

Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche

von

Dr. Manabu Miyoshi.

In meiner früheren Arbeit ¹⁾ habe ich die chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche behandelt und es soll nun in Folgendem gezeigt werden, welche Mittel bei der Lenkung der Pollenschläuche bis in die Samenknospen zusammengreifen. Denn thatsächlich sind zur Erreichung des Zieles die chemotropischen Reizungen allein unzureichend und alle anderen auf das Thema bezüglichen Arbeiten behandelten nur einzelne Factoren, die mehr oder weniger mitwirken.

Die Litteratur über den Gegenstand ist bei Pfeffer ²⁾ und zum Theil in meiner betreffenden Arbeit mitgetheilt ³⁾. Ich füge noch hinzu, dass in jüngerer Zeit Molisch ⁴⁾ die Ablenkung der Pollenschläuche durch eine Ausscheidung der Narbe sowie des Griffels beobachtete und ausserdem constatirte, dass manche, doch nicht alle Pollenschläuche negativ aërotropisch sind.

Eine nähere Präcision der Stoffe, die chemisch reizen, hat Molisch nicht versucht. In dieser Hinsicht geben meine früheren Studien insoweit Aufschluss, als sie sagen, dass verschiedene, doch nicht alle Stoffe in einem freilich sehr verschiedenen Grade reizend wirken. Ich erwähne hier, dass ich als besonders gutes Reizmittel Rohr- und Traubenzucker und Dextrin constatirte, während Frucht- und Milchzucker weniger wirksam sind.

1) Ueber Chemotropismus der Pilze. (Bot. Ztg. 1894, Heft 1.)

2) Ueber chemotropische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. (Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. II, p. 657—658.)

3) Ein negatives Resultat bezüglich des Chemotropismus des Pollens erhielt Rittingshaus, Ueber die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äussere Einflüsse, 1887, p. 40.

4) Ueber die Ursache der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen (Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1889. No. II, p. 11) und zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche (dieselben Berichte 1893 Bd. CII Abth. I).

Chemotropismus.

Die auffallende chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche durch Ausscheidungen seitens der Narbe, des Griffels und der Ovula soll hier zunächst behandelt werden.

Legt man eine von dem Pistille einer Pflanze, z. B. *Scilla patula*, bei der die Erscheinung immer sehr stark hervortritt, abgeschnittene, frische, reife Narbe auf einen Agar Agar- oder Gelatinewürfel und bestäubt dann mittelst eines reinen Pinsels das Agar Agar resp. die Gelatine in der Umgebung der Narbe mit den Pollenkörnern derselben Pflanze, so sieht man schon nach einigen Stunden, während derer man das Ganze in einem feuchten, dunklen Raum aufbewahrt hatte, dass die ausgekeimten Pollenschläuche stark nach der Narbe zuge wachsen sind. Diese Erscheinung, obwohl in der Intensität ihres Auftretens je nach der Pflanze und nach den verschiedenen Phasen in der Entwicklung des Pistills wechselnd, kommt stets zu Stande, falls die Versuche in geeigneter Weise angestellt sind. Oefters war die Ablenkung so stark, dass die Pollenschläuche schon aus bedeutender Entfernung, die das 70fache ihres Durchmessers überschreiten konnte, nach der Narbe zu abgelenkt waren. — Den Chemotropismus konnte ich bei zahlreichen verschiedenen Pflanzen¹⁾ constatiren und folglich kann mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass er eine allgemeine Erscheinung ist.

Die anlockende Wirkung aber beschränkt sich nicht auf die Narbe, sondern sie kommt auch, wie Molisch nachgewiesen hat, der Schnittfläche des Griffels zu. Jedoch bemerkte ich, dass die Wirkung im Griffel von der Narbe an nach abwärts abnimmt, dann aber in dem an das Ovarium anstossenden Theile des Griffels wieder verstärkt wird, voraussichtlich durch die Ausscheidung von Seiten der Ovula. Diese Thatsache konnte ich in der Weise constatiren, dass ich einen Griffel in verschiedene Stückchen schnitt und die Pollenkörner auf den Agar Agarwürfel in der Nähe der Schnittfläche aussäete. Der Procentsatz der nach der Schnittfläche zu wachsenden Pollenschläuche nahm bedeutend ab, wenn die Schnittfläche entfernt von der Narbe angebracht war, nahm aber wieder zu, wenn das Stück aus unmittelbarer Nähe des Fruchtknotens geschnitten war.

Eine gleichartige, jedoch noch auffallendere chemische Reizung

1) Vergl. Molisch, Ueber die Ursachen der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen, l. c. p. 13, und zur Physiologie des Pollens etc., l. c. p. 18.

übten Theile des Ovariums, sowie die einzelnen Ovula aus¹⁾. War ein Schnitt durch einen Fruchtknoten auf einen Agar Agarwürfel gelegt und Pollenkörner um denselben herum ausgesät, so sah ich, dass alle keimenden Pollenschläuche nach dem Centrum des Schnittes zu gewachsen waren, — die Schläuche überschritten die Fruchtknotenwandung und gelangten bis zum Eimund. Waren die einzelnen Ovula vorher von der Placenta abgetrennt worden, so constatirte ich, in Präparaten, die ebenso hergestellt waren, wie die oben beschriebenen, dieselbe Erscheinung, jedoch noch deutlicher. So wuchsen in einem Präparate von *Scilla patula* mehr als 40 Pollenschläuche nach der Mikropyle eines Ovulums; es drangen jedoch nur einige in den Eimund hinein, während die andern sich bis dicht an die Mündung hervordrängten. In diesem Falle war die Anlockung so stark, dass manche Pollenschläuche, die zufällig an dem Chalazaende des Ovulums lagen, dennoch auf bedeutenden Umwegen zu ihrem Ziele, der Mikropyle, gelangten. Dem Gelingen der Versuche that es keinen Abbruch, wenn die Ovula vor dem Versuche mit destillirtem Wasser abgespült worden waren.

Die eben skizzirten Versuche habe ich zuerst hauptsächlich mit *Scilla*-Arten ausgeführt, später mit verschiedenen Pflanzenarten, und zwar stets mit gutem Erfolge.

Die stärkste Anlockung übten die befruchtungsfähigen Samenknospen aus, jedoch brachten auch schon junge Entwicklungsstadien und ebenso bereits befruchtete Ovula die Reizung hervor.

Die Anlockung muss durch einen flüssigen, resp. gelösten Stoff veranlasst werden. Denn dass es sich nicht um einen gasförmigen, durch die Luft wirkenden Stoff handeln kann, beweisen Versuche, in welchen die Pollenschläuche durch die Luft wuchsen. Unter solchen Umständen zeigten die Pollenschläuche keine Neigung, sich nach dem Ovulum hinzuwenden, selbst dann nicht, wenn sie unmittelbar vor der Mikropyle vorbeiwuchsen.

Auch wachsen bei der normalen Befruchtung, wie schon Dalmer²⁾ fand, die Pollenschläuche nicht durch die Luft, sondern pflegen nach dem Austritt aus dem leitenden Griffelgewebe dem Stiele des Ovulums oder anderen Flächen bis zur Mikropyle zu folgen.

1) Vergl. Molisch, Zur Physiologie des Pollens etc. I. c. p. 18.

2) Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1880 Bd. XIV. p. 39.)

Aus der oben erwähnten Thatsache des Zuwachsens der auf dem Agar Agarwürfel keimenden Pollenschläuche nach der Narbe, nach der Schnittfläche des Griffels, sowie nach den Ovula, folgt, dass die betreffenden Organe irgend eine Flüssigkeit, d. h. einen gelösten Stoff absondern müssen. In der That sieht man an der Narbe öfters die Ausscheidung einer klebrigen, schleimigen Masse, aber bei den Ovula ist es wegen der geringen Grösse des Gegenstandes nicht immer leicht, das Vorhandensein einer Secretion zu constatiren. Doch ist es mir öfters gelungen das Vorhandensein einer solchen Flüssigkeit direct zu beobachten, indem ich die von der Placenta getrennten Ovula gleich in Glycerin oder besser in Mandelöl untersuchte. Ich sah dann einen kleinen, stark lichtbrechenden Tropfen aus der Mikropyle austreten. Dies kam jedoch nicht stets vor; es hängt hauptsächlich von dem Entwicklungsstadium des Ovulums ab.

Eine Ausscheidung muss trotzdem fortwährend vorhanden sein, denn ich sah, wie oben erwähnt, dass auch die mit destillirtem Wasser abgespülten Ovula immer noch eine Anziehung auf die Pollenschläuche ausübten.

Um zu erfahren, ob diese Ausscheidungsflüssigkeit auch auf Pilzfäden oder Bakterien einen chemotropischen resp. chemotaktischen Reiz ausübt, stellte ich die folgenden Versuche an: Ovula von *Scilla patula* wurden auf einem Agar Agarwürfel gelegt und einige Sporen von *Phycomyces nitens*, ein anderesmal solche von *Mucor stolonifer* vor die Mikropyle ausgesäet. Die noch sehr kurzen Keimschläuche zeigten eine deutliche Ablenkung nach dem Eimunde, in welchen sie schliesslich auch eindringen konnten. Bei den Bakterien-Versuchen brachte ich auf den Agar Agarwürfel¹⁾ dessen Oberfläche mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt war, einen Tropfen Wasser, der gewöhnliche Fäulnissbakterien — *Bacterium Termo* — enthielt, und konnte so das Verhalten derselben gegen das Ovulum beobachten: schon nach wenigen Minuten fand ich, dass die Bakterien sich vor dem Ovulum angesammelt hatten und vor dessen Mikropyle eine dichte Masse bildeten.

Durch diese Beobachtung ist sichergestellt, dass der von dem Ovulum ausgeschiedene Stoff kein specielles Reizmittel für Pollenschläuche allein ist. Ferner folgt aus der Thatsache, die ich in oben erwähnten Versuchen constatirt habe, dass nämlich die Pollenschläuche durch verschiedene Zuckerarten und Dextrin chemotropisch

1) Alle Gegenstände in dem Versuche wurden sterilisirt.

reizbar sind ¹⁾, mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass der ausgeschiedene Stoff die eine oder andere Zuckerart enthielt. ²⁾

Meine Versuche geben in Hinsicht auf Zuckerbestimmung folgende Resultate: Narbe und Griffel verschiedener Monocotyledonen und Dicotyledonen enthalten, wie schon frühere Forscher fanden, Glucose, d. h. eine Zuckerart, welche Fehling'sche Lösung reducirt. Fruchtknoten-Wandung, Placenta und Ovula von mehreren dieser Pflanzen ergeben im Gegensatz dazu nur einen sehr geringen, von anderen, z. B. *Yucca flaccida*, *Lilium candidum*, überhaupt keinen Niederschlag von Kupferoxydul. Wurden aber diese Organe zunächst mit wenig Salzsäure gekocht, so trat beim Eintauchen der Schnitte in die Fehling'sche Lösung reichlicher Niederschlag in diese ein. Welcher Stoff diese Reduction bewirkte, ist mit Sicherheit nicht zu sagen; ist es aber eine Zuckerart, so kann es jedenfalls nicht Glucose (möglicherweise Saccharose!) sein. Dasselbe ist der Fall bei solchen Gramineen wie *Spartina cynosuroides*, *Pennisclaria spicata*, von deren Narbe, Griffel und Ovula nach der Inversion der Niederschlag von Kupferoxydul in der Lösung eintrat.

Ein Schluss auf die Intensität der Reizwirkung von Seiten der Narbe, der Ovula etc. ist nur zu erhalten, wenn man bestimmt, wie hoch die Concentration eines Reizstoffes sein muss, um die anlockende Wirkung der Ovula zu eliminiren. Zu diesem Zwecke benutzte ich die Ovula und die Pollenschläuche von *Hesperis matronalis* und legte sie auf Agar Agarwürfel, die eine bestimmte Menge Rohrzucker enthielten und die auf der Oberfläche mit einer Zuckerlösung gleicher Concentration benetzt war. Ein Zuwachsen der Pollenschläuche nach den Ovula fand auf den Würfeln statt, welche Mengen von 0,25 %, 0,5 % und 1 % Rohrzucker enthielten. Enthielten sie jedoch über 2 % Zucker, so wurde nur eine sehr geringe Anzahl der Pollenschläuche nach der Mikropyle angelockt, und in vielen Fällen war überhaupt keine Reizwirkung zu bemerken.

Bei Beurtheilung dieser Versuche ist aber zu beachten, dass die Sensibilität der Pollenschläuche von der Concentration, und zwar in dem im Weber'schen Gesetze ausgesprochenen Verhältniss abhängig ist.

1) Miyoshi, Ebend. l. c. p. 25.

2) Vergl. Behrens, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe, 1875, p. 28—29, und Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderungen in den Laubknospen (Bot. Ztg. 1868, p. 697), citirt in Ebend. Vergl. auch Dalmer, Ebend. l. c. p. 30—31.

Ich constatirte dieses durch die folgenden Versuche, welche ich in der früher für die Pilze beschriebenen Weise ausführte.¹⁾ Zwei von verschiedenen starken Zuckerlösungen durchflossene Fliesspapierstreifen lagen an beiden Seiten einer durchlöchernten Collodiumhaut, deren eine Seite mit den Pollen beschickt war. Weil der Pollen von *Hesperis matronalis* und einigen anderen Pflanzen schlecht unter Wasser wuchs, benutzte ich den von *Agapanthus umbellatus*, welcher unter dem Fliesspapier, wodurch die Zuckerlösung floss, lange Schläuche trieb. Obgleich diese unter solchen Umständen schraubige Formen annahmen, konnte doch ein bestimmtes Resultat erhalten werden.

Ich begann mit einem Concentrationsverhältniss der Rohrzuckerlösung von 1 : 2 :

	I. Versuch	II. Versuch	III. Versuch
Oberseite	0,5 ‰	1 ‰	2 ‰
Unterseite	1 ‰	2 ‰	4 ‰

Hier kam keine Ablenkung der Pollenschläuche durch die Löcher der Collodiumhaut nach der stärkeren Zuckerlösung zu Stande.

Auch wenn das Verhältniss 1 : 4 gewährt wurde,

	I. Versuch	II. Versuch	III. Versuch
Oberseite	0,5 ‰	1 ‰	2 ‰
Unterseite	2 ‰	4 ‰	8 ‰

war von einer Empfindung der Concentrationsdifferenz nichts zu merken. War jedoch die eine Zuckerlösung 5 mal so concentrirt wie die andere, so fand die Ablenkungserscheinung statt.

	I. Versuch	II. Versuch	III. Versuch
Oberseite	0,5 ‰	1 ‰	2 ‰
Unterseite	2,5 ‰	5 ‰	10 ‰

Noch deutlicher war sie bei den Relationen 1 : 6 und 1 : 7. Stieg die Concentration der einen Lösung im Verhältniss zu der anderen noch weiter, so wurde die Ablenkung immer stärker.

Nach diesen Erfahrungen gilt also auch für die chemische Reizung der Pollenschläuche der Hauptsache nach das Weber'sche Gesetz. Sofern also Narbe, Ovula etc. durch secernirten Rohrzucker anlockend wirken, würde die Concentration dieser in der oben erwähnten *Hesperis matronalis* etwa 0,4 ‰ betragen müssen, da die 5 fache Menge, ungefähr 2 ‰, den Chemotropismus nahezu eliminirte. Falls aber ein anderer Körper die Anlockung bestimmt, muss so viel von

1) Miyoshi, Ebend. p. 20—21.

Flora 1894.

diesem vorhanden sein, dass er eine Reizung ausübt, welche der besagten Rohrzuckermenge äquivalent ist.¹⁾

Hieraus erklärt sich auch, warum Versuche früherer Forscher, bei denen sich Pollenschläuche und Ovula in Zuckerlösung befanden, negativ ausfielen.

Hier schliesst sich, besonders mit Rücksicht auf die Reizwirkung, naturgemäss die Frage an, ob die Pollenschläuche der einen Pflanzenart durch die Ovula der anderen angelockt werden. In dieser Hinsicht sind die von Strasburger in seinen Versuchen „über fremdartige Bestäubung“²⁾ gewonnenen Erfahrungen von grosser Bedeutung. In seinen zahlreichen Versuchen keimten die Pollenkörner einer Pflanzenart auf der Narbe einer anderen und die Pollenschläuche wuchsen mehr oder weniger durch den Griffel hinab, wenn kein mechanisches Hinderniss oder irgend eine andere ungünstige Bedingung sie davon abhielt. Hiernach ist also die Möglichkeit geboten, dass fremdartige Pollenkörner ihre Schläuche zu den Fruchtknoten und eventuell in die Ovula senden.

Auch nach einer Reihe von mir angestellten Versuchen ist es unzweifelhaft, dass das Zuwachsen der Pollenschläuche nach den fremden Ovula thatsächlich zu Stande kommen kann; mit andern Worten: ein Ovulum wirkt anlockend auf ganz fremdartige Pollenschläuche. Ich operirte auch mit im System sehr entfernt stehenden Pflanzen und prüfte auch das Verhalten von Dicotylen-Pollen gegen Monocotylen und umgekehrt. Alle diese Versuche wurden auf dem Agar Agarwürfel in der oben schon beschriebenen Weise³⁾ ausgeführt. So wurden die Pollenschläuche z. B. von *Scilla patula* durch die Ovula von *Scilla japonica*, *Diervilla rosea*, *Ranunculus acer*, die Pollenschläuche von *Primula sinensis* durch die Ovula von *Antirrhinum majus*, *Digitalis grandiflora*, die Pollenschläuche von *Hesperis matronalis* durch die Ovula von *Lonicera Periclymenum*, *Digitalis grandiflora*, *Antirrhinum majus*, *Linaria alpina* angelockt; umgekehrt auch die Pollenschläuche von *Linaria alpina* durch die Ovula von *Hesperis matronalis*, weiter die

1) Pfeffer, Locomot. Richtungsabw. etc. I, c. p. 395 u. s. w. und über chemot. Beweg. etc. I, c. p. 635. Für die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes in den Erscheinungen des Pflanzenlebens siehe Pfeffer, Ueber die Reizbarkeit der Pflanzen (Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte Verhandlungen 1893, allgemeiner Theil. Sonderabdruck) p. 25 und dort citirte Literatur.

2) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886 Bd. XVII p. 50.

3) Vergl. Seite 78.

Pollenschläuche von *Agapanthus umbellatus* durch die Ovula von *Antirrhinum majus* etc.

In diesen Versuchen sah ich die Pollenschläuche in seltenen Fällen sogar wirklich in die fremde Mikropyle hineindringen. Die Erscheinung fand gleich auffallend statt, ob die zwei Pflanzenarten mit einander näher oder entfernter verwandt waren.

Das Wenden der Pollenschläuche auf den Agar Agarwürfel nach fremden Narben habe ich in gleicher Weise untersucht, und es gelang mir bei den oben erwähnten, sowie bei noch anderen Pflanzen, die Anlockungserscheinung mehr oder weniger deutlich zu constatiren.¹⁾

Abgesehen von den negativen Resultaten, die ich in einigen Fällen bekommen habe, kann ich doch mit Sicherheit schliessen, dass, wie bei der von Vögler²⁾ constatirten Thatsache, die chemotaktische Anlockung der Samenfäden der Farnkräuter nach fremden Archegonien, auch das Zuwachsen der Pollenschläuche nach fremden Ovula durch die Anlockungswirkung der zuckerhaltigen Ausscheidung ein allgemeines Phänomen ist, welches stets zu Stande kommt, wenn den formalen Bedingungen Genüge geleitet ist.

Andere Faktoren.

Wie im vorigen Kapitel ausführlich beschrieben wurde, ist das durch chemischen Reiz veranlasste Wenden der Pollenschläuche nach der Narbe und den Ovula so auffallend, dass kein Zweifel darüber herrschen kann, dass der Chemotropismus bei der Lenkung der Pollenschläuche von grosser, physiologischer Bedeutung ist. Doch kann für diese Lenkung der Pollenschläuche durch den Griffel bis in die Ovula nicht wohl allein der Chemotropismus entscheidend sein.

Mit Rücksicht auf das Weber'sche Gesetz müsste die Concentration schnell aussteigen und hohe Werthe erreichen besonders in langen Griffeln, dergl. bei *Oenothera macrocarpa* oft 15 cm und bei *Zea Mais* 20—40 cm³⁾ erreichen. Diese Forderung bleibt auch bestehen, wenn auf dem von dem Pollenschlauche zu durchwandernden Wege sich die Qualität des Reizstoffes ändern sollte. Denn stets

1) Das chemotropische Zuwachsen der Pollenschläuche von *Primula acaulis* nach dem Pistill von *Draba repens* ist von Correns (Culturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis* Lam., Ber. d. deut. bot. Gesell. 1889, Bd. VII p. 270), und desgleichen der Pollenschläuche von *Narcissus Tazetta* gegenüber der Narbe von *Ornithogalum umbellatus* und *Weigelia rosea* von Molisch (Zur Physiologie des Pollens etc. I. c. p. 18) beobachtet worden.

2) Beiträge zur Kenntniss der Reizerscheinungen (Bot. Ztg. p. 689 u. s. w.).

3) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, p. 933.

muss doch die Intensität des Reizes in der folgenden Zone entsprechend gesteigert sein, um eine positiv chemotropische Reizwirkung zu erzielen.¹⁾

Da aber die Pollenschläuche durch verschiedene Stoffe reizbar sind, so kann der Zuckergehalt allein keinen Ausschlag in unserer Frage geben, und ohnehin ist zu beachten, dass nur die extracelluläre Zuckermenge reizend wirken kann. Ferner ist beachtenswerth, dass in den Narben die Narbenflüssigkeit am reichsten an Zucker zu sein scheint. Wichtig aber ist die in vorigem Kapitel mitgetheilte That- sache, dass die chemotropische Anlockung durch die unteren Griffel- theile schwächer ist als durch die Narbe, dass also in dem Griffel keine Vertheilung des Reizstoffes besteht, welcher eine chemotropische Lenkung der Pollenschläuche nach dem Basaltheile des Griffels ver- anlassen könnte.

In Uebereinstimmung mit dem soeben Gesagten fand ich dann auch, dass die eingedrungenen Pollenschläuche auch in umgekehrten Richtungen durch den Griffel wachsen, ferner, dass die Pollenschläuche durch angebrachte seitliche Oeffnungen aus dem Griffel im dampf- gesättigten Raum herauswachsen²⁾. Die von Pfeffer³⁾ mitgetheilte Erfahrung, dass im dampfgesättigten Raum sehr viele Pollenschläuche auch von der Narbe aus in die Luft wachsen, lehrt, dass die Narbe keine so übermächtige anziehende Reizwirkung ausübt.

Aus diesen und anderen Erwägungen folgt, dass ausser dem chemotropischen Reize noch andere Umstände für die Lenkung der Pollenschläuche zu beachten sind.

Hydrotropismus: Eine hydrotropische Wirkung von der Narbe auf die Pollenschläuche ist schon früher von einigen Botanikern⁴⁾ als Ursache des Eindringens der Pollenschläuche in das Narbengewebe vermuthet worden. Es haben jedoch die Untersuchungen von Kny⁵⁾ und Pfeffer⁶⁾ gezeigt, dass derartige Einwirkungen nur mässig sein können. Ein gewisser Hydrotropismus ist aber, wie ich nachweisen

1) Vergl. Pfeffer's Arbeiten cit. in p. 5.

2) Vergl. unten Seite 88.

3) Ueber chemot. Beweg. etc. I. c. p. 656.

4) Van Tieghem, Recherches physiologiques sur la Végétation libre du Pollen et de l'ovule, etc. (Ann. d. Sc. nat. bot. 1869, 5 sér., T. XII. p. 325). Capus, Anatomie du Tissu conducteur (dieselbe Zeitschrift 1878, 6 sér., T. VII. p. 282).

5) Sitzungsab. d. Brand. bot. Ver. 12. 1881.

6) Ebend. p. 656.

konnte, thatsächlich vorhanden. Ich benutzte hauptsächlich die Narbe und Griffel von *Epilobium angustifolium*, *Oenothera biennis*, *Oe. fruticosa*, *Digitalis grandiflora*, *D. purpurea* und führte die Versuche folgendermaassen aus: Die Narbe wurde im Zusammenhang mit kleinen Stückchen des Griffels abgeschnitten und, nachdem sie reichlich mit Pollenkörnern bestäubt war, in einer aus dicker Pappe hergestellten Feuchtkammer in dunklem Raum aufbewahrt. Es wuchsen dann die an der Narbe keimenden Pollenschläuche von der Narbenoberfläche nach beliebigen Richtungen aus, besonders wenn ein Ueberfluss von Pollenkörnern auf die Narbe gebracht worden war, weil dann nicht jedes Pollenkorn mit der Ausscheidung der Narbe in Berührung kam.

Anders war aber die Erscheinung, wenn in dem sonst ebenso angestellten Versuche eine Seite der Feuchtkammer so weit geöffnet war, und so viel Luft eindrang, dass die Dampfsättigung zwar aufgehoben, ein Collabieren der Pollenschläuche aber vermieden war; die voll turgescenten Pollenschläuche entfernten sich dann entweder von anfang an nicht von der Narbe oder wenden sich doch vielfachst nach geringem Herauswachsen in der Luft wieder zur Narbe zurück. In trockener Luft kommt hinzu, dass die Pollenschläuche wohl gar nicht in die Luft wachsen können, oder falls dies gelingt, doch in dieser bald collabieren und deshalb wieder theilweise auf die Narbe zurücksinken.¹⁾ Es ist deshalb auch nicht zulässig bei den directen Beobachtungen im Freien, aus dem Hinwenden eines Pollenschlauches in einem Bogen zur Narbe auf Hydrotropismus zu schliessen.²⁾ Thatsächlich spielt aber offenbar der Hydrotropismus mit eine Rolle in der Natur, um das Entfernen der Schläuche von der Narbe zu verhindern und damit also das Eindringen zu begünstigen.

Ganz ebenso verhielten sich nun die aus dem unteren Schnittende des Griffels zahlreich hervorkommenden Pollenschläuche. Dieselben wuchsen nämlich im dampfgesättigten Raume fast nach allen beliebigen Richtungen; fehlte aber die Seite der Feuchtkammer nach der das Schnittende des Griffels lag, so wuchsen sie mehr oder weniger auffällig rückwärts oder seitwärts nach Orten der grösseren Wasserdampfspannung.

Ferner modificirte ich die Versuche in der Art, dass ich die eine Seite der Feuchtkammer, in welcher die Pollenschläuche aus dem Schnittende des Griffels schon bis zu einer gewissen Länge heraus-

1) Pfeffer, Ueber chemot. Beweg. etc. I. c. p. 657.

2) Strasburger, Ueber fremd. Bestäub. I. c. p. 92.

gewachsen waren, öffnete, so dass die Feuchtigkeitsbedingungen in der Kammer sich plötzlich änderten. Schon nach kurzer Zeit folgte eine deutliche Aenderung der Wachthumsrichtung. Die vorher nach allen Seiten lang ausgewachsenen Pollenschläuche bogen fast stets nach den feuchteren Seiten der Kammer um, andere, noch kurze Schläuche, krümmten sich gleich nach dem Austritt aus dem Schnittende im scharfen Winkel rückwärts, um dann weiter geradeaus zu wachsen.

Mich interessirte es ferner zu constatiren, wie die Pollenschläuche sich bei wechselndem Wasserdampfgehalt verhalten. Zu diesem Zwecke liess ich in der Feuchtkammer einige Pollenschläuche von *Epilobium angustifolium* zuerst auf der Narbe bis zu einer gewissen Länge auswachsen. Dann öffnete ich eine Seite der Kammer und blies einen schwachen Luftzug hindurch. Die gegen diese Seite bereits ausgewachsenen Pollenschläuche krümmten sich bald seitwärts oder rückwärts. Bei der Wiederherstellung der gleichmässigen Feuchtigkeit jedoch streckten sie sich wieder gerade und folgten ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung. Ich konnte die Erscheinung wiederholt hervorrufen ohne ein Collabieren der Pollenschläuche zu veranlassen.

Kurz, der Hydrotropismus dient einmal als Reiz mit dazu, die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche zu bestimmen, anderseits ist genügende Feuchtigkeit eine Bedingung, ohne die ein Collaps eintreten würde.

Mangel an Contactreiz ist nach den Kny'schen Untersuchungen¹⁾ und meinen nachstehenden Versuchen zweifellos.

Ich befestigte mittelst Klebwachs auf einem Objectträger ein kleines Glimmerblättchen oder Papierstreifen fast senkrecht. In die Nähe, etwa 2 mm entfernt, brachte ich das Schnittende eines Griffels, dessen Narbe bestäubt war. Ein anderes Mal stellte ich eine Glascapillare auf einen Objectträger und legte den Griffel in passende Entfernung von den Capillaren. In keinem Falle deutete das Verhalten der auf dem fremden festen Gegenstände auftreffenden Pollenschläuche auf einen Contactreiz.

Dass der Contactreiz keinen wesentlichen Einfluss hat, wurde auch auf andere Weise gezeigt, indem ich die Pollenschläuche durch eine dünne Sandschicht wachsen lassen konnte, falls nicht eine reine mechanische Hemmung sie hinderte.

1) l. c.

Molisch¹⁾ schloss auf einen negativen Aërotropismus der Pollenschläuche auf Grund der von ihm beobachteten Thatsache, dass die Pollenschläuche auf Nährgelatine von dem Rande des Deckgläschens nach dem Innern wuchsen. Dieselbe Erscheinung habe ich auch bei den Pollenschläuchen von *Clivia Gardeni* wiederholt gesehen, wenn ich die Pollenkörner dieser Pflanze auf einen 2% Rohrzucker enthaltenden Gelatinewürfel säete und das Ganze mit durchlöcherten oder gespaltenen Glimmerblättchen bedeckte. Die in der Nähe der Löcher resp. Spalte ankeimenden Pollenschläuche hatten in dem Präparate die vorherrschende Tendenz von den Rändern zu fliehen und nach dem Innern hineinzuwachsen. Dasselbe habe ich constatirt, wie auch Molisch, mit einer Rohrzuckerlösung ohne Gelatine.

Wie Molisch betont hat, kann man, da die Bedingungen der Feuchtigkeit und Zuckermenge überall gleich sind, diese Erscheinung nicht anders erklären als durch die Annahme, dass die Pollenschläuche vor der Luft fliehen, d. h. sich der sauerstoffärmeren Luft zuwenden. Dieser negative Aërotropismus kommt aber, wie Molisch zeigte, bei vielen Pollenschläuchen nicht vor, so dass eine solche Reizwirkung keine generelle Bedeutung hat.²⁾ Wenn diese Reizbarkeit besteht, mag sie in gegebenen Fällen unterstützend mithelfen, wenn es auch fraglich ist, ob allgemein die äusseren Bedingungen für die aërotropische Reizung geboten sind. Thatsächlich kann überhaupt diese Wirkung des Aërotropismus nicht ansehnlich sein, da Pollenschläuche sehr ungehindert durch Verletzungsstellen aus dem Griffelgewebe in dampfgesättigte Luft hinauswachsen können.³⁾

Dass die Pollenschläuche gegen das Licht sich indifferent verhalten, constatirte ich, indem ich sie in einem dunklen, feuchten Raum wachsen liess, von dessen einer Seite das Licht Zutritt hatte. Sie zeigten gar keine Aenderung der Wachstumsrichtung in Bezug auf den Lichtstrahl.⁴⁾

Dass der Geotropismus⁵⁾ keinen wesentlichen Einfluss ausübt, geht klar aus der Thatsache hervor, dass die Pollenschläuche in freiem Raume nach allen Richtungen auswachsen können. Ueberdies

1) Ueber die Ursache der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen l. c. p. 12. Zur Physiologie des Pollens etc. l. c. p. 10—16.

2) Vergl. Correns, Ebend. l. c. p. 271.

3) Vergl. unten Seite 88.

4) u. 5) Vergl. Correns, Ebend. l. c. p. 272.

ist in Hinsicht auf die mannigfaltige Lage der Blüthen von vorneherein nicht wahrscheinlich, dass eine geotropische Empfindlichkeit der Pollenschläuche ausgebildet sein dürfte.

Wachsthum der Pollenschläuche im Griffel.

Nachdem ich in den beiden vorigen Kapiteln die Wirkung des chemotropischen, des hydrotropischen und des aërotropischen Reizes auf das Wachsthum der Pollenschläuche geschildert habe, bin ich jetzt im Stande die weitere Frage zu behandeln, ob die Lenkung der Pollenschläuche im Griffel durch die Combination dieser oder auch noch anderer Reizwirkungen zu Stande kommt, oder welcher Antheil der mechanischen Führung im leitenden Gewebe zufällt. Die nachstehenden Versuche werden die Bedeutung der mechanischen Führung in dem leitenden Gewebe erkennen lassen.

Ich schnitt den Griffel von *Digitalis grandiflora*, dessen Narbe unbestäubt war, ab, und besäete das Schnittende des Griffels mit Pollenkörnern. Einige der gekeimten Pollenschläuche wuchsen in den freien Raum aus, während andere das Griffelstück auf eine Länge von etwa 0,5 cm in umgekehrter Richtung durchwuchsen, und ihre Spitze aus der Narbenoberfläche heraustreten liessen. War in diesem Versuche auch die Narbe abgeschnitten oder wenigstens verletzt, so traten die wachsenden Spitzen noch weiter hervor.

Eine andere Reihe von Versuchen wurden derart ausgeführt, dass ich eine oder mehrere seitliche Oeffnungen in verschiedenen Theilen des Griffels und der Fruchtknotenwandung anbrachte, um zu constatiren, ob aus solcher Verletzungsstellung die Pollenschläuche herauswachsen könnten. Die Einschnitte erreichten verschiedene Tiefe und je nach dem erhielt ich verschiedene Resultate. Bei den Griffeln von *Digitalis grandiflora* und *Epilobium angustifolium* bemerkte ich, dass dann, wenn die Verletzung zu oberflächlich war, keine Pollenschläuche heraustreten. War jedoch die Verletzung bis zum leitenden Gewebe oder noch tiefer bis in den Griffelcanal gedrungen, so traten mehr oder weniger Pollenschläuche je nach der Grösse der Oeffnung aus. Durch kleine, aber ziemlich tief gestochene Löcher kam öfters nur ein oder sehr wenige Pollenschläuche hervor, und wuchsen dann in die dampfgesättigte Luft.

Dieses Hervorwachsen wurde stets hervorgerufen, ob das Loch oder der Ausschnitt senkrecht oder schief, kurz nach allen Richtungen in Bezug auf die Griffelwand gerichtet war. Ich constatirte diese Erscheinung an den verschiedensten Theilen des Griffels, ja sogar

da wo der Griffel in den Fruchtknoten übergeht. Bei einer Verletzung oder Oeffnung der Carpelles beobachtete ich kein Herauswachsen der Pollenschläuche, wenn auch die Oeffnung bis zum inneren Raume des Fruchtknotens ging. Hier dürfte einmal die Grösse des Raumes, sodann die energische Reizlenkung von Seiten der Samenknospen entscheidend einwirken.

In allen von mir untersuchten Fällen wuchsen die Pollenschläuche hauptsächlich durch das leitende Gewebe oder zwischen den Schleimpapillen an der Canalwandung.¹⁾

Sie folgen also demjenigen Weg, welcher ihrem Vordringen den geringsten Widerstand bietet und eben durch die entsprechende anatomische Anordnung wird den einmal in den Griffel eingedrungenen Pollenschläuchen der Weg bis zu den Fruchtknoten angebahnt. Treten dann die Pollenschläuche aus dem leitenden Gewebe des Griffels in den Fruchtknoten, so pflegen sie an dessen Wandungen, wo gewöhnlich secernierende papillöse Epithelien sich befinden, hinzugleiten, und das anatomische Verhältniss begünstigt die Annäherung der an der einen oder anderen Seite der Funiculuswandungen fortgleitenden Schläuche gegen die Mikropyle hin.²⁾ Dazu kommt dann, dass von der Mikropyle aus Reizstoffe diffundiren, welche chemotropisch anlockend wirken.³⁾

Um solche chemische Reizwirkung ansehnlich zu machen, muss es sogar als ein Vorthail erscheinen, wenn die Pollenschläuche im Griffel geradezu aus chemischen Reizwirkungen sich entfernten, so dass nunmehr ein mässiges Quantum Reizstoff wieder guten Erfolg hat.

Ein Herauswachsen der Pollenschläuche aus dem Reizstoff, d. h. aus der concentrirten zu dünnen Lösung, ist aber, wie erwähnt, im Griffel Thatsache und auch das Herauswachsen der Schläuche aus dem Griffel, wie das Wegwachsen derselben von der Narbe im dampfgesättigten Raume, lehren ja dieses Verhalten. Die mechanische Führung macht es ohnehin leicht verständlich, wie ein Pollenschlauch

1) Vergl. Behrens, Ebend. l. c. p. 22. — Capus, Ebend. l. c. p. 261. — Dalmer, Ebend. l. c. p. 31, etc. — Strasburger, Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen etc. 1884, p. 35 etc.

2) Ueber diese anatomischen Verhältnisse, die je nach den verschiedenen Arten wechseln, haben Dalmer und Strasburger nähere Angaben gemacht. Vergl. Dalmer, Ebend. l. c. p. 11—12, 21, 26—29, 33; und Strasburger, Ebend. l. c. p. 58, 60, etc.

3) Vergl. Strasburger, Ebend. l. c. p. 58—59.

selbst wenn der chemische Reiz rückwärts zu wenden strebt, doch seine ihm mechanisch vorgeschriebene Richtung fortsetzt.

Dass manche Pollenschläuche Nutationsbewegungen machen, sieht man leicht bei ihrer Kultur auf Nährgelatine.¹⁾ Diese Bewegungen mögen beim Fortwachsen der Schläuche im Griffel eine gewisse, doch keine hervorragende Bedeutung haben.

Bekannt ist die Thatsache, dass die Pollenschläuche öfters, z. B. bei *Malvaceae*, die Narbenpapille durchbrechen können, und in manchen Fällen, wo die Narbenoberfläche mit Epidermis bedeckt ist, z. B. bei *Anoda hastata*, müssen die Pollenschläuche diese durchbohren, um in den Griffel hinein zu gelangen.²⁾ Ich habe gesehen, dass die Pollenschläuche von *Digitalis grandiflora* durch eine auf Nährgelatine liegende sehr dünne künstliche Cellulosemembran sich durchbohrten. Ein andermal liess ich die Pollenschläuche von *Agapanthus umbellatus* durch die Spaltöffnung eines mit 2% Rohrzucker injicirten Blattes von *Tradescantia discolor* hineinwachsen und constatirte, dass die Pollenschläuche die Zellwandungen der Epidermis und des Wasserspeichergewebes des Blattes durchbohren konnten.

Hier ist offenbar, dass die Pollenschläuche, wie Strasburger³⁾ durch sein experimentelles Constatiren der Auflösung von Stärkekleister⁴⁾ durch den Pollen angenommen hat, ein entsprechendes, celluloselösendes Enzym ausscheiden müssen, vermöge dessen sie, wenn es nöthig ist, das Zellgewebe durchbrechen, um ihren Weg nach den Ovula zu finden.

Ich habe hier nicht untersucht, ob und in wie weit Ernährung durch den Griffel eintritt. Sie kann wohl stattfinden, wie manche Botaniker annehmen, da wo der Griffel lang ist,⁵⁾ während sie bei Pflanzen mit kurzen oder verschwindenden Griffeln (z. B. manche Ranunculaceen und Papaveraceen) an Wichtigkeit zurücktritt.

Die Narbe ist, physiologisch sowie biologisch betrachtet, zunächst die Fixierungs- und Keimstelle des Pollens. Nach meinen Versuchen wuchsen die Pollenschläuche in die Schnittfläche eines von der Narbe befreiten Griffels schlechter als bei unverletzter Narbe.

1) Vergl. Molisch, Zur Physiologie des Pollens etc. I. c. p. 20.

2) Strasburger, Befruchtungsp. b. d. Phanerog. etc. I. c. p. 46–47 und Ueber fremd. Bestäub. I. c. p. 94.

3) Ueber fremd. Bestäub. etc. I. c. p. 94.

4) Mir ist es auch gelungen festzustellen, dass sterilirte Stärkekörner einer Kartoffel durch den Pollen von *Clivia Gardeni* unter dem Deckgläschen im destillirten Wasser corrodirt werden.

5) Vergl. Dalmer, Ebend. I. c. p. 30.

Aus dem oben Erörterten sehen wir, dass das Verhalten der Pollenschläuche auf fremdem Gynaeceum von den Umständen abhängt: die mechanische Hemmung durch den eigenartigen Bau der Narbe, des Griffels etc. kann das Eindringen selbstverständlich unmöglich machen; auch findet die Ernährung von fremden Pollenschläuchen wohl nicht immer statt; ausserdem kann schon die Concentrationsbedingungen der Ausscheidungen auf die Narbe etc. das Eindringen wohl hemmen. Obgleich die chemische Reizung seitens der Narbe des Griffels oder Ovula eine allgemeine Erscheinung ist, und sie, analog wie bei den Samenfäden der Farnkräuter¹⁾ die Pollenschläuche an den Ort, wo sie zu functioniren haben, bringt, so dringen doch thatsächlich sehr selten die fremden Schläuche in die Ovula hinein. Die Befruchtung selbst ist dann wieder eine Sache für sich.

Schluss.

Es bedarf, wie wir gesehen haben, des Zusammenwirkens verschiedener Factoren, um die Pollenschläuche von der Narbe durch den Griffel bis in die Mikropyle zu leiten.

Die Narbe gibt die Bedingungen des Keimens. In der Natur sorgt dabei Hydrotropismus und eventuell Collaps mit für Eindringen der Pollenschläuche in den Griffel, wobei noch der chemische Reiz mitspielen wird.

Untergeordnet ist negativer Aërotropismus im Spiele, der bei einigen Pflanzen mitbetheiligt sein mag.

Wenn die Pollenschläuche das Innere des Griffels erreicht haben, ist die Leitung von dort an wesentlich mechanisch, d. h. sie wachsen nach dem Orte des geringsten Widerstandes weiter und schliesslich traten sie in den Fruchtknoten ein. Hier muss beachtet werden, dass es ausserdem z. Th. auffällige anatomische Leitbahnen sind, die die Pollenschläuche der Placenta und dem Funiculus entlang bis in die Nähe der Mikropyle führen, die ihrerseits wiederum einen chemischen Reiz ausübt.

Im obigen haben wir jedenfalls die wesentlichsten Factoren gekennzeichnet, welche den Pollenschläuchen ihre Wege von der Narbe bis zum Eimunde weisen und damit die hauptsächliche Aufgabe unseres Themas erledigt. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass die ganze Frage erschöpfend behandelt ist, vielmehr bleibt bei unserer Arbeit, ebenso wie bei jeder anderen, die weitere Aufhellung einzelner Probleme der Forschung der Zukunft überlassen. Nur kurz

1) Vögler, cit. in Seite 8.

soll im Folgenden auf einige solche Punkte hingewiesen werden: Zunächst würde eine ins Einzelne gehende anatomische Untersuchung der Griffel- und besonders Fruchtknotenwandung desshalb Interesse bieten, weil sie eine genaue Abschätzung zwischen chemischen Reizerfolgen einerseits, und Folgen einer rein mechanischen Führung anderseits in jedem einzelnen Falle erlauben würde. Im Speciellen wäre zu untersuchen, ob die von Dalmer¹⁾ beobachteten Rillen in der Carpellwandung die Schläuche rein mechanisch führen oder vermittels ausgeschiedener Secrete, oder ob sie als Wege capillaren Aufstieges für Ausscheidungen der Ovula in Betracht kommen. — Eine zweite Frage wäre die, zu erforschen, ob der Pollen vermöge seiner Keimung auf der Narbe, resp. seines Eindringens in den Griffelcanal seinerseits einen Reiz auf das umgebende Gewebe ausübt, der dieses zu Secretionen oder anderen Thätigkeiten veranlasst, die dann für die Lenkung des Pollenschlauches in Betracht kommen könnten. In dieser Hinsicht ist zu beachten, dass bei den Orchideen die eindringenden Pollenschläuche auf das Gynaeceum einen Reiz ausüben, der die Fortentwicklung der Samenknospen veranlasst.²⁾

Schliesslich sei ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die in dieser Arbeit behandelte Frage von der anderen, worauf die Befruchtung selbst, d. h. die Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte beruht, scharf zu trennen ist. So habe ich, wie oben erwähnt, ein Eindringen von Pollenschläuchen in die Mikropyle völlig fremder Pflanzen in seltenen Fällen beobachten können, und doch ist bekannt, dass eine Befruchtung in einem solchen Falle nie eintritt.

Uebersicht der Resultate.

Narbe, Theile des Griffels und Ovulum sondern eine Flüssigkeit ab, welche die Pollenschläuche anlockt.

Als Reizstoff kommt Zucker in erster Linie in Betracht, doch sind andere Stoffe nicht ausgeschlossen.

Die Pollenschläuche einer Pflanze werden im Allgemeinen durch die Ausscheidungen des Gynaeceums anderer Pflanzen aus den verschiedensten Arten, Gattungen und Familien angelockt.

Die chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche unterliegt dem Weber'schen Gesetze.

1) Ebend. l. c.

2) Vergl. Strasburger, Befruchtungsp. b. d. Phanerog. etc. l. c. p. 60, und Ueber fremd. Bestäub. l. c. p. 97. Vergl. auch Pfeffer, Ueber chemot. Beweg. etc. l. c. p. 657—658.

Die Pollenschläuche sind mehr oder weniger hydrotropisch reizbar, und dieser Reiz hilft mit, dass sie nicht von der Narbe abwachsen.

Die Pollenschläuche sind öfters negativ aërotropisch, d. h. zeigen die Tendenz vor der sauerstoffreichern Luft zu fliehen.

Im Griffel werden die Pollenschläuche wesentlich mechanisch zum Fruchtknoten gelenkt.

Die Pollenschläuche haben die Fähigkeit, Cellulosewände zu durchbohren.

Zum Schluss dieser Arbeit spreche ich, ebenso wie bei meiner früheren, Herrn Geheimrath Professor Dr. Pfeffer meinen herzlichsten Dank für seine freundliche Anregung und vielfache Unterstützung aus.

Leipzig, Januar 1894.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [78](#)

Autor(en)/Author(s): Miyoshi Manabu

Artikel/Article: [Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche 76-93](#)