

Aus dem Forstbotanischen Institut München

ÜBER DIE ZUSAMMENSETZUNG DES „BESTÄUBUNGSTROPFENS“ UND DEN MECHANISMUS SEINER SEKRETION*

Von

HUBERT ZIEGLER

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 6. November 1958)

A. Einleitung

Auch bei den Gymnospermen liegt die Samenanlage nur in Ausnahmefällen so frei, daß der bestäubende Pollen ohne weiteres aufgefangen werden kann. Das ist z. B. bei *Saxegothaea* (NORÉN 1908, TISON 1910, LOOBY u. DOYLE 1939) und bei *Araucaria* (SCHACHT 1859, STRASBURGER 1872, BURLINGAME 1914) der Fall, wo der Nucellusscheitel das Integument durchwächst und mit Hilfe eines Sekretes die Pollen unmittelbar festhält. Im allgemeinen ist aber der Nucellus von einem Integument umgeben, das über der Nucellusspitze zu einer mehr oder weniger langen, offenen, gelegentlich gewundenen Röhre ausgezogen ist; die Gymnospermen sind „angio-nucellés“ oder „angio-sporangiés“ (MARTENS 1956). Diesen Engpaß der Integumentröhre hat der Pollen auf seinem Weg zu den Samenanlagen zu passieren.

Bedenkt man, daß z. B. bei *Ephedra helvetica* dieser Kanal etwa 1,3 mm lang und gewunden ist und sein Durchmesser an engen Stellen nur etwa 55μ beträgt, die Maße des Pollens sich aber auf $40 \times 33 \mu$, nach Abwerfen der Exine und Quellung — in Wasser — sogar auf $80 \times 30 \mu$ belaufen, so wird verständlich, warum auch die meisten „Nacktsamer“ einen speziellen Auffangmechanismus für den Pollen entwickelt haben.

Als eine derartige „funktionelle Narbe“ dient bekanntlich der Bestäubungstropfen, der zur Zeit der Bestäubung durch die Mikropyle ausgeschieden wird. Er wurde zuerst bei *Taxus* und *Juniperus* von VAUCHER (1841) entdeckt und seither bei zahlreichen anderen Gattungen (*Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Biota*, *Thujopsis*, *Libocedrus*, *Cephalotaxus*, *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Cryptomeria*, *Gingko*, *Podocarpus*, *Dioon*, *Zamia*, *Ephedra*, *Welwitschia*, *Gnetum*) von vielen Autoren (unter anderen DELPINO 1870, 1890; STRASBURGER 1871, 1872; KARSTEN 1892; JACCARD 1894; WEBBER 1901; PEARSON 1906; KIRCHNER, LOEW und SCHRÖTER 1908; CHAMBERLAIN 1909; PORSCH 1910; TISON 1910).

* Herrn Prof. Dr. O. STOCKER zum 70. Geburtstag in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

Unsicher ist bisher das Vorhandensein eines Bestäubungstropfens bei den Pinaceen; während STRASBURGER (1872, S. 267) für *Pinus pumilio* und *P. sylvestris* angibt, daß die „Zangenmikropyle“ (GOEBEL 1932) reichlich Flüssigkeit sezerniert, in der sich die herangeführten Pollen fingen, und DELPINO (1890) für alle Gymnospermen Bestäubungstropfen annimmt, weist SCHNARF (1923) darauf hin, „daß für keinen einzigen Vertreter der Familie die Ausbildung eines Bestäubungstropfens sichergestellt ist“.

Mit der chemischen Analyse der Bestäubungstropfen beschäftigten sich SCHUMANN (1902) und FUJI (1903); beide arbeiteten mit *Taxus baccata*. Während SCHUMANN infolge des negativen Ausfalls der Probe mit Fehlingscher Lösung (auch nach Invertierung mit verdünnter H_2SO_4) „mit Sicherheit“ die Abwesenheit von reduzierenden Zuckern und von Rohrzucker feststellte, erhielt FUJI eine positive Reaktion mit Fehlingscher Lösung und ebenso nach der Böttcherschen, Nylanderschen und Barfoedschen Glucosebestimmungsmethode und hält deshalb das Vorhandensein von Glucose für wahrscheinlich, wenn auch nicht für sicher.

Aus der Rötung von blauem Lackmuspapier schließen beide Autoren auf die Anwesenheit einer freien Säure, die SCHUMANN ohne Begründung „mit einiger Wahrscheinlichkeit“ für Äpfelsäure hält. Da der Tropfen mit Naphthol-Schwefelsäure eine Violettfärbung ergab und bei Verdunsten einen klaren Rückstand hinterließ, schließt SCHUMANN auf einen Pflanzenschleim, FUJI auf eine Art Gummi. Der letztgenannte Autor konnte schließlich noch zweifelsfrei Calcium „in irgendeiner Verbindung“ und eine stark reduzierende Substanz unbekannter Art nachweisen.

Die Bestäubungstropfen von *Gnetum*arten (KARSTEN 1892) und von *Ephedra campylopoda* (PORSCH 1910) sind wegen des lebhaften Ameisenbesuches zuckerverdächtig, die *Gnetum*tropfen schmecken zudem süß.

Ebenfalls nicht endgültig geklärt sind Ort und Mechanismus der Tropfenabscheidung. Während die Mehrzahl der Autoren die Nucelluspitze für das Sekretionsgewebe hält, schreibt SCHUMANN bei *Taxus* der Mikropyle diese Funktion zu, vor allem deshalb, weil er während der Zeit der Tropfenbildung „keine Spur von Flüssigkeit“ im Binnenraum der Samenanlage (über dem Nucellus-Scheitel) fand. Zumeist wird eine echte Sekretion durch drüsenartige Gewebe (mit großen Kernen und dichtem Plasma) angenommen.

Wir haben nun versucht, die Kenntnis der chemischen Zusammensetzung einiger Bestäubungstropfen und der Art ihrer Abscheidung zu erweitern.

B. Material und Methoden

Hauptuntersuchungsobjekte waren *Taxus baccata* L. (aus dem Forstbotanischen Garten Grafath und dem Botanischen Garten München-Nymphenburg) und *Ephedra helvetica* C. A. MEY. (aus der Walliser Felsenheide bei Sitten, Schweiz).

Zur Klärung der Frage nach dem Vorhandensein eines Bestäubungstropfens bei Pinaceen wurden *Picea excelsa* LK. und *Larix leptolepis* GORD. (beide aus Grafrath) herangezogen.

Während bei *Taxus* im Freien reichlich Tropfen gebildet werden, ist dies bei *Ephedra helvetica* auf dem erwähnten Fundort keineswegs der Fall, wie schon JACCARD feststellen mußte; der Verzehr durch die stets vorhandenen Ameisen läßt offenbar die Ausbildung sichtbarer Tropfen nicht zu. Erst, als wir die Pflanzen im Zimmer kultivierten (Wurzeln in Wasser), erhielten wir eine recht lebhaft Abscheidung (Abb. 1). Abgenommen wurden die Tropfen jeweils mit Glascapillaren.

Die Zucker, Aminosäuren und organischen Säuren wurden qualitativ papierchromatographisch identifiziert, und zwar auf Whatmann Nr. 1-Papier. Für die Zucker diente dabei Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5) als (absteigendes) Laufmittel, Anilinphthalat, Benzidin-Trichloressigsäure und Naphthoresorcin-Trichloressigsäure als Entwickler, für die Aminosäuren Phenol (pH 12) in der einen und Butanol-Eisessig-Wasser in der zweiten Richtung eines zweidimensionalen Chromatogramms als Trennlösungen, Ninhydrin als Entwickler, für die organischen Säuren Äthylacetat-Ameisensäure-Wasser (100:30:30; nach HETEFUSS 1954) als (aufsteigendes) Laufmittel und Anilin-Glucose-n-Butanol-Äthanol-Wasser (2:2:60:20:20) als Entwickler.

Die Peptide wurden mit 20%iger HCl im zugeschmolzenen Glasröhrchen hydrolysiert (25 Std bei 105° C), die Säure im Vakuum-Exsiccator in feste KOH absorbiert, der Rückstand mit Wasser aufgenommen und chromatographiert. Die Hydrolyse der Zucker erfolgte mit 3%iger H₂SO₄ im Wasserbad.

Die quantitative Bestimmung der reduzierenden Zucker wurde nach der Wallenfelsschen Methode der Tetrazoliumreduktion (nach PEACH u. TRACEY 1955), die des Rohrzuckers refraktometrisch und durch Ermittlung der Differenz des Reduktionsvermögens nach und vor der Inversion durchgeführt. Als Maß für die Gesamtmenge der Aminosäuren und Amide diente die quantitative Ninhydrinreaktion (vgl. ZIEGLER 1956).

Auf Äpfelsäure wurde zusätzlich mit β -Naphthol und Schwefelsäure (FEIGL 1954; S. 259), auf Citronensäure mit der Citrazinatreaktion (FEIGL; S. 261) getestet.

Die Phosphatfraktionen wurden in der üblichen Weise differenziert (vgl. ZIEGLER 1956) und photometrisch nach MARTLAND u. ROBISON (1926) bestimmt.

Da von den *Taxus*tropfen insgesamt nur 0,5 ml (etwa 8000 Tropfen), von *Ephedra* nur etwa 0,05 ml zur Verfügung standen, mußte sehr sparsam gearbeitet werden. Die quantitativen Analysen konnten deshalb nur einmalig, ohne die normalerweise durchzuführenden Kontrollmessungen, durchgeführt werden. Bei der Beurteilung ihrer Genauigkeit ist dies zu berücksichtigen.

Die Atmungsmessung erfolgte manometrisch bei 25° C. Die Objekte befanden sich auf puffergetränktem (m/60 Phosphatpuffer pH 6,6) Filtrierpapier; die Absorption des Cyanids durch die Absorptionslauge in den entsprechenden Vergiftungsversuchen wurde nach der Vorschrift von KREBS (1935) verhindert.

Beim histochemischen Nachweis der sauren Phosphatase folgten wir den Angaben von GLICK (1949); in den Kontrollen wurde das Ferment mit $1/50$ molarem KF gehemmt.



Abb. 1. Bestäubungstropfen von *Ephedra helvetica* (Abzug von Agfacolor-Umkehrfilm). Vergr. etwa 7:1

C. Ergebnisse

I. Die Zusammensetzung der Tropfen

1. *Taxus baccata*. a) *Trockengewicht*. Der Anteil des Trockengewichts am Gesamtgewicht im Bestäubungstropfen von *Taxus baccata* schwankt stark in Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit. Im wasserdampfgesättigten Raum (Blüten in Petri-Schalen auf feuchtem Filtrierpapier) bestimmten wir 5,55% (Probe von 170 Tropfen) und 7,6% (150 Tropfen), im Freien zwischen 10 und 18% (Mittel um 13%).

Tabelle 1. *Art und relative Mengen (Fleckenvergleich) der freien Aminosäuren im Bestäubungstropfen von Taxus baccata*

Glutaminsäure .	+++++
Alanin	++++
Prolin	++++
Glutamin . . .	+++
Asparaginsäure	++
Lysin	+
Tryptophan . .	+
Valin	+
Leucin	Sp.
Serin	Sp.

Tabelle 2. *Die relative Menge der Aminosäuren im Hydrolysat des Peptids (der Peptide) im Bestäubungstropfen von Taxus baccata*

Glutaminsäure .	++++
Alanin	++
Lysin	+
Asparaginsäure	+
Valin	Sp.
Leucin	Sp.

b) *Zucker*. An Zuckern ließen sich Saccharose, Glucose und Fructose nachweisen; der Gesamtanteil am Trockengewicht beträgt zwischen 70 und 81% (Mittel aller Serien 77,5%), ist also sehr erheblich. Das Gewichtsverhältnis Saccharose : freie Hexosen lag bei den einzelnen Serien verschieden. Während wir 1956 einen Wert von 1:1,54 erhielten, betrug er 1958 bei einer Probe 1:2,8 und bei einer zweiten 1:3.

Bei einer Gesamtzuckerkonzentration von 10% und einem Verhältnis Saccharose : Hexosen wie 1:3 — einem Richtwert für die natürlichen Verhältnisse — stellt der *Taxus*tropfen demnach eine etwa 0,07 molare Saccharose-, eine 0,4 molare Hexosen- und eine 0,47 molare Gesamtzuckerlösung dar. MÜLLER-STOLL (1948) hatte bei Keimungsversuchen gefunden, daß die *Taxus*-pollen in Saccharosekonzentrationen zwischen 0,05 und 0,75 Mol/Liter keimen, am

willigsten bei den schwächsten Konzentrationen (0,05, 0,1, 0,2 mol); wenn auch ein Gemisch von Saccharose mit freien Hexosen keimungsphysiologisch anders wirken mag als eine reine Saccharoselösung, so kann doch gesagt werden, daß der Zuckergehalt im Bestäubungstropfen osmotisch dem experimentell ermittelten günstigen Keimungsbereich entspricht.

c) *Phosphat*. Der Gehalt an anorganischem Phosphat lag mit 860 γ /ml (entspricht einer etwa 0,009 molaren Lösung) ungefähr in der Größenordnung der von uns früher analysierten Siebröhrensäfte, aber weit höher als in den bisher untersuchten Nektarproben (vgl. ZIEGLER 1956). Im Gegensatz zu den Siebröhrensäften und zum Nektar ist im Bestäubungstropfen von *Taxus* auch leichthydrolysierbares (7 min)

Phosphat vorhanden, und zwar 290 γ /ml. Schwerhydrolysierbares Phosphat fand sich in einer Konzentration von 85 γ /ml.

d) *Aminosäuren und Peptide.* Die quantitative Ninhydrinreaktion ergab eine Extinktion, die derjenigen von 3,4 mg Leucin/ml entsprach, also ebenfalls wieder derjenigen in den Siebröhrensäften gleicht, die der Nektarproben aber weit übertrifft. Diese relativ hohe Konzentration erlaubte denn auch trotz der geringen Gesamtsubstanzmenge eine Identifizierung der einzelnen Aminosäuren und deren relativer Menge (Tabelle 1).

Neben den freien Aminosäuren fand sich noch ein Peptid (oder mehrere Peptide desselben R_f -Wertes), dessen Hydrolyse 6 Aminosäuren ergab (Tabelle 2).

e) *Organische Säuren.* Chromatographisch und mittels der spot tests ließen sich Äpfelsäure und Citronensäure identifizieren.

f) *Vergleich mit der Zusammensetzung des Nucellusgewebes.* Aufschlußreich für ein Verständnis des Abscheidungsmechanismus und eine Beurteilung der Sekretionsleistung ist vielfach die Kenntnis der Konzentrationen- bzw. Filtrationsarbeit, für die ein Vergleich der Stoffkonzentrationen im Abscheidungsgewebe und im Sekret, in unserem Falle im Nucellus (+ Integument, das sich nicht ohne weitgehende Verletzung von Nucellus trennen läßt) und im Bestäubungstropfen, Anhaltspunkte liefern kann.

Tabelle 3 gibt einen Überblick über die gefundenen Werte.

Tabelle 3. *Vergleich der Zusammensetzung des Bestäubungstropfens und des Nucellus (+ Integument) — gemittelt aus 100 Nucelli — von *Taxus baccata**

	Bestäubungstropfen		Nucellus	
	1 Tropfen γ	mg/ml Wasser	1 Nucellus γ	mg/ml Wasser
Frischgewicht	68		420	
Wasser	59		275	
Trockengewicht	9	153	145	527
Gesamtzucker	6,25	106	23	84
Saccharose	1,55	26	8	29
Hexosen	4,70	80	15	55
Ninhydrinpositive Substanzen (umgerechnet auf Leucin)	0,2	3,4	1,1	4
Anorg. Phosphat	0,06	0,97	0,6	2,2
7 min-Phosphat	0,02	0,32	0,25	0,9
Schwerhydr. Phosphat	0,006	0,097	0,02	0,07

Zunächst fällt auf, daß im Tropfen die Konzentration der ninhydrinpositiven Substanzen und der verschiedenen Phosphatfraktionen (wie auch der Anteil des Trockengewichts am Gesamtgewicht) niedriger, die des Gesamtzuckers aber höher ist als im Nucellus. Beim Zucker liegt also zunächst der Verdacht einer aktiven Sekretion nahe.

Wenn sich innerhalb der Zucker- und Phosphatfraktionen Verschiebungen zeigen in der Richtung, daß im Bestäubungstropfen Saccharose und leichthydrolysierbares Phosphat relativ abnehmen zugunsten freier Hexosen und von anorganischem Phosphat, so deutet dies auf die Wirksamkeit einer Invertase und einer Phosphatase im Abscheidungs- und (oder) im Saft selber hin.

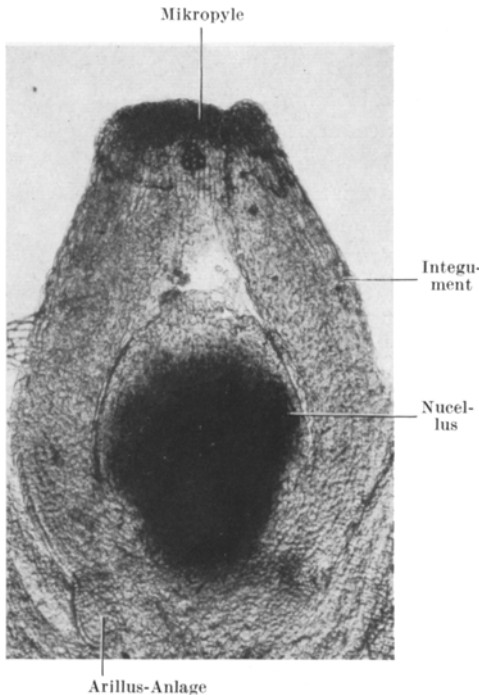


Abb. 2. Histochemischer Nachweis der saueren Phosphatase in der weiblichen Blüte (Längsschnitt) von *Taxus baccata*. Aktive Gewebe schwarz. Vergr. 30:1

Tabelle 4. Art und relative Menge (Fleckenvergleich) der freien Aminosäuren im Bestäubungstropfen von *Ephedra helvetica*

Glutamin	+++++
Glutaminsäure	++++
Threonin	++
Alanin	++
Methionin	++
Valin	+
Tyrosin	+
Glykokoll	+

Die (sauere) Phosphatase läßt sich im Nucellus histochemisch nachweisen (Abbildung 2); sie ist aber im Nucellusscheitel nicht aktiv. Das Ferment ist vielleicht auch bei der Freisetzung der Saccharose aus Saccharosephosphat bei der Rohrzuckersynthese (vgl. LELOIR u. CARDINI 1953) beteiligt,

spaltet aber bemerkenswerterweise nicht alles Esterphosphat, so daß ansehnliche Mengen in den Tropfen gelangen können.

2. *Ephedra helvetica*. Entsprechend den wesentlich geringeren verfügbaren Substanzmengen konnte die Analyse des *Ephedra*-Bestäubungstropfens nicht so weit geführt werden wie bei *Taxus*.

a) Zucker. Als einziger freier Zucker fand sich Saccharose, und zwar in einer Konzentration von etwa 25%.

b) Phosphat. Es wurde nur das Gesamtphosphat bestimmt: Auf 1 g Saccharose treffen 17 mg Phosphat, also etwas mehr als bei *Taxus*, wo auf 1 g Gesamtzucker etwa 13 mg Phosphat kamen.

Auch bei *Ephedra* läßt sich eine aktive sauerer Phosphatase histochemisch, und zwar hier speziell im Nucellusscheitel, nachweisen

(Abb. 3); es dürften demnach die Esterphosphate ebenfalls wenigstens teilweise gespalten werden.

c) *Aminosäuren*. Die Extinktion des Bestäubungstropfens in der Ninhydrinreaktion entsprach einer Leucinkonzentration von 28 γ /mg Zucker, also etwa der des *Taxustropfens* (32 γ /mg Zucker). Auch hier war eine Analyse der einzelnen Aminosäuren möglich (Tabelle 4).

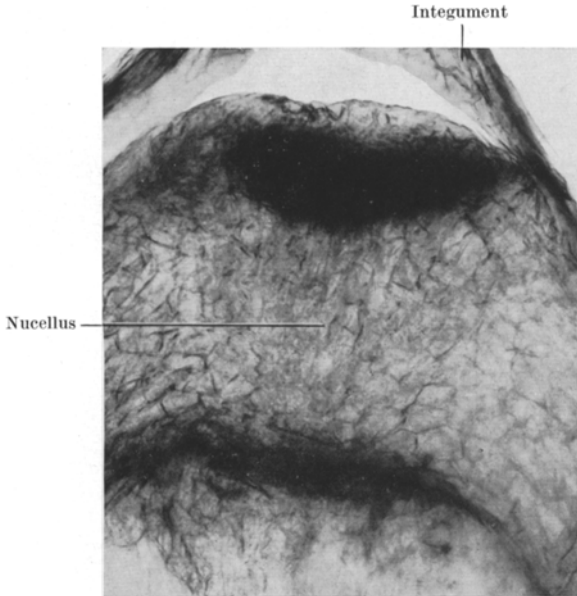


Abb. 3. Histochemischer Nachweis der saueren Phosphatase im Nucellus (Längsschnitt) von *Ephedra helvetica*. Aktives Gewebe schwarz. Vergr. 130:1

Die Peptidfraktion ergab nach der Hydrolyse Cystin, Lysin, Arginin, Asparaginsäure, Serin, Glykokoll, Glutaminsäure, Threonin, Alanin, Valin und Leucin.

II. Die Abscheidung des Bestäubungstropfens

Beim Vergleich der Konzentrationen im Nucellus und im Bestäubungstropfen von *Taxus* hatten wir gesehen, daß der Gehalt des Zuckers im Tropfen höher, der des Gesamtphosphats und der ninhydrinpositiven Substanzen niedriger liegt als im Nucellus. Man könnte demnach zunächst an ähnliche Verhältnisse denken, wie wir sie bei Nektarien gefunden haben (ZIEGLER 1956), wobei nur die „Filtrierung“ (bzw. der Grad der Rückresorption) der Stickstoff- und Phosphatfraktionen im Falle des Bestäubungstropfens weit schwächer wäre.

Handelt es sich bei der Abscheidung des Bestäubungstropfens tatsächlich — wie beim Nektar — um eine aktive Sekretion, die einen

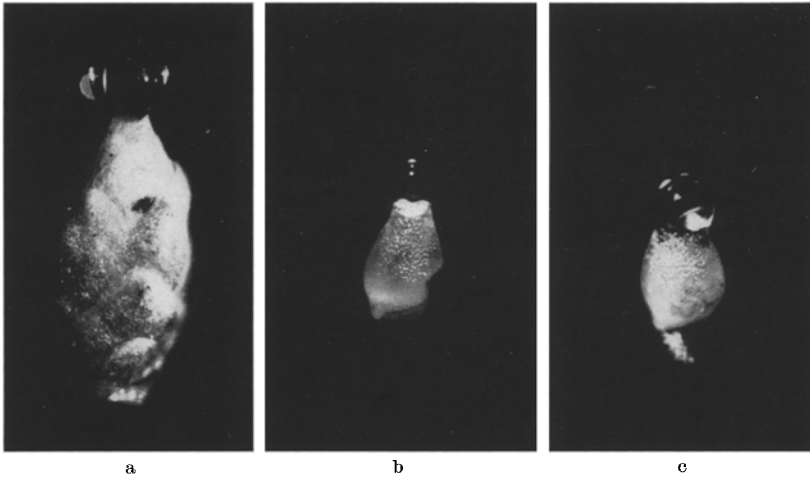


Abb. 4a—c. Bestäubungstropfen von *Taxus baccata* nach Aufenthalt der Organe in feuchter Kammer. a Weibliche Blüte. Vergr. 12:1. b Isolierter Nucellus (+ Integument). Vergr. 12:1. c Isolierter Nucellus (+ Integument) nach Amputation der Mikropyle. Vergr. 13:1

Energieaufwand erfordert und daher eine intakte Atmung zur Voraussetzung hat?

Unser Befund, wonach die isolierten weiblichen Blüten (Abb. 4a), ja sogar der freigelegte Nucellus (+ Integument, Abb. 4b) in feuchter

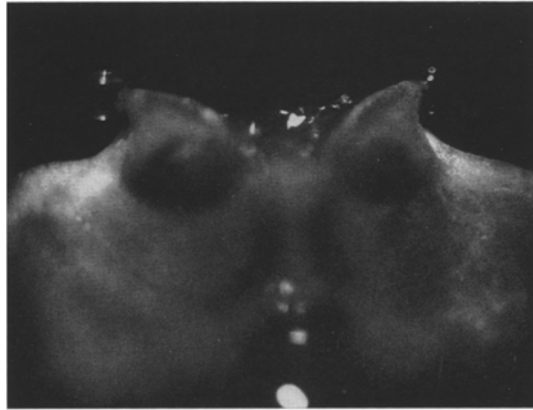


Abb. 5. Bestäubungstropfen von *Picea excelsa* (nach Verweilen der Fruchtschuppen in feuchter Atmosphäre). Vergr. 8,5:1

Kammer den Bestäubungstropfen bilden, erlaubte eine Klärung dieser Frage. Es ergab sich, daß die Nucelli die Abscheidung auch auf Medien (Agar oder puffergetränktem Filtrierpapier) fortsetzten, die $\frac{1}{50}$ molare KF- oder KCN-Lösungen enthielten, Giftkonzentrationen, die im

Warburg-Versuch die Atmung dieser Gewebe vollständig hemmten. Bei Abnahme der Tropfen von der Mikropyle wurden sie in den vergifteten Ansätzen ebenso mehrfach wieder gebildet wie in den normalen.

Die Abscheidung des *Taxus*bestäubungstropfens ist demnach kein aktiver, stoffwechselabhängiger Vorgang und insofern von der Nektarsekretion grundsätzlich verschieden. Es ist deshalb müßig, nach typischen Drüsenzellen als Orten der Sekretion zu suchen, wie dies meist getan wurde.

Auch bezüglich der Lokalisierung des Abscheidungsgewebes ließ sich bei *Taxus* leicht ein Entscheid. fällen: Da nach Amputation der Mikropylarmündung, die nach SCHUMANN den Tropfen bilden soll, die Abscheidung weitergeht (Abb. 4c), kann nur der Nucellusscheitel dafür verantwortlich sein, wie dies aus anderen — allerdings nicht zwingenden — Gründen auch verschiedentlich (vgl. FUJI 1903, TISON 1910, SCHNARF 1933) schon angenommen wurde.

Die äußersten Zellen dieses Nucellusscheitels sind nun bei *Taxus* (und den übrigen Bestäubungstropfen bildenden Gymnospermen) zur Zeit der Bestäubung aufgelöst (vgl. Abb. 2 und 3) — wie bereits STRASBURGER (1872) feststellte —, und diese Freigabe des Zellinhaltes aus dem Verband des Symplasten ist offenbar die Ursache für die Entstehung des Tropfens: Das osmotisch wirksame Material saugt Wasser an — sei es aus dem Nucellusgewebe oder aus der Atmosphäre —, und die entstandene Lösung tritt durch den Mikropylarkanal und dessen Mündung, die durch Cutinüberzüge isoliert sind, ins Freie. Dieser Vorgang ist rein physikalisch bedingt und deshalb durch Stoffwechselfgifte nicht zu hemmen.

III. Zur Frage des Bestäubungstropfens der Pinaceen

Wie bereits erwähnt, wurde bei den Pinaceen noch in keinem Falle ein Bestäubungstropfen wirklich nachgewiesen; mit seinem Fehlen soll eventuell die besondere Ausgestaltung der Mikropyle („Zangenmikropyle“) zusammenhängen (SCHNARF).

Auch wir konnten beim Zerlegen der Zapfen von *Picea* und *Larix* keine Tropfen oder Wasserfilme zwischen den „Mikropylarzangen“ finden. In wasserdampfgesättigter Atmosphäre aber zeigten die iso-

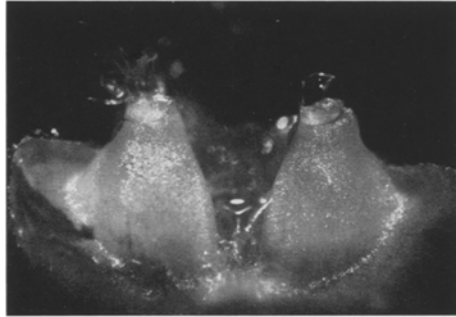


Abb. 6. Bestäubungstropfen von *Larix leptolepis* (nach Verweilen der Fruchtschuppen in feuchter Atmosphäre). Vergr. 8,5:1

lierten Fruchtschuppen eine lebhafte, nach Abnahme der Tropfen mehrfach erneuerte Tropfenbildung über die Mikropyle (Abb. 5 und 6).

Es bedarf weiterer Untersuchungen um klarzustellen, ob unter natürlichen Bedingungen von der — prinzipiell vorhandenen — Möglichkeit der Tropfenabscheidung Gebrauch gemacht wird bzw. werden kann (im wesentlichen dürfte dies eine Frage der Luftfeuchtigkeit im Innern der Zapfen zur Zeit der Bestäubung sein), und welche Stoffe sich in den Pinacentropfen finden¹.

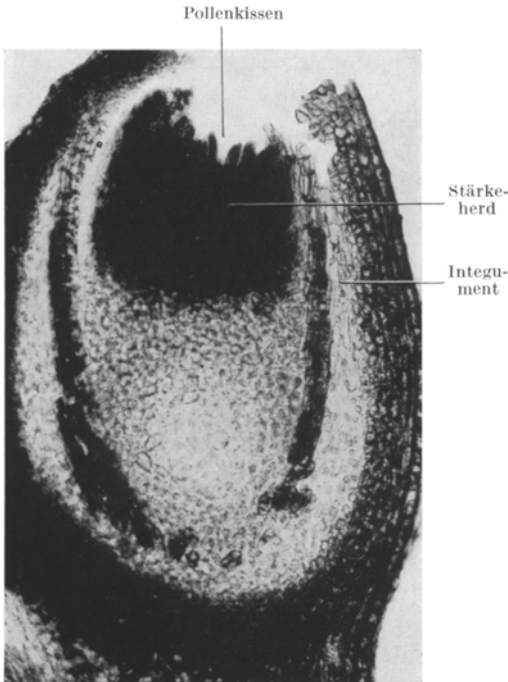


Abb. 7. „Stärkeherd“ im Nucellus von *Picea excelsa* (Längsschnitt; nach Reaktion mit Jodjodkali). Vergr. 60:1

Bemerkenswerterweise findet sich im Nucellus von *Picea* ein ähnlicher „Stärkeherd“, wie er von CHURCH (1914) für *Welwitschia mirabilis* beschrieben wurde (Abb. 7); nach CHURCH soll die Stärke als Vorrat für die Ernährung der Pollenschläuche in Betracht kommen.

D. Diskussion

Wir haben gesehen, daß der Bestäubungstropfen von *Taxus* (und vermutlich auch die der übrigen Gymnospermen) den verdünnten Inhalt einiger aufgelöster Nucelluszellen darstellt. Man sollte also erwarten, daß sich im Bestäubungstropfen dieselben Stoffe wie im Nucellus, nur

in gleichmäßig verringerter Konzentration, vorfinden. Das Stoffinventar — soweit erfaßt — stimmte bei *Taxus* im Bestäubungstropfen und im Nucellus überein, doch zeigten sich im Tropfen die Stickstoff- und Phosphatfraktion verringert, die Konzentration des Gesamtzuckers erhöht. Es dürfte dies darauf zurückzuführen sein, daß bei den Nucellusanalysen nicht nur die Gewebe der Nucellusspitze, sondern auch — und überwiegend — andere (übriger Nucellus, Integument) erfaßt werden, deren Zellsaft andere, beim Zucker vermutlich geringere, Stoffkonzen-

¹ Diese Untersuchungen wurden Mitte Mai (1958) durchgeführt, zu einem Zeitpunkt, in dem die Bestäubungszeit schon zu Ende ging und nicht mehr ausreichend Material gesammelt werden konnte.

trationen besitzt. Die Gesamtzuckerkonzentration im Zellsaft der aufgelösten Zellen könnte dann — ebenso wie der Stickstoff- und Phosphatgehalt — diejenige im Bestäubungstropfen übertreffen.

Die erhebliche Konzentration osmotisch wirksamen Materials im Bestäubungstropfen verringert den Dampfdruck des Wassers und verzögert die Verdunstung, hat also einen für die Funktion als „flüssige Narbe“ günstigen Effekt. Der Zucker speziell (vielleicht auch andere Substanzen) wirkt günstig auf die Keimung der Pollen und kann im Sonderfall (*Ephedra campylopoda*; PORSCH 1910) zur Anlockung der tierischen Bestäuber dienen.

Während bei den aufrechten, „uranotropen“ ♀ Blüten (z. B. *Ephedra*, *Juniperus*) der Pollen infolge seines höheren spezifischen Gewichtes in den Bestäubungstropfen nach unten sinkt und so auf den Nucellus-scheitel gelangt, wird er bei den hängenden, „geotropen“ ♀ Blüten (z. B. *Taxus*) erst beim Eintrocknen des Tropfens (verursacht wahrscheinlich durch Versiegen der Wassernachfuhr aus dem Nucellus) durch die Integumentröhre nach innen gezogen.

Bemerkenswerterweise finden sich im Bestäubungstropfen von *Taxus* alle die Stoffe, die bei den Archegoniaten als wirksame Chemotactica für die Spermatozoiden nachgewiesen sind: Rohrzucker (Chemotacticum bei Laubmoosen, PFEFFER 1884), Citronensäure (*Lycopodium*, BRUCHMANN 1909), Äpfelsäure (*Filicines*, *Selaginella*, PFEFFER 1884; *Equisetum*, SHIBATA 1905a, b, 1911, LIDFORSS 1905a; *Isoetes*, SHIBATA 1905d, 1911; *Salvinia*, SHIBATA 1905c, 1911) und Protein (*Marchantia*, LIDFORSS 1905b). Es darf in diesem Zusammenhang daran erinnert werden, daß — entgegen der landläufigen Darstellung — diese spezifischen Chemotactica noch in keinem einzigen Falle in den Archegonienausscheidungen nachgewiesen wurden; es wurde stets die spezifische Empfindlichkeit der reagierenden Spermatozoiden getestet. Wir vermuten, daß auch bei den Archegoniaten nicht etwa die Zusammensetzung des Archegoniumsekretes — das ja gewöhnlich aus dem Inhalt der aufgelösten Halskanalzellen besteht, ganz ähnlich wie der Bestäubungstropfen aus dem von Nucelluszellen —, sondern nur die chemotaktische Reizbarkeit der Spermatozoiden gruppenspezifisch ist. Wir werden diese Frage prüfen.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Der Bestäubungstropfen von *Taxus baccata* enthält an Zuckern Saccharose, Glucose und Fructose; die Konzentration der Aminosäuren (10 frei und 6 in einem oder mehreren Peptiden gebunden) und des Phosphats ist relativ hoch (etwa in der Größenordnung der bisher analysierten Siebröhrensäfte). Äpfelsäure und Citronensäure sind nachweisbar.

2. Im Bestäubungstropfen von *Ephedra helvetica* findet sich als einziger Zucker Saccharose; auch hier ist die Konzentration der Amino-

säuren (8 frei und 12 in einem oder mehreren Peptiden) und des Phosphats hoch.

3. Der Bestäubungstropfen von *Taxus baccata* wird auch nach völliger Hemmung der Atmung abgeschieden; es handelt sich also dabei nicht um eine aktive Sekretion. Eine Beteiligung der Mikropyle an der Abscheidung konnte ausgeschlossen werden.

4. Im wasserdampfgesättigten Raum zeigen auch Pinaceen (*Picea excelsa* und *Larix leptolepis*) einen Tropfenaustritt aus der Mikropyle; ob dieser auch unter natürlichen Bedingungen eine Rolle spielt, bleibt zu klären.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für vielfältige Unterstützung (unter anderem ein Reisestipendium) zu Dank verpflichtet; Fräulein GERTRAUD DREISBUSCH danke ich für ihre Mitarbeit.

Literatur

- BRUCHMANN, H.: Von der Chemotaxis der *Lycopodium*-Spermatozoiden. Flora (Jena) **99**, 193—202 (1909). — BURLINGAME, L. L.: The morphology of *Araucaria Brasiliensis*. II. The ovulate cone and female gametophyte. Bot. Gaz. **57**, 490—508 (1914). — CHAMBERLAIN, CH. J.: Spermatogenesis in *Dioon edule*. Bot. Gaz. **47**, 215—236 (1909). — CHURCH, A. H.: On the floral mechanism of *Welwitschia mirabilis* (HOOKER). Phil. Trans. B **205**, 115—151 (1914). — DELPINO, F.: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti Soc. ital. Sci. natur. **2** (1870). — Note ed osservazioni botaniche. Malpighia **4**, 3—33 (1890). FEIGL, F.: Spot Tests. II. Organic applications. Amsterdam-Houston-London-New York: Elsevier Publ. Comp. 1954. — FUJI, K.: Über den Bestäubungstropfen der Gymnospermen. Ber. dtsh. bot. Ges. **21**, 211—217 (1903). — GLICK, D.: Techniques of histo- and cytochemistry. New York and London: Interscience Publ. 1949. — GOEBEL, K. v.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Bd. 3. Jena: Gustav Fischer 1932. — HEITFUSS, R.: Erfahrungen zur quantitativen papierchromatographischen Bestimmung von organischen Säuren. Angew. Bot. **31**, 61—62 (1957). — JACCARD, P.: Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica*. Bull. Soc. vaudoise Sci. natur. **30**, 46—84 (1894). — KARSTEN, G.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. Bot. Ztg. **50**, 205—215, 221—231, 237—346 (1892). — KIRCHNER, O. v., E. LOEW u. C. SCHRÖTER: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. 1, Abt. 1. Stuttgart: Eugen Ulmer 1908. — KREBS, H. A.: Metabolism of amino-acids. III. Deamination of amino-acids. Biochem. J. **29**, 1620—1629 (1935). — LELOIR, L. F., and C. E. CARDINI: The biosynthesis of sucrose. J. Amer. chem. Soc. **75**, 6084 (1953). — LIDFORSS, B.: Über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Ber. dtsh. bot. Ges. **23**, 314—316 (1905a). — Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jb. wiss. Bot. **41**, 65—87 (1905b). — LOOBY, W. J., and J. DOYLE: The ovule, gametophytes and proembryo in *Saxegothaea*. Sci. Proc. roy. Dublin Soc. **22**, 95 (1939). — MARTENS, P.: Un facteur évolutif négligé: Le bec nucellaire de l'ovule. Rev. gén. Bot. **63**, 529—536 (1956). — MARTLAND, M., and R. ROBINSON: Possible significance of hexosephosphoric esters in ossification. IV. Phosphoric esters in blood plasma. Biochem. J. **20**, 847—855 (1926). — MÜLLER-STOLL, W. R.: Zyto-morphologische Studien am Pollen von *Taxus baccata* L. und anderen Koniferen. Planta (Berl.) **35**, 601—641 (1948). — NORÉN, C. O.: Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* LINDL. Svensk bot. T. **2**, 101—122 (1908). — PAECH, K.,

u. M. V. TRACEY: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Bd. 2. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955. — PEARSON, H. H. W.: Some observations on *Wolwitschia mirabilis* HOOKER f. Phil. Trans. B **198**, 265—304 (1906). — PFEFFER, W.: Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, Bd. 1. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1881—1885 (1894). — PORSCH, O.: *Ephedra campylopada* C. A. MEY., eine entomophile Gymnosperme. Ber. dtsh. bot. Ges. **28**, 404—412 (1910). — SCHACHT, H.: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, Bd. 2. Berlin: G. W. F. Müller 1859. — SCHNARF, K.: Embryologie der Gymnospermen. In K. LINSBAUERS Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil. Berlin: Gebrüder Bornträger 1933. — SCHUMANN, K.: Über die weiblichen Blüten der Coniferen. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **44**, 5—80 (1902). — SHIBATA, K.: Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. Bot. Mag. (Tokyo) **19**, 79—82 (1905a). — Weitere Mitteilung über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Bot. Mag. (Tokyo) **19**, 126—130 (1905b). — Studien über die Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. Bot. Mag. (Tokyo) **19**, 39—42 (1905c). — Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jb. wiss. Bot. **41**, 561—610 (1905d). — Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden. Jb. wiss. Bot. **49**, 1—60 (1911). — STRASBURGER, E.: Die Bestäubung der Gymnospermen. Jena. Z. Med. Naturw. **6**, 249—262 (1871). — Die Coniferen und die Gnetaceen. Leipzig: Ambr. Abel 1872. — TISON, A.: Remarques sur les gouttelettes collectrices des ovules des conifères. Mem. Soc. Linn. Normandie (Caen) **24**, 51—66 (1910). — VAUCHER, J. P.: Histoire physiologique des plantes d'Europe, ou exposition des phénomènes qu'elles présentent dans diverses périodes de leur développement, Bd. 4. Paris: Libr. de Marc Aurel Frères, Edit. 1841. — WEBBER, H. J.: Spermatogenesis and fecundation of *Zamia*. U.S. Dept. Agric. Bureau Plant Ind.-Bull. (Wash.) **2**, 1—100 (1901). — ZIEGLER, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta (Berl.) **47**, 447—500 (1956).

Professor Dr. H. ZIEGLER,

Botanisches Institut der Techn. Hochschule, Darmstadt, Roßdörferstr. 140