

# Die Reservestoffe bei einigen anemophilen Pollenarten.

## Vorläufige Mitteilung

von

HELEN BODMER.

(Als Manuskript eingegangen am 20. Oktober 1921.)

Molisch<sup>1)</sup>, Lidforss<sup>2)</sup>, Sterner<sup>3)</sup>, Tischler<sup>4)</sup> und Kylin<sup>5)</sup> untersuchten eine grössere Anzahl Pollenarten auf ihren Reservestoffgehalt. Sie unterscheiden zwischen Stärke- und Fettpollen. Beim Fettpollen konstatierte Tischler<sup>6)</sup> meist ein Stärkestadium vor der Anthese. Lidforss<sup>2)</sup> glaubte festgestellt zu haben, dass der anemophile Pollen im Gegensatz zum entomophilen vorwiegend stärkeführend ist. Lidforss sah hierin eine Energieersparnis der Windblütler, die sich wegen ihrer reichlichen Pollenproduktion gleichsam den „Luxus“ der Stärkeumwandlung nicht leisten könnten. Er stellte auch die Vermutung auf, dass in klimatisch weniger günstigen Gegenden meist Stärkepollen vorkommen müsste. Von Tischler<sup>4)</sup> und Kylin<sup>5)</sup> wurde die Lidforss'sche Hypothese widerlegt. Die Qualität der Pollenreserven ist nach ihnen für jede Pflanzenart, oft auch für ganze Familien charakteristisch, unabhängig von Standortsfaktoren.

Kylin unterscheidet fünf Gruppen von Pollenarten, je nach dem Zeitpunkt der Stärkelösung. Als Stärkepollen bezeichnet er solchen, bei dem, z. Z. des Stäubens, die Stärke nur teilweise oder nicht gelöst ist (<sup>5)</sup>, S. 5).

<sup>1)</sup> Zur Physiologie des Pollens mit bes. Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. Sitzungsber. Wien. Ak. d. Wiss. **102** I, 1893. S. 423—447.

<sup>2)</sup> Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wiss. Bot. **29**, 1899. S. 1—38.

<sup>3)</sup> Pollenbiolog. Studien im nördlichsten Skandinavien. Arkiv f. Bot. **12**, Nr. 12, 1913.

<sup>4)</sup> Pollenbiolog. Studien. Ztschrift f. Bot. **9**, 1917. S. 418—488.

<sup>5)</sup> Pollenbiolog. Studien im nördlichsten Schweden. Arkiv f. Bot. **15**, Nr. 17, 1918/19.

<sup>6)</sup> Untersuchungen über den Stärkegehalt des Pollens tropischer Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. **47**, 1910. S. 219—242.

Bei den obigen Untersuchungen ist nicht berücksichtigt, dass die Antherenentwicklung nicht den gleichen Bedingungen unterliegt, wie die Stoffspeicherung und -wandlung im Pollenkorn. Grosse Luftfeuchtigkeit kann die Dehiscenz der Antheren verzögern, wie Hannig's Versuche<sup>7)</sup> zeigen. Im dampfgesättigten Raum kann man gestreckte, „reife“ Antheren tagelang geschlossen erhalten, wenn die Sonne nicht darauf scheint. (In der Natur wird es sich natürlich um geringere Zeitspannen handeln.)

An *Fraxinus* und *Populus* konnte ich zahlreiche diesbezügliche Beobachtungen machen, die deutlich die Unabhängigkeit von Reserve- wandlung im Pollenkorn und Antherendehiscenz zeigen.

#### *Populus tremula.*

Ein Bäumchen auf der Terrasse des Institutes (ca. 500 m ü. M.) stäubte seine ersten Kätzchen am 21. II. aus. Die Blüten öffneten sich nicht in Spiralfolge von der Basis gegen die Spitze, sondern die ganze Südhälfte des Kätzchens war aufgeblüht, die Nordhälfte nicht. Ins Zimmer genommen und der Sonne zugewendet, öffneten sich auch die Nordblüten nach wenigen Minuten, infolge der geringeren relativen Feuchtigkeit. 60 % dieser Pollenkörner enthielten Stärke in allen Stadien der Lösung, daneben Fett. Einige noch völlig geschlossene Kätzchen wurden am 21. II. in den dampfgesättigten Raum gebracht, am 22. II. war der Pollen völlig stärkefrei. An den unteren Ästen auf der Nordseite des Baumes blühten einige Kätzchen erst am 28. II. auf, ihre Pollenkörner erhielten keine Stärke mehr. Vom Ütliberg bei Zürich (800 m ü. M.) wurden am 21. II. Zweige mit noch geschlossenen Kätzchen gebracht (deren Pollenkörner alle noch Stärke enthielten). Ein Zweig davon blühte am 22. II. im Zimmer auf (bei 50 % relativer Luftfeuchtigkeit). Mehr als 50 % der Pollenkörner enthielten Stärke. Ein anderer Zweig blieb bis zum 25. II. im dampfgesättigten Raum: alle Pollenkörner waren jetzt stärkefrei.

#### *Fraxinus excelsior.*

1. Vom Zürichberg (600 m), im Zimmer am 25. III. aufgeblüht: 60 % mit Stärke, im dampfgesättigten Raum bis 28. III.: stärkefrei.
2. Vom Ufer der Sihl in Zürich (400 m): keine Stärke.
3. Von einem Waldsüdrand aus der Umgebung Zürichs (500 m): 10 % mit Stärke.

<sup>7)</sup> Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. Jahrb. f. wiss. Bot. 47, 1910. S. 186.

4. Im Zimmer „forcierte“ Blüten (an der Sonne, hinter Fensterscheiben): 100 % mit Stärke.

5. Zweige mit geschlossenen Antheren lagen über Nacht auf dem Tisch (ohne Wasser). Die dem Tisch direkt aufliegenden Antheren öffneten sich über Nacht (infolge ihrer Atmungswärme, offenbar): 90 % mit Stärke.

Sowohl stärkehaltige wie stärkefreie Pollenkörner von *Fraxinus* keimen gleich gut auf dem Objektträger im dampfgesättigten Raum (Schläuche im Maximum 700  $\mu$  lang).

Nach vierzehntägigem Liegen enthalten die lufttrockenen Pollenkörner von No. 5 immer noch Stärke (Lebensdauer ca. 20 Tage). (Lufttrockene Pollenkörner sind sehr wasserarm.)

Bei *Corylus avellana* und *Ulmus montana* fand ich ein analoges Verhalten. Die Differenzen in den Befunden der verschiedenen Autoren (s. oben) beruhen gewiss z. T. auf ähnlichen Verschiedenheiten der Aussenbedingungen wie bei *Populus* und *Fraxinus*.

Der sogenannte Stärkepollen enthält meist neben der Stärke noch Öl. Tischler<sup>4)</sup> S. 450 beobachtete bei *Alnus viridis*, Renner<sup>5)</sup> S. 328 bei *Oenotheren*, dass die Stärke [des ausgestäubten Pollens nachträglich noch in Fett umgesetzt wird, dieser Prozess wird nach Renner durch Wasserzusatz (s. oben bei *Fraxinus* No. 5), und hohe Temperatur (36 °) beschleunigt. Dieser sekundäre Fettpollen soll nach Tischler<sup>4)</sup> S. 481 und Renner<sup>5)</sup> S. 331 nicht schlechter keimen als der stärkehaltige. Bei *Typha latifolia* beobachtete ich nach dem Stäuben ebenfalls Fettbildung (Tropfen). Während der frische Pollen gut im dampfgesättigten Raum keimte, tat dies der ältere nur in Zuckerlösungen. Auch *Corylus*-Pollen mit Öltropfen keimte nicht mehr im dampfgesättigten Raum. Diese Öltropfen sind möglicherweise nicht mehr mobilisierbar.

Bei *Luzula pilosa* und *campestris* z. B. befindet sich das Öl in Emulsion. (Im toten Korn [Lebensdauer ca. 5 Tage] ist das Öl zu Tropfen zusammengelaufen). Martin<sup>6)</sup> S. 114 gibt auch für *Trifolium*arten emulgiertes Fett an, und ich konnte dasselbe bei den meisten untersuchten Fett- und Stärke-Fettpollen konstatieren.

Durch Verminderung der Stoffzufuhr kann Fettpollen künstlich erzeugt werden. Hungernde Inflorescenzen von *Plantago lanceolata* und *media* und von *Gramineen* stäuben nach einem Tag schon Fett-

<sup>4)</sup> Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger *Oenotheren*. Ztsft. f. Bot. 11, 1919. S. 305—380.

<sup>5)</sup> The Physiology of the Pollen of *Trifolium pratense*. Bot. Gaz. 56, 1913. S. 112—126.

pollen, von *Carex montana*, *Rumex scutatus* nach 2—3 Tagen. Die zugeführten Reserven sind hier geringer als normal, so dass bis zum Zeitpunkt der Antherendehiscenz sämtliche Stärke in Fett übergeführt werden kann.

Die Stoffzufuhr zu den Pollenkörnern erfolgt bei den untersuchten Arten sehr spät, in schon weit entwickelten Blüten. Bei Pflanzen von *Schoenoplectus lacustris*, die sofort nach dem Pflücken untersucht wurden, ist zu Beginn des weiblichen Stadiums noch keine Stärke in den Pollenkörnern abgelagert. Bei *Secale* können noch kurz vor dem Ausstrecken der Filamente grosse Vacuolen in den Pollenkörnern beobachtet werden.

Gehemmtten Pollen werden wir im Freien nur antreffen, wenn Pflanzen nach Anlegen der Inflorescenzen unter schlechtere Bedingungen geraten. Im allgemeinen scheint die Pflanze im gegebenen Milieu soviel Blüten anzulegen, als sie normal ausbilden kann. Ich habe z. B. bei *Plantago lanceolata* von ca. 10 verschiedenen Standorten nie stärkefreien Pollen gefunden. — Unter normalen Bedingungen stärkefreien Pollen kann man nicht ohne weiteres als reservearm bezeichnen, überhaupt dürfen Pollenarten verschiedener Gattungen oder gar Familien nicht miteinander verglichen werden. Jede Spezies stellt offenbar normal ihrem Pollen ein gewisses Quantum Reservestoffe zur Verfügung und von der spezifischen Intensität der enzymatischen Prozesse und der Menge der zugeführten Reserven hängt es ab, ob noch vor der Anthese alle Stärke in Fett übergeführt werden kann. (Es ist natürlich auch möglich, dass es Arten gibt, deren Pollen kein Stärkestadium passiert). Dass der Zeitpunkt der Antherendehiscenz dazu noch verschiebbar ist, habe ich oben gezeigt.

Interessanter als die Qualität der Pollenreserven ist die Frage nach ihrer Quantität und ihrer Verwertung beim Auskeimen.

In der Literatur wird meist von den qualitativen Reserveverhältnissen gesprochen. Es ist auch fraglich, ob quantitative Untersuchungen ein einwandfreies Bild geben (v. Planta<sup>10</sup>), Kresling<sup>11</sup>), Braconnot<sup>12</sup>)

Erstens ist das Material selten völlig homogen, da bei längerem

<sup>10</sup>) Über die chem. Zusammensetzung des Blütenstaubes der Haselstaude. Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. **31**, 1885. S. 97—114.

<sup>11</sup>) Über die chem. Zusammensetzung des Blütenstaubes der gemeinen Kiefer. Ebenda **32**, 1886. S. 215—230.

<sup>12</sup>) Beiträge zur Chemie des Blütenstaubes von *Pinus silvestris*. Archiv f. Pharmacie. **229**, 1891. S. 389—425.

Liegen des Pollens Wandlungen stattfinden und ein Teil der Reserven veratmet wird; zweitens wird von zwei Pollenarten mit z. B. gleichem Durchmesser und gleicher Membranmasse, der reserveärmere Pollen einen grösseren Prozentsatz an Membranstoffen ergeben.

Mit den Schlagwörtern „Stärke“- und „Fettpollen“ ist aber, wie wir oben sahen, auch nichts über quantitative Verhältnisse ausgesagt. *Cannabis sativa* z. B. zeigt im normalen, reifen Pollen noch grosse Vacuolen, ist also sehr reservearm. (Blüten von *Plantago* nach zwei Tagen in der Vase aufgeblüht stäuben im *Cannabis*-Stadium, mit grossen Vacuolen.) An einem Standort enthielt *Cannabispollen* noch etwas Stärke, an einem andern nur Fett. Von Molisch<sup>1)</sup> wird für *Cannabis* Stärkepollen angegeben, von Lidforss<sup>2)</sup> Fettpollen. Kann nun dieser Stärke- oder Fettpollen von *Cannabis* mit dem Stärkepollen von *Typha* z. B., oder dem Fettpollen von *Luzula* verglichen werden, welche beide mit Reserven vollgestopft sind?

Das Vermögen der Reservespeicherung hört übrigens mit dem Verlassen der Antheren bei gewissen Arten noch nicht auf. Bei *Pinus* und *Picea* wurde von Tischler<sup>4)</sup> S. 453 Stärkebildung in den sehr langsam auskeimenden Pollenkörnern auf zuckerhaltigem Nährsubstrat beobachtet. — Gelänge es, andere Pollenarten unter ähnliche Bedingungen zu bringen, wie sie innerhalb der Anthere herrschen, z. B. durch hohe Konzentration des Mediums, um das Auskeimen zu verhindern oder zu verzögern, so müsste auch hier wie bei *Pinus* weitere Speicherung möglich sein. Diesbezügliche Versuche sind mir bis jetzt noch nicht gelungen. Aber vergleichende Kulturen im dampfgesättigten Raum einerseits, in Glukoselösungen andererseits, ergaben unzweifelhaft, dass aus dem Substrat Nährstoffe aufgenommen werden: In Glukoselösung (5 %) trieb der Pollen von *Plantago lanceolata* in 24 Stunden Schläuche von 1200  $\mu$  Länge, die noch viel Stärke enthielten, von *Rumex scutatus* Schläuche von 1500  $\mu$ , solche von 900  $\mu$  noch mit Stärke. Im dampfgesättigten Raum dagegen, ohne Substrat, waren bei *Plantago* Schläuche von 100  $\mu$ , bei *Rumex* von 60  $\mu$  schon stärkefrei. Bei *Plantago* werden ohne Substrat die Schläuche im Maximum nur 700  $\mu$  lang, bei *Rumex* 650  $\mu$ . Die Reserven des Pollenkornes dienen offenbar bei der Keimung zur Aufrechterhaltung eines osmotischen Überschusses, während die Ernährung von aussen erfolgt, in der Natur vom Griffelgewebe aus. Bei *Plantago* ist der Griffel 3 mm lang, bei *Rumex* die Narbenäste bis 1,5 mm, hier würden also die Pollenreserven allein nicht ausreichen bis zur Fruchtknoten-höhle. (Renner erwähnt bei *Oenotheren*<sup>8)</sup> S. 331, dass Schläuche, die die Fruchtknoten-höhle schon erreicht haben, noch stärkehaltig

sind! Bei *Epilobium angustifolium* enthält der Pollen, wie bei Renner's *Oenotheren*, neben Fett viel Stärke, die bei Dampftraumschläuchen von 1000  $\mu$  Länge schon völlig gelöst ist!)

Um zu beurteilen, wie weit die eigenen Reservestoffe der Pollenkörner reichen, scheinen mir Kulturen im dampfgesättigten Raum am geeignetsten. (In Wasserkulturen könnte Exosmose stattfinden): Hier einige maximale Schlauchlängen:

		Pollen-
		durchmesser
<i>Trizula campestris</i> , <i>Juncus articulatus</i> (Fettpollen)	bis 1000 $\mu$	25 $\mu$
<i>Plantago lanceolata</i> (Stärke und Fett)	„ 700 $\mu$	30 $\mu$
<i>Rumex acetosa</i> (vorwieg. Stärke)	„ 650 $\mu$	20 $\mu$
<i>Fraxinus excelsior</i> (Fett und Stärke)	„ 720 $\mu$	25 $\mu$
<i>Molinia coerulea</i> (Stärke und Fett)	„ 300 $\mu$	30 $\mu$
<i>Cannabis sativa</i> (wenig Fett)	„ 100 $\mu$	30 $\mu$

Am Platzen der Schlauchspitzen, bei vorhergehendem regelmässigen Wachstum, wurde das Ende der Zellulosebildung erkannt. Nach höchstens 40 Stunden (Temperatur ca. 20° C) waren diese Maxima erreicht. Der Fettpollen scheint gegenüber dem „Stärke“-Pollen nicht benachteiligt zu sein. Wohl in den meisten Fällen dringen die Schläuche in das Narbengewebe ein, bevor sie die durch eigene Ernährung mögliche Länge erreicht haben. Beobachtungen an *Typha latifolia* zeigen jedoch, dass die Pollenreserven unter Umständen recht weit reichen müssen. Hier sieht man, wie von einer Tetrade aus, die an irgend einer Narbe haftet, meist alle vier Schläuche durch die Luft nach andern Narben hinüberwachsen und eine Strecke weit an den Narben entlangkriechen, bevor sie in dieselben eindringen. Solche Brückenschläuche erreichen bis 1000  $\mu$  Länge, häufig 600  $\mu$ . Es wäre natürlich möglich, dass die Pollenkörner und Schläuche schon bevor sie eindringen, der Narbe Nährstoffe entziehen. Doch die grossen Reservemengen des Tyhapollens, vorwiegend Stärke, sowie das starke Schwinden der Stärke in den längeren Brückenschläuchen sprechen für selbständige Ernährung. Vergleichende Kulturen im dampfgesättigten Raum ergaben in 24 Stunden Schläuche von 500  $\mu$ , deren Spitzen mit Stärke noch vollgepfropft waren: leider wurde das Wachstum dieser Schläuche nicht weiter verfolgt.

Bei gewissen Pollenarten, die grössere Reservemengen besitzen, gelingt es nicht, regelmässige Keimungen ohne Substrat im dampfgesättigten Raum zu erzielen. Diese bedürfen offenbar entweder eines Reizmittels oder eines bestimmten Dampfdruckes zu ihrem Schlauch-

wachstum (s. Jost<sup>14</sup>) und Renner<sup>8</sup>) S. 336). *Carex*-arten z. B. trieben keine regelmässigen Schläuche von derjenigen Länge, die ihrer Reservemenge (Stärke und Fett) entsprechen würde. Während *Anthoxanthum* und *Molinia* regelmässig keimen, benimmt sich *Secale* höchst „launisch“ (s. Jost<sup>14</sup>). Im dampfges. Raum ist die Wasserzufuhr schon zu stark, die Diastasewirkung ist derart intensiv, dass bei der Mehrzahl der Pollenkörner in weniger als 24 Stunden sämtliche Stärke aufgelöst wird, ohne oder mit geringem Schlauchwachstum.

Die Pollenkörner besitzen im lufttrockenen Zustande ausserordentlich hohe Saugkräfte, so dass es verständlich wird, wie z. B. Windpollen auf den oft feinzerteilten, luftumspülten Narben keimen kann. Der Wassergehalt der lufttrockenen Pollenkörner muss sehr gering sein. Auch sehr grosse (Durchmesser: 80—90  $\mu$ ) (*Zea*, *Larix*) werden in Xylol vollkommen durchsichtig, so dass ich Kanadabalsam-Präparate davon herstellen konnte, die sich bis jetzt (6 Monate alt) nicht verändert haben. (Planta<sup>10</sup>) fand bei *Corylus*-Pollen 4,95% Wasser.) Um die Saugkraft zu ermitteln, werden die lufttrockenen Pollenkörner in ein Plasmolyticum gebracht und diejenige Konzentration als der der Saugkraft entsprechende osmotische Wert angesehen, bei welcher die Polleninhalte ihre Trockenform z. T. beibehalten, z. T. infolge Wasseraufnahme anschwellen. Es wurde nämlich nie bei allen Pollenkörnern einer Anthere der gleiche osmotische Wert beobachtet. Als Plasmolytica wurden  $\text{KNO}_3$  und  $\text{NaCl}$  verwendet. Die Permeabilität dieser Stoffe bestimmte ich nicht. Die Beobachtungen wurden je 10—15 Min. nach Versuchsbeginn notiert. (Meist quillt die Pollenmembran auch bei denjenigen Körnern zu Kugelform, deren Inhalt dem Plasmolyticum kein Wasser mehr zu entziehen vermag.)

<i>Potamogeton perfoliatus</i>	< 1 GM $\text{KNO}_3$
„ <i>lucens</i>	ca. 1 GM $\text{KNO}_3$
<i>Cannabis sativa</i>	ca. 1 GM $\text{KNO}_3$
<i>Typha latifolia</i>	1,5 GM $\text{KNO}_3$
<i>Urtica dioeca</i>	2,5 GM $\text{KNO}_3$
<i>Rumex obtusifolius</i>	3 GM $\text{KNO}_3$
<i>Holcus lanatus</i>	3 GM $\text{KNO}_3$
<i>Juncus articulatus</i>	> 3 GM $\text{KNO}_3$ < 4 GM $\text{NaCl}$
<i>Secale cereale</i>	bis 4 GM $\text{NaCl}$
<i>Plantago lanceolata</i>	„ 4 GM $\text{NaCl}$
( <i>Lythrum Salicaria</i> [grün und gelb])	bis 4 GM $\text{NaCl}$

<sup>14</sup>) Zur Physiologie des Pollens. Ber. d. D. Bot. Ges. **23**, 1905. S. 504.

### Zusammenfassung.

1. Bei *Fraxinus excelsior* und *Populus tremula* wurde gezeigt, dass der Zeitpunkt der Antherendehiscenz nicht immer mit dem gleichen Stadium der Reservewandlung im Pollenkorn zusammentrifft.

2. Die Umwandlung der Stärke in Fett verläuft bei *Fraxinus* im wasserhaltigen Pollenkorn (innerhalb der Anthere) viel schneller als nachher im lufttrockenen Pollen.

3. Bei *Fraxinus* keimt der stärkehaltige ebensogut wie der stärkefreie Pollen im dampfgesättigten Raum.

4. Der Fettpollen von *Luzula campestris* und *Juncus articulatus* bildet aus eigenen Reserven längere Schläuche, als der Stärkepollen von *Plantago lanceolata* und *Rumex acetosa*.

5. Bei hungernden Inflorescenzen von *Plantago lanceolata* und *Gramineen* stäuben die Antheren frisch geöffneter Blüten nach einem Tag „Fettpollen“ (der normale, sog. Stärkepollen von *Plantago*, *Gramineen*, *Carex*, *Rumex* enthält neben Stärke auch noch beträchtliche Fettmengen), bei *Rumex scutatus*, *Carex montana* und *Schoenoplectus lacustris* nach 2—3 Tagen. Bei längerem Hungern (*Plantago* z. B. nach 2—3 Tagen) entlassen die Antheren den Pollen in noch reserveärmerem Stadium, mit grossen Vacuolen. — Bei *Cannabis sativa* stäubt der normale Pollen in einem Zustand starker Vacuolisierung bei geringem Fett- und Stärkegehalt.

6. Aus 3., 4. und 5. geht hervor, dass die Quantitäten verwertbarer Pollenreserven grösseres Interesse beanspruchen, als die Qualität derselben (ob Stärke oder Fett).

7. Aufnahme von Nährstoffen aus dem Substrat wurde bei *Plantago lanceolata* und *Rumex scutatus* festgestellt, durch vergleichende Kulturen in 5% Glukoselösung und ohne Nährmedium frei auf dem Objektträger im dampfgesättigten Raum. In der gleichen Zeit wurden die Schläuche in der Glukoselösung doppelt so lang als im dampfgesättigten Raum, und das „Abschmelzen“ der Stärke vollzog sich viel langsamer.

8. Der Wassergehalt lufttrockener Pollenkörner ist ausserordentlich gering, so dass sie in Xylol vollkommen durchsichtig werden.

9. Bei einer Anzahl anemophiler Arten entwickelt der lufttrockene Pollen Saugkräfte, die einem osmotischen Wert von 3—4 GM NaCl entsprechen (*Juncus*, *Secale*, *Plantago*).

27. August 1921.

Pflanzenphysiologisches Institut  
der Eidgenöss. Techn. Hochschule.