Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 55 (1945)

Artikel: Über das Spitzenwachstum der Pollenschläuche

Autor: Schoch-Bodmer, Helen

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-39184

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über das Spitzenwachstum der Pollenschläuche.

Von *Helen Schoch-Bodmer* (St. Gallen).

(Eingegangen am 12. April 1945.)

I. Problemstellung.

Beim Studium des Wachstums pflanzlicher Zellen handelt es sich bekanntlich um die Fragen, welche Rollen dem Plasma, der Intussuszeption, den Wuchsstoffen, der Quellung, der Saugkraft, dem Turgor zukommen. Neuerdings gelangte Frey-Wyßling (1945) auf Grund von Stickstoff-Analysen an wachsenden Organen (vgl. Blank und Frey-Wyßling, 1940, 1941 und 1944) zu der Auffassung, daß dem Plasmawachstum, der Plasmavermehrung, eine bisher nicht beachtete Bedeutung zufällt. Seine Arbeit veranlaßt mich, meine Befunde über das Wachstum von Pollenschläuchen mitzuteilen, da sie vielleicht einen Beitrag zur Klärung einiger der obengenannten Probleme liefern könnten.

Im Gegensatz zum Wachstumsvorgang bei Wurzeln, Stengeln, Koleoptilen, Filamenten, Hypanthien usw. handelt es sich bei den Pollenschläuchen nicht um Streckungs-, sondern um Spitzenwachstum, worauf schon Nägeli (1846, zitiert nach Reinhardt) hingewiesen hat. Hier ist es nicht die Zelle in ihrer gesamten Länge (oder wie beim symplastischen Wachstum: in einem Teil ihrer Längswand), die eine Ausdehnung erfährt, sondern die Verlängerung, der Zuwachs zeigt sich nur an der äußersten Spitze, am «Meniskus» der wachsenden Zelle. Reinhardt (1892 und 1899) hat für Pilzhyphen und Wurzelhaare eine sehr ausführliche Darstellung des Spitzenwachstums gegeben. Pollenschläuche verhalten sich nun, mit Ausnahme der Verzweigungsvorgänge, fast genau gleich wie die von Reinhardt beschriebenen Pilzhyphen, was in dieser Studie gezeigt werden soll.

II. Methodik.

In verschiedenen Arbeiten habe ich mich mit Pollenschlauchstudien befaßt (Schoch-Bodmer, 1930—1945); sie betreffen hauptsächlich die Arten: *Corylus Avellana, Fagopyrum esculentum, Linum perenne, Lythrum Salicaria, Veronica Chamaedrys* und *V. Tournefortii.* Für die vorliegenden Untersuchungen erwiesen sich die beiden *Veronica*-Arten als besonders geeignet. Außerdem wurden gelegentlich noch *Luzula campestris, Plantago lanceolata* und *Secale cereale* verwendet.

1. Das Wachstum der freien Pollenschläuche konnte in feuchten Kammern über Lösungen verschiedener Konzentration beobachtet werden, wobei die Pollenkörner auf Deckgläsern lagen, die mit einer sehr dünnen Paraffin- oder Vaselin-

schicht überzogen waren. Die Deckgläser wurden mit Vaselin auf die Kammern aufgeklebt. Bei Verwendung einer Vaselinschicht sind die Schläuche vollkommen klar erkennbar. Paraffin und Vaselin verhindern bei Kondensation die « Verwässerung » der ganzen Kultur und zudem die Lösung alkalischer Substanz aus dem Deckglas.

2. Innerhalb der Griffel können bei manchen Arten mit dünnen Griffeln die Schläuche durch Plasmolyse des Griffelgewebes mit starken Zuckerlösungen sichtbar gemacht werden, was schon Martin (1913) für *Trifolium* feststellte. Epidermis, Rindengewebe und Leitgewebe der Griffel enthalten verhältnismäßig wenig Plasma, das sich in der Lösung stark kontrahiert. Diese Zellen werden mehr oder weniger durchsichtig, während die plasmareichen Schlauchspitzen keine Plasmolyse erfahren und im Griffelgewebe (besonders bei leichter Quetschung) deutlich hervortreten.

3. Da, wie Miyoshi (1894) zeigte, Pollenschläuche in feuchter Kammer aus Schnittflächen von Griffeln oder Narben herauszuwachsen vermögen, besteht die Möglichkeit, sie unter Bedingungen zu beobachten, die sowohl mit denjenigen innerhalb des Griffels als auch mit dem Wachstum « freier » Schläuche in feuchter Kammer eine gewisse Übereinstimmung aufweisen. Zu solchen Versuchen eignen sich aber nur solche Griffel, bei denen keine Verklebung der Schnittflächen durch ausfließende Substanzen wie Schleim, Gerbstoffe usw. stattfindet. Die beiden *Veronica*-Arten ergaben hier die besten Resultate. Die Narben-Griffel werden bestäubt, in verschiedener Entfernung vom Fruchtknoten mit einer scharfen Rasierklinge durchschnitten, mit Vaselin auf ein Deckglas geklebt und in der feuchten Kammer montiert. Diese Methode ermöglicht auch eine ungefähre Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit der Schläuche innerhalb des Griffels (Schoch-Bodmer, 1932). *Veronica*-Arten sind allerdings selbst- und z. T. intersteril, so daß erst die passenden « Kreuzungen » ausgesucht werden müssen.

4. Zur Feststellung der Wachstumsgeschwindigkeit innerhalb der Griffel liefert, außer vielen Färbungsmethoden an Mikrotomschnitten, auch die Chloralhydrat-Jod-Methode sehr brauchbare Ergebnisse (Jost, 1907, Renner, 1919). Die Pollenschläuche heben sich, wenn sie nicht stärkehaltig sind, als dunkler gelbe Gebilde vom hellgelben Griffelgewebe ab und lassen sich oft durch Quetschung aus dem Leitgewebe isolieren.

5. Zu Plasmolyseversuchen wurden, um rasche und eindeutige Resultate zu erzielen, konzentrierte Rohrzucker- und Kochsalzlösungen verwendet. Als Versuchsobjekte für die Plasmolyseversuche kamen sowohl Pollenkulturen in feuchten Kammern als auch Schläuche, die aus Griffelschnittflächen herausgewachsen waren, in Frage.

III. Wachstumsgeschwindigkeit und Schlauchdurchmesser.

Der Durchmesser eines Pollenschlauches ist in erster Linie vom Durchmesser der betreffenden Keimpore des Pollenkorns abhängig. Im Wachstumsverlauf aber findet eine weitgehende Anpassung an das Kulturmedium bzw. an die Raumverhältnisse des Leitgewebes statt. Wie schon Wulff (1935) für *Narthecium ossifragum* nachwies, wird der Durchmesser der Schläuche von der Beschaffenheit des Milieus bestimmt. Er fand innerhalb der Griffel Durchmesser von 1,5—2 μ, während auf 0,5 % Agar mit 5 % Rohrzucker Schläuche von 7,5—10 μ gebildet wurden. Auch bei meiner Versuchsanordnung ließ sich ohne weiteres erkennen, daß die Schläuche nicht alle die gleichen Durchmesser zeigen; ja es kann sogar ein und derselbe Schlauch im Verlaufe

des Wachstums seinen Durchmesser ändern. Die Ursache ist nicht immer feststellbar. In manchen Fällen dürfte es sich um Änderungen der Dampfspannung handeln.

Nun läßt sich leicht berechnen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit weitgehend vom Durchmesser der Schläuche abhängig sein muß. Je größer der Durchmesser, um so geringer muß somit (unter sonst gleichen Bedingungen) die Längenzunahme pro Zeiteinheit sein. Wahrscheinlich kann eine gegebene Plasmamenge in der Zeiteinheit eine bestimmte Membranmenge bilden. Stellen wir uns nun die Membran des Pollenschlauches als dünnwandigen Hohlzylinder vor, so sind die Längenzunahmen zweier Pollenschläuche ihren Durchmessern annähernd umgekehrt proportional:

$$\text{Membranoberfläche: } M = 2\pi r_1 l_1 = 2\pi r_2 l_2$$
$$\text{demnach } r_1 : r_2 = l_2 : l_1$$

Man vergleiche dazu die Berechnungen von Reinhardt (1892, S. 495) bei Pilzhyphen. — Es hat also nur dann einen Sinn, von einer Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche zu sprechen, wenn der betreffende Schlauch ständig denselben Durchmesser wahrt, bzw. wenn

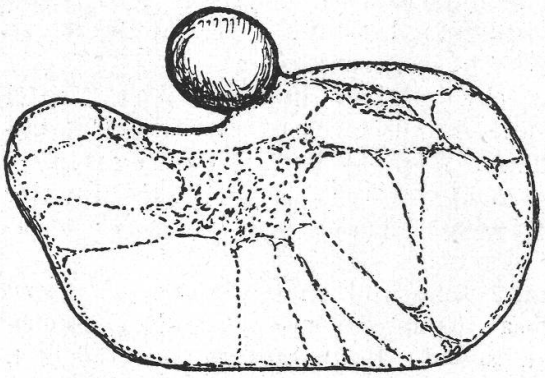

Abbildung 1.
Primula vulgaris. Blasenartiger Pollenschlauch auf 20 % Rohrzucker + 1 % Agar.

Pollendurchmesser		30 μ
Blase:	Länge	155 μ
	Breite	90 μ
	Dicke	ca. 30 μ

die auf verschiedenen Medien gewachsenen Schläuche alle denselben Durchmesser haben. Und wenn wir gar das Wachstum innerhalb der Griffel mit dem Wachstum in vitro vergleichen wollen, so wird es sich meist als unmöglich erweisen, dieselben Durchmesser zu bekommen. Innerhalb des Leitgewebes sind die Durchmesser der Schläuche schon durch die Struktur der Leitzellen weitgehend festgelegt. In einer Nährlösung dagegen, wo sie « schwimmen » können, steht ihnen theoretisch beliebig viel Raum zur Verfügung. So ist bekannt, daß Schläuche unter gewissen Bedingungen in vitro blasig aufgetrieben werden. Ich habe bei *Primula vulgaris* auf einem Nährboden mit 1 % Agar und 20 % Rohrzukker zahlreiche blasige Schläuche beobachtet; hier war der größte Durchmesser der Blase mindestens 5mal so groß wie der des Pollenkorns. Es hatten sich große Vacuolen gebildet; die Plasmaströmung blieb über 72 Stunden lang sichtbar (vgl. Abb. 1). — Es ergibt sich ohne weiteres

aus diesen Feststellungen und Überlegungen, daß Versuche in vitro uns selten einen Anhaltspunkt für die Geschwindigkeit der Schläuche im Griffelinnern vermitteln können.

Als Beispiele möglicher Schlauchgeschwindigkeiten im Griffel möchte ich folgende erwähnen: Buchholz und Blakeslee (1927) fanden bei *Datura Stramonium* für eine Temperatur von 20° C eine Wachstumsgeschwindigkeit von etwa 55 μ pro Minute; ein Maximum erreicht sie mit 100 μ pro Minute bei 33°. Die Schlauchdicke ist mit etwa 10—15 μ einzusetzen (nach den Mikrophotos zu schließen). Ich selber habe bei mehreren Heterostylen das Schlauchwachstum in den Griffeln verfolgt und erhielt nach legitimen Bestäubungen bei *Lythrum Salicaria* (Langgriffel) 20 μ pro Minute, bei *Fagopyrum esculentum* (Langgriffel) bis zu 100 μ (Schlauchdurchmesser 5,5—12 μ); *Linum perenne* (Lang- und Kurzgriffel) ergab mit 150 μ pro Minute (Durchmesser der Schläuche 9—12 μ) besonders hohe Werte. *Veronica Chamaedrys* zeigte maximale Geschwindigkeiten von 50 μ, bei Durchmessern von 5—6 μ. Alle Versuche beziehen sich auf Temperaturen von etwa 20°. Aus der Literatur könnten zahlreiche weitere Werte berechnet werden; Geschwindigkeiten von 40—50 μ scheinen häufig vorzukommen. Angaben über Wachstumsgeschwindigkeiten in vitro stehen in noch größerer Zahl zur Verfügung, sind aber aus den genannten Gründen nur dann mit den Geschwindigkeiten im Griffel vergleichbar, wenn die Durchmesser miteinander übereinstimmen. Bei *Veronica Chamaedrys* erreichen die Pollenschläuche in feuchten Kammern über 0,5 Mol Rohrzucker[1] (volummolar) Durchmesser bis zu 13 μ. Die Wachstumsgeschwindigkeit bei diesen Kulturen auf Deckglas ohne Substrat beträgt im Maximum 15 μ pro Minute bei 20°, auch wenn die Durchmesserwerte ungefähr gleich groß sind wie im Griffel. Solche Schläuche ohne Substrat wurden höchstens 850 μ lang, was immerhin einem Sechstel der ganzen Griffellänge entspricht. Es soll in Zusammenhang mit der Frage nach der Plasmavermehrung während des Wachstums nochmals auf diese ohne Nährboden gewachsenen Schläuche hingewiesen werden. Hie und da kann man übrigens bei *Veronica* während des Wachstums eine Ab- oder Zunahme der Schlauchdicke beobachten, begleitet von einer Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit. Pollen von *Veronica Tournefortii* verhält sich fast gleich wie derjenige von *V. Chamaedrys*. — Bei *Luzula campestris* werden Schläuche von 5—6 μ Dicke in feuchter Kammer ohne Substrat bis 1000 μ lang. Die Volumina von Pollenkorn (Durchmesser etwa 25 μ) und Schlauch verhalten sich dabei wie 2,6 : 6,2. Besonders erwähnenswert ist in Zusammenhang mit den hier behandelten Fragen die Arbeit von Küster (1928), der bei *Tradescantia virginica* in Wasser Schläuche von 1400 μ und mehr

[1] Die Totalsaugkraft der Griffel entspricht bei *Veronica* derjenigen einer Rohrzuckerlösung von 0,3—0,4 Mol.

Länge erhielt, bei einem Durchmesser von 10 μ. Die Zuwachsgeschwindigkeit betrug 20 μ pro Minute.

IV. Verhalten des Plasmas und der jungen Membran.

Die Beobachtungen über Bildung von Schläuchen in Wasser oder in feuchten Kammern, ohne Zufuhr von Nährstoffen, beweisen, daß bei verschiedenen Arten ein ganz beträchtliches Stück Pollenschlauch ohne Bildung neuen Plasmas entstehen kann. Bekanntlich sammelt sich die Hauptmenge des Plasmas in der Spitze des Schlauches an und zeigt hier meist eine sehr lebhafte Bewegung, eine Art Rotationsströmung. Die später zu besprechenden Plasmolyseversuche ergaben, daß die wachsende Schlauchspitze einen negativen Plasmolyseort darstellt, daß hier offenbar Plasma und Membran sich noch nicht « gesondert » haben. Eine Trennung wird möglich, wenn das Wachstum aufhört. — Bei vielen Pflanzenarten wird der vordere Schlauchteil durch Calluspfropfen vom hinteren getrennt. Es gibt aber auch Arten, wie z. B. *Fagopyrum esculentum*, bei denen keine solchen Querwände entstehen. Hier ist der Schlauch wahrscheinlich in seiner ganzen Länge von einem dünnen Plasmabelage überzogen. — Es kommt vor, daß die Calluspfropfen erst entstehen, nachdem die Schlauchspitze schon die Griffelbasis erreicht hat; dies ist z. B. bei *Linum perenne* der Fall.

Wenn auch Pollenschlauchbildung ohne Zufuhr von Nährstoffen möglich ist, so muß doch angenommen werden, daß innerhalb des Griffels Nährstoffe und wahrscheinlich auch Plasma- und Membran-aufbauende Substanzen in die Schläuche eindringen. Ein deutlicher Hinweis auf die Tatsache der Nährstoffaufnahme ergibt sich aus den Beobachtungen von Renner an *Oenotheren* (1919) und meinen Versuchen mit Langgriffeln von *Lythrum* : Hier werden die Stärkekörner, die aus dem Pollen stammen, zum Teil bis in die Fruchtknotenhöhle mitgeschleppt. Bei « autonomer » Ernährung aus den Reserven des Pollenkornes wäre, angesichts der beträchtlichen Griffellängen beider Arten, eine solche Nichtauflösung der Pollenstärke ganz ausgeschlossen. — Es muß innerhalb des Leitgewebes eine Auflösung der Mittellamellen dieses Gewebes durch die Schläuche stattfinden, wenn sie nicht durch einen Griffelkanal oder durch Interzellularräume wachsen (Lang- und Mittelgriffel von *Lythrum Salicaria* besitzen z. B. ein « geschlossenes » Leitgewebe). Wir haben es hier mit einem echten « gleitenden Wachstum » zu tun, sozusagen. Allerdings nehmen dabei die Schläuche dem Leitgewebe Raum weg, d. h. sie saugen es aus; von einer Durchmesserzunahme der Griffel beim Eindringen einer größeren Zahl von Schläuchen ist m. W. nichts bekannt. Daß die Pollenschläuche Wasser aus dem Leitgewebe saugen, ist selbstverständlich, sonst wäre kein Wachstum

möglich. Die sehr große Permeabilität der Schlauchspitzen (vgl. weiter unten) spricht überdies dafür, daß außerdem Nähr- und Baustoffe aus den Leitzellen aufgenommen werden. Die Tatsache der Ernährung der Schläuche durch das Leitgewebe geht auch aus Versuchen mit abgeschnittenen Griffeln hervor. Bei *Veronica Chamaedrys* können aus den Schnittflächen in feuchten Kammern (über 0,5 Mol Rohrzucker) bis zu 55 Schläuche herauswachsen und eine Länge von maximal 1350 μ erreichen, wobei die Durchmesser außerhalb des Griffels größer sind als innerhalb. Die Länge der herauswachsenden Schläuche steht nun nicht in der Weise mit der Länge der abgeschnittenen Griffel in Zusammenhang, daß von einem Einfluß des Pollenkornes und seiner Reserven die Rede sein könnte. Die Schlauchbündel sind immer ungefähr gleich lang, unabhängig von der Länge des Griffelstückes. Auch wenn ganze Griffel von 5 mm Länge verwendet wurden, dringen noch lange Schlauchbündel aus den Schnittflächen hervor. Dies beweist m. E., daß der aus dem Griffel herauswachsende Schlauch die Fähigkeit besitzt, ein Stück weit rückwärts aus dem Leitgewebe weiterhin Bau- und Nährstoffe zu entziehen, während er wohl das zu seinem Wachstum nötige Wasser aus der feuchten Kammer saugen kann.

Was nun die junge Membran betrifft, so wurde schon betont, daß die Schläuche auch andere als zylindrische Form annehmen können; doch wird in der Regel strenges Spitzenwachstum beobachtet. Es sind bei den untersuchten Arten nur die äußersten 4—7 μ einer Pollenschlauchspitze, in denen Längenzuwachs stattfindet. Eigentlich lassen sich, wie einleitend erwähnt, nur am halbkugeligen oder halbellipsoidischen Teil (letzteres bei sehr schnellem Wachstum) der Schlauchspitze Wachstumserscheinungen feststellen. Die Ausführungen Reinhardts über das Spitzenwachstum der Pilzhyphen und Wurzelhaare können für die Pollenschläuche fast wörtlich übernommen werden. Wir dürfen mit Reinhardt (1892, S. 494) sagen, daß das Längenwachstum « in der Entfernung etwa eines Durchmessers vom Scheitel schon völlig erloschen ist » und daß alle weiter rückwärts liegenden Teile « streng die einmal angenommene Gestalt behalten ». Reinhardt weist hier besonders darauf hin, daß die Krümmungen der Hyphen nicht nachträglich entstehen, sondern die « Spitzen haben beim Wachstum den Bogen beschrieben, den später die gekrümmte Hyphe einnimmt ». Genau so verhält es sich mit den Pollenschläuchen. — Durch Vaselin-bestrichene Deckgläser hindurch läßt sich der Wachstumsverlauf der Schläuche namentlich bei den *Veronica*-Arten sehr deutlich verfolgen. Wenn (durch eine Unregelmäßigkeit in der Vaselinschicht) eine Richtungsänderung oder eine Änderung des Schlauchdurchmessers plötzlich eintritt, stellt man einen Strich des Meßokulars auf eine solche natürliche « Marke » des Schlauches ein. In allen Fällen ergibt sich dabei, daß hinter der halbkugeligen Spitze keinerlei Streckungswachstum

stattfindet (Abb. 2, Nr. 1). Die genau gleichen Beobachtungen konnten in ganz anderen Verwandtschaftskreisen, nämlich bei *Secale cereale* und *Luzula campestris*, gemacht werden. Die Tatsache eines ganz extremen Spitzenwachstums, ohne Hinzukommen irgendwelcher Streckungsvorgänge, geht zudem aus der bekannten Feststellung hervor, daß die Schläuche um das eigene Pollenkorn herumwachsen können, wobei sie sich an dessen Oberfläche anschmiegen. Man sieht auch hie und da, daß zwei Schläuche in entgegengesetzter Richtung dicht nebeneinander her wachsen, ohne daß Stauungen oder Verschiebungen ihrer ursprünglichen Lage entstehen, was der Fall sein müßte, wenn nicht nur der äußerste « Meniskus » am Wachstum beteiligt wäre.

Biourge (1892) gibt für die Pollenschlauchmembran vorwiegend Zellulosereaktion an; nur die äußerste Schicht soll Pektin enthalten. Eigene Untersuchungen an geplatzten ausgeflossenen Pollenschläuchen von *Veronica, Secale* und *Narcissus poeticus* zeigten deutliche Blaufärbung mit Chlorzinkjod, mit Rutheniumrot eine rosarote und mit Kongorot eine stark rosarote Färbung. Da sich bei wachsenden Schläuchen Plasma und Membran an der Spitze nicht trennen lassen, kann allerdings nicht erkannt werden, aus welchen Bestandteilen sich die jüngste Membranpartie zusammensetzt. Wahrscheinlich erfahren die jungen Wände, nachdem sie in die zylindrische Form übergegangen sind, eine nachträgliche Dickenzunahme, eine zellulosische Apposition. Die Beobachtung, daß in den basalen Schlauchteilen mit konzentrierten Lösungen Zytorrhyse hervorgerufen wird, spricht dafür, daß hier die Porenweite geringer ist als in den apikalen Teilen der Schläuche. Vielleicht handelt es sich auch noch um andere als zellulosische Bestandteile. Die Calluspfropfen zeigen ebenfalls, daß Membranbildung nicht nur an der Schlauchspitze stattfindet. Das Längenwachstum ist dagegen ausschließlich auf die Spitzen beschränkt. — Polarisationsoptische Untersuchungen müssen ergeben, wie sich die Mizelle in der Pollenschlauchwand orientieren. Die wachsende Spitze wird allerdings solchen Bestimmungen kaum zugänglich sein, da hier Plasma und Membran noch zu eng verbunden sind. Es wäre interessant zu erfahren, ob sich die Pollenschläuche ähnlich verhalten wie Wurzelhaare, bei denen Ziegenspeck (1939) findet, daß im zylindrischen Teile die Mizelle in der Längsrichtung angeordnet sind. In den wachsenden Spitzen stellte er Amyloid fest. Nach Meeuse (1941) sollen Ziegenspecks Amyloidreaktionen eine weniger kompakte Struktur des Zellulosegerüstes anzeigen. Möglicherweise handelt es sich bei den jüngsten Teilen der Membran um die von Heß und Mitarbeitern (vgl. Frey-Wyßling, 1945) in andern Pflanzenorganen gefundene « Primärsubstanz », der Zellulose, Pektin und Membranwachse beigemengt sind.

Daß schon der wachsenden Schlauchspitze eine gewisse Festigkeit eignet, ist an Schläuchen erkennbar, die aus abgeschnittenen Grif-

feln frei in die feuchte Luft einer Kammer hinauszuwachsen vermögen. Wenn keine feste Spitze vorhanden wäre, ließen sich bei Griffelquetschpräparaten (mit Milchsäure nach Buchholz, mit Chloralhydrat nach Jost) die Schläuche nicht aus dem Leitgewebe herausdrücken.

V. Plasmolyse- und Permeabilitätsversuche.

Diese Untersuchungen wurden hauptsächlich an den beiden *Veronica*-Arten durchgeführt, außerdem bei *Luzula campestris* und *Plantago lanceolata*. Die Ergebnisse entsprechen wiederum ganz genau denen, die Reinhardt (1899) bei Pilzhyphen und Wurzelhaaren erhielt: es tritt (mit Ausnahme der weiter unten beschriebenen Abflachungen des « Meniskus ») nie eine Verkürzung der Pollenschläuche ein. Wie bei Hyphen, ist auch hier keine Plasmolyse der wachsenden Spitze möglich, während Wachstumsstillstand zu Plasmolysierbarkeit führt. — Da die Schläuche bei Feuchtkammerversuchen gleichsam auf dem Vaselin festkleben, läßt sich mit einer Kamerazeichnung ihre Lage, Länge und Form festhalten. Beim Zufügen eines Tropfens Plasmolyticum werden natürlich einige Schläuche weggeschwemmt; doch bleibt immer eine Anzahl zurück und läßt sich ein zweites Mal, in der Lösung, messen. Auch bei Versuchen mit Schlauchbündeln, die aus den Griffeln herauswachsen, sind mit einiger Vorsicht Längenbestimmungen vor und nach Zusatz der Lösungen möglich. Es ergab sich sogar in konzentrierten Kochsalz- und Rohrzuckerlösungen keine Verkürzung der Schläuche (die in diesen Versuchen 40—300 μ lang waren). Im ganzen wurden 15 Schläuche in gesättigter Kochsalzlösung, 21 in 1 Mol Rohrzucker und 25 in 2,2 Mol Rohrzucker gemessen. Während die wachsende Spitze, wie erwähnt, nicht plasmolysiert wird, bis zu einer Entfernung von etwas mehr als Durchmessergröße vom Scheitelpunkt an gerechnet, ist dahinter eine sehr deutliche Abhebung des Plasmas von der Membran erkennbar (vgl. Abb. 2, Nrn. 2, 3, 4 und 5). An den weiter basalwärts gelegenen Schlauchteilen stellt sich zudem oft ein Querkollaps (Zytorrhyse) ein, der gleichzeitig mit der Plasmolyse der mittleren Partie erkennbar wird.

In gesättigter Kochsalzlösung, aber auch in gesättigter Rohrzuckerlösung, beobachtet man Kontraktionserscheinungen des Plasmas, die wahrscheinlich auf Entquellung beruhen. Sie führen zur Abflachung oder Eindellung der Plasmaspitze, wobei die junge Membran dem Plasma folgt und sich ebenfalls zusammenzieht (Abb. 2, Nrn. 3 und 4). Es kann auch eine zackige Oberfläche entstehen (Abb. 2, Nr. 5). Diese Entquellungserscheinungen zeigen sich nicht nur an wachsenden Schläuchen, sondern auch an solchen, die ihr Wachstum eingestellt haben; hier trennen sich Membran und Plasma an der Schlauchspitze (Abb. 2, Nr. 8). Die Mem-

bran scheint sich übrigens verdickt zu haben; manchmal quillt sie in Rohrzucker ziemlich stark auf. Bisweilen bilden sich im Innern der Schläuche Spalten (Abb. 2, Nr. 6), wobei häufig keine Plasmolyse erkennbar ist; das Plasma hat sich offenbar nicht als Ganzes kontrahiert (wie in Abb. 2, Nr. 7), sondern innen sind Hohlräume entstanden. Auch dies muß eine Entquellungserscheinung sein.

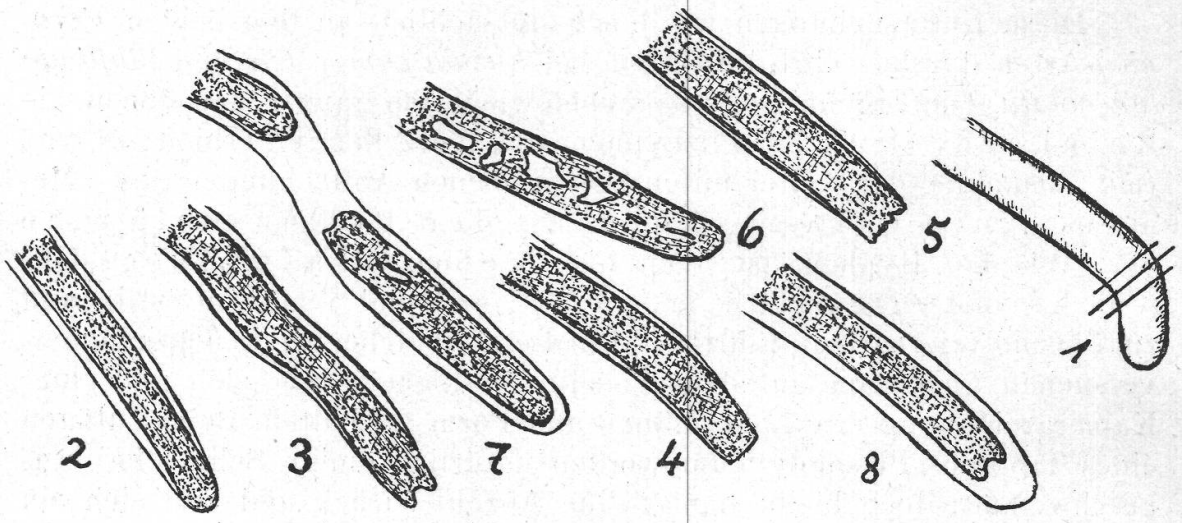

Abbildung 2.
Pollenschläuche von Veronica Chamaedrys. Nr. 1: Der Schlauch hat seine Wachstumsrichtung geändert; es findet keine Verschiebung der Krümmungsstelle statt; Querstriche = Teilstriche des Okularmikrometers. Nrn. 2—8: Pollenschläuche, aus einer Griffelschnittfläche herausgewachsen und in gesättigte Rohrzuckerlösung gebracht. Nrn. 2—5: Wachsende Schläuche: Spitzen nicht plasmolysiert; bei Nrn. 3—5: Kontraktionen von Plasma und Membran an der Spitze. Nr. 6: Spaltenbildung im Plasma. Nrn. 7 und 8: Nichtwachsende Schläuche: Spitzen und Basis plasmolysiert; bei Nr. 8: Kontraktion der Plasma-Spitze. Vergrößerung ca. 400fach.

Oft setzt schon nach 10 Minuten Deplasmolyse von der Schlauchspitze her ein; bei nichtplasmolysierten Spitzen erfolgt sie rascher als bei plasmolysierten, nach 20 Minuten ist sie aber in der Regel immer sehr deutlich. Die Deplasmolyse schreitet also von der Spitze gegen die Basis vor, was sowohl in konzentrierter Kochsalz- wie in Rohrzuckerlösung der Fall ist. Die Abflachungen und Eindellungen füllen sich wieder aus, ebenso die Spalten. Das Plasma, das in NaCl zuerst eine « glasartig » aussehende Struktur angenommen hatte, erscheint nach der Deplasmolyse wieder körnig. Die Zytorrhyse an der Schlauchbasis geht zurück. Wahrscheinlich setzt das Eindringen der starken Zuckerlösung die Lebenstätigkeit des Plasmas herab; jedenfalls beobachtet man keine Plasmaströmung mehr. Was die gesättigte NaCl-Lösung anbelangt, so wirkt sie beim Eindringen ins Plasma wohl tödlich.

Auch bei Behandlung der Schläuche mit 70 %igem Alkohol löst sich die Membran an der Schlauchspitze nicht vom Plasma, während

kurz dahinter häufig eine deutliche (plasmolyseartig aussehende) Abhebung des Plasmas von der Membran erkennbar ist. Die Alkoholversuche liefern wohl einen weiteren Beweis für die Durchdringung von Plasma und Membran an der Schlauchspitze.

VI. Saugung und Turgor.

In einer Arbeit über das Streckungswachstum von Wurzeln hat Burström (1942) geschrieben, es sei belanglos, ob man Turgordruck oder Saugkraft für die Volumvergrößerung einer wachsenden Zelle verantwortlich mache. Es scheint mir nun bei der Betrachtung dieser Fragen vor allem darauf anzukommen, wie wir den Turgor definieren. Von seiten eines Physikers, Herrn Dr. P. Huber (Zürich, 1939), wurde ich wie folgt informiert: « Wenn die Zelle plastisch verformt wird, so muß dafür Arbeit geleistet werden. Diese Arbeit wird vom Turgor geliefert. Daher ist während der plastischen Verformung der Turgor größer als der Wanddruck. Um diesen Fall nun physikalisch formulieren zu können, müßte man sagen, daß ein Teil des Turgors vom Wanddruck im Gleichgewicht gehalten wird, während der restliche Teil Arbeit leistet. » Denselben Gedankengängen begegnen wir schon bei Sakamura (1937), der bei Zellen, die nicht im Gleichgewichtszustand sind, erstens einen Turgor unterscheidet, der dem Wanddruck das Gleichgewicht hält, zweitens einen zusätzlichen « arbeitleistenden osmotischen Druck », der angenommen werden müsse, um die osmotische Zellmechanik zu erklären. — Dem ist beizufügen, daß wir es in den Zellen primär mit Saugung zu tun haben. Ursprung und Blum (1924) schrieben daher der Saugkraft die Hauptrolle bei der Volumzunahme wachsender Zellen zu. Sakamura spricht von « Saugeffekt ».

Wenn wir uns also die Vorgänge bei der Wasseraufnahme und bei der Volumvergrößerung wachsender Zellen vorzustellen versuchen, so handelt es sich primär immer um Wasseraufnahme durch Saugung, sei sie durch die im Zellsaft gelösten Stoffe oder durch die Quellungserscheinungen des Plasmas hervorgerufen (die sich übrigens nach Walter, 1923, das Gleichgewicht halten, also nicht summieren). Man könnte auch mit Frey-Wyßling (1945) eine aktive Pumptätigkeit des Plasmas annehmen. — Die Saugung bewirkt nun eine Wasserbewegung von außen nach innen; als Resultat dieser Saugung erhöht sich der nach außen gerichtete Druck des Zellinhalts auf die Zellwand. Wenn es sich nicht um Saugung bei geschrumpften Zellen handelt (vgl. unten), dann spielen sich die beiden Vorgänge gleichzeitig ab, denn mit der Wasseraufnahme erhöht sich simultan der Druck des

Inhalts auf die Wand. — In diesem Sinne hat Burström recht. Auf alle Fälle ist es aber ratsam, mit Sakamura eine Unterscheidung zu machen zwischen dem Turgor, der in einer ruhenden Zelle dem Wanddruck das Gleichgewicht hält, und einer « arbeitleistenden » osmotischen Kraft, die zur Volumvergrößerung führt. Wir kämen damit zu der von seiten der Physiker geforderten Unterscheidung. Man könnte wohl auch sagen: Primär haben wir es mit einer arbeitleistenden Saugung zu tun (Saugeffekt nach Sakamura), die, während sie vor sich geht, gleichzeitig den « arbeitleistenden osmotischen Druck » hervorruft.

Kommen wir nun von dieser allgemeinen Betrachtung auf unser Versuchsobjekt, die Pollenschläuche, zu sprechen, so wären zuerst einmal die Vorgänge beim Vordringen des Schlauches aus der Keimpore des Pollens zu erwägen. Das geschrumpfte, lufttrockene Pollenkorn nimmt Wasser auf, wodurch wahrscheinlich die im Plasma vorhandenen Wuchsstoffe aktiviert werden. Es ist nun interessant, daß auch bei allseitiger Wasserversorgung, z. B. in einer feuchten Kammer oder auf Nährböden, meist nur ein Pollenschlauch aus einem Korn austritt, trotzdem bei den Dikotylen oft drei, in manchen Familien auch mehr Keimporen vorgebildet sind. Die Volumvergrößerung des Pollens durch Saugung hat nun die Spannung der Pollenmembran, die vorher eingefaltet oder geschrumpft war, zur Folge. Es ist also hier ganz deutlich erkennbar, daß die Saugung der primäre Vorgang ist, der erst nach einiger Zeit zu einer Glättung der Wand und damit auch zu Turgorwirkungen führt (vgl. Schoch-Bodmer, 1936). Vorübergehend halten sich Wanddruck und Turgor dann allseits das Gleichgewicht. Nun ist die Membran nicht überall gleich fest: an den Keimsporen ist der Widerstand gegen den Turgor geringer als an der übrigen, durch eine Exine verstärkten Oberfläche. Der Turgor wirkt sich aber im kugeligen Pollenkorn auf die ganze Innenfläche in gleicher Weise aus. So stellt sich, bei fortschreitender Saugung, nach einiger Zeit ein Moment ein, wo der « Turgor » bestrebt ist, an den Keimporen die Intine vorzutreiben. Meist tritt, wie erwähnt, nur ein Keimschlauch hervor, und es wird angenommen, daß er an derjenigen Keimpore entstehen muß, die den geringsten lokalen Wanddruck aufweist. Eine Stütze für die Richtigkeit dieser Annahme sehe ich in der Tatsache, daß Pollenkörner mit drei Keimporen u. U. auch befähigt sind, mehr als einen Schlauch zu treiben, und zwar dann, wenn die Feuchtkammer eine stark hypotonische Lösung enthält. Bei *Corylus Avellana* z. B. konnte gezeigt werden, daß über Rohrzuckerlösungen von 0,1—0,3 Mol häufig zwei Schläuche entstehen, während über 0,4 Mol und stärkeren Lösungen nie mehr als ein Schlauch austritt. Wahrscheinlich erfolgt über den schwachen Lösungen eine sehr rasche Saugung und damit eine ebenso rasche Zunahme des Turgors und des arbeitleistenden osmotischen Druckes, so daß eine

Keimpore nicht mehr als Ventil für den Innendruck genügt und somit auch noch die « zweitschwächste » Keimpore als Ausweg für den Überdruck dient.

Nachdem nun der Pollenschlauch ausgetreten ist, ergibt sich, wie bekannt, durch Mobilisierung der Pollenreserven (meist Stärke oder Öl) eine weitere ständige Zunahme an osmotisch wirksamen Substanzen, die eine fortlaufende Volumzunahme durch Saugung zur Folge haben. Wie oben ausgeführt, muß sich die Volumzunahme als Innendruck, d. h. als « Turgor », auf die wachstumsfähige Schlauchspitze auswirken. Vom Momente des Austretens der Pollenschläuche aus den Keimporen an sollten wir diesen « Turgor » wohl konsequent als « arbeitleistenden osmotischen Druck » bezeichnen. Denn in dem Stadium, wo die Pollenmembran eben erst gespannt ist (ausgehend vom geschrumpften Zustand), halten sich Turgor und Wanddruck gerade das Gleichgewicht. Vom Augenblick an, da weitere Volumzunahme und dann Schlauchbildung einsetzt, tritt der arbeitleistende osmotische Druck in Erscheinung. — Wenn keine normale Pollenschlauchbildung möglich ist, z. B. beim Einlegen trockener Pollenkörner in Wasser, kann die plötzliche Wasseraufnahme zu einem so hohen arbeitleistenden osmotischen Druck führen, daß die Plasmahaut allseits zerstört wird. Sie ist dann schon nach wenigen Minuten durchlässig für die im Zellsaft gelösten Stoffe, und der Pollenkorndurchmesser nimmt bald rapid ab (vgl. Schoch-Bodmer, 1936).

Durch Versuche vieler Autoren ist erwiesen, wie empfindlich die Pollenschläuche auf Konzentrationsänderungen des Kulturmediums reagieren: die Schlauchdurchmesser können sich ändern, es können blasige Schläuche entstehen, oder bei plötzlicher Zunahme der Wasserzufuhr kann Platzen eintreten. Alle diese Erscheinungen stehen in Zusammenhang mit dem Einfluß der arbeitleistenden osmotischen Druckes, bzw. primär mit der Saugung und der Volumzunahme des Schlauches. Ein regelmäßiges Spitzenwachstum findet nur dann statt, wenn arbeitleistender osmotischer Druck und Membranneubildung Schritt halten können. Innerhalb des Leitgewebes sind natürlich die beiden Vorgänge aufeinander abgestimmt, während dies auf künstlichem Substrat in vielen Fällen nicht zutreffen kann.

VII. Schlußfolgerungen.

In den wachsenden Pollenschlauchspitzen und den angrenzenden Schlauchteilen erfolgt eine Ansammlung plasmatischer Substanz, die sich z. T. in lebhafter Bewegung befindet, z. T. mit ihren Grenzschichten die wachsende Membran durchdringt, dieser ständig neue Bestandteile zuführend. Die Schlauchspitze ist außerordentlich plastisch, solange sie sich in « wachstumsfähigem » Zustande befindet. Da das Wachstum ein

« vitaler » Vorgang ist, können wir nicht wissen, wodurch letzten Endes die vom Plasma ausgehende Membranbildung bewirkt wird. — Gleichzeitig mit der Bildung neuer Membranbestandteile erfolgt durch Lösung der Reservestoffe eine Zunahme an osmotisch wirksamer Substanz. Da die Permeabilität der Schlauchspitze sehr groß ist, muß angenommen werden, daß aus dem Leitgewebe und aus Nährböden auch aktiv Nährstoffe in den Pollenschlauch eintreten und eine weitere Zunahme an osmotisch wirksamer Substanz hervorrufen. Diese Vorgänge scheinen sich nur im vordersten Teil der Schlauchspitze abzuspielen; in einer gewissen Entfernung von der Spitze ist nämlich die Permeabilität sehr gering (Zytorrhyse). Die Deplasmolyse schreitet auch stets von der Pollenschlauchspitze gegen die Basis vor.

Durch die Lösung von Reservestoffen und die Aufnahme löslicher Stoffe aus dem Nährmedium erhöht sich die Saugkraft des Schlauches, und durch « arbeitleistende Saugung » wird Wasser aus dem Leitgewebe bzw. aus dem Nährboden oder aus der feuchten Kammer aufgenommen. Die dabei in Erscheinung tretende Volumzunahme wirkt sich simultan mit der Saugung als « arbeitleistender osmotischer Druck » auf die plastisch dehnbare Schlauchspitze aus. Wenn Wasseraufnahme und Membranneubildung im gleichen Tempo erfolgen, gibt der Wanddruck der jungen Membran dem arbeitleistenden osmotischen Drucke nach. Eine zu rasche Wasseraufnahme und damit Volumzunahme führt dagegen zur Sprengung der wachsenden Membran, weil die neugebildete Wand dem arbeitleistenden osmotischen Druck nicht mehr standhalten kann. — Ob der « plasmatischen Pumptätigkeit » eine maßgebende Rolle zukommt, wie dies Frey-Wyßling (1945) postuliert, kann nicht festgestellt werden. Jedenfalls ist eine Plasmavermehrung, wie sie bei andern wachsenden Organen gefunden wird, in den Anfangsstadien der Pollenschlauchbildung nicht unumgänglich nötig.

Das Spitzenwachstum, das bis jetzt hauptsächlich bei Pilzhyphen, Pollenschläuchen und Wurzelhaaren beschrieben wurde, unterscheidet sich vom Streckungswachstum in folgender Weise: Dehnung und Intussuszeption findet nur an den Zellspitzen, nicht an den ganzen Längswänden (oder Teilen von Längswänden beim symplastischen Wachstum) statt. — Das Streckungswachstum wird, wie bekannt, durch eine plötzliche Zunahme der plastischen Dehnbarkeit eingeleitet, worauf die Zelle durch arbeitleistende Saugung Wasser aus den Nachbargeweben aufnimmt. Auch hier erhöht sich, infolge der Saugung, der Druck des Zellinhaltes auf die (semipermeable) Plasmahaut und die plastische Membran, die dadurch eine Dehnung erfährt. Die plastische Dehnung wird ermöglicht durch Lösung der « Haftpunkte » und gleichzeitige Intussuszeption. Die elastische Dehnung beruht auf einer reversiblen Spannung der Membran. Streckung in der Längsrichtung tritt auf Grund der

Röhrentextur und auch deshalb ein, weil die Querwände keine oder nur eine sehr geringe plastische Dehnbarkeit aufweisen und dem osmotischen Druck daher einen stärkeren Widerstand entgegensetzen als die Längswände. Beim Spitzenwachstum haben wir es ausschließlich mit einem lokalisierten, primären, irreversiblen, plastischen Wachstum zu tun, während beim Streckungswachstum die Plastizität sozusagen sekundär ist. Da beim Spitzenwachstum die Spitze dem osmotischen Druck ständig nachgibt, ist keine Streckung basaler Zell- oder Schlauchteile möglich: es « fehlt » der Widerstand von Querwänden; erst dieser ermöglicht ein Streckungswachstum.

Zusammenfassend können wir wohl sagen, daß beim Spitzenwachstum der Pollenschläuche deutlich erkennbar ist, wie Membranneubildung und Saugung ständig in abgestimmter Weise zusammenwirken müssen, damit der arbeitleistende osmotische Druck ein regelmäßiges Vortreiben der wachsenden Spitze bewirken kann.

De la croissance de l'extrémité des tubes polliniques.

Résumé.

Les tubes polliniques ne croissent qu'à leur extrémité demi-arrondie ou demi-ellipsoïdale. La formation de membranes nouvelles, l'intussusception et l'absorption de l'eau doivent toujours s'harmoniser afin de permettre une croissance régulière. L'avancement de la pointe des tubes est dû au travail osmotique. Dans les extrémités qui croissent, le plasma et la membrane ne peuvent être séparés, même avec les agents de plasmolyse les plus énergiques; la perméabilité est alors très grande. L'accroissement du plasma n'est pas absolument nécessaire pour une formation limitée des tubes polliniques.

Literaturverzeichnis.

Biourge, Ph., 1892. Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. La Cellule **8**, 47—80.

Blank, F. und Frey-Wyßling, A., 1940. Der Stickstoffhaushalt der Roggenfilamente. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. 165.

— 1941. Protoplasmawachstum und Stickstoffwanderung in der Koleoptile von Zea Mays. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **51**, 116—142.

— 1944. Protoplasmic growth in the hypanthium of Oenothera acaulis during cell elongation. Annals of Bot. N.S. **8**, 71—78.

Buchholz, J. T. and Blakeslee, A. F., 1927. Pollen-tube growth at various temperatures. Americ. Journ. of Bot. **14**, 358—369.

Burström, H., 1942. Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. Annalen Landwirtsch. Hochschule Schwedens **10**, 1—30.

Frey-Wyßling, A., 1945. Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. Archiv Jul.-Klaus-Stiftung, Ergänzgs.Bd. zu Bd. **20,** 381—402.

Jost, L., 1907. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeitung **65,** 77—117.

Küster, E., 1928. Beiträge zur zellenphysiologischen Methodik I u. II. Protoplasma **5,** 191—200.

Martin, J.N., 1913. The physiology of the pollen of Trifolium pratense. Bot. Gazette **56,** 112—126.

Meeuse, A.D.J., 1941. A study of intercellular relationships among vegetable cells with special reference to "sliding growth" and to cell shape. Recueil trav. bot. néerland. **38,** 18—143.

Miyoshi, M., 1894. Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora **78,** 76—93.

Reinhardt, M.O., 1892. Das Wachstum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetabilischer Membranen. Jahrb. f. wiss. Bot. **23,** 497—566.

— 1899. Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Festschrift Schwendener, Berlin. 425—463.

Renner, O., 1919. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Bot. **11,** 305—380.

Sakamura, T., 1937. Eine schematische Darstellung der osmotischen Arbeitsleistung und Zustandsgrößen der Pflanzenzelle. Cytologia, Fujii Jubiläumsband I, 115—124.

Schoch-Bodmer, 1930. Zur Heterostylie von Fagopyrum esculentum. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **39,** 4—15.

— 1932. Methoden zur Ermittlung der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche im Griffel. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. 368—369.

— 1934. Zum Heterostylieproblem: Griffelbeschaffenheit und Pollenschlauchwachstum bei Fagopyrum esculentum. Planta **22,** 149—152.

— 1936. Zur Physiologie der Pollenkeimung bei Corylus Avellana. Protoplasma **25,** 337—371.

— 1939. Beiträge zur Kenntnis des Streckungswachstums der Gramineen-Filamente. Planta **30,** 168—204.

— 1945. Zur Frage der « Hemmungsstoffe » bei Heterostylen. Archiv Jul.-Klaus Stiftung. Ergänzgs.Bd. zu Bd. **20,** 403—416.

Ursprung, A. und Blum, G., 1924. Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **63,** 1—110.

Walter, H., 1923. Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. **62,** 145—213.

Wulff, H.D., 1935. Ein Vergleich zwischen Kultur- und Griffelpräparaten von Pollenschläuchen von Narthecium ossifragum. Beihefte z. Bot. Centralbl. **54 A,** 83—98.

Ziegenspeck, H., 1939. Die Differenzierungserscheinung der Einzelzelle, studiert an Algen und Haaren im Lichte der Mizellehre. Protoplasma **32,** 342.