

|                        |         |         |         |             |
|------------------------|---------|---------|---------|-------------|
| Phyton (Horn, Austria) | Vol. 31 | Fasc. 2 | 263–280 | 29. 1. 1992 |
|------------------------|---------|---------|---------|-------------|

## Proteinkörper in Drüsenhaaren von *Scutellaria altissima* (Lamiaceae)\*)

Von

Irmtraud THALER, Manfred GAILHOFER, Hartwig W. PFEIFHOFER\*\*)

Mit 16 Abbildungen

Eingelangt am 24. Februar 1991

Key words: Glandular hairs, protein bodies, essential oils, *Scutellaria altissima*.

### Summary

THALER I., GAILHOFER M. & PFEIFHOFER H. W. 1992. Protein bodies in glandular hairs of *Scutellaria altissima* (Lamiaceae). – *Phyton* (Horn, Austria) 31 (2): 263–280, with 16 figures. – German with English summary.

Peltate glands, short-, and large-stalked capitate glandular hairs of *Scutellaria altissima* L. were studied. Secretory cells of peltate glands and short-stalked hairs contain protein bodies. They are part of the RER and contain granular material. Peltate glands seem to secrete the content of protein bodies directly, in secretory cells of short-stalked hairs protein bodies persist. Secretory cells of these hairs contain many dictyosomes and produce mucilage. Peltate glands and large-stalked hairs contain smooth tubular ER and leucoplasts. These structures are consistent with synthesis and secretion of terpenes. Some monoterpenes were identified from extracts of leaves.

### Zusammenfassung

THALER I., GAILHOFER M. & PFEIFHOFER H. W. 1992. Proteinkörper in Drüsenhaaren von *Scutellaria altissima* (Lamiaceae). – *Phyton* (Horn, Austria) 31 (2): 263–280, mit 16 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Die Feinstruktur der Drüschuppen, kurz- und langgestielter Drüsenhaare von *Scutellaria altissima* L. wurde untersucht. In den sekretorischen Zellen der

---

\*) Herrn Univ.-Prof. Dr. Otto HÄRTEL, gewidmet zum 80. Geburtstag!

\*\*) Prof. Dr. I. THALER, Doz. Dr. M. GAILHOFER & Mag. Dr. H. W. PFEIFHOFER, Institut für Pflanzenphysiologie der Karl-Franzens-Universität Graz, Schubertstr. 51, A-8010 Graz (Austria).

Drüsenschuppen und der kurzgestielten Drüsenhaare treten vom RER begrenzte Proteinkörper mit granulärem Inhalt auf; er wird von den Drüsenhaaren anscheinend in den extraplasmatischen Raum ausgeschieden, während die Proteinkörper in kurzgestielten Drüsenhaaren erhalten bleiben. Die sekretorischen Zellen von kurzgestielten Drüsenhaaren verfügen in jungen Entwicklungsstadien über zahlreiche Dictyosomen, sie scheinen schleimige Substanzen auszuschcheiden. Drüsenschuppen und langgestielte Drüsenhaare besitzen zum Zeitpunkt der Ausscheidung ein auffallend glattes tubuläres ER und Leukoplasten mit schwach entwickeltem Membransystem. Diese Ultrastruktur weist auf die Synthese und Sekretion von Terpenen hin. Im Extrakt der Blätter findet man Monoterpene; mehrere Monoterpenkohlenwasserstoffe konnten identifiziert werden.

### Einleitung

Bisher ist der Feinbau der Drüsenhaare, vor allem der Drüsenschuppen, folgender Lamiaceen bekannt: *Mentha piperita* (AMELUNXEN 1965), *Salvia glutinosa*, *S. pratensis* (SCHNEPF 1972), *Monarda fistulosa* (HEINRICH 1973 b), *Origanum dictamnus* (BOSABALIDIS & TSEKOS 1982) und *Perilla ocymoides* (DANILOVA & KASHINA 1988).

Mit der Fluoreszenzmikroskopie und dem SEM wurde der Aufspringmechanismus der peltaten ölproduzierenden Haare von *Thymus vulgaris* untersucht (BRUNI & MODENESI 1983). Über den äußeren Bau der Drüsenhaare und ihre Verteilung an der Pflanze wurde von acht verschiedenen Arten der Lamiaceen (*Coridothymus capitatus*, *Majorana syriacus*, *Melissa officinalis*, *Micromeria fruticosa*, *Rosmarinus officinalis*, *Salvia fruticosa*, *S. officinalis* und *Satureja thymbra*) berichtet. Außerdem wurden auch die Hauptkomponenten der sekretorischen Substanzen dieser Pflanzen bestimmt (WERKER & al. 1985 a). Die Drüsenhaare und ihre Sekretion in den vegetativen und reproduktiven Organen von *Salvia dominica* und *S. sclarea* untersuchten WERKER & al. 1985 b, sie geben auch eine Analyse des ätherischen Öles an.

Die meisten Scutellarioideen zu denen auch *Scutellaria altissima* zählt, sind arm an ätherischen Ölen (HEGNAUER 1966). WEINGES & al. 1975 haben die Iridoidglykoside 10-Cinnamoylcatalpol und 10-(4-Hydroxycinnamoyl)catalpol aus frischen Pflanzen von *Scutellaria altissima* isoliert.

Auch über die Feinstruktur dieser Pflanze liegen einige Angaben vor. So treten in der Epidermis lange Stäbe auf, die aus verschiedenen dichten Schichten aufgebaut sind. Spindelförmig erweitertes rauhes ER mit filamentartigem Inhalt ist häufig im Mesophyll zu finden (THALER & GAILHOFER 1985). In den Zellkernen der Drüsenhaare kommen Lamellen und Tubuli vor, letztere sind auch im Cytoplasma zu beobachten; ihre Bedeutung ist unbekannt (THALER & GAILHOFER 1988).

In der vorliegenden Arbeit wird die Feinstruktur der Drüsenhaare und Drüsenschuppen untersucht. Die Zusammensetzung des ätherischen Öles wird festgestellt.

## Material und Methode

*Scutellaria altissima* L. wurde im Leechwald und am Schloßberg von Graz gesammelt und untersucht. Handschnitte der Laubblätter und des Kelches wurden mit 3%igem Glutardialdehyd in 0,06 M Phosphatpuffer (pH 7,2) und anschließend in 1%igem  $\text{OsO}_4$  in Phosphatpuffer (pH 7,2) fixiert. Die Schnitte wurden in Äthanol entwässert und in Polarbed oder im Medium nach Spurr eingebettet. Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert und im Siemens Elmiskop I A und im Philips CM 10 untersucht.

Cytochemischer Eiweißnachweis (vgl. MONNERON & BERNHARD 1966, GIESE 1971). Schnittbänder wurden mittels Kunststoffschlingen 30 Minuten bei 37° C mit 5%iger Perjodsäure gebleicht und nach gründlichem Waschen mit aqua dest. mit folgenden proteolytischen Enzymen (alle Boehringer Mannheim) weiterbehandelt:

- a) mit 0,5% Pepsin gelöst in 0,1 M Cysteiniumchlorid (End-pH 2,2) oder
- b) mit 0,5% Pronase in Sörensen-Phosphatpuffer (pH 7,2) oder
- c) mit 0,5% Trypsin, ionenarm (pH 7,2).

Die Inkubationszeit beträgt bei 37° C bis zu 22 Stunden. Als Kontrolle dienen Ansätze ohne Enzym. Die Perjodsäure-Thiocarbohydrazid-Silberproteinat-Reaktion (PAT-AgProt-Reaktion) wurde nach THIÉRY 1967 durchgeführt. Dafür wurden Fixierungen ohne  $\text{OsO}_4$  verwendet. Die Beobachtung erfolgte ohne zusätzlichen Kontrast. Kontrollen wurden mit 10%igem Wasserstoffperoxid statt Perjodsäure behandelt (HALL 1978).

Das ätherische Öl wurde durch Wasserdampfdestillation in einer Karlsruher Apparatur mit n-Pentan als Vorlage gewonnen und durch Kapillar-Gaschromatographie analysiert.: Karlsruher Apparatur nach STAHL (vgl. STAHL & SCHILD 1981).

Gaschromatographische Analyse der Terpene: Gaschromatograph: Dani, Modell 8400. Säule: Kapillarsäule 50 m × 0,22 mm ID. Stationäre Phase: CP-Sil-5 CB (Chrompack). Trägergas (Wasserstoff): 40 cm/Sekunde. Flammenionisationsdetektor (300° C). Säulentemperatur: Von 40° C (0 Minuten) mit einer Heizrate von 4° C/Minute auf 250° C, dann 15 Minuten isotherm auf 250° C. Injektor: PTV-Injektion (programmed temperature vaporizer) mit 40° C als Anfangs- und 250° C als Endtemperatur. Die Auswertung der Chromatogramme erfolgte mit Hilfe eines an den Gaschromatographen angeschlossenen Integrators (LDC/Milron Roy, Modell CI-10B). Die Identifizierung der Peaks erfolgte durch Vergleich der Chromatogramme mit Chromatogrammen authentischer Substanzen.

## Ergebnisse

Das hypostomatische Blatt von *S. altissima* besitzt neben mehrgliedrigen Borstenhaaren, Drüsenschuppen, kurz- und langgestielte Drüsenhaare. Die Drüsenschuppen bestehen aus einer Basal- und einer Stielzelle sowie einem aus 4–8 Sekretzellen gebildeten Köpfchen. Im Blütenbereich sind die Köpfchen 4–16zellig. Bei allen fällt ein kappenförmiger Subcuticularraum auf (Abb. 1). Die kurzgestielten Drüsenhaare sind bedeutend kleiner, sie bestehen auch aus einer Basal- und einer Stielzelle und besitzen vierzellige Köpfchen und einen kleinen Subcuticularraum (Abb. 9). Diese Haare scheiden unter Wasser kleine schleimartige Tröpfchen aus. Die langgestielten Drüsenhaare besitzen eine Basalzelle, zwei bis drei Stielzellen und ein bis

acht Sekretzellen im Köpfchen und verfügen über keinen typischen Subcuticullarraum. Nur an manchen Stellen des Köpfchens ist die Cuticula durch ausgeschiedenes Material von der übrigen Zellwand abgehoben (Abb. 15). Das meiste wird durch die Cuticula ausgeschieden und ist außen am Köpfchen als gelbliche Substanz zu erkennen. Im Wasser bilden diese Haare Myelinfiguren.

Mit Sudanschwarz geben die Sekretzellen der Drüsenschuppen eine starke Reaktion. Im Subcuticullarraum sind nur einzelne Tröpfchen oder auch ein großer Tropfen schwarz gefärbt. Die Cuticula und die cutinisierten Schichten der Sekretzellen und auch der Stielzelle zeigen diese Reaktion. In dieser tritt meist ein schwarz gefärbtes Tröpfchen auf. Die langgestielten Drüsenhaare reagieren ähnlich; doch ist hier das gesamte Sekret schwarz gefärbt. Von den Stielzellen enthält nur die oberste einige schwarze Tröpfchen. Die kurzgestielten Drüsenhaare geben von der Cuticula abgesehen keine Reaktion.

Die Drüsenköpfchen aller Haare zeigen blaue Autofluoreszenz (Anregungsfilter BP 340–380, Sperrfilter LP 430, Fa. Leitz). Iridoid-Glykoside (Catalpol und Catalpolester) verschiedener *Scutellaria*-Arten wurden am Papierchromatogramm mit p-Anisidinphosphat-Reagens sichtbar gemacht (KOOIMAN 1970, 1972). Diese Reaktion haben wir an Formaldehyd-fixierten Epidermisschnitten von *S. altissima* durchgeführt. Dabei leuchten in den sekretorischen Zellen der Drüsenschuppen und beider Drüsenhaare (Anregungsfilter BP 450–490, Sperrfilter LP 515, Fa. Leitz) deutlich Tröpfchen orange auf, auch in den Stielzellen sind sie zu sehen, bei den langgestielten Drüsenhaaren nur in der obersten Stielzelle. Auch die Cuticula der Köpfchenzellen und die cutinisierten Schichten fluoreszieren nach Behandlung mit p-Anisidinphosphat orange. Die Spezifität dieser Reaktion muß überprüft werden. In der tierischen Zelle gilt Braunfärbung mit p-Anisidin als Nachweis der Sialinsäure (PEARSE 1968).

### Drüsenschuppe

Eine Unterscheidung der Drüsenschuppen von den Drüsenhaaren ist an sehr jungen Blättern (etwa 4 mm) nicht möglich. Die einzelligen Köpfchen zeichnen sich durch dichtes Cytoplasma aus, in dem etwas vermehrt RER auftritt. Es sind wenige Organellen vorhanden. Der runde bis ovale Zellkern zeigt keinerlei Einschlüsse, die kleinen Vakuolen sind ohne Inhalt. Sobald das Köpfchen mehrzellig ist, können die beiden Haartypen vorerst am Subcuticullarraum unterschieden werden. Er ist in den Drüsenschuppen bedeutend größer und zeigt in einer granulären elektronendichten Grundmasse verschieden große runde bis ovale Körper mit deutlicher Grenzschicht (Abb. 2). Diese, die Granula der Grundsubstanz und die Zellulose geben mit PAT-AgProt eine positive Reaktion, was auf die Anwesenheit von Polysacchariden schließen läßt (Abb. 3). Einige runde bis ovale Körper

werden durch Pronase aufgelöst. Am Beginn der Ausscheidung findet man in den sekretorischen Zellen besonders an der Peripherie RER. Mit ihm in Verbindung sind einige nahezu runde, von einer RER-Membran umgebene Proteinkörper ( $\varnothing$  0,7–2  $\mu\text{m}$ ) mit granulärem Inhalt (Abb. 4). Im ovalen Zellkern liegen Lamellen und tubulusähnliche Einschlüsse; solche kommen in Form von Bündeln auch im Cytoplasma vor. Zum Großteil glatte ER-Stränge umgeben die amöboiden Plastiden, diese verfügen über ein schwach entwickeltes Membransystem. Einige Versikel, die mit der inneren Plastidenmembran in Verbindung stehen, sind zu erkennen, außerdem osmiophile Tropfen und fallweise Stärke (Abb. 5). Die Vakuolen sind noch klein und leer. Die Anzahl der Dictyosomen ist im Vergleich zu der in den Drüsenhaaren gering. Drüsenschuppen mit starker Ausscheidung zeigen eine geänderte Form des ER. Es ist gewunden tubulär und glatt, die zahlreichen Ribosomen liegen in Gruppen vor (Abb. 2). In diesem Stadium sind rauhe Proteinkörper nicht mehr zu finden, wohl aber kommen ab und zu Reste davon im Cytoplasma oder auch zwischen Plasmamembran und Zellwand vor; immer ist die granuläre Substanz von zahlreichen Vesikeln begleitet (Abb. 7).

Die sekretorischen Zellen sterben nach der Ölbildung ab. Membranähnliche Komplexe treten an der Plasmamembran und in der Vakuole auf (Abb. 8). Die Leukoplasten verfügen in diesem Stadium über ein sehr homogenes Stroma, ein oder zwei Lamellen, Ribosomen sind nicht zu erkennen (Abb. 6). Sie sind von glatten ER Tubuli umgeben. Mitochondrien und Microbodies sind zahlreich. Die Stielzelle ist plasmareicher als die Fußzelle. Tubuläres gebogenes ER ist nicht so deutlich ausgebildet wie in den Köpfchenzellen.

### Kurzgestieltes Drüsenhaar

Auch das kurzgestielte Drüsenhaar besitzt einen Subcuticularraum, der im Gegensatz zu dem der Drüsenschuppe klein bleibt (Abb. 9). Sein Inhalt ist amorph oder kristallin und besteht dann aus parallelliegenden Lamellen. Die gleiche Struktur ist auch im extraplasmatischen Raum zu sehen (Abb. 10). Im Stadium der Ausscheidung findet man ER Vesikel mit fadenförmigem Inhalt in der Nähe der Plasmamembran. Das ER ist auch in diesen sekretorischen Zellen stark entwickelt, zeigt aber nie die typische tubuläre Struktur wie in den Drüsenschuppen. Auffallend sind die Proteinkörper mit einem Durchmesser von 0,7–2  $\mu\text{m}$  mit granulärem Inhalt, wie sie bereits bei den Drüsenschuppen beschrieben wurden. Sie scheinen in den sekretorischen Zellen der Drüsenhaare in viel größerer Zahl aufzutreten. In einem Längsschnitt durch eine Drüsenzelle sind drei bis sechs solcher Proteinkörper vorhanden. Manchmal findet man sie mit dem nicht dilatiertem ER netzartig verbunden (Abb. 12). Auch der perinukleare Raum ist an manchen Stellen stark erweitert und enthält die gleiche granuläre Substanz wie die

Proteinkörper. Auffallend sind weiters die sehr aktiven Dictyosomen mit 5–6 Zisternen, die in großer Zahl vorhanden sind. Coated vesicles liegen an den coated pits oft an der cis-Seite, seltener an der trans-Seite der Dictyosomen oder regellos im Cytoplasma (Abb. 11). Auch an der Plasmamembran sind sie oft zu finden. Amöboide Plastiden sind mit einer Länge von 2–5  $\mu\text{m}$  und einer Breite von ca. 1  $\mu\text{m}$  von beachtlicher Größe. Sie enthalten Vesikel, die durch Einstülpung der inneren Plastidenmembran entstehen. Lipidartige Substanzen kommen neben Stärke und einem rhombischen Eiweißeinschluß im Stroma vor (Abb. 14). In alten Drüsenhaaren sind die Plastiden besonders elektronendicht und nicht mehr amöboid. In den gelappten Kernen findet man wiederum Lamellen und Tubuli, nur die letzteren treten auch im Cytoplasma auf. Die vom rauen ER umgebenen Proteinkörper finden sich auch in alten Haaren, deren Sekretion bereits abgeschlossen ist. Die Vakuole nimmt in diesem Stadium den größten Teil der Zelle ein; sie ist entweder leer oder von einer körnigen Substanz erfüllt. Osmiophile Kugeln sind im Restcytoplasma vorhanden. In der Stielzelle wurden keine Proteinkörper beobachtet, wohl aber im Zellkern tubuläre Einschlüsse. Das gebogene tubuläre glatte ER wurde bei diesen Haaren nur in der Stielzelle gesehen. Die Cutinisierung der Querwand der Stielzelle zu der sekretorischen Zelle schreitet von außen nach innen vor. In der Mitte sind noch Plasmodemesmen vorhanden (Abb. 13). Erwähnenswert ist, daß die Plastiden der Fußzelle bedeutend kleiner sind als die der Stielzelle und daß bei ihnen die osmiophile Substanz in Vesikeln liegt.

Die Verdauung des Inhaltes der Proteinkörper ist mit drei Enzymen Pepsin, Pronase und Trypsin nicht gelungen.

#### Langgestieltes Drüsenhaar

Der Subcuticularraum ist meist nur an einer Stelle des Köpfchens zu sehen und enthält eine granuläre Substanz, die auch im extraplasmatischen Raum zu finden ist (Abb. 15). Das ER ist anfangs rau und geht dann in glattes tubuläres ER über. Auffallend ist die große Zahl der Leukoplasten, an einem Längsschnitt kommen bis zu 12 vor. Auch sie enthalten nur wenige oft aufgetriebene Membranen, Plastoglobuli, Stärke, Vesikel und einzelne Tubuli (Abb. 16). Ribosomen sind nicht zu erkennen, die Plastiden werden von glatten ER-Strängen umgeben. Mitochondrien und Microbodies sind häufig. Proteinkörper wurden nie beobachtet.

Der annähernd runde Zellkern ist von Lamellen und tubulusähnlichen Einschlüssen erfüllt, wobei die Tubuli bei weitem überwiegen. Sie sind auch hier im Cytoplasma zu finden.

#### Das ätherische Öl der Blätter

Im ätherischen Öl der Blätter von *S. altissima* wurden Monoterpene und Sesquiterpene identifiziert (Tab. 1).

Tabelle 1.

Ätherisches Öl der Blätter von *S. altissima*, Mengenangabe in % der flüchtigen Verbindungen

|                                                                                                 |      |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| (1) Monoterpene:                                                                                |      |
| $\alpha$ -Pinen .....                                                                           | 2,1  |
| Camphen .....                                                                                   | 0,8  |
| Sabinen .....                                                                                   | 6,2  |
| $\beta$ -Pinen .....                                                                            | 44,5 |
| Limonen .....                                                                                   | 20,3 |
| $\gamma$ -Terpinen .....                                                                        | 1,5  |
| unbek. Monoterpen .....                                                                         | 14,2 |
| 9 weitere, nicht identifizierbare Monoterpene .....                                             | 9,1  |
| (2) Sesquiterpene:                                                                              |      |
| 4 nicht identifizierte Substanzen mit physikalisch-chemischen Eigenschaften von Sesquiterpenen. |      |
| Ihr Anteil am ätherischen Öl beträgt insgesamt jedoch nur .....                                 | 1,3  |

### Diskussion

*S. altissima* besitzt Drüsenschuppen, langgestielte und kurzgestielte Drüsenhaare. Die aktiven Sekretzellen der Drüsenschuppen zeichnen sich durch ein tubuläres glattes ER aus, wie es von Drüsenschuppen anderer Lamiaceen wie *Mentha piperita*, *Salvia glutinosa*, *S. pratensis*, *Monarda fistulosa* und *Perilla ocymoides* bekannt ist (AMELUNXEN 1965, SCHNEPF 1972, HEINRICH 1973b, DANILOVA & KASHINA 1988). Das glatte tubuläre ER tritt bei pflanzlichen Drüsen mit lipophiler Ausscheidung auf. Das ausgeschiedene Material kann terpenartiger Natur sein, wie es bei den oben genannten Drüsenschuppen der Fall ist oder es kann sich wie z. B. bei den langgestielten Drüsenhaaren von *Salvia* um ein verseifbares Fett handeln (SCHNEPF 1972, Lit. bei FAHN 1979). Auch die langgestielten Drüsenhaare von *S. altissima* zeigen das typische glatte ER. Das Ausscheidungsprodukt bildet im Wasser Myelinfikturen und besteht wohl aus polaren Molekülen (Phospholipiden?).

Die Drüsenhaare von *S. altissima* unterscheiden sich von denen der bisher untersuchten Lamiaceen durch das Auftreten von sphärischen Proteinkörpern. Sie kommen nur in den Sekretzellen von Drüsenschuppen und kurzgestielten Drüsenhaaren vor. Die 0,7–2  $\mu$ m großen Proteinkörper sind von einer rauen ER-Membran begrenzt, besitzen granulären Inhalt und sind untereinander durch nicht dilatiertes ER verbunden (Abb. 12). Proteinkörper in Form von Spindeln mit einem  $\varnothing$  bis zu 1,7  $\mu$ m und einer Länge von 10  $\mu$ m mit filamentartigem Inhalt kommen im Mesophyll und im Gefäßparenchym von *S. altissima* vor (THALER & GAILHOFER 1985). Bei *Scutellaria* werden Proteine im RER synthetisiert und auch gespeichert. Proteinkörper

können aber auch von einer Membran begrenzt sein, die dem Tonoplast ähnlich ist. Man bezeichnet sie als vakuolenähnliche Organellen. An ihrer Bildung ist das RER, meist auch der Golgiapparat und das sich entwickelnde Vakuom beteiligt (BERGFELD & al. 1980). Syntheseort und Speicherort sind getrennt.

In diesem Zusammenhang soll nur auf die Proteinkörper eingegangen werden, die vom RER begrenzt sind. So werden die Prolamine in Mais-, Hirse- und Reissamen im RER syntetisiert und auch gespeichert (LARKINS & HURKMAN 1978, TAYLOR & al. 1985, KRISHNAN & al. 1986). Eine direkte Verbindung zwischen den Proteinkörpern und dem RER ist belegt (KRISHNAN & al. 1986). Proteinreiches dilatiertes RER wird neben den Myrosinzellen als taxonomisches Merkmal für die *Capparales* angesehen (IVERSEN 1970, BEHNKE 1977, BEHNKE & ESCHLBECK 1978) und entspricht Proteinkörpern. Aber auch in Drüsenhaaren wie in denen von *Ononis spinosa* treten im RER tubuläre Einschlüsse auf, eine Verbindung zum nicht dilatierten ER liegt vor (SCHNEPF & DEICHGRÄBER 1972).

In den Stipulardrüsen von *Mercurialis annua* und den Petiolardrüsen von *Impatiens* werden Einschlüsse im RER beschrieben. Bei *Mercurialis* trägt das Protein zur ausgeschiedenen Substanz bei (FIGIER 1968, 1969, 1972). In den Drüsenschuppen von *S. altissima* sind die Proteinkörper im Laufe der Ausscheidung nicht mehr auffindbar. Ihr Inhalt wird anscheinend ohne Vermittlung der Dictyosomen nach außen abgegeben (vgl. KRISTEN & al. 1988). Im Subcuticularraum der Drüsenschuppen von *S. altissima* werden Tröpfchen gefunden, die sich mit Pronase teilweise abbauen lassen. Meist sind sie auch mit Sudanschwarz anfärbbar. Offenbar bestehen die Tröpfchen aus einem Protein-Lipid-Gemisch. Entwicklungsbedingt scheint das Verhältnis Protein zu Lipid zu schwanken. In den Sekretionszellen der kurzgestielten Drüsenhaare sind die Proteinkörper noch nach der Sekretion im Cytoplasma erhalten. In den Basiszellen der Ligula von *Isoetes lacustris* treten sphärische Proteinkörper mit granulärem und spindelförmige mit fibrillärem Inhalt auf (KRISTEN & BIEDERMANN 1981, KRISTEN & al. 1982). Trotz unterschiedlicher Größe sind beide Einschlüsse denen von *S. altissima* sehr ähnlich. Die spindelförmigen und sphärischen Proteinkörper von *Isoetes* enthalten verschiedene Eiweiße und sind mit dem nicht dilatierten ER verbunden. Im Gegensatz zu den Proteinkörpern von *S. altissima* sind sie mit Pronase abbaubar.

Für eine große Zahl von Drüsenzellen, die hydrophobe Substanzen bilden, wurden Leukoplasten beschrieben, die sich durch das Fehlen von Ribosomen und Thylakoiden auszeichnen (CARDE 1984). CHENICLET & CARDE 1988 stellten fest, daß auch bei der Differenzierung der Leukoplasten in den Drüsenhaaren von *Stachys lanata* die Produktion von kompletten Ribosomen früh aufhört, die Plastidengröße zunimmt und vorübergehend ein Tubularsystem auftritt, jedoch keine Thylakoide vorhanden sind. Die Leukoplasten der sekretorischen Zellen von Drüsenschuppen und langege-

stielten Drüsenhaaren von *S. altissima* sind ähnlich. Ein Tubularsystem oder ein peripheres Retikulum wurde nicht beobachtet. Während der Alterung wird das Stroma homogen, nur wenige tubuläre Strukturen bleiben erhalten, Ribosomen sind nicht zu erkennen, während die DNA-Bezirke deutlich sind. Die Zahl der Leukoplasten in den Drüenschuppen und langgestielten Drüsenhaaren ist beachtlich. Es ist bekannt, daß Leukoplasten an der Synthese von Monoterpenverbindungen beteiligt sind (GLEIZES & al. 1983, CHENICLET & CARDE 1985). Da Monoterpene im Extrakt der Blätter von *S. altissima* nachgewiesen wurden, könnten auch hier Leukoplasten bei der Synthese beteiligt sein.

Das kurzgestielte Drüsenhaar besitzt in den Köpfchenzellen kein typisches glattes ER, wohl aber in den Stielzellen. Die Drüsenzellen enthalten mehrere Proteinkörper, zahlreiche Dictyosomen, sekretorische Vesikel, wenige Mitochondrien und Leukoplasten. Diese sind in jungen Stadien amöboid, aber von keiner ER-Scheide umgeben. Sie enthalten viele Vesikel, ausgedehnt osmiophile Substanz im Stroma, daneben auch Stärke und Eiweißeinschlüsse. HEINRICH et al. 1983 hält eine derartige osmiophile Substanz in den Plastiden von *Poncirus* für ätherisches Öl. Alternde Plastiden sind durch die osmiophile Substanz äußerst elektronendicht, die Vesikel transparent; ihre Bedeutung ist unbekannt. Diese Drüsenhaare sind mit denen von *Mentha piperita* (AMELUNXEN 1965), *Salvia glutinosa* und *S. pratensis* (SCHNEPF 1972) vergleichbar. Die Drüsenhaare von *Monarda fistulosa* besitzen keinen Subcuticullarraum und kein ätherisches Öl, HEINRICH 1973 a hält sie wegen ihrer starken Wasserausscheidung für Trichomhydathoden. Auch die kurzgestielten Drüsenhaare von *Scutellaria* scheiden eine wäßrige schleimige Substanz ab, dies scheint nicht ihre einzige Funktion zu sein. In allen sekretorischen Zellen der Drüsenhaare von *S. altissima* treten mit p-Anisidinphosphat-Reagens Tröpfchen auf, die die Anwesenheit von Iridoidglykosiden vermuten läßt; diese wurden in Blattextrakten von *S. altissima* von KOOIMAN 1972 nachgewiesen.

Herrn Ing. G. GRAGGABER sei für technische Assistenz herzlich gedankt.

#### Literatur

- AMELUNXEN F. 1965. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Drüenschuppen von *Mentha piperita* L. – *Planta Medica* 13. Jg.: 457–473.
- BEHNKE H.-D. 1977. Dilatierte ER-Zisternen, ein mikromorphologisches Merkmal der Capparales? – *Ber. deutsch. bot. Ges.* 90: 241–251.
- & ESCHLBECK G. 1978. Dilated cisternae in Capparales – an attempt towards the characterization of a specific endoplasmic reticulum. – *Protoplasma* 97: 351–363.
- BERGFELD R., KÜHNEL T. & SCHOPFER P. 1980. Formation of protein storage bodies during embryogenesis in cotyledons of *Sinapis alba* L. – *Planta* 148: 146–156.
- BOSABALIDIS A. & TSEKOS I. 1982. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. – *Planta* 156: 496–504.

- BRUNI A. & MODENESI P. 1983. Development, oil storage and dehiscence of peltate trichomes in *Thymus vulgaris* (Lamiaceae). – Nord. J. Bot. 3: 245–251.
- CARDE J.-P. 1984. Leucoplasts: a distinct kind of organelles lacking typical 70S ribosomes and free thylakoids. – Eur. J. Cell Biol. 34: 18–26.
- CHENICLET C. & CARDE J.-P. 1985. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study. – Isr. J. Bot. 34: 219–238.
- & — 1988. Differentiation of leucoplasts: Comparative transition of proplastids to chloroplasts or leucoplasts in trichomes of *Stachys lanata*. – Protoplasma 143: 74–83.
- DANILOVA M. F. & KASHINA T. K. 1988. Ultrastructure of peltate glands in *Perilla ocymoides* and their possible role in the synthesis of steroid hormones and gibberellins. – Phytomorphology 38: 309–320.
- FAHN A. 1979. Secretory tissues in plants. – Academic Press, London–New York–San Francisco.
- FIGIER J. 1968. Etude infrastructurale et cytochimique des glandes pétiolaires de *Mercurialis annua* L. Essai d'interprétation en rapport avec la sécrétion. – C. R. Acad. Sc. (Paris) Sér. D. 267: 491–494.
- 1969. Incorporation de glycine-<sup>3</sup>H chez les glandes pétiolaires de *Mercurialis annua* L. Etude radioautographique en microscopie électronique. – Planta 87: 275–289.
- 1972. Étude infrastructurale des glandes pétiolaires d'*Impatiens Holstii*. – Le Botaniste 55: 311–338.
- GIESE H. 1971. Strukturanalyse biologischer Totalpräparate mit Hilfe lytischer Enzyme. – In: SCHIMMEL G. & VOGELL W., Methodensammlung der Elektronenmikroskopie, 3.2.1.4. – Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft Stuttgart.
- GLEIZES M., PAULY G., CARDE J.-P., MARPEAU A. & BERNARD-DAGAN C. 1983. Monoterpene hydrocarbon biosynthesis by isolated leucoplasts of *Citrofortunella mitis*. – Planta 159: 373–381.
- HALL J. L. 1978. Electron microscopy and cytochemistry of plant cells. – Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam–Oxford–New York.
- HEGNAUER R. 1966. Chemotaxonomie der Pflanzen Bd. 4: 289–346, 474–478, 495–498; Birkhäuser Verlag Basel–Stuttgart.
- HEINRICH G. 1973 a. Die Feinstruktur der Trichom-Hydathoden von *Monarda fistulosa*. – Protoplasma 77: 271–278.
- 1973 b. Entwicklung, Feinbau und Ölgehalt der Drüsenschuppen von *Monarda fistulosa*. – Planta 23: 154–166.
- , SCHULTZE W., PFAB I. & BÖTTGER M. 1983. The site of essential oil biosynthesis in *Poncirus trifoliata* and *Monarda fistulosa*. – Physiol. Vég. 21: 257–268.
- IVERSEN T.-H. 1970. The morphology, occurrence, and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in tissues of plants of the *Cruciferae*. – Protoplasma 71: 467–477.
- KOONMAN P. 1970. The occurrence of iridoid glycosides in the *Scrophulariaceae*. – Acta Bot. Neerl. 19: 329–340.
- 1972. The occurrence of iridoid glycosides in the *Labiatae*. – Acta Bot. Neerl. 21: 417–427.
- KRISHNAN H. B., FRANCESCHI V. R. & OKITA T. W. 1986. Immunochemical studies on the role of the Golgi complex in protein-body formation in rice seeds. – Planta 169: 471–480.

- KRISTEN U. & BIEDERMANN M. 1981. Ultrastructure, origin, and composition of the protein bodies in the ligule of *Isoetes lacustris* L. – Ann. Bot. 48: 655–663.
- , LIEBEZEIT G. & BIEDERMANN M. 1982. The ligule of *Isoetes lacustris*: Ultrastructure, mucilage composition, and a possible pathway of secretion. – Ann. Bot. 49: 569–584.
- , LOCKHAUSEN J. & KANDASAMY M. K. 1988. Structural aspects of protein secretion in higher plants cells. – Phytom (Horn, Austria) 28: 183–191.
- LARKINS B. A. & HURKMAN W. J. 1978. Synthesis and deposition of protein bodies of maize endosperm. – Plant Physiol. 62: 256–263.
- MONNERON A. & BERNHARD W. 1966. Action de certaines enzymes sur des tissus inclus en epon. – J. Microscopie 5: 697–714.
- PEARSE A. G. E. 1968. Histochemistry. – 3<sup>rd</sup> ed. vol. 1. Churchill Ltd. London.
- SCHNEFF E. 1972. Tubuläres endoplasmisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia*. – Biochem. Physiol. Pflanzen 163: 113–125.
- & DEICHGRÄBER G. 1972. Tubular inclusions in the endoplasmic reticulum of the gland hairs of *Ononis repens* L. (Fabaceae). – J. Microscopie 14: 361–364.
- STAHL E. & SCHILD W. 1981. Pharmazeutische Biologie Bd. 4. Drogenanalyse II: Inhaltsstoffe und Isolierungen. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart–New York.
- TAYLOR J. R. N., SCHUSSLER L. & LIEBONBERG N. v. d. W. 1985. Protein body formation in the starch endosperm of developing *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds. – S. Afr. J. Bot. 51: 35–40.
- THALER I. & GAILHOFER M. 1985. Einschlusskörper in den Zellen von *Scutellaria altissima*. – Phytom (Horn, Austria) 25: 309–316.
- & — 1988. Zwei verschiedene Zellkerneinschlüsse in den Drüsenhaaren von *Scutellaria altissima* L. – Phytom (Horn, Austria) 28: 249–259.
- THIÉRY J. P. 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. – J. Microscopie 6: 987–1018.
- WEINGES K., KÜNSTLER K. & SCHILLING G. 1975. Scutellariosid-I und -II, ein 10-Cinnamoyl- und 10-(4-Hydroxy-cinnamoyl) catalpol aus *Scutellaria altissima* L. – Liebigs Ann. Chem. 1975: 2190–2194.
- WERKER E., RAVID U. & PUTIEVSKY E. 1985 a. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the *Labiatae*. – Isr. J. Bot. 34: 31–45.
- , — & — 1985 b. Glandular hairs and their secretions in the vegetative and reproductive organs of *Salvia sclarea* and *S. dominica*. Isr. J. Bot. 34: 239–252.

### Erklärung der Abbildungen

Abb. 1. *Scutellaria altissima*, Laubblatt; Drüenschuppe, Subcuticularraum (★) mit Sudanschwarz B färbendem Tropfen in farbloser Flüssigkeit. Maßstab 100 µm.

Abb. 2–8. Ausschnitte aus Sekretzellen von Drüenschuppen.

Abb. 2. Glatte tubuläres ER, elektronendichte Substanz außerhalb der Plasmamembran (Pfeile), Sekret im Subcuticularraum bestehend aus rundlichen Gebilden mit Grenzschihte in einer elektronendichten granulären Grundsubstanz. Maßstab 1 µm.

Abb. 3. Die Grenzschihte der rundlichen Gebilde im Subcuticularraum, Granula in der Grundsubstanz sowie Zellulose geben die PAT-AgProt-Reaktion. Kein zusätzlicher Kontrast. Maßstab 1 µm.

Abb. 4. Proteinkörper mit granulärem Inhalt. Maßstab 0,5 µm.

Abb. 5. Amöboide Leukoplasten mit einigen Membranen, Vesikeln und Plastoglobuli. Glatte ER-Stränge umgeben die Leukoplasten. Maßstab 0,5 µm.

Abb. 6. Einige Leukoplasten mit wenigen Lamellen und Vesikeln; Nucleoide erkennbar, keine Ribosomen sichtbar; glatte ER-Tubuli umgeben die Leukoplasten. Maßstab 0,5 µm.

Abb. 7. Rest eines Proteinkörpers im Cytoplasma (★), daneben zahlreiche Vesikel, granulärer Inhalt eines Proteinkörpers zwischen Plasmamembran und Zellwand erkennbar (Pfeil). Subcuticularraum (S). Maßstab 0,5 µm.

Abb. 8. Membranartige Komplexe in der Vakuole einer am Ende der Ausscheidung befindlichen Zelle. Maßstab 0,5 µm.

Abb. 9. Kleines Drüsenhaar; Maßstab 50 µm.

Abb. 10–14. Ausschnitte aus Sekretzellen von kleinen Drüsenhaaren.

Abb. 10. Subcuticularraum (S) und extraplasmatischer Raum mit parallelliegenden Lamellen (Pfeil); ER-Vesikel mit fadenförmigem Inhalt (Pfeilköpfe). Maßstab 0,5 µm.

Abb. 11. Junge Sekretzelle; Dictyosomen, coated reticulum und coated vesicles. Maßstab 0,5 µm.

Abb. 12. Mehrere Proteinkörper durch ER netzartig miteinander verbunden. Maßstab 1 µm.

Abb. 13. Längsschnitt durch ein kleines Drüsenhaar; in der Stielzelle (im Bild unten) tubuläres glattes ER; Sekretzelle (im Bild oben), Vakuole, mehrere Mitochondrien und zwei Proteinkörper. Zellwand zwischen Stiel- und Köpfchenzelle von außen nach innen cutinisiert. Maßstab 1 µm.

Abb. 14. Amöboide Plastide mit elektronendichten Einschlüssen, zahlreichen Vesikeln, Stärke und länglichem Eiweißeinschluß. Maßstab 1 µm.

Abb. 15. Langgestieltes Drüsenhaar. Ausschnitt aus einer Sekretzelle. Subcuticularraum (S) und extraplasmatischer Raum mit Sekret (Pfeile), glattes tubuläres ER. Maßstab 1 µm.

Abb. 16. Langgestieltes Drüsenhaar, Leukoplast. Maßstab 1 µm.

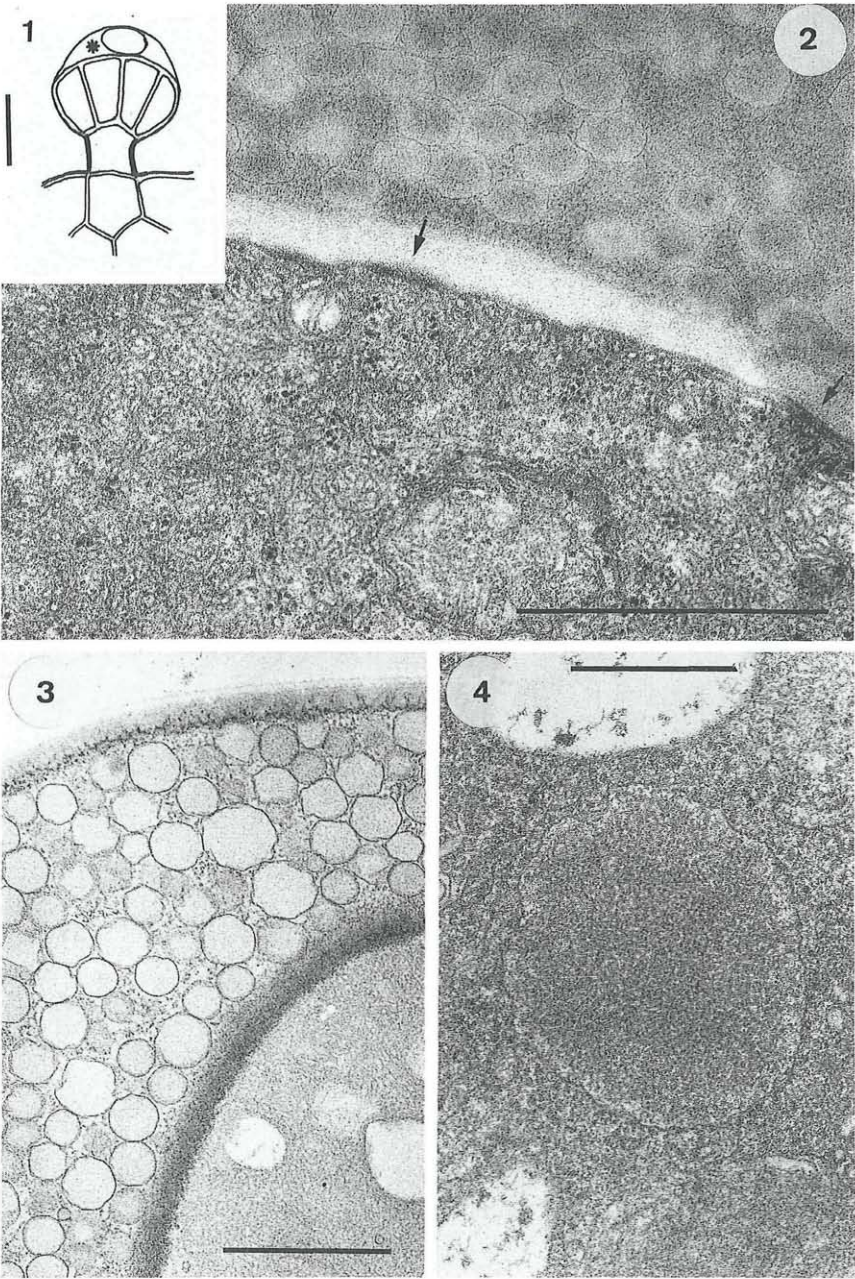


Abb. 1-4.

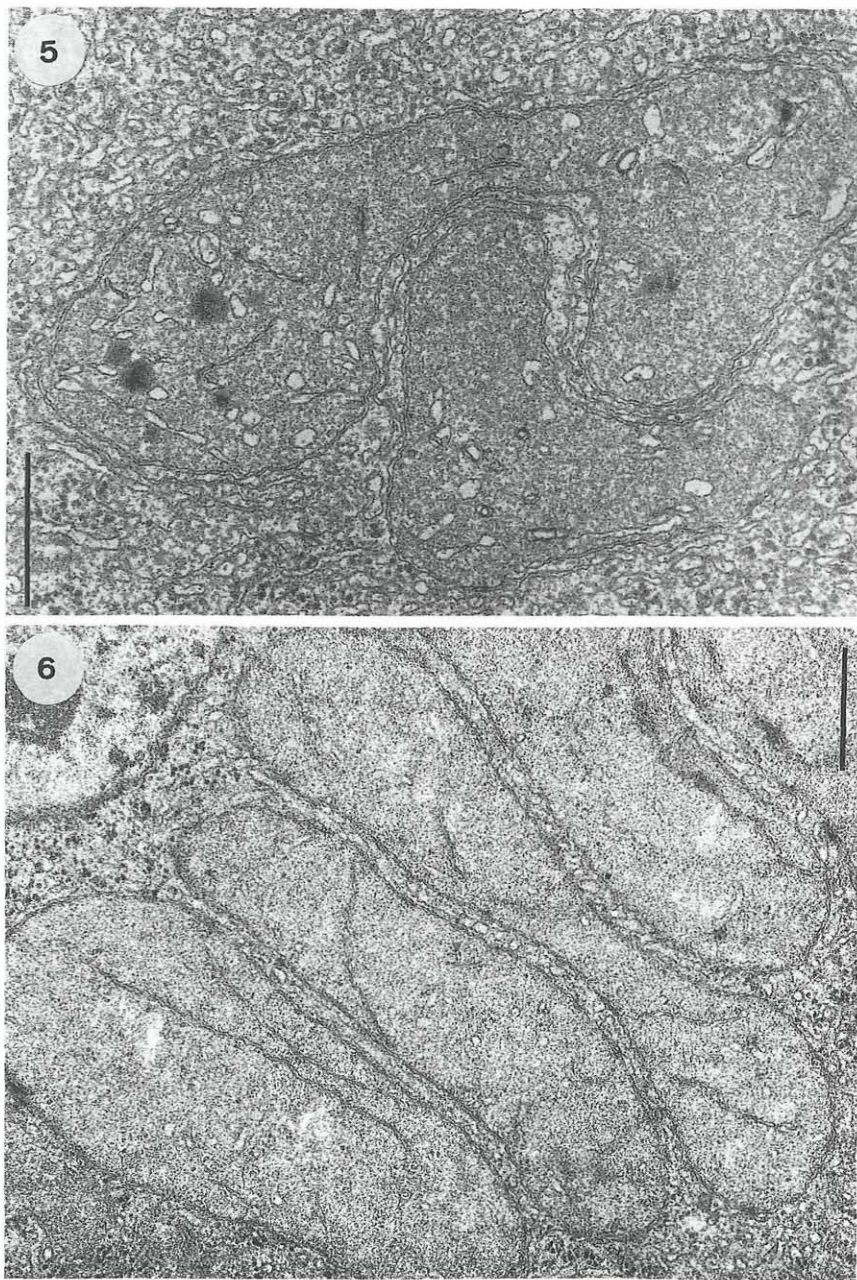


Abb. 5-6.

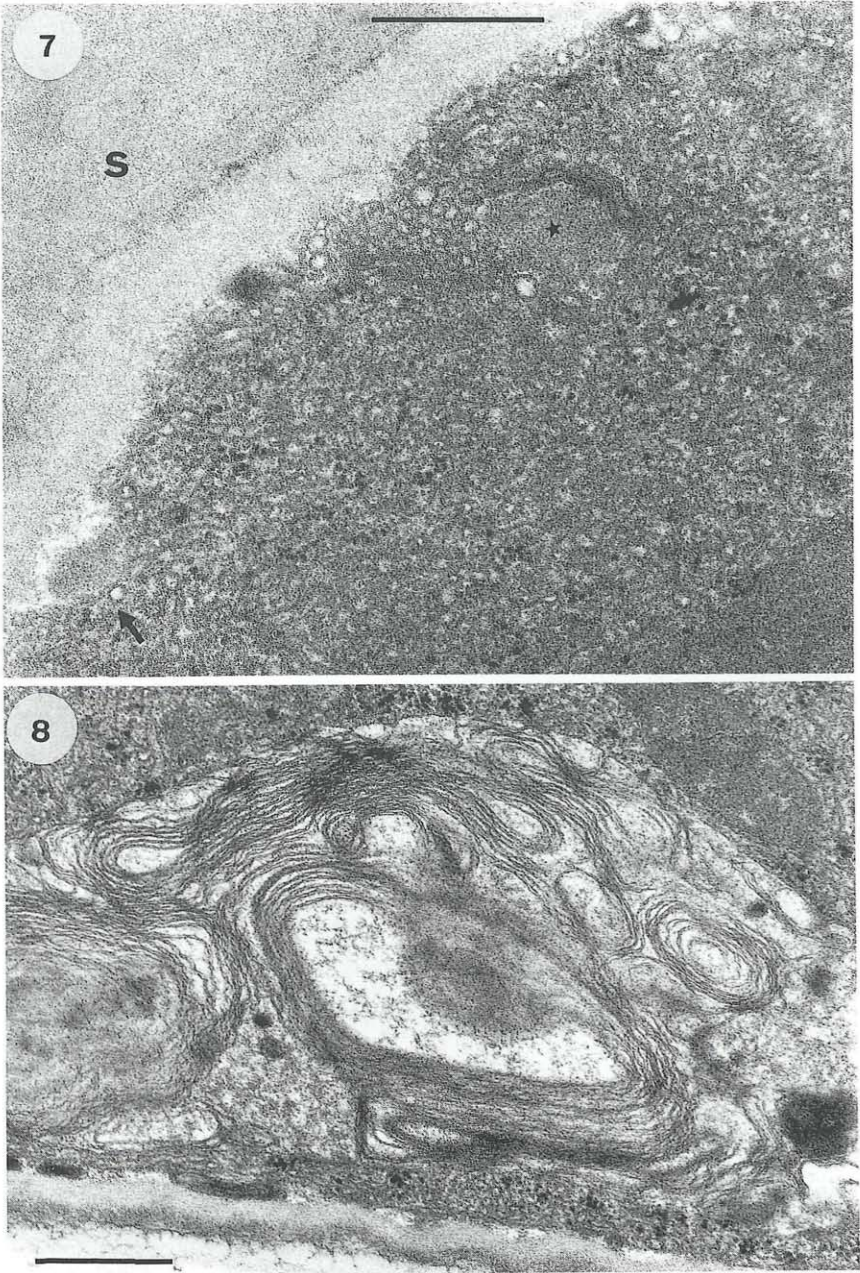


Abb. 7-8.

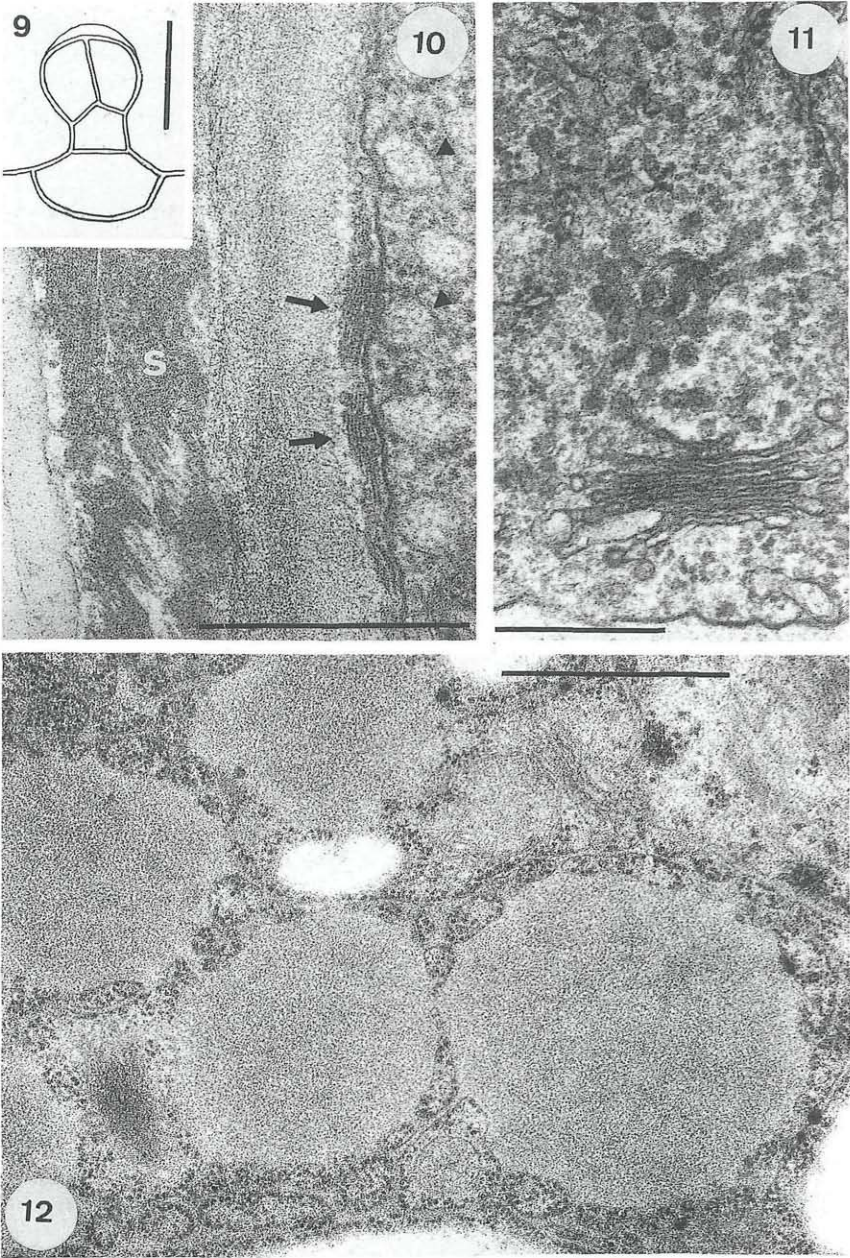


Abb. 9–12.

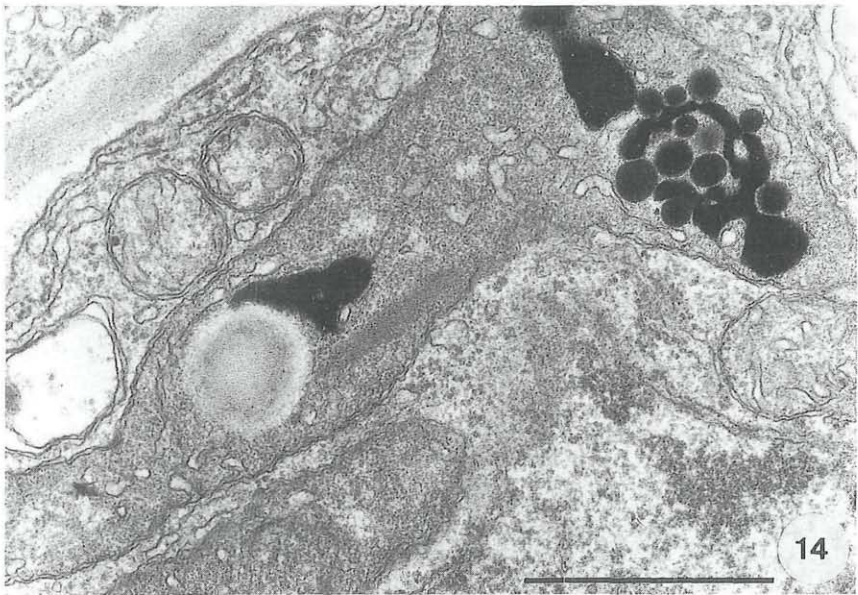
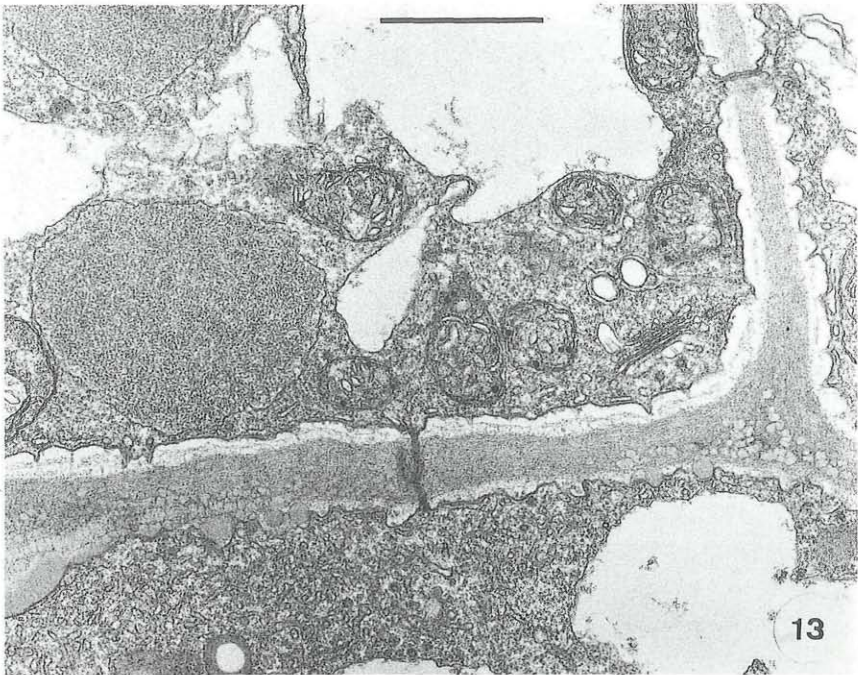


Abb. 13–14.

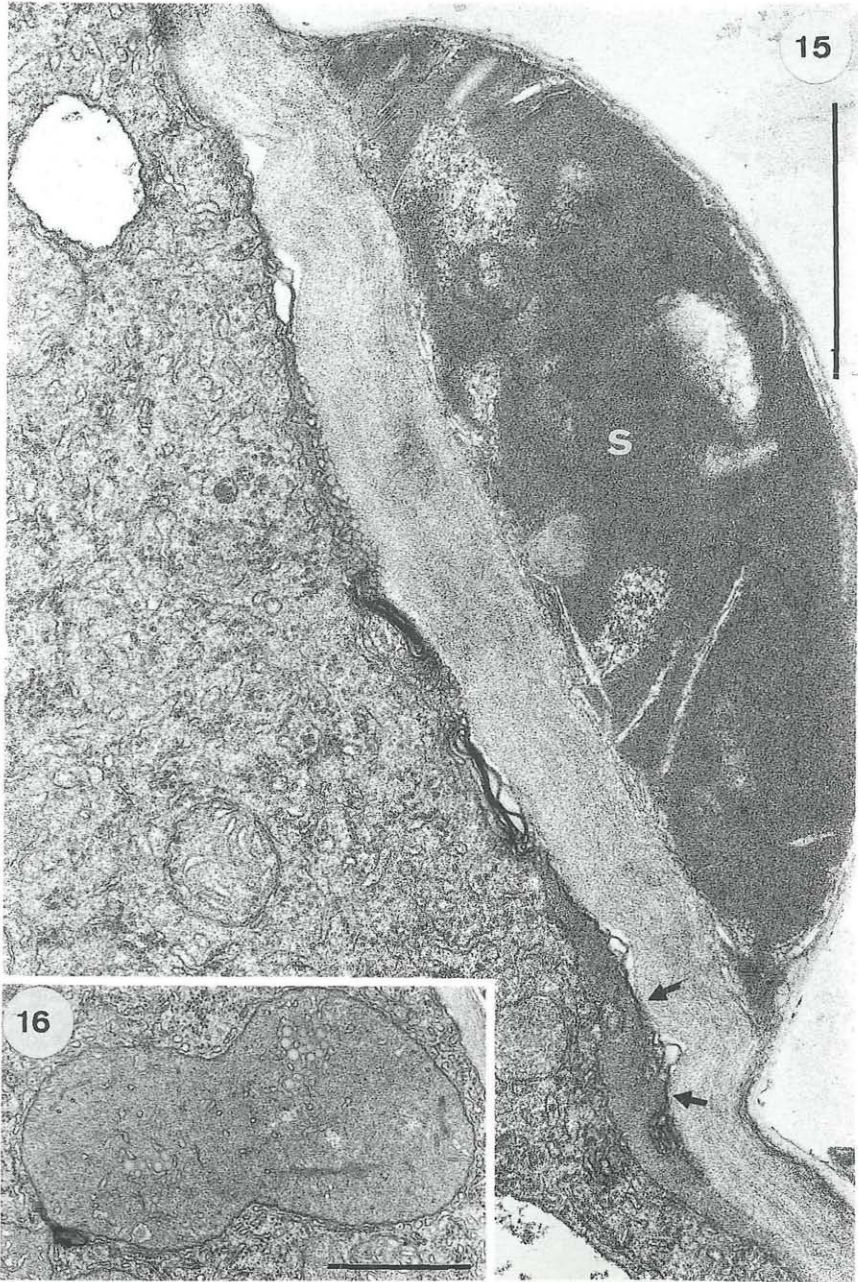


Abb. 15–16.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [31\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Thaler Irmtraud, Gailhofer Manfred Karl, Pfeifhofer Hartwig Wilfried

Artikel/Article: [Proteinkörper in Drüsenhaaren von \*Scutellaria altissima\* \(Lamiaceae\). 263-280](#)