

Zur Physiologie des Pollens, mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewe- gungen der Pollenschläuche

von

Prof. Dr. **Hans Molisch** in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Juni 1893.)

I.

Wieso es kommt, dass die auf der Narbe des Griffels auskeimenden Pollenkörner ihre Schläuche gewöhnlich in den Griffel hineintreiben, dann den Griffel oft in langer Bahn durchdringend gerade auf die Mikropyle stossen und schliesslich zur Eizelle gelangen — diese Frage haben bereits viele Forscher aufgeworfen, manche auch experimentell geprüft, ohne dass es gelungen wäre, eine durch äussere Reize bestimmte Richtungsbewegung mit Sicherheit nachzuweisen.

Bereits Kny¹ hat gezeigt, dass sowohl für den Ort der Pollenschlauchanlage, als auch für dessen Richtung Schwerkraft, Licht und Contact, soweit die Erfahrungen reichten, ohne Einfluss sind.

Den Untersuchungen von Pfeffer² verdanken wir bekanntlich die Kenntniss der Thatsache, dass gewisse bewegungsfähige Organismen, wie z. B. die Samenfäden von Farnkräutern,

¹ Sitzungsberichte des botanischen Vereines der Provinz Brandenburg, XXIII, Sitzung vom 12. Juli 1881.

² W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, I. Bd., 3. Heft, S. 363. — W. Pfeffer, Über chemotaktische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. Ebenda, II. Bd., Heft 3, S. 582.

von *Selaginella*, ferner Bacterien, gewisse farblose Flagellaten und einige chlorophyllführende Volvocineen durch verschiedene Stoffe in specifischer Weise angelockt werden. Mit Rücksicht darauf war es nicht unwahrscheinlich, dass gewisse äussere Reize auf Pollenschläuche doch richtend einwirken dürften. In der That hat auch nicht lange nachher Strasburger¹ für die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche chemische Reize und Berührungsreize als massgebend hingestellt.

Diese Annahme hat jedoch Pfeffer selbst als unberechtigt zurückgewiesen, da die von ihm und seinem damaligen Assistenten Dr. Grabendörffer durchgeführten verschiedenartigen Versuche über Hydrotropismus, Heliotropismus und Thermotropismus ein negatives Resultat lieferten und auch für Contactwirkungen, sowie für chemische Reizwirkungen keinerlei Anhaltspunkte gewonnen wurden.²

Soviel über die Literatur, die ich hier nur ganz kurz und zur blossen Orientirung der Sachlage gegeben habe, da dieselbe bereits von Pfeffer in kritischer Weise zusammengestellt wurde.²

Wenn es bisher auch nicht gelungen war, eine bestimmte Ursache für die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche ausfindig zu machen, so ist es doch anderseits in hohem Grade wahrscheinlich, dass solche Ursachen wirklich existiren. Von dieser Erwägung ausgehend habe ich mich vor längerer Zeit mit der berührten Frage zu beschäftigen begonnen und bereits im Jänner 1889 zwei die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche bestimmende Ursachen in einer kurzen Notiz bekannt gemacht:³ den Sauerstoff und Ausscheidungen der Narbe. Seitdem habe ich den Gegenstand zeitweise weiter verfolgt und dabei auch andere, die Physiologie des Blütenstaubes betreffende Erscheinungen studirt, die ich in der vorliegenden Abhandlung mittheilen möchte. Ich beginne mit meinen Er-

¹ E. Strasburger, Über fremdartige Bestäubung. Pringsheim's Jahrbuch für w. Botanik, XVII. Bd., 1886, S. 92.

² L. c. S. 656.

³ H. Molisch, Über die Ursachen der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen. Sitzungsanzeiger der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, 17. Jänner 1889.

fahrungen über die Keimung und die Dauer der Keimfähigkeit von Pollenkörnern verschiedener Pflanzen.

II. Über die Keimung und die Keimfähigkeitsdauer von Pollenkörnern.

Das natürliche Substrat für die Keimung des Blütenstaubes bietet bei den Angiospermen die Narbe, bei den Gymnospermen der Scheitel der Samenknospe. Dieser Satz bedarf keiner weiteren Begründung, denn seine Richtigkeit geht ohne weiteres aus den vielfach beobachteten Vorgängen hervor, die der Befruchtung vorangehen.

Da die directe Beobachtung der auf der Narbe entstehenden Schläuche unbequem ist, so versuchte man, die Pollenkörner auch ausserhalb der Blüthe in verschiedenen künstlichen Nährsubstraten zur Keimung zu bringen.¹ Bekanntlich eignen sich hiezu verschiedene Mittel, besonders wässerige Rohr-, Traubenzuckerlösungen, Honig, Pflaumendecoct, die Innenseite frisch geöffneter Pflaumen² und wahrscheinlich das Fleisch noch anderer Früchte. Am zweckmässigsten erweisen sich aber zumeist Zuckerlösungen, namentlich wenn denselben nach dem Vorschlage von Kny³ Gelatine zugesetzt wird.⁴ In Zuckergelatine bleiben die Schläuche in ihrer Lage fixirt, was nament-

¹ Vergleiche darüber:

Van Tieghem, Recherches physiologiques sur la végétation libre du pollen et de l'ovule. Annales scienc. nat., Bot., 5^e série, t. XII, 1872.

F. Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Jena 1879, S. 1.

L. Kny, Sitzungsber. des botan. Vereines der Provinz Brandenburg, XXIII, Sitzung vom 12. Juni 1881.

E. Strasburger, Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen etc., Jena 1884, S. 13.

P. Rittinghaus, Über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äussere Einflüsse. Inaug.-Dissertation, Bonn 1887.

L. Mangin, Recherches sur le pollen. Bulletin de la société botanique de France, t. XXXIII, 1886, p. 337.

² A. Tomaschek, Über die Entwicklung der Pollenpflänzchen des *Colchicum autumnale* L. Diese Sitzungsber., 1877, Bd. LXXVI, Octoberheft.

³ L. c.

⁴ Mangin verwendete anstatt Gelatine Agar-Agar, l. c. p. 338.

lich für die Beurtheilung ihrer Wachstumsrichtungen einen grossen Vortheil gewährt.

Die Concentration der für verschiedene Pollenkörner tauglichen Zuckerlösung wechselt ausserordentlich stark und muss für jede einzelne Art immer erst ausprobiert werden. Für eine Anzahl von Pflanzen haben namentlich Elfving¹ und Rittinghaus² die Concentrationen bestimmt; ich selbst habe im Laufe meiner Untersuchungen die nöthigen Concentrationsgrade für viele Pollenarten erproben müssen und theile das Ergebniss davon in der folgenden Tabelle mit, da dieselbe geeignet sein dürfte, allen jenen, welche sich mit der Keimung von Pollen in Zukunft beschäftigen, die Mühe des Ausprobirens zu ersparen. Die Angaben beziehen sich auf Rohrzuckerlösungen in Brunnenwasser ohne Gelatine. Die Culturtropfen befanden sich auf Objectträgern und diese im dunstgesättigten finsternen Raume.

N a m e	Concentrationsgrad der Rohrzuckerlösung	
	in welchem überhaupt Keimung beobachtet wurde	in welchem die beste Keimung erfolgt
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	—	15 ⁰ / ₀
<i>Allium ursinum</i>	3—5 ⁰ / ₀	—
<i>Anthyllis Vulneraria</i>	15—25 ⁰ / ₀	15 ⁰ / ₀
<i>Astragalus Cicer</i>	1—40 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Berberis vulgaris</i>	15—20 ⁰ / ₀	—
<i>Campanula persicifolia</i>	1—40 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Carex</i> sp.	5—15 ⁰ / ₀	—
<i>Colchicum autumnale</i>	—	40—50 ⁰ / ₀
<i>Colutea arborescens</i>	15—20 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Coronilla varia</i>	15—20 ⁰ / ₀	—
<i>Cytisus Laburnum</i>	15—35 ⁰ / ₀	15 ⁰ / ₀
<i>Dentaria enneaphyllos</i>	25—40 ⁰ / ₀	35 ⁰ / ₀
<i>Deutzia scabra</i>	1—40 ⁰ / ₀	3—5 ⁰ / ₀
<i>Digitalis ambigua</i>	1—20 ⁰ / ₀	10 ⁰ / ₀
<i>Draba verna</i>	30—40 ⁰ / ₀	35 ⁰ / ₀
<i>Epidendron aromaticum</i>	20 ⁰ / ₀	—

¹ L. c.

² L. c. S. 43.

N a m e	Concentrationsgrad der Rohrzuckerlösung	
	in welchem über- haupt Keimung beobachtet wurde	in welchem die beste Keimung erfolgt
<i>Epipactis latifolia</i>	1—50 ⁰ / ₀	10 ⁰ / ₀
<i>Fritillaria imperialis</i>	15 ⁰ / ₀	—
<i>Galanthus nivalis</i>	1—70 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Galeobdolon luteum</i>	25 ⁰ / ₀	—
<i>Genista tinctoria</i>	15—25 ⁰ / ₀	—
<i>Goodyera repens</i>	1—20 ⁰ / ₀	10 ⁰ / ₀
<i>Gymnadenia conopsea</i>	1—21 ⁰ / ₀	2—30 ⁰ / ₀
<i>Haemanthus puniceus</i>	1—40 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Lamium maculatum</i>	15—20 ⁰ / ₀	—
<i>Lathyrus tuberosus</i>	1—40 ⁰ / ₀	20—30 ⁰ / ₀
<i>Lepidium Draba</i>	35 ⁰ / ₀	—
<i>Leucojum vernum</i>	1—12 ⁰ / ₀	—
<i>Lilium Martagon</i>	1—50 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Linaria genistaefolia</i>	1—40 ⁰ / ₀	15—40 ⁰ / ₀
<i>Linaria vulgaris</i>	1—20 ⁰ / ₀	10—20 ⁰ / ₀
<i>Medicago sativa</i>	35 ⁰ / ₀	—
<i>Muscari racemosum</i>	20—25 ⁰ / ₀	—
<i>Narcissus poëticus</i>	1—40 ⁰ / ₀	10—16 ⁰ / ₀
<i>Narcissus Tazetta</i>	—	7 ⁰ / ₀
<i>Orobanche cruenta</i>	1—40 ⁰ / ₀	15 ⁰ / ₀
<i>Orobis vernus</i>	1—40 ⁰ / ₀	1—20 ⁰ / ₀
<i>Orobis panonicus</i>	1—20 ⁰ / ₀	—
<i>Plantago media</i>	15—25 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Platanthera bifolia</i>	20 ⁰ / ₀	—
<i>Phoenix leonensis</i>	15—20 ⁰ / ₀	—
<i>Pinus Laricio</i>	3—40 ⁰ / ₀	—
<i>Philadelphus coronarius</i>	5—20 ⁰ / ₀	10—15 ⁰ / ₀
<i>Primula acaulis</i>	0—40 ⁰ / ₀	0 ⁰ / ₀
<i>Ranunculus bulbosus</i>	35 ⁰ / ₀	—
<i>Reseda lutea</i>	1—20 ⁰ / ₀	10 ⁰ / ₀
<i>Ricinus communis</i>	5—10 ⁰ / ₀	—
<i>Richardia aethiopica</i>	20—40 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀
<i>Robinia Pseud-Acacia</i>	10—40 ⁰ / ₀	25—40 ⁰ / ₀
<i>Rumex Acetosella</i>	15—35 ⁰ / ₀	30—35 ⁰ / ₀
<i>Sambucus nigra</i>	15—35 ⁰ / ₀	15—20 ⁰ / ₀
<i>Sedum acre</i>	1—40 ⁰ / ₀	15—20 ⁰ / ₀
<i>Tilia grandifolia</i>	20 ⁰ / ₀	—
<i>Trifolium hybridum</i>	15—40 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀

N a m e	Concentrationsgrad der Rohrzuckerlösung	
	in welchem überhaupt Keimung beobachtet wurde	in welchem die beste Keimung erfolgt
<i>Trifolium montanum</i>	20 ⁰ / ₀	—
<i>Typha latifolia</i>	35—40 ⁰ / ₀	35 ⁰ / ₀
<i>Vincetoxicum officinale</i>	1—40 ⁰ / ₀	15—20 ⁰ / ₀
<i>Viola odorata</i>	3—40 ⁰ / ₀	5—35 ⁰ / ₀
<i>Viola hirta</i>	1—40 ⁰ / ₀	10—16 ⁰ / ₀
<i>Vitis vinifera</i>	15—20 ⁰ / ₀	—

Aus der Tabelle geht hervor, dass der Concentrationsgrad, in welchem Pollenkörner noch zur Keimung gelangen, gewöhnlich 40⁰/₀ nicht übersteigt, dass aber die optimale Concentration zumeist unter dieser Zahl liegt. Immerhin verdient die Thatsache, dass manche Pollenarten (z. B. viele Papilionaceen) noch in 40⁰/₀iger, *Colchicum* sogar in 50⁰/₀iger Zuckerlösung wachsen und hierin mit gewissen Pilzen concurriren, besondere Aufmerksamkeit.

Manche Pollenkörner keimen, wie ich mich oft überzeugte, auch in dunstgesättigter Luft, und zwar frei auf dem Objectträger liegend. Besonders gut: *Amorpha fruticosa*, *Colutea arborescens*, *Coronilla varia*, *Vicia cracca*, *Trifolium hybridum*, *Medicago sativa*, *Datura stramonium*, *Epipactis latifolia*. Weniger gut: *Digitalis ambigua*, *Goodyera repens*, *Lepidium draba*, *Ligustrum vulgare*, *Melampyrum cristatum*, *Pinus Laricio*, *Lamium album*, *Rumex Acetosella* und *Scirpus radicans*.

Hingegen konnte ich die Pollenkörner gewisser Pflanzen trotz vielfacher Bemühungen weder in 1—50⁰/₀iger Zuckerlösung (mit und ohne Gelatine), noch in Wasser, noch in Glycerin, noch in Gummilösung zur Keimung bringen. Es gehören hieher die Compositen (*Taraxacum officinale*, *Leontoaon hastilis*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Centaurea Scabiosa* etc.), Umbelliferen, Urticaceen (*Urtica dioica*, *Cannabis sativa*), Malvaceen (*Althaea officinalis*, *Hibiscus syriacus*, *Malva silvestris*) und Ericaceen.

Da die Pollenkörner aller dieser Pflanzen auf den zugehörigen Narben sehr leicht keimen, so wird es in hohem Grade wahrscheinlich, dass spezifische, von der Narbe ausgeschiedene Stoffe die Keimung ermöglichen. Analoges müssen wir ja bekanntlich auch für die Keimung der *Orobanche*-Samen annehmen, die ja nach den Untersuchungen von Koch¹ nur auf den Wurzeln ihres Wirthes zur weiteren Entwicklung kommen und hier zur Keimung durch das Wurzelsecret veranlasst werden.²

Die von mir gemachte Beobachtung, dass das Narbensecret von *Azalea*, *Rhododendron* (und vieler anderer Pflanzen) sehr sauer reagirt — blaues Lackmuspapier wird durch dasselbe sofort intensiv roth, — bestimmte mich, die Keimung der Ericaceenpollen in sehr verdünnten Lösungen von Säuren und sauren Substanzen zu versuchen. Nach längerem Herumprobiren konnte ich denn auch thatsächlich constatiren, dass beispielsweise die Pollenkörner von *Azalea indica*, *Rhododendron ponticum* und *R. arboreum*, die sonst nur auf der Narbe zur Keimung zu bringen waren, besonders schön keimten, wenn man sie in sehr verdünnte Lösungen von Äpfelsäure oder äpfelsaurem Kalk (in destillirtem Wasser) brachte. Hier bildeten die Pollenkörner so lange und zahlreiche Schläuche, dass der Culturtropfen oft wie verschimmelt aussah.

Besonders gute Dienste leistete mir äpfelsaurer Kalk $[\text{Ca}(\text{C}_4\text{H}_5\text{O}_5)_2 + 6\text{H}_2\text{O}]$, und zwar in den Concentrationen von 1—0·05 $\frac{0}{0}$. Bedeutend verdünnter müssen die Lösungen von Äpfelsäure sein. Gute Keimung erfolgt gewöhnlich in 0·01 $\frac{0}{0}$ -tiger Lösung. Ich muss jedoch betonen, dass die verschiedenen in den Gärten gezogenen *Azalea*-Varietäten auch verschiedene Concentrationen beanspruchen, wesshalb die geeignete Lösung für jede einzelne Varietät erst ausprobirt werden muss.

¹ L. Koch, Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen etc. Heidelberg 1887, S. 1—6.

² H. Molisch. Über Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen. Diese Sitzungsber., Abth. I, 1887, S. 108. S. 25 des Separatabdruckes.

Bezüglich anderer Säuren waren die Resultate nicht so präcis. Während ich z. B. im Jahre 1888 *Azalea*- und *Rhododendron*-Pollen auch in sehr verdünnter Salz-, Salpeter-, Asparagin-, Citronensäure, in weinsaurem Ammoniak, besonders aber in Salzsäure (0·01%) zur Keimung brachte, gelang mir dies 1892 auffallenderweise nicht. Ob die Ursache in dem Versuchsmaterial oder in anderen Umständen lag, konnte ich nicht entscheiden. Abgesehen von den genannten Substanzen dürften auch noch andere Säuren die Keimung der Ericaceen-Pollen anzuregen vermögen, wie denn überhaupt der saure Charakter des Keimbettes begünstigend auch auf die Keimung anderer Pollen wirkt. Es geht dies unter Anderem daraus hervor, dass die Pollenkörner vieler Pflanzen, die in schwach saurer Zuckerlösung willig keimen, dies nicht thun, falls man die Lösung ganz schwach alkalisch macht. Die fördernde Einwirkung, die ein Zusatz von Gelatine oft auf die Keimung der Pollenkörner ausübt, dürfte, zum Theile wenigstens, auf den sauren Charakter der käuflichen Gelatine zurückzuführen sein.

Meine Bemühungen, auch die Pollenkörner der Compositen und der anderen oben genannten Familien in ähnlicher Weise wie die Pollenkörner der Ericaceen zur Keimung zu bringen, blieben erfolglos. Es ist jedoch zu hoffen, dass dies bei fortgesetzten Bemühungen gelingen dürfte, sicherlich dann, wenn man zu den Versuchen zufällig jene Substanzen heranziehen sollte, welche von den Narben ausgeschieden werden und die Keimung anregen. Denn dass in allen diesen Fällen bestimmte, im Narbensecret vorkommende Stoffe die Keimung ermöglichen, kann wohl keinem Zweifel unterliegen und leuchtet ohne Weiteres ein, wenn ich mittheile, dass beispielsweise *Azalea*-Pollen in einem Tropfen Wasser nicht keimt, wohl aber, wenn man in den Tropfen eine *Azalea*-Narbe hineinlegt. Es keimen dann nur die der Narbe aufliegenden, und die benachbarten, in einem Umkreise von etwa $\frac{1}{2}$ mm herum liegenden Körner, also offenbar nur diejenigen, bis zu welchen die Keimung anregenden Stoffe in genügender Menge hindiffundiren.

Sowie die Samen und Sporen der Pflanzen nur eine gewisse Zeit hindurch keimfähig bleiben, so auch die Pollen-

körner. Wir verdanken darüber Mangin¹ Versuche. Dieser Autor bestimmte für 31 Arten die Dauer der Keimfähigkeit und kommt dabei zu dem Ergebniss, dass dieselbe je nach den Arten höchst verschieden ist und 1—80 Tage währt. Ich habe gleichfalls in dieser Richtung Versuche angestellt und finde in Übereinstimmung mit Mangin die Dauer für verschiedene Species sehr variabel. Der aus den Antheren entbundene Pollen wurde auf Uhrgläschen ausgebreitet und im lufttrockenen Zustand täglich auf sein Keimungsvermögen in jener Zuckerlösung geprüft, deren Concentration früher als die beste für die betreffenden Pollenkörner erkannt wurde. Unter den von mir geprüften, in der folgenden Tabelle zusammengestellten Pollenarten behielten die Körner von *Colutea* ihre Keimfähigkeit nur 12 Tage, die von *Lilium candidum* hingegen 67 und die von *Narcissus poeticus* sogar 72 Tage. Zwischen diesen beiden Extremen (12—72) liegen alle anderen gefundenen Werthe. Dass sich die Fähigkeit zu keimen nicht länger und im Gegensatz zu vielen Sporen und Samen in keinem beobachteten Falle über ein Jahr oder zum mindesten über den Winter hinaus erhält, muss als eine zweckmässige Erscheinung bezeichnet werden, da doch die Aussicht, dass ein überwinterndes Pollenkorn durch irgend ein Vehikel in der nächsten Vegetationsperiode auf eine zugehörige Narbe gelangen sollte, eine äusserst geringe ist.

N a m e	Dauer der Keimfähigkeit	Die Keimfähigkeit nimmt bedeutend ab nach	Es keimen nur mehr sehr wenige Körner nach	Anmerkung
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	14 Tage	—	—	
<i>Astragalus Cicer</i>	12 »	—	—	
<i>Azalea indica</i>	47 »	30 Tagen	—	
<i>Campanula Trachelium</i> .	30 »	—	21 Tagen	
<i>Campanula persicifolia</i> .	21 »	7 »	15 »	
<i>Colutea arborescens</i>	12 »	—	—	
<i>Coronilla varia</i>	15 »	3 »	—	

¹ L. c. p. 339.

N a m e	Dauer der Keimfähigkeit	Die Keimfähigkeit nimmt bedeutend ab nach	Es keimen nur mehr sehr wenige Körner nach	Anmerkung
<i>Cytisus Laburnum</i>	40 Tage	28 Tagen	38 Tagen	Die Körner entwickeln gegen Schluss der Keimfähigkeitsdauer nur mehr ganz kurze Schläuche
<i>Deutzia scabra</i>	20 »	5 »	16 »	
<i>Digitalis ambigua</i>	21 »	9 »	15 »	Nach 9 Tagen entstehen zumeist nur mehr ganz kurze Schläuche
<i>Epipactis latifolia</i>	23 »	—	20 »	
<i>Fritillaria imperialis</i>	40 »	36 »	—	Nach 62 Tagen entstehen überhaupt nur mehr ganz kurze blasenförmige Schläuche
<i>Goodyera repens</i>	20 »	—	16 »	
<i>Gymnadenia conopsea</i>	20 »	—	—	
<i>Haemanthus puniceus</i>	30 »	20 »	27 »	
<i>Lathraea Squamaria</i>	30 »	—	—	
<i>Lathyrus tuberosus</i>	13 »	—	—	
<i>Lilium candidum</i>	67 »	50 »	62 »	
<i>Lilium bulbiferum</i>	67 »	53 »	62 »	
<i>Linaria vulgaris</i>	21 »	9 »	15 »	
<i>Narcissus poeticus</i>	72 »	34 »	62 »	
<i>Pinus Laricio</i>	60 »	28 »	55 »	
<i>Pinus silvestris</i>	60 »	25 »	55 »	
<i>Rhododendron arboreum</i>	—	35 »	—	
<i>Robinia Pseud-Acacia</i>	30 »	13 »	23 »	
<i>Trifolium hybridum</i>	12 »	3 »	6 »	

III. Chemotaktische Bewegungen.

A. Der negative Aërotropismus von Pollenschläuchen.

Bei den folgenden Untersuchungen bediente ich mich gewöhnlich verschieden concentrirter Rohrzuckerlösungen, die entweder keinen weiteren Zusatz erhielten oder mit 1—2% Gelatine versetzt wurden. Derartige Zucker-Gelatinemischungen bilden bei Zimmertemperatur (18° C.) eine zitternde Gallerte,

welche bei ganz gelinder Erwärmung den Charakter einer Flüssigkeit annimmt. Unmittelbar vor dem Gebrauch wurde die in einem Kölbchen befindliche Masse durch langsames Hin- und Herschwenken über der Flamme eines Bunsenbrenners verflüssigt und dann auf den Objectträger zum Zwecke der Pollenschlauchculturen gebracht, wo die Masse, sobald sie wieder auf die Zimmertemperatur zurücksank, zur Gallerte erstarrte und den Schlauch in seiner Richtung gewissermassen fixirte. Dies ist von Vortheil, weil es ja bei unseren Experimenten vor Allem auf die Beurtheilung der Wachstumsrichtung ankommt. Entwickeln sich zufällig Pilze in den Versuchstropfen, so tritt gewöhnlich eine Verflüssigung der Gallerte ein, doch wird man auch in einem solchen Falle bei genügender Vorsicht die ursprüngliche Richtung der Schläuche gut beobachten können, dergleichen bei Anwendung von Zuckerlösungen ohne Gelatine. Vor dem Versuche ist selbstverständlich jener Concentrationsgrad der Zuckerlösung zu bestimmen, welcher das beste Gedeihen der Pollenschläuche ermöglicht.

Wenden wir uns nun zu einem speciellen Versuch mit dem Pollen der weissblühenden Tazette (*Narcissus Tazetta* L.).

Ein Tropfen Zuckergelatine (7% Zucker) wird auf einen gereinigten Objectträger gebracht, mit frischem Pollen bestreut, dieser mit einer Glasnadel rasch vertheilt und mit einem Deckglas bedeckt. Dabei ist zu beachten, dass zahlreiche Pollenkörner in die Nähe des Deckglasrandes zu liegen kommen und ein Austreten der Flüssigkeit über den Rand des Deckglases sowie Bildung von Luftblasen thunlichst zu vermeiden sind. Die Objectträgerculturen werden dann im dunstgesättigten Raume bei Lichtabschluss und möglichst gleichmässiger Temperatur (18° C.) aufgestellt.

Bei einer nach etwa sechs Stunden¹ erfolgenden Durchmusterung der Culturen zeigt sich, dass die gegen die Mitte des Deckglases oder auch nur 2—4 mm vom Rande entfernt liegenden Körner überhaupt nicht keimen, weil sie die genügende Sauerstoffmenge hier nicht

¹ Nach längerer Zeit wird das Bild wegen verschiedenartiger, von den Schläuchen ausgeführter Nutationen undeutlich.

vorfunden. Die ganz in der Nähe des Deckglasrandes befindlichen Pollen keimen reichlich, treiben gerade, undulirende oder circumnutirende Schläuche, aber nicht, wie man von vorneherein erwarten sollte, nach allen möglichen Richtungen, sondern auffallenderweise in der Regel vom Deckelglasrande weg gegen das Innere der Flüssigkeit (Mittelpunkt des Deckglases) zu. Vergl. Fig. 1—4. Man sieht oft Hunderte von Schläuchen centripetal wachsen, entweder — und dies ist der gewöhnliche Fall — gleich von Anfang her oder erst gegen den Flüssigkeitsrand zu, dann aber in mehr minder scharfen Bogen von demselben weg.

Was bedingt nun diese merkwürdige Erscheinung? Schon aus der Thatsache, dass nur die dem Deckglasrande genäherten Pollenkörner keimen, die davon weiter entfernten aber nicht, geht hervor, dass die Sauerstoffspannung von aussen nach innen rapid abnimmt. Anfangs ist dieselbe in der ganzen Zuckerlösungsschichte gleich; da aber die Körner sehr intensiv athmen und der verathmete Sauerstoff auf dem Wege der Diffusion nur langsam und ungenügend ersetzt wird, so werden die äusseren Schichten gegenüber den inneren einen viel höheren Sauerstoffgehalt aufweisen. Es liegt somit die Vermuthung nahe, dass die Pollenschläuche der Narcisse die atmosphärische Luft fliehen, d. h. von dem Orte höherer Sauerstoffspannung zu dem von schwächerer Spannung hinwachsen, also negativ aërotrop seien. Denn offenbar wird die geschilderte auffallende Erscheinung durch einen Unterschied bedingt, den die äusseren Flüssigkeitsschichten gegenüber den inneren darbieten; ein anderer aber als der der ungleichen Sauerstoffspannung ist, soweit ich ermessen kann, nicht vorhanden.

Man könnte auch auf den Gedanken kommen, dass die Gelatine am Rande in Folge geringer Verdampfung von Wasser dichter und die Concentration der Zuckerlösung höher wird, und dass in Folge dieser Umstände das Wegwachsen der Schläuche eintritt. Dagegen spricht zweierlei. Erstens tritt der negative Aërotropismus auch ein, wenn man mit peinlichster Sorgfalt für dunstgesättigten Raum sorgt. Der Culturraum war möglichst klein, mit Wasser abgesperrt, das über die Object-

trägerculturen gestülpte Becherglas mit nassem Papier an der Innenseite ausgekleidet und die Temperatur nahezu constant. Zweitens tritt die Erscheinung auch mit derselben Deutlichkeit ein, wenn man Zuckerlösungen ohne Gelatine verwendet.

Es wäre ferner möglich, dass an der Grenze zwischen Luft und Flüssigkeit die hier vorhandene Flüssigkeitshaut dem Herauswachsen der Schläuche ein Hinderniss darbiere, umso mehr als gerade in jüngster Zeit von Büsgen dargethan wurde, dass bei Gelatinetropfen, die kurze Zeit der Verdampfung ausgesetzt wurden, die Consistenz der Oberfläche nunmehr genügte, den geringsten Grad einer Contactwirkung an den Hyphen eines Pilzes, nämlich der *Botrytis cinerea* hervorzurufen, die sich in der Ausbildung von Anschwellungen (Appressorien) offenbarte.¹

Dagegen ist aber einzuwenden, dass Schläuche, welche der Zone der Oberflächenspannung gewiss entrückt sind, das Wegwachsen vom Rande noch zeigen, und ferner, dass Pollenkörner, die auf Zuckergelatinetropfen gelegt werden, ihre Schläuche trotz der an der Oberfläche des Tropfens herrschenden Spannung in den Tropfen gewöhnlich hineintreiben. Sollte also bei unserem Phänomen der Oberflächenspannung irgend eine Rolle zufallen, so ist dies gewiss nur eine untergeordnete.

Es hat nach den obigen Erwägungen daher die Ansicht, dass der Sauerstoff das Wegwachsen vom Deckglasrande bedingt, die meiste Wahrscheinlichkeit für sich.²

¹ M. Büsgen, Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Botan. Zeitung, 1893, I, S. 57.

² Winogradsky beobachtete bei Schwefelbacterienfäden am Rande des Versuchstropfens dasselbe, wie ich an Pollenschläuchen. Er sagt: »In der äusseren, etwa 1 mm breiten Zone des Tropfens sind alle Räschen gegen das Centrum desselben gerichtet. Wachsen die Fäden aus dem Inneren in diese Zone hinein, so sieht man dieselben eine scharfe Krümmung machen, bis ihre Enden wieder gegen das Centrum gerichtet sind. Diese Erscheinungen weisen unzweifelhaft darauf hin, dass *Thiothrix* bezüglich ihres Sauerstoffbedürfnisses sich ebenso verhält wie *Beggiatoa*, d. h. dass sie nur mässige Sauerstoffspannungen aufsucht.« Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Bacterien. Heft 1, S. 37, Leipzig 1888.

Auch im freien unbedeckten Tropfen zeigen die Schläuche in auffallender Weise die Tendenz, die Oberfläche zu fliehen und ins Innere hineinzuwachsen. Ganz besonders prägnant tritt der negative Aërotropismus in Erscheinung, wenn man unter Deckglas nur ein ganz kleines (4—5 mm) Tröpfchen erzeugt, was sehr leicht zu bewerkstelligen ist, wenn man nur wenig Flüssigkeit auf den Objectträger bringt und das aufgelegte Deckglas durch Glassplitter am Rande stützt. Ich habe in einem derartigen Versuche 157 Schläuche ohne Ausnahme vom Tropfenrande weg gegen das Innere wachsen sehen.

Sehr instructiv ist das Verhalten der Schläuche bei den Pollentetraden von *Azalea indica*, *Rhododendron*-Arten, bei den Pollinarien von *Vincetoxicum officinale* und vielen Orchideen, z. B. *Platanthera bifolia*. Fig. 4.

Die Pollenkörner der genannten Ericaceen keimen, wie bereits im ersten Capitel erwähnt wurde, ganz gut in sehr verdünnten Lösungen von äpfelsaurem Kalk. Die Tetraden entwickeln 1—4 Schläuche, die, wenn sie von äusseren Ursachen unbeeinflusst blieben, nach vier verschiedenen Richtungen ausstrahlen würden. Liegt nun eine Tetrade am Rande eines Tropfens oder in der Nähe des Deckglasrandes, so biegen die Schläuche, welche ihrer Anlage nach aussen wachsen müssten, alsbald im Bogen um und wachsen dann in das Innere hinein. Noch auffallender ist die Sache bei den aus zahlreichen Pollenkörnern bestehenden Pollinarien von *Vincetoxicum*: die aus einem solchen Pollenhäufchen entspringenden Schläuche erscheinen vom Rande des Versuchstropfens (20—30% Zuckerlösung) wie weggekämmt. Fig. 3.

Der negative Aërotropismus ist keine allgemeine Erscheinung, denn es gibt zahlreiche Pflanzen, deren Pollenschläuche von negativem Aërotropismus keine Spur zeigen. So wachsen beispielsweise die Schläuche von *Orobis vermus* und vielen anderen Leguminosen vom Tropfenrande nach allen möglichen Richtungen, zahlreiche aus dem Tropfen heraus; von einer bestimmten Orientirung ist hier keine Rede.

Negativen Aërotropismus habe ich bei folgenden Pflanzen beobachtet: *Azalea indica*, *Camellia japonica*, *Cephalanthera pallens*, *Deutzia scabra*, *Digitalis ambigua*, *Epipactis latifolia*,

Fritillaria imperialis, *Galeobdolon luteum*, *Gymnadenia conopsea*, *Lilium album*, *Narcissus Tazetta*, *N. poëticus*, *Platanthera bifolia* und *Vincetoxicum officinale*.

Hingegen zeigen keinen Aërotropismus die Schläuche von *Orobus vernus* nebst zahlreichen anderen Leguminosen, ferner die von *Philadelphus coronarius*, *Primula acaulis*, *Viola odorata*, *Viola hirta* und *Reseda odorata*.

Bei den Pollenschläuchen mancher Pflanzen blieb ich im Zweifel, ob denselben Aërotropismus zukommt oder nicht, doch erhielt ich oft den Eindruck, als ob die Schläuche mancher Arten nur dann vom Rande wegwachsen, wenn die Pollen gerade an der Grenze von Luft und Flüssigkeit lagen (*Viola odorata*), wenn also in der Umgebung des Kornes eine besonders hohe Sauerstoffdifferenz herrschte.

Der Umstand, dass die Pollenschläuche zu ihrer Entwicklung Sauerstoff nothwendig brauchen und denselben dennoch fliehen, dürfte im ersten Augenblicke sehr paradox erscheinen, aber bei näherer Umschau auf physiologischem Gebiete fehlt es nicht an analogen Thatsachen. Schon S. 435 wurde darauf hingewiesen, dass Schwefelbakterien (*Beggiatoa*, *Thiothrix*) hohe Sauerstoffspannungen meiden und sich im Versuchstropfen ganz ähnlich verhalten wie gewisse Pollenschläuche. Auch andere Bakterien bewegen sich bekanntlich zu mittleren Sauerstoffspannungen hin, obwohl sie zu ihrem Gedeihen des Sauerstoffes nothwendig bedürfen.

Ein classisches Beispiel bietet uns *Viscum album*. Nach den Untersuchungen von Wiesner¹ bildet sich das Hypocotyl dieser Pflanze nur im Lichte weiter aus und wendet sich, einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, dennoch stets vom Lichte weg.

Positiven Aërotropismus konnte ich bei Pollenschläuchen niemals constatiren. Die Schläuche wenden sich, gleichgiltig ob die Sauerstoffspannung ausserhalb des Tropfens erhöht (Cultur in reinem Sauerstoff) oder durch theilweisen Entzug des Sauerstoffes mittelst alkalischer Pyrogallussäurelösung herabgesetzt wurde, stets von der Atmosphäre weg.

¹ J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften der kais. Wiener Akad. der Wissensch., Bd. 39 (1878) und B. 41 (1880), II, S. 9.

Dass die Wurzeln höherer Pflanzen gleichfalls aërotrop sind, und zwar je nach den Versuchsbedingungen bald im positiven, bald im negativen Sinne, habe ich bereits vor einigen Jahren gezeigt.¹

Über die Rolle, welche dem negativen Aërotropismus der Pollenschläuche bei der Auffindung der Eizelle zufällt, wird später (S. 441) die Rede sein.

B. Bewegungen der Pollenschläuche, hervorgerufen durch Ausscheidungen der Narbe und anderer Organe.

Der Grund, warum man bisher mit Sicherheit eine Anlockung der Pollenschläuche durch die Narbe nicht nachweisen konnte, liegt in dem Umstande, dass man entweder bei der Versuchsanstellung nicht zweckmässig vorgegangen ist oder gerade mit solchen Pollen experimentirte, deren Schläuche keine chemotropischen Bewegungen aufweisen. Im Laufe meiner Untersuchungen lernte ich zahlreiche Pflanzen kennen, deren Pollenschläuche in auffallender Weise von den Ausscheidungen der Narbe angelockt wurden. Bereits in meiner vorläufigen Notiz vom Jahre 1889² machte ich auf ein ausgezeichnetes Beispiel dieser Art aufmerksam, nämlich auf *Narcissus Tazetta*. Wird ein grösserer Tropfen Zucker-Gelatinelösung (Zucker 7⁰/₀, Gelatine 1·5—2⁰/₀) auf einen gereinigten Objectträger gelegt, eine kleine Quantität Pollen darin vertheilt und dann in die Mitte die frisch abgeschnittene dazu gehörige Narbe hineingebracht, so wachsen die in der nächsten Umgebung entstehenden Schläuche nahezu ausnahmslos auf die Narbe und die Griffelwunde (Schnittfläche) zu. Die Erscheinung ist so auffallend, dass über die anlockende Wirkung der Narbe kein Zweifel obwalten kann (Fig. 5). Der Reiz macht sich bis auf eine Entfernung von 1—1·5 *mm* noch deutlich geltend. Er wird auch von kleinen, im Wasser oberflächlich abgespülten Stückchen des Blütenstiels und Blüten-

¹ H. Molisch, Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch Gase (Aërotropismus). Diese Berichte, XC. Bd., I. Abth., Juli-Heft, 1884.

² H. Molisch, Über die Ursachen der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen, I. c.

schaftes ausgeübt. Theile des Griffels, nur einen Augenblick in siedendes Wasser getaucht, wirken ihrer ganzen Oberfläche entlang lockend, hingegen gar nicht, wenn der Griffel längere Zeit abgebrüht wurde. Durch gründliches Auskochen werden eben jene Substanzen, welche unter normalen Verhältnissen von der Narbe ausgeschieden werden und die Schläuche zu bestimmten Wachstumsrichtungen anregen, entfernt.

Von vorneherein war auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass wir es bei diesen Versuchen wieder mit negativem Aërotropismus zu thun haben, da ja die lebende Narbe oder der Griffel der nächsten Umgebung in Folge von Athmung den Sauerstoff entreisst und hiedurch eine sauerstoffarme Sphäre erzeugt, die die Schläuche anlockt. Wäre dem wirklich so, dann dürften die Schläuche nicht auf eine durch Eintauchen ins Wasser getödtete Narbe zuwachsen, und umgekehrt müssen beliebige lebende Pflanzentheile sich den Schläuchen gegenüber als reizwirkend erweisen. Dies ist aber, wie ich mich durch Versuche überzeugte, bei lebenden und im Wasser abgespülten Wurzelstücken von *Phaseolus multiflorus*, bei Blattstücken von *Albuca* sp., *Tradescantia zebrina* und den Griffeln von *Ageratum mexicanum*, obwohl dieselben athmen, nicht der Fall. Damit soll jedoch nicht geleugnet werden, dass bei anderen besonders sauerstoffempfindlichen Schläuchen das Hinwachsen der Schläuche zu der zugehörigen Narbe zum Theil auf negativen Aërotropismus zurückzuführen sein dürfte.¹

Wie bereits hervorgehoben wurde, rufen nicht bloss die Narbe der Narzisse Chemotropismus hervor, sondern auch Theile des Griffels, des Blütenstiels und des Blüthenschaftes, ja sogar andere, mit der Narzisse gar nicht verwandte Pflanzen, z. B. die Hefe.

Legt man in die Mitte eines Gelatine-Zuckertropfens, welcher Pollen von *Narcissus Tazetta* enthält, ein möglichst

¹ Dies dürfte für die Pollenschläuche der Orchideen und von *Vincetoxicum officinale* zutreffen, da dieselben auch die Tendenz zeigen, auf die Pollinarien selbst zuzuwachsen, wahrscheinlich weil diese als intensiv athmende Pollenanhäufungen eine relativ sauerstoffarme Sphäre in Versuchstropfen darstellen.

kleines Presshefestückchen, so wachsen die Schläuche in auffallender Weise auf den Pilz zu. Hingegen üben oft ziemlich verwandte Gewächse keine Anziehung aus: die Schläuche von *Fritillaria imperialis* werden durch die Narbe von *Narcissus poëticus* nicht angelockt.

Ob die Pollenschläuche von *Narcissus Tazetta* von den Samenknospen angelockt werden, habe ich versäumt rechtzeitig zu untersuchen. Sicher aber trifft dies zu für die Ovula von *Narcissus poëticus*. Wenn man die dem Fruchtknoten dieser Pflanze mit der Nadel entnommene und im Wasser gut abgespülte Samenknospe in einen mit zugehörigen Pollen versehenen Zuckertropfen (10% Zucker ohne Gelatine) hineinlegt, so sieht man nach etwa 5—6 Stunden die in der Nähe der Samenknospe entstehenden Schläuche deutlich auf die Oberfläche derselben zuwachsen, besonders aber auf die Mikropyle- und Funiculus-Gegend.

Chemotropismus zeigen die Schläuche der zuletzt genannten Pflanze gegenüber der Narbe von *Ornithogalum umbellatum* und *Weigelia rosea*, aber nicht gegenüber der von *Cornus alba*, welche eher hinderlich auf die Entstehung der Schläuche wirkt.

Abgesehen von *Narcissus Tazetta* und *N. poëticus* fand ich die Schläuche folgender Pflanzen mit Rücksicht auf die zugehörigen Narben chemotrop: *Amaryllis* sp., *Azalea indica*, *Fritillaria imperialis*, *Clivia miniata*, *Hyacinthus orientalis*, *Rhododendron arboreum* und *Vincetoxicum officinale*.¹

Die Schläuche dieser Pflanzen sind auch negativ aërotrop.

Neben diesen Gewächsen wurden noch viele andere auf den Chemotropismus ihrer Pollenschläuche geprüft, aber mit negativem Resultat (*Viola odorata*, *V. hirta*, *Orobus vernus* etc.). Meiner Ansicht nach wäre es unberechtigt, in diesen

¹ Correns, der nach Veröffentlichung meiner vorläufigen Mittheilung Untersuchungen über den Chemotropismus der Pollenschläuche von *Primula acaulis* angestellt hat, findet diese chemotrop, doch nicht aërotrop. Berichte der deutsch. bot. Ges., 1889, S. 265. — Aërotrop sind sie auch nach meinen Beobachtungen nicht, bezüglich ihres Chemotropismus gegenüber der Narbe blieb ich jedoch im Zweifel.

Fällen den Chemotropismus rundweg zu leugnen, da ja demselben verschiedene Umstände hinderlich in den Weg treten können.

Nehmen wir beispielsweise an, es würde von einer Narbe als Anlockungsstoff Rohrzucker ausgeschieden, dann könnte dieser bei Cultur der Schläuche in Rohrzuckertropfen auch nicht wirksam sein. Auch darf man nicht ausseracht lassen, dass abgeschnittene Narben vieler Pflanzen sich bald verfärben und in diesem krankhaften Zustande nicht mehr normal fungiren. Zudem kommt noch, dass zuweilen der von der Narbe ausgeschiedene Stoff sich im Versuchstropfen allzu rasch ausbreitet und sich hier ziemlich gleichmässig vertheilt, bevor die Pollenkörner überhaupt Schläuche getrieben haben. Der Chemotropismus der Pollenschläuche dürfte nach dem Gesagten weiter verbreitet sein, als es auf den ersten Anblick den Anschein hat.

Welche Stoffe vom Gynäceum ausgeschieden werden und anlockend wirken, bedarf besonderer Untersuchungen. Sollte es in Zukunft gelingen, durch bestimmte chemische Individuen Chemotropismus hervorzurufen, so wird dies zweifellos einen Fortschritt in unserer Frage bedeuten, doch wird man derartige Befunde nur mit Vorsicht auf die Vorgänge in der Pflanze übertragen dürfen, da ja ein- und derselbe Pollenschlauch durch verschiedene Stoffe zu chemotropischen Bewegungen veranlasst werden könnte.

Dass der vom weiblichen Geschlechtsapparat durch bestimmte Secrete hervorgerufene Chemotropismus dazu beitragen muss, die Schläuche auf den rechten Weg, d. h. in den Griffel hinein und damit der Eizelle entgegen zu führen, liegt auf der Hand. Im gleichen Sinne wird in vielen Fällen auch der negative Aërotropismus wirken. Im feuchten Raume erheben sich freilich zahlreiche Schläuche von der bestäubten Narbe frei in die Luft, aber unter normalen Verhältnissen collabiren solche Schläuche, die von Anfang von der Narbe weggerichtet waren, sobald sie in die Luft hineinwachsen in Folge der reichlichen Wasserabgabe, fallen auf die Narbe zurück und kommen dann, wofern der Schlauch auf die Narbe gebettet wird, unter Bedingungen des Aërotropismus. Die bekanntlich

ausserordentlich intensive Athmung in den Geschlechtsorganen der Blüthe ist mit relativ grossen Sauerstoffverbrauch verknüpft, wesshalb wir das Innere des Gynäceums als sauerstoffärmer annehmen dürfen gegenüber der atmosphärischen Luft.

Innerhalb des Griffels findet sich entweder ein häufig mit schleimabsondernden Zellen austapezirt Canal oder in Ermangelung eines solchen eine tela conductrix,¹ ein »Leitgewebe«, dem in der Wegweisung des Pollenschlauches eine Rolle zukommen dürfte. Überdies müssen der Auffindung der Samenknospe und ihrer Mikropyle die wellen- oder schraubenartig verlaufenden Nutationen von Bedeutung sein, die die Schläuche zahlreicher Pflanzen vollführen.² Durch solche Bewegungen — man möchte sie fast tastende nennen — werden die Schläuche namentlich in der Fruchtknotenöhle vor allzulangen Irrfahrten bewahrt und die Wahrscheinlichkeit erhöht, mit der Samenknospe in Berührung zu kommen, ähnlich wie eine windende Pflanze durch die revolute Nutation der Stammspitze in der Erreichung einer Stütze unterstützt wird.

Auf Grund der vorhergehenden Untersuchungen können wir uns jedenfalls eine viel bessere Vorstellung über die Ursachen der Wanderung des Pollenschlauches zur Eizelle machen, als dies früher, da der Chemotropismus für Pollenschläuche noch nicht erwiesen war, möglich erschien. Doch bin ich mit dieser Behauptung weit entfernt davon, sagen zu wollen, dass ich unser Problem vollständig gelöst hätte und dass nicht noch andere derzeit unbekanntere Erscheinungen für die Wanderung des Pollenschlauches zur Eizelle von Bedeutung sein können.

¹ Über diese anatomischen Einrichtungen vergl. W. J. Behrens, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe etc. Göttingen 1875 (Dissertation).

² Besonders schön »winden« im hängenden Tropfen die Schläuche von *Deutzia scabra*, *Fritillaria imperialis* und *Rhododendron* sp. Eine Gesetzmässigkeit in der Richtung der Schraubenlinie zeigte sich nicht, unter 13 *Fritillaria*-Schläuchen beobachtete ich 7 rechts- und 6 linkswindende, unter 16 *Deutzia*-Schläuchen 10 links und 6 rechts gewundene.

IV. Einige Beobachtungen über die Chemie des Pollens.

I. Das Vorkommen von Stärke. Auf Grund der Untersuchungen von Nägeli wird allgemein angenommen, dass in Pollenkörnern Stärke nur sehr selten vorkommt.¹

Führt man den Nachweis der Stärke mit Jodwasser oder Jodtinctur durch, so wird man allerdings leicht geringe Stärkemengen übersehen und zu der geäußerten Ansicht geführt werden. Ganz anders aber, wenn man zum Stärkenachweis sich des von A. Meyer empfohlenen Jodchloralhydrats bedient, das ich für das empfindlichste Jodreagens auf Stärke halte.

In der folgenden Tabelle habe ich das Ergebniss meiner Untersuchungen über das Vorkommen von Stärkekörnchen in Pollen zusammengestellt.

Zu beachten bei der Untersuchung von Pollen auf Stärke ist das Entwicklungsstadium der Blüthe, da der Stärkegehalt mitunter davon abhängig ist. Es können beispielsweise die Pollenkörner einer Blütenknospe Stärke enthalten, die der geöffneten, mitten in der Anthese befindlichen Blüthe aber nicht. Die folgenden Befunde beziehen sich daher durchwegs auf Pollen geöffneter Blüten.

Stärke in den meisten Pollenkörnern vorhanden	Stärke nur in Spuren oder überhaupt nur in vereinzelt Pollenkörnern vorhanden	Stärke fehlt in den Pollenkörnern
<i>Abutilon</i> sp. <i>Althaea officinalis</i> <i>Aquilegia vulgaris</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Azalea indica</i> <i>Balsamina hortensis</i> <i>Berberis vulgaris</i> <i>Briza media</i> <i>Campanula Trachelium</i> » <i>persicifolia</i> <i>Cannabis sativa</i>	<i>Anthyllis Vulneraria</i>	<i>Achillea Millefolium</i> <i>Aconitum Lycoctonum</i> <i>Aesculus Hippocastanum</i> <i>Agrostemma Githago</i> <i>Allium ursinum</i> <i>Bellis perennis</i> <i>Borago officinalis</i> <i>Brassica</i> sp. <i>Capsella bursa pastoris</i> <i>Cephalanthera pallens</i>

¹ A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau 1887, S. 84.

Stärke in den meisten Pollenkörnern vorhanden	Stärke nur in Spuren oder überhaupt nur in vereinzelt Pollenkörnern vorhanden	Stärke fehlt in den Pollenkörnern
<p><i>Chenopodium Vulvaria</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Datura stramonium</i> <i>Festuca elatior</i> <i>Geranium pratense</i> <i>Hibiscus syriacus</i> <i>Iris germanica</i> <i>Larix europaea</i> <i>Mirabilis Jalapa</i> <i>Orobanche cruenta</i> <i>Pinus Laricio</i> » <i>silvestris</i> <i>Plantago lanceolata</i> <i>Poa annua</i> » <i>trivialis</i> <i>Potentilla verna</i> » sp. <i>Poterium Sanguisorba</i> <i>Ranunculus bulbosus</i> » <i>acris</i> » <i>repens</i> <i>Rhinanthus major</i> <i>Rubus fruticosus</i> <i>Rumex Acetosa</i> » <i>Acetosella</i> » <i>obtusifolius</i> <i>Scirpus radicans</i> <i>Secale cereale</i> <i>Spiraea Filipendula</i> <i>Tradescantia</i> sp. <i>Triglochin palustre</i> <i>Typha latifolia</i> <i>Verbascum orientale</i> <i>Viola tricolor</i></p>	<p><i>Epilobium Dodonaei</i> <i>Juniperus nana</i> » <i>communis</i> <i>Philadelphus coronarius</i> <i>Robinia Pseud-Acacia</i> <i>Sarothamnus vulgaris</i> <i>Smilax syphilitica</i> <i>Symphoricarpus racemosus</i> <i>Weigelia rosea</i></p>	<p><i>Cerastium triviale</i> <i>Convallaria Polygonatum</i> <i>C. majalis</i> <i>Cytisus Laburnum</i> <i>Deutzia crenata</i> <i>Dielytra spectabilis</i> <i>Epidendron aromaticum</i> <i>Epipactis latifolia</i> <i>Fritillaria imperialis</i> <i>Fumaria officinalis</i> <i>Genista tinctoria</i> <i>Gymnadenia conopsea</i> <i>Haemanthus puniceus</i> <i>Helianthus annuus</i> <i>Hemerocallis fulva</i> <i>Lamium purpureum</i> <i>Lilium croceum</i> <i>Medicago sativa</i> <i>Melampyrum arvense</i> » <i>cristatum</i> <i>Narcissus poeticus</i> <i>Onobrychis sativa</i> <i>Orchis militaris</i> <i>Ornithogalum umbellatum</i> <i>Pisum arvense</i> <i>Philadelphus coronarius</i> <i>Phoenix leonensis</i> <i>Physalis Alkekengi</i> <i>Platanthera bifolia</i> <i>Pyrola minor</i> <i>Salvia pratensis</i> <i>Symphytum officinale</i> <i>Taraxacum officinale</i> <i>Tilia grandifolia</i> <i>Trifolium hybridum</i> <i>Vincetoxicum officinale</i></p>

Es wurden demnach im Ganzen 101 Pflanzen, ohne besondere Auswahl, sondern wie sie gerade zur Verfügung standen, geprüft und etwa die Hälfte regelmässig bezüglich des Pollens als stärkehaltig erkannt. Es ist daher das Vorkommen von Stärke in Pollen entgegen den Angaben von Nägeli nicht als ein seltenes, sondern geradezu als häufiges zu bezeichnen. Vom physiologischen Gesichtspunkte hat diese Thatsache auch gar nichts Auffallendes an sich, wir wissen ja, dass das Amylum zu den wichtigsten Baustoffen der Pflanze gehört und das Pollenkorn zum Austreiben seines Schlauches sicher der Baustoffe bedarf. Da wo Stärke nicht vorkommt, fungiren als solche in Pollen andere Körper, z. B. Zucker, Eiweiss und Fett. Der erste selten, die beiden letzteren hingegen häufig (Papilionaceen). Auffallend ist, dass bei manchen Pollenarten Stärke nur in einigen wenigen Körnern auftritt, in der Mehrzahl aber fehlt (*Philadelphus*). Bei einigen Pflanzen hängt dies mit der Entwicklung des Pollens zusammen. So findet man bei *Campanula Trachelium* und *C. persicifolia* in den der Knospe entnommenen Pollen viel mehr Stärke, als in denen der Blüthe. Bei *Epilobium Dodonaei* enthalten die jungen Pollen der Knospe keine Stärke, die der eben aufbrechenden Knospe sehr viel, die der Blüthe wenig oder gar keine. Von Interesse ist, dass nach den Untersuchungen von Mangin¹ die Pollenkörner von *Pinus silvestris*, *Nymphaea alba* und der Fichte aus künstlich zugeführtem Zucker Stärke bilden in ähnlicher Weise, wie dies bekanntlich Böhm² für Laubblätter zuerst gezeigt hat.

Die Stärkebildung tritt bei Cultur in Zuckerlösung so reichlich ein, dass die Pollenkörner sammt ihren Schläuchen von Stärkekörnern strotzen. Bei Cultur auf Dextrin oder Stärke unterbleibt die Stärkebildung. Auch ich konnte das massenhafte Auftreten von Amylumkörnchen bei dem Blüthenstaub der Schwarzföhre in Zuckerlösungen beobachten, hingegen nicht bei Cultur in feuchter Luft, wo diese Pollenkörner ebenfalls Schläuche ausbilden.

II. Zum Schlusse will ich noch eine auffallende Reaction mittheilen, welche zahlreiche Pollenkörner mit concentrirter

¹ L. c. p. 517.

² J. Böhm, Über Stärkebildung aus Zucker. Bot. Zeitung, 1883, Nr. 3. Sitzb. d. mathem.-naturw. Cl.; CII. Bd., Abth. I.

Schwefelsäure geben. Die Pollenhäute der meisten Compositen nehmen in concentrirter Schwefelsäure augenblicklich eine rothviolette Färbung an.¹ Der Polleninhalte zeigt dieses Verhalten nicht. Salzsäure wirkt ebenso, doch erst nach einiger Zeit ($\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde) und nicht so prägnant. Bei dem Pollen von *Senecio* sp. und *Galinsoga parviflora* gelang mir die Reaction nicht. Sie ist jedoch nicht bloss auf die Compositen beschränkt, sondern gelingt auch sehr schön mit dem Pollen von *Agrostemma Githago*, *Cistus creticus* und *Rhododendron* sp.²

Über den in der Pollenhaut vorhandenen, die Reaction bedingenden Stoff vermag ich nichts auszusagen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Pollenschläuche zahlreicher Gewächse sind dem Sauerstoff und den Ausscheidungen des Gynäceums, namentlich denen der Narbe gegenüber, chemotrop: sie fliehen die atmosphärische Luft, sind also negativ aërotrop und wachsen in auffälliger Weise auf die Narbe und andere Theile des Gynäceums zu.

2. Pollenschläuche, welche negativ aërotrop sind, reagiren gewöhnlich auch in der angedeuteten Weise auf die Narbe.

3. Der Chemotropismus der Pollenschläuche ist keine allgemeine Erscheinung. Es gibt Pollenschläuche, welche weder

¹ Die den Compositenpollen und den Pollen zahlreicher anderer Pflanzen häufig anhaftenden gelben oder orangefärbigen Öltropfen färben sich mit concentrirter Schwefelsäure indigoblau, mit Jodlösung grünlich. Es verhält sich demnach der gelbe Farbstoff diesen beiden Körpern gegenüber wie Carotin, ja er wird sogar in neuerer Zeit mit Carotin geradezu identificirt. Vergl. G. Bertrand und G. Poirault, Sur la matière colorante du pollen. Comptes-rendus de l'Académie des sciences de Paris. T. CXV, 1892, p. 828. Ein Referat darüber im Bot. Centralblatt, 1893, S. 149.

² Nicht zu verwechseln mit der eben erwähnten Reaction ist die, welche manche bläulich oder violett gefärbte Pollen in Folge ihres Anthokyan-gehaltes mit verdünnten Säuren geben. Derartige Pollen färben sich mit verdünnten Alkalien dementsprechend auch blaugrün. Es gehören hiezu die Pollenkörner mancher Gartenmohnarten, ferner die von *Allhaea officinalis*, *Carduus acanthoides*, *C. nutans*, *Dianthus Carthusianorum*, *Echium vulgare* u. m. A.

die Luft fliehen, noch von der Narbe angelockt werden (*Orobus vernus* etc.).

4. Dem Chemotropismus muss bei der Wanderung des Pollenschlauches zur Eizelle, respective bei der Auffindung derselben in vielen Fällen eine wichtige Rolle zufallen.

5. Die Arbeit enthält eine Reihe von Versuchen über die Keimung und die Keimfähigkeitsdauer von Pollenkörnern. Es ergab sich unter Anderem hiebei, dass manche Pollenarten noch in sehr hochprocentigen (40—50%) Zuckerlösungen zu keimen und Schläuche zu bilden vermögen, in dieser Hinsicht also mit gewissen Pilzen erfolgreich wetteifern können. Es zeigte sich ferner, dass die Dauer der Keimfähigkeit für verschiedene Pflanzen eine recht verschiedene sein kann, zwischen 12 und 72 Tagen schwankt und den letzteren Werth nur höchst selten überschreiten dürfte.

6. Die Pollenkörner enthalten entgegen den bisherigen Angaben in der Literatur häufig Stärkekörnchen.

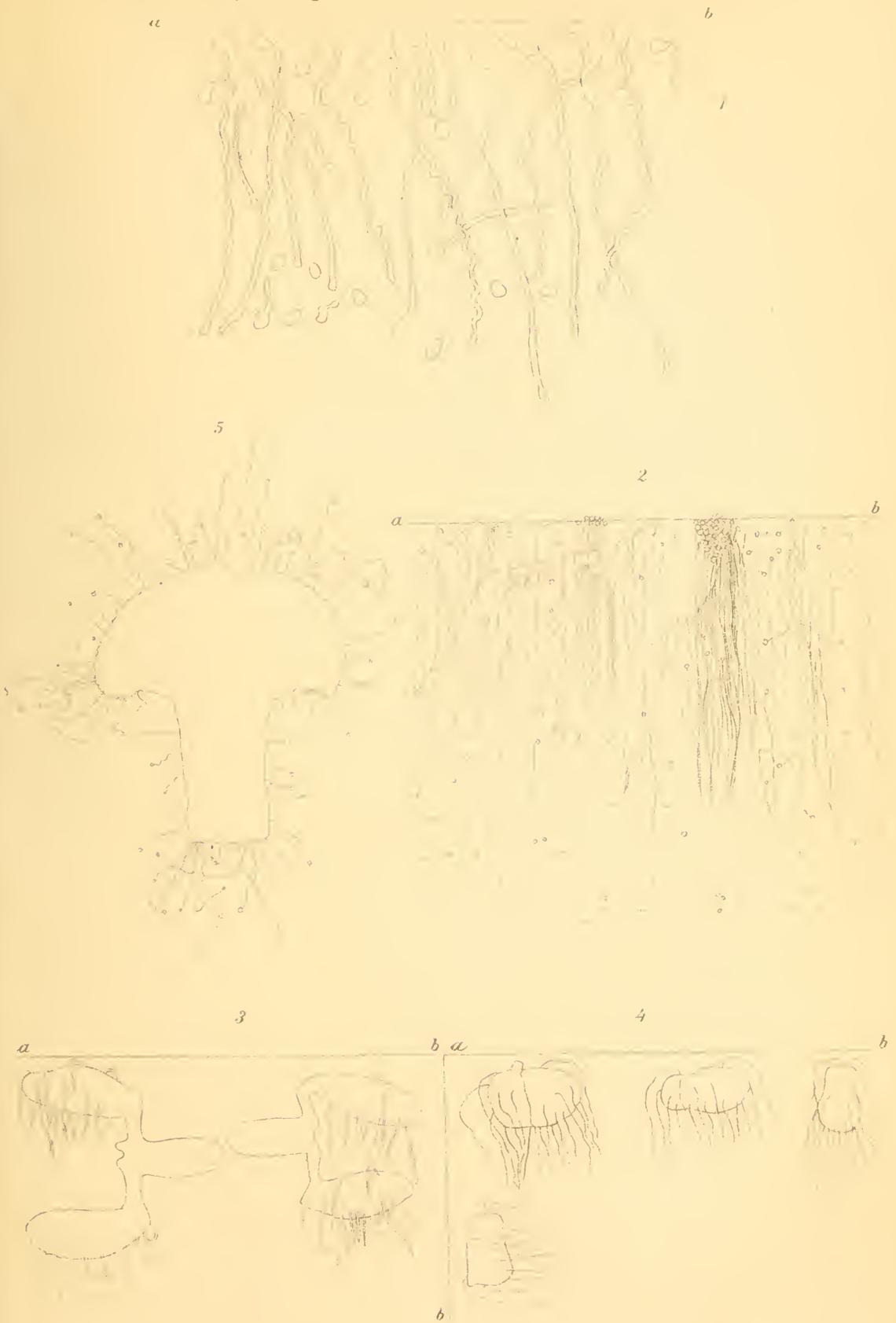
7. Die Pollenhäute der meisten Compositen und einiger anderer Pflanzen färben sich in concentrirter Schwefelsäure aus unbekanntem Ursachen augenblicklich rothviolett.

Erklärung der Tafel.

Die Figuren wurden mit Hilfe der Camera lucida entworfen und dann ausgeführt.

- Fig. 1. Negativer Aërotropismus der Pollenschläuche von *Narcissus Tazetta*. Die Schläuche wachsen unter dem Deckglas in (7⁰/₀) Zuckerlösung und wenden sich vom Deckglasrande *ab*, d. h. von der atmosphärischen Luft weg. Vergr. 30
- » 2. Negativer Aërotropismus der Pollenschläuche von *Cephalanthera pallens*. Die Schläuche wachsen in zweiprocentiger Zuckerlösung und wenden sich vom Deckglasrande *ab* in auffallender Weise weg. Versuchsdauer 20 Stunden.
 - » 3. Vier Pollinarien von *Vincetoxicum officinale* in 16⁰/₀iger Zuckerlösung unter Deckglas. Die Pollenschläuche wachsen von dem Deckglasrande *ab* weg. Versuchsdauer 20 Stunden. Vergr. 55.
 - » 4. Vier Pollenmassen (massulae) von *Platanthera bifolia* unter Deckglas in zweiprocentiger Zuckerlösung. Die Pollenschläuche fliehen den Deckglasrand *ab*. Versuchsdauer 24 Stunden. Vergr. 55.
 - » 5. Griffelende der gelbblühenden Narzisse (*Narcissus Tazetta*) in siebenprocentiger Zuckerlösung. Die Pollenschläuche sind chemotrop, d. h. sie wachsen in auffallender Weise auf die Oberfläche der Narbe und die Griffelwunde zu. Versuchsdauer 16 Stunden. Vergr. circa 15. Figur schematisch.

H. Molisch: Physiologie des Pollens.



Author delin.

Lith. Anst. v. Th. Baumwirth, Wien

Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Bd. CII. Abth. I 1893

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [102](#)

Autor(en)/Author(s): Molisch Hans

Artikel/Article: [Zur Physiologie des Pollens, mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche 423-448](#)