haarzelle orientiert: Die Sekundärwand weist hier wie die Primärwand Röhrenstruktur auf.

Nach Abschluß des Dickenwachstums stirbt das Samenhaar ab. Schon vor der Öffnung der Fruchtkapsel ist sein Lumen mit Gas gefüllt (RENNER 1959).

Wie schon HILDEBRAND (1872) berichtet, sind die ausgewachsenen Haare eines Schopfes je zur Hälfte in einer Rinne der links und einer solchen der rechts von den Samen stehenden Fruchtklappe eingeklemmt. Mit dem Aufspringen der Frucht werden die Haare durch die sich langsam nach außen zurückbiegenden vier Klappen der Kapsel auseinandergezogen, bis schließlich die Haarspitzen aus den Rinnen frei werden und die abstehenden Haare als Gleitvorrichtung das Fortfliegen des Samens ermöglichen.

Daß sich die Flughaare auch durch ungleiche Verkürzung ihrer gegenüberliegenden Wände abspreizen können, vermerkt HILDEBRAND (1872) am Rande. Auch RENNER (1909) erwähnt den Bewegungsmechanismus der Flughaare von *Epilobium* und reiht diese in die Gruppe der selber hygroskopisch krümmungsfähigen Haare ein. Tatsächlich sind die Schrumpfsachsen der Innen- und Außenflanke der Samenhaare infolge der unterschiedlichen submikroskopischen Struktur gekreuzt. Beim Austrocknen verkürzt sich praktisch nur die Außenflanke in ihrem querstrukturierten basalen Teil, so daß sich das Haar nach außen krümmt. Bei Imbibition mit Wasser ist der Vorgang rückläufig. Eine relative Luftfeuchtigkeit von etwa 95% kann die Bewegung nicht auslösen.

2. Das Wachstum des Zellkerns

a) **Rhythmisches Kernwachstum.** Es wurden 167 Kerne in verschiedenenaltigen Samenhaaren und zum Vergleich 30 Kerne aus den beiden Integumenten und dem Nucellus der Samenanlagen ausgemessen. Die Kerne wurden bei 1500facher Vergrößerung (Ölimmersion $100\times$ und Okular $15\times$) und verlängertem Tubus mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates 3000fach vergrößert gezeichnet.

Die Kerne der Integumente und des Nucellus sind annähernd kugelig, ihr Volumen ist deshalb leicht zu berechnen. Auch die Kerne der Epidermiszellen, die zu den Samenhaaren auswachsen, sind anfangs rund, und erst im Lauf der Haarentwicklung werden sie oval bis spindelförmig, selten zylindrisch (vgl. Abb. 2). Das oft ziemlich unregelmäßig gestaltete Bild ihrer medianen Längsschnitte wurde mit Hilfe transparenten Millimeterpapiers in 1 mm lange Stücke zerlegt, die Breite jeder Zone gemessen, das Volumen des ganzen vergrößerten Kerns als Summe der Scheibchen gewonnen. Division dieser Werte durch $3^3 = 27$ ergab das Volumen in μ^3 mit einer für unsern Zweck wohl genügenden Genauigkeit.

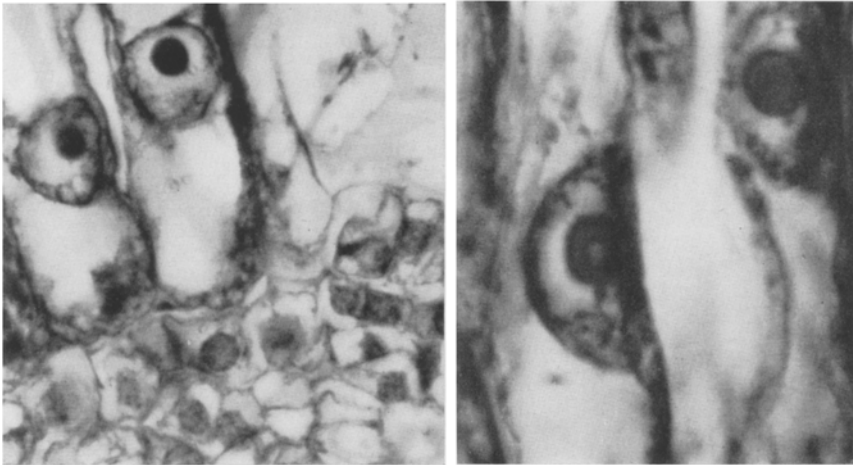
Für 15 Kerne aus den Integumenten und dem Nucellus wurde im Durchschnitt ein Volumen von $18,61 \mu^3$ errechnet, für eine weitere Gruppe von 13 Kernen war das Mittel $27,15 \mu^3$. Vereinzelte Werte reichten bis zu $50 \mu^3$.

Der kleinste Kern einer am Anfang ihrer Entwicklung zum Samenhaar stehenden chalazalen Epidermiszelle besaß gleichfalls ein Volumen von $18,6 \mu^3$. In den übrigen Kernen des gleichen Entwicklungsstadiums betrug das Mittel $29,61 \mu^3$. Hierbei handelt es sich offenbar um das präendomitotische Stadium, über das TSCHERMAK-WOESS u. HASITSCHKA (1953) und STEFFEN (1955) berichten, und es ist anzunehmen, daß die gleich großen Integument- und Nucelluskerns sich ebenfalls auf dem Weg zur Polyploidisierung befanden.

Angenommen, die Vergrößerung der Haarkerne im Lauf der Entwicklung beruhe auf Polyploidisierung, so war das entsprechende Verhalten der Kerne doch nicht zu verfolgen. Wohl führten die Kernvorgänge zur Ausbildung typischer Sammelchromocentren, wie sie erstmals GEITLER (1941) bei *Lupinus polyphyllus* vorfand, aber eine Abgrenzung endomitotischer Kernstadien auf Grund eines Phasenwechsels dieser Endochromocentren war in den vorliegenden Präparaten nicht möglich, und so blieb nichts anderes übrig, als die ausgemessenen Kerne in Gruppen einzuteilen, die mit einer endomitotischen Vervielfachung der Chromosomenzahl in Verbindung zu bringen sind (Abb. 3).

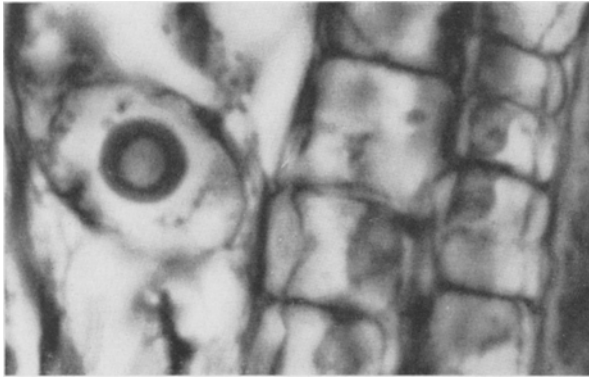
Aus der Häufigkeit der einzelnen Kernvolumina ergeben sich zunächst einige Dichtemittel, so bei 56, 104, 136, 153, 173, 198, 326 und $558 \mu^3$. Welche von diesen ein bestimmtes Stadium der endomitotischen Polyploidisierung verkörpern, kann nur unter Berücksichtigung der Ver-

größerungsfaktoren zwischen den einzelnen Maxima entschieden werden. Unter Zugrundelegung des Dichtemittels bei $55,6 \mu^3$ kommen hierfür nur die Kerne mit einem Volumen von rd. 104, 198, 326 und $558 \mu^3$ in Betracht,



a

b



c

Abb. 2 a—c. Endopolyploide Haarkerne. a Frühes Stadium der Haarentwicklung. Kerne (etwa 16 n) aus dem Haarfuß ausgewandert. Ihre Nucleoli haben die Größe der Chalazakerne erreicht, Vergr. 1230 \times . b Der rechte Haarkern wahrscheinlich 32ploid. Sammelchromocentren und besonders SAT-Endochromocentrum gut sichtbar (auch im Kern links). Vacuolisierte Nucleoli stark vergrößert. c 64ploider Haarkern; neben ihm die beiden Integumente einer benachbart liegenden Samenanlage (Kerngröße!),

Abb. 2 b, c Vergr. 1970 \times

und sie gehören wohl dem 4-, 8-, 16-, 32- und 64ploiden Interphasestadium an, wenn man sie mit den normalen diploiden Kernen ($M = 18,6 \mu^3$) und jenen des vermutlich präendomitotischen Stadiums ($29,61 \mu^3$) vergleicht. Zwischen den genannten Maxima liegen noch solche von

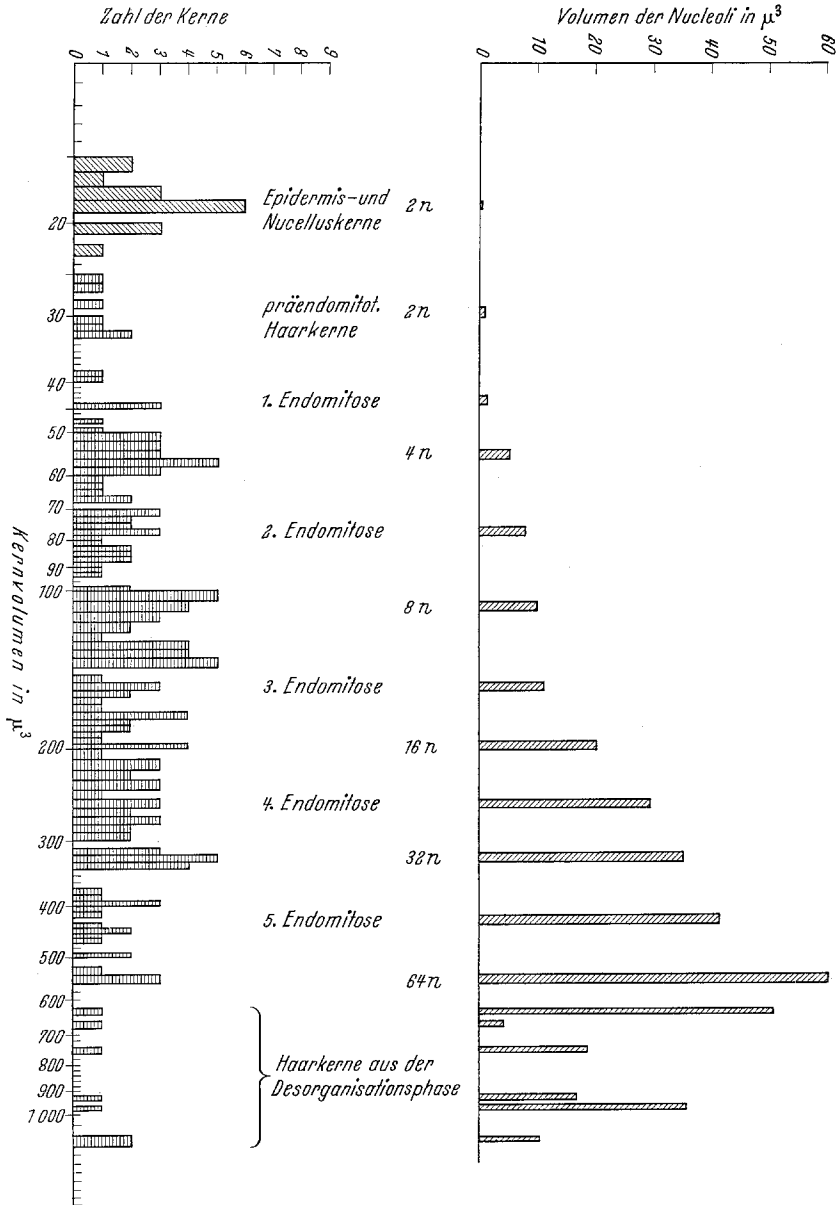


Abb. 3. Links: Verteilung der Haarkerne nach ihrem Volumen. Rechts: Durchschnittliche Größe der Nucleoli in den einzelnen Kernstadien. Die Volumina der Nucleoli aus den stark hydratisierten Kernen sind einzeln angegeben

meist geringerem Ausmaß. Diese werden fraglos von Kernen gebildet, die sich auf dem Weg zur nächsthöheren Polyploidiestufe befinden.

Die genaue Berechnung der verschiedenen Mittelwerte, sowohl der Interphase- als auch der endomitotischen Kerne, stößt auf Schwierigkeiten, weil sich ihre Verteilungskurven gewöhnlich überschneiden. Die Zuordnung von Kernen, die zwischen zwei Gesamtheiten liegen, wurde daher nur nach der jeweiligen Häufigkeit der zwei verschiedenen Phänotypen entschieden (WELCH 1939). Die danach sich ergebenden Mittelwerte für die einzelnen Kernstadien und deren Größenverhältnisse sind in Tabelle 1 wiedergegeben.

Tabelle 1. *Kernvolumina*

	Zahl der Kerne	M-Wert in μ^3	M-Wert bezogen auf		Vergrößerungsfaktor	Prophasischer Zuwachs in %
			Interphase-kern	Epidermis- und Nucelluskern		
Epidermis- und Nucelluskern (2n)	16	18,61		1,00		
Endomitose:						
Interphase (2n)	7	29,61	1,00	1,59	1,00	
1. Endomitose . .	6	43,27				52,48
Interphase (4n)	20	55,64	1,88	2,99	1,88	
2. Endomitose . .	24	78,58				44,51
Interphase (8n)	16	107,18	3,62	5,76	1,93	
3. Endomitose . .	29	148,91				47,31
Interphase (16n)	8	195,39	6,60	10,50	1,82	
4. Endomitose . .	21	251,93				43,44
Interphase (32n)	12	325,55	10,99	17,49	1,67	
5. Endomitose . .	14	430,47				48,04
Interphase (64n)	4	543,95	18,37	29,23	1,67	

Problematisch ist der Charakter der Kerne, deren Volumen noch größer ist als das der 64ploidigen. Der größte von ihnen hat mit $1135 \mu^3$ sogar mehr als den doppelten Inhalt der 64ploidigen Haarkerne ($M=543,95 \mu^3$), und er ist 61mal so groß wie normal diploide Kerne der Samenepidermis ($M=18,61 \mu^3$). Man könnte zunächst versucht sein, auch diese Volumenzunahme noch mit endomitotischen Vorgängen in Verbindung zu bringen, wenn nicht ihre Strukturlosigkeit — Chromocentren fehlen völlig — zu denken gäbe. An allen bisher untersuchten Objekten wurde, wenigstens postendomitotisch, eine Hydratation beobachtet, und es scheint, daß auch die über das Maß der 64ploidigen Kerne hinaus fortschreitende Volumenzunahme der Riesenkern allein auf einer solchen nichtprotoplasmatischen Substanzeinlagerung beruht. Den wichtigsten Hinweis für diese Annahme liefert das Nucleolenwachstum.

b) Nucleolenwachstum. STEFFEN (1955) hat in einer eigenen Untersuchung die Größenzunahme der Nucleoli in endomitotischen Kernen genau verfolgt und dabei der gegenseitigen Abhängigkeit des Kern- und Nucleoluswachstums sein besonderes Augenmerk geschenkt. Er konnte wie alle anderen Autoren einen engen Zusammenhang zwischen den Endomitoseerscheinungen und der Vermehrung der Nucleolarsubstanz feststellen.

Tabelle 2. *Nucleolusvolumina*

	Zahl der Nucleoli	M-Wert in μ^3	M-Wert bezogen auf		Vergrößerungsfaktor	Prophasischer Zuwachs in %
			Nucleoli in Interphasekernen	Nucleoli in Epidermis- und Nucelluskernen		
Epidermis- und Nucelluskern (2n)	16	0,40		1,00		
Endomitose:						
Interphase (2n)	7	0,97	1,00	2,43	1,00	
1. Endomitose . .	6	1,48				
Interphase (4n)	20	5,34	5,51	13,35	5,51	11,67
2. Endomitose . .	24	8,10				
Interphase (8n)	16	10,09	10,40	25,23	1,89	58,11
3. Endomitose . .	29	11,37				
Interphase (16n)	8	20,43	21,06	51,08	2,02	12,38
4. Endomitose . .	21	29,64				
Interphase (32n)	11	35,45	36,55	88,63	1,74	61,32
5. Endomitose . .	14	41,62				
Interphase (64n)	3	56,43	58,18	141,08	1,59	29,41

Auch in den polyploiden Kernen der Flughaare von *Epilobium* ist ein starkes Anwachsen der Kernkörperchen zu beobachten, und die Vermehrung der Nucleolarsubstanz ist noch intensiver als das Kernwachstum selber (Tabelle 2).

In unseren Mikrotomschnitten betrug das Volumen der Nucleolen von diploiden Epidermis- und Nucelluskernen im Durchschnitt $0,4 \mu^3$, bei den im Mittel auf $27,15 \mu^3$ angewachsenen Epidermiskernen $0,5 \mu^3$. Ebenso groß ($0,5 \mu^3$) war auch der Nucleolus in dem kleinsten Haarkern ($18,6 \mu^3$), während sein Volumen in der Gruppe der präendomitotischen Samenhaarkerne ($29,61 \mu^3$) auf $0,97 \mu^3$ angestiegen war und im 4n-Stadium bereits mehr als die 13fache Größe der Kernkörperchen in den Epidermiszellen erreichte. Bis zum 8n- bzw. 16n-Stadium nimmt das Nucleolusvolumen abermals um rd. 100% zu und steigt schließlich in den 64ploiden Haarkernen bei zuletzt geringeren Vergrößerungsfaktoren auf

58,18 μ^3 , das ist das 141fache Volumen der Nucleoli in den diploiden Epidermiskernen; das größte hatte gar ein Volumen von 87,0 μ^3 .

Beachtung verdient das Verhalten der Nucleoli in den Haarkernen, deren Volumen größer ist als das eines 64ploiden Kerns. Mit dem weiteren Größenzuwachs werden die Umriss- und Innenstrukturen der Kerne undeutlicher, und die sich scharf abhebende Nucleolarsubstanz schrumpft mehr und mehr (Abb. 3), bis schließlich in älteren Stadien vom Kern lediglich der Nucleolus übrig ist, dessen Volumen in den beobachteten Fällen 1,7—7,0 μ^3 ausmachte.

Selten treten in den Nucleolen tetraploider Kerne stark lichtbrechende und unregelmäßig geformte Vacuolen auf, die von den 16n-Kernen ab häufiger werden und schließlich fast allen Nucleoli der höher polyploiden Kerne eigen sind (Abb. 2 b, c), vielfach sogar in der Mehrzahl. Das Gesamtvolumen dieser Vacuolen ist allerdings, wie schon STEFFEN (1955) bemerkt, recht gering im Verhältnis zur Größe der Kernkörperchen — gewöhnlich weit unter 10% derselben; es wurde aber dennoch bei allen Nucleoli vom Volumen abgezogen. In den schrumpfenden Nucleolen der hydratisierten Kerne (Volumen $> 600 \mu^3$) schwinden die Vacuolen allmählich, und so waren die Kernkörperchen unserer vier größten Haarkerne mit mehr als 900 μ^3 Inhalt wieder vacuolenfrei.

e) Das Verhalten des Haarkerns im Vergleich zur Samenentwicklung.

Die endomitotische Polyploidisierung der Haarkerne setzt in einem frühen Stadium der Samenentwicklung ein. Schon bevor die chalazalen Epidermiszellen, die zu den Samenhaaren auswachsen, sich vorstülpen, wächst in mehreren von ihnen das Kernvolumen; dies trifft sich zeitlich mit dem Eintritt der Embryosackmutterzelle in die Reduktionsteilung. Wenn dann im Nucellus die vier Makrosporen vorliegen, sind die Haarkerne vielfach schon tetra- bzw. octoploid. Ist in den Samen der Eiapparat fertig ausgebildet bzw. sind nach erfolgter Befruchtung bereits Proembryonen sichtbar, so liegen in den Flughaaren 16ploide Kerne ebenso vor wie Riesenkerne, deren Volumen nach Erreichen des 64n-Stadiums (Kernvolumen etwa 544 μ^3) durch Hydratation zusätzlich auf das Doppelte, z. B. 1135 μ^3 , angewachsen ist. In diesem Zustand haben die Kerne längst ihre endgültige Lage in der Haarzelle eingenommen. Mit der schlauchförmigen Entwicklung der jungen Haarzellen verlassen sie nämlich sehr bald ihre ursprünglich basale Position und wandern aus dem Epidermisniveau aus, wobei sie ihre anfangs kugelige Gestalt verlieren und oval bis spindelförmig werden. Schließlich gewinnen die Kerne von der Haarbasis einen Abstand von 150—350 μ , das entspricht zu diesem Zeitpunkt einer halben bis ganzen Samenkornlänge. Aus dieser immer noch basalen Lage steuern sie das Zellgeschehen, bis sich ihrer eine zunehmende Degeneration bemächtigt: Während die Embryonen 64- bis 256zellig sind (selten früher), werden die Umriss- und stark

hydratisierten Haarkerne allmählich undeutlich, und bald sind außer den stark geschrumpften, nunmehr vacuolenfreien Nucleoli keinerlei Innenstrukturen mehr erkennbar. Vereinzelt können zwar noch 200—700 μ^3 große Kerne beobachtet werden, aber schließlich bilden die geschwundenen Nucleoli die einzigen Überreste der hochpolyploiden Haarkerne; ihre Lage gegenüber den intakten Kernen ist unverändert. Die weitere Entwicklung der Flughaare vollzieht sich in Abwesenheit auch von Kernresten.

Im Vorbeigehen mag darauf hingewiesen sein, daß nach KOWALEWITZ (1956) die Rhaphidenschläuche von *Epilobium* und *Oenothera*, die 1 bzw. 1,4 mm lang werden, ihre Differenzierung mit einer Teilung des Zellkerns einleiten. Die gepaarten Kerne sind doppelt so groß wie die der Epidermiszellen, um ein Drittel größer als die des Mesophylls, Polyploidie scheint nicht vorzuliegen.

Zusammenfassung

Die Bildung der einzelligen Flughaare am chalazalen Pol der *Epilobium*-Samen setzt etwa dann ein, wenn im Nucellus die Reduktionsteilung abläuft. Sie ist unabhängig von der Differenzierung des Eiapparates und wird ebensowenig durch die spätere Embryoentwicklung beeinflusst. Wie die normal entwickelten Flughaare an tauben Samen zeigen, verläuft ihr Wachstum selbst nach einem etwaigen Ausbleiben der Befruchtung normal; nur eine Unterbrechung der Samenbildung selber hat durch das Versiegen des Nahrungsstromes einen vorzeitigen Stillstand des Haarwachstums zur Folge. Wenn die reife Fruchtkapsel aufspringt, sind die Samenhaare längst abgestorben; ihr Lumen ist mit Gas gefüllt.

Die Hauptstreckungszone der rasch wachsenden Samenhaare liegt knapp unterhalb der Haarspitze. Das sekundäre Dickenwachstum äußert sich im unteren Haarteil zunächst in der Bildung von querverlaufenden Cellulosespangen, die erst allmählich miteinander verwachsen zur Sekundärwand; deren Außenfläche ist auch im ausgewachsenen Zustand von Querspalteln vielfach durchsetzt (Abb. 1 b, c).

Die Primärwand der Flughaare ist ringstrukturiert. Die mächtige Sekundärmembran zeigt weitgehend Faserstruktur; nur in dem basalen, von Querspalteln durchbrochenen Teil der Außenflanke sind die Micelle wie in der Primärwand ringförmig angeordnet. Die damit senkrecht aufeinanderstehenden Schrumpfungachsen der beiden basal gegenüberliegenden sekundären Wandschichten befähigen die toten Flughaare zu hygroskopischen Bewegungen.

Die ursprünglich kugeligen Haarkerne wandern, während sie gleichzeitig oval bis spindelförmig werden, aus dem Epidermisniveau aus, verharren aber trotz des Spitzenwachstums in der basalen Zone.

Die Rückschlüsse, die das rhythmische Kernwachstum, die Kernstrukturen und die Vergrößerung des Nucleolus in Analogie zu Objekten mit gesicherter Endomitose zulassen, berechtigen bei den Samenhaaren zur Annahme endomitotischer Vorgänge, die bis zur 64-Ploidie führen. Die Zahl der Chromocentren bleibt dabei gleich, während ihre Größe gleichsinnig mit dem Kernvolumen wächst. Die Vergrößerungsfaktoren der Kernvolumina von einem Interphasestadium zum nächsten sind: 1,88, 1,93, 1,82, 1,67, 1,67.

Das noch stärkere Wachstum des Nucleolus (Vergrößerungsfaktoren: 5,51, 1,89, 2,02, 1,74, 1,59), besonders zu Beginn der Haarentwicklung, hängt wohl mit der ergiebigen Eiweißsynthese zusammen, die mit der Vergrößerung des Haarvolumens auf mehr als das 5000fache der Haarinitialen einhergeht. Während der postendomitotischen Kernvergrößerung durch reine Kernsaftvermehrung schrumpft das Volumen des funktionslos gewordenen Nucleolus stark zusammen. Dennoch überdauert er alle anderen Strukturen der hydratisierten und in Degeneration begriffenen Kerne, ja sogar diese selber.

Herrn Professor O. Renner danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für sein reges Interesse, das er dem Fortgang der Untersuchung bekundete.

Literatur

- ESCHENBECHER, F.: Über den Erbgang der Sepaloidie bei *Epilobium*. Z. Bot. **44**, 89—108 (1956). — GEITLER, L.: Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. *Ergebn. Biol.* **18**, 1—54 (1941). — Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia*, VI C. Wien 1953. — HABERLANDT, G.: Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl., S. 514, Leipzig 1924. — HILDEBRAND, F.: Über die Entwicklung der haarigen Anhänge an Pflanzensamen. *Bot. Ztg.* **30**, 233—239, 257—270 (1872). — KOWALEWITZ, ROSE: Zur Kenntnis von *Epilobium* und *Oenothera*. 1. Über die Rhaphidenschläuche. 2. Über intergenerische Transplantation. *Planta (Berl.)* **47**, 501—509 (1956). — RENNER, O.: Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. *Flora (Jena)* **99**, 127—155 (1909). — Pro domo in Sachen Gasvacuolen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **72**, 159—165 (1959). — STEFFEN, K.: Kern- und Nucleolenwachstum bei endomitotischer Polyploidisierung. (Ein Beitrag zur karyologischen Anatomie von *Pedicularis palustris* L.) *Planta (Berl.)* **45**, 379—394 (1955). — TSCHERMAK-WOESS, E., u. G. HASITSCHKA: Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. *Chromosoma* **5**, 574—614 (1953). — WELCH, B. L.: Note on discriminant functions. *Biometrika* **31**, 218—220 (1939). — WERGLIN, W.: Über den Feinbau der Zellwände höherer Pflanzen. *Biol. Zbl.* **63**, 350—370 (1943).

Dr. FERDINAND ESCHENBECHER,
Institut für Gärungsphysiologie und Techn. Mikrobiologie
der Technischen Hochschule München-Weihenstephan