

**STUDIEN ÜBER DIE ALKALOIDBILDUNG IM
ZUSAMMENHANG MIT DER GEWEBESTRUKTUR
UND ORGANDIFFERENZIERUNG BEI PAPAVER SOMNIFERUM L. —
III.—IV. TEIL: UNTERSUCHUNG DER REPRODUKTIVEN
SPROSS-SPITZE UND DER SICH ENTWICKELNDEN BLÜTE**

von

S. SÁRKÁNY—K. M. NYOMÁRKAY—P. GRACZA

Lehrstuhl für Angewandte Botanik und Histogenese der Eötvös Loránd Universität,
Budapest

Eingegangen: 7. Dezember 1972

Eine der Hauptrichtungen der Forschungen unseres Lehrstuhls ist die Untersuchung der Differenzierung von pflanzlichen Zellen, Geweben bzw. Organen in ihrem strukturellen und funktionellen Zusammenhang. Im Rahmen dieser Thesengruppe haben wir bei einem der ältesten Forschungsobjekte des Lehrstuhls, nämlich beim Mohn, vor Jahren eingeplant und begonnen jener Frage nachzugehen, mit welcher Phase, mit welchem Locus bzw. welchen Loci der Gewebe- und Organdifferenzierung die Bildung der bedeutendsten Mohnalkaloide (Morphin, Codein, Thebain, Papaverin, Narkotin usw.) in Zusammenhang gebracht werden kann, oder aber ist sie auf einen früheren Zustand, d.h. auf eine der Differenzierung vorausgehende, meristematische Tätigkeit, genauer auf die Nebenfunktion der sich teilenden Gewebe zurückzuführen. Wir wünschten zur je umfassenderen Klärung dieser Frage damit beizutragen, daß wir sie in den aktiven, teils aber inaktiven meristematischen Gegenden studierten und auf diese Weise haben wir Alkaloidbildung an folgenden Stellen nachgewiesen: in der Radikula des ruhenden Embryos, bzw. in der Wurzelspitze der Keimpflanzen von 2–3 Tagen, oder der jungen Rosettenpflanzen (S á r k á n y und M i t a r b e i t e r 1966), in der vegetativen Sproßspitze (S á r k á n y und M i t a r b e i t e r 1967), weiterhin in den sich entwickelnden Samenanlagen (S á r k á n y und M i t a r b e i t e r 1969); neben all dem hat es sich im Laufe unserer Untersuchungen — wider aller unserer Erwartung — zugleich herausgestellt, daß auch das Speichergewebe des entwickelten Samens, das Endosperm, voller heterogener Aleuronkörner und Fettöltropfen einige Mohnalkaloide enthält.

Als Ergänzung zu unseren bisherigen Studien gingen wir mit jener Erwägung an die Ausarbeitung unseres gegenwärtigen Themas, daß wir die Anwesenheit des Alkaloidgehaltes, oder den Mangel daran, in den komplexen Gegenden meristematischen Charakters einzelner Teile der reproduktiven Sproßspitze und der sich entwickelnden bzw. erblühenden Blüte mit halbquantitativer Methode feststellen können.

Im Laufe der mit meristematischer Funktion zusammenhängenden Alkaloidbildung sind auch solche Probleme aufgetaucht, die dem Bereich der Alkaloidbiochemie und der Physiologie des Stoffwechsels angehören. Es ist eine bekannte Tatsache, daß sich der Alkaloidgehalt in den Milchgefäßen anhäuft, es teilen sich jedoch die Meinungen bezüglich der Stelle der Alkaloidbildung. Die einen bringen die Mohnalkaloidbildung mit dem Verlauf der Milchsaftgestaltung in Zusammenhang, so Fairbairn und Mitarbeiter (1960, 1966) Meissner–Mothes (1965); Mothes (1966, 1969). Andere verbinden dagegen die Bildung der Alkaloide mit der Assimilation und Atmung, z. B. Bogdaschewskaja (1958) Seizewa (1959), Massicot (1961), Nyomárkay (1970). Übrigens haben viele die verschiedenen Phasen der Alkaloidbildung von chemischem Gesichtspunkt her eingehender ausgearbeitet, wie Ginsburg (1962), Leete (1959) Mothes (1961) Mothes–Schütte (1969) usw; außer diesen bringt Heß (1968) die Frage auch mit genetischen Beziehungen in Verbindung.

Es haben sich auf der Linie der Histogenese mit dem vegetativen und reproduktiven Vegetationskegel sowie mit der Gestaltung der Blüte und der Differenzierung von Milchgefäßen mehrere Autoren befaßt, z. B. Metcalf–Chalk (1950), Bersillon (1951), Sárkány–Percs (1957), Gracza (1964), Schüepf (1966), Gracza–Sárkány (1970).

Material und Methode der Untersuchung

Unsere Untersuchungen erstreckten sich auf den sich bildenden reproduktiven Vegetationskegel, auf die Blütenanlagen verschiedenen Entwicklungsgrades und auf die entwickelte Blüte, so auf nahezu acht Stadien. Das erste Stadium ist der junge reproduktive Vegetationskegel mit zwei Kelchblatthöckern (I). Diesem folgen der Zustand vom Kronenblattansatz (II), sodann das Erscheinen der Staubblatthöcker (III), im weiteren aber der Höckerring des künftigen Blütenstempels (IV), die Initiierung der Samenanlagen in dem kelchförmigen, jungen, offenen (V) bzw. die Differenzierung der Integumente in dem älteren, offenen (VI) Blütenstempelansatz. Endlich führt der sich schließende Stempelzustand (VII) zum VIII. Stadium, nämlich zur entwickelten Blüte.

Wir haben das Material, das sich in acht unterschiedlichen Entwicklungszuständen befand, nach dem Einsammeln einerseits histologisch charakterisiert, andererseits bezüglich des Alkaloidspektrums mit Dünnschicht–Chromatographie untersucht.

Zu den histologischen Untersuchungen haben wir die Bouinsche Fixation, dann eine Verwaschung mit Alkohol und nach der Dehydratation eine Paraffineinbettung angewandt. Wir haben die mit Schlitten-Mikrotom (Typ Reichert) gefertigten Serienschritte mit Erlich-Haematoxylin gefärbt, schließlich in Kanadabalsam bedeckt. Die charakteristischsten histogenetischen Verhältnisse im Laufe der mikroskopischen Untersuchungen wurden auf Mikrofotogrammen festgehalten.

Zu den Alkaloiduntersuchungen haben wir die frischen Untersuchungsproben bei 105 °C 10 Minuten lang Enzym-verhindert, sodann bei Zimmertemperatur getrocknet. Wir haben die Proben nach der Laugebehandlung nach Pfeifer (1956) extrahiert, der Reinigung mit Chloroform folgte ein Ablauf durch die Laugeschicht nach Neubaer-Motthes (1961). Wir haben die Flecke mit einem Dragendorff-Reagenzien sichtbar gemacht und durch einen Vergleich mit einer Standardserie gewertet.

Untersuchungsergebnisse und ihre Wertung

a) *Histologische Untersuchungen.*

Die reproduktive Sproßspitze des Mohns bildet sich nicht unmittelbar aus dem vegetativen Vegetationskegel, sondern mit Einschaltung eines sogenannten Übergangszustandes. Der vegetative Vegetationskegel (Abb. 1.) ist daran zu erkennen, daß sich die Blatthöcker zerstreut, in 2/5 Stellung fortlaufend organisieren, die Vegetationsspitze über dem Niveau des jüngsten Blatthöckers eine stumpfe Kegelform hat, die Tunika im allgemeinen von vier Schichten ist, das Rippen-, Seiten- und Markmeristem im Corpus sich aber charakteristisch absondern. Für den Übergangszustand ist dagegen jener Umstand bezeichnend, daß die Seitenorgandifferenzierung in der Vegetationsspitze eine gewisse Zeit stillsteht und gleichzeitig – infolge der intensiven meristematischen Tätigkeit – im Corpus (schwerpunktgemäß) eine Gewebezunahme erfolgt sowie – als Ergebnis dieses Letzteren – die Vegetationsspitze am peripheralen Teil breiter wird, wodurch sie eine Halbkugelform annimmt. Kurz darauf beginnt die Initiierung der künftigen Blütenblätter, welcher Umstand bereits in die Funktionsphase der reproduktiven Vegetationskegels hinüberführt. – Im folgenden geben wir eine kurze histologische Analyse über die untersuchten Entwicklungsstadien.



Abb. 1. Vegetative Sproßspitze von *Papaver somniferum* L. mit zwei Laubblatthöckern: 1, 1₂ (Obj. 20 × Oc 4)

Dem Erscheinen des 1. Stadiums gehen folgende Vorgänge und strukturelle Änderungen voraus. Der halbkugelförmige reproduktive Vegetationskegel wird durch eine Tunika von vier Schichten bedeckt, die Zellen der letzteren sind intensiv meristematisch. Im Gewebe des aus einigen Corpus-Initialien abschnürenden Corpus bis zur Tiefe von 3–4 Zellen – ähnlich der Tunika – sind eine intensive meristematische Tätigkeit sowie die Absonderung des sich stärker färbenden Seitenmeristems und sich heller färbenden Rippenmeristems zu erkennen. Im Letzteren – abwärts schreitend – vermindert sich die Färbung, das Maß und die Vakuolisierung der Zellen nimmt dagegen zu. Es ist ferner auch zu beobachten, daß sich – am jungen reproduktiven Vegetationskegel, gegenständig in der Medianebene, in der dritten Tunikaschicht – durch gleichzeitige Teilungen, zwei Kelchblatthöcker initiieren, die sich dann mit einem raschen Wachstum erheben und sich an die Seite des gewölbten Vegetationskegels schmiegend sich ausdehnen, sich darüberbeugen und ihn beinahe gänzlich bedecken. Als diese aneinanderreichen und weiter zunehmend aufeinanderfallen, ist je eine weitere Initiierung an der Seite des Vegetationskegels wahrzunehmen. In der Zone über den Kelchanlagen werden diese nämlich mit transversalen, später mit Kelchblattanlagen superponiert, in der Medianebene, in der dritten Tunikaschicht neuere Teilungen eröffnet, die schließlich das Erscheinen der vier Kronblatthöcker bewirken. Die Kelchblattanlagen sind in diesem Stadium 7–8 Zellreihen breit. Im unteren Drittel sind die Protoderm- und Subprotodermzellen an ihrer abaxialen Seite parallel zur Oberfläche ebenso gestreckt, wie an ihrem adaxialen Teil. In ihnen hat schon die prokambiale Differenzierung begonnen und dieser Verlauf läßt sich auch im Achselteil des reproduktiven Vegetationskegels verfolgen. In Spuren kann bereits die Differenzierung des Prokambiums in Richtung der jungen Kronblatthöcker beobachtet werden (Abb. 2.).

Im 2. Stadium beginnt sich der apikale Teil des reproduktiven Vegetationskegels – mit der Halbkugelform aufgehörend – auszudehnen, und

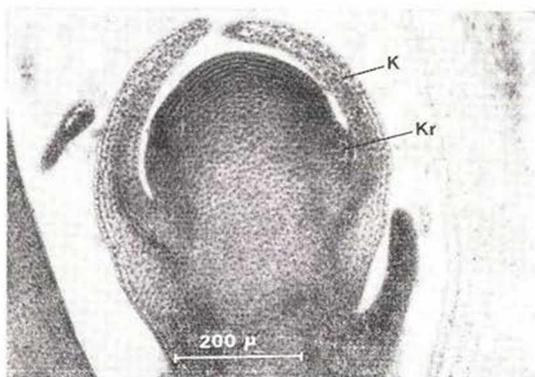


Abb. 2. Reproduktiver Vegetationskegel mit Kelchblattanlagen (K) und Kronblattinitien (Kr.) Obj. 8×Oc 4. (Stadium I.)

das infolge der intensiv antiklinen bzw. antiklin-periklinen und in andere Richtungen verlaufenden Teilung der Zellen von den Tunikaschichten und des Corpus sowie infolge des mit Vakuolisierung verbundenen Wachstums der Markmeristemzellen. Die Anzahl der durch antikline Teilungen charakterisierbaren Tunikaschichten ist im Großen und Ganzen noch vier, aber es treten stellenweise auch perikline Teilungen auf. Die Zellen der 4–5 Zellschichten unter den Corpus-Initialien sind isodiametrisch, von relativ großen Zellkernen, teilen sich mit einer verminderten Intensität und gehen nach unten in eine stark vakuolisierende Gewebegegend über. Die Oberflächen differenzierung der Vegetationsspitze ist fortgeschritten, weil sich inzwischen über den in Streckung befindlichen Kelchblatthöckern, längs etwa 12–17 Zellreihen, kaum bemerkbar ein einheitlicher Gewebering erhebt, woraus dann sich der Höckerring der Staubblattgegend differenziert (Abb. 3.). Die zwei Kelchblattanlagen zeigen eine gewisse weitere Entwicklung, bedecken jedoch die Vegetationsspitze noch nicht gänzlich.

Es ist für das 3. Stadium sehr charakteristisch, daß die Kelchblattanlagen – infolge eines recht intensiven Wachstums einander hinüberbeugend – gleichsam eine zweischichtige Hülle über den empfindlicheren inneren Teilen des Vegetationskegels bilden. In ihrem inneren Aufbau fällt besonders die beginnende Streckung der Prokambiumelemente ins Auge. Es verlangsamt sich die Entwicklung der relativ kurzen Kronblattanlagen im Verhältnis zu denjenigen der Kelchblätter, der Schwerpunkt der Organisierung verlagte sich nämlich teils auf den sich entwickelnden Kelchkreis, teils auf die sich intensiv organisierende Staubblattgegend. In der einheitlichen Staubblatthöckergruppe, in der dritten Tunikaschicht setzt sich die Zellteilung fort, jedoch etappenmäßig, in Form von kleinen Inseln, setzt längs einer Spirale von 4–5 Ständen die Differenzierung der Staubblatthöcker gestreuter Stellung an, woran bereits auch die Gewebe-

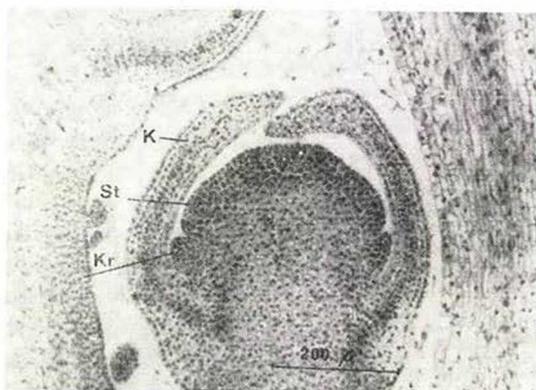


Abb. 3. Reproduktiver Vegetationskegel in etwas fortgeschrittenerem Zustand. — K-Kelchblattanlage; Kr-Kronblatthöcker; St-einheitlicher Höckerring von Andrözeum. Obj. 8×Oc 4. (Stadium II.)

elemente des peripheralen Corpus in bedeutenderem Maße teilnehmen. Es erfolgt auch in der Spitzengegend des Vegetationskegels eine auffallende Änderung. Die bisher noch ungliederte, gewölbte Oberfläche verflacht nämlich, und zwar infolge der Zellteilungen längs der Peripherie, in den vier Tunikaschichten, der Verflachung folgt das Hervortreten des Randteiles, was schon die Ausbildung des einheitlichen, homogenen, stark meristematischen Höckerringes des Stempels bedeutet (Abb. 4.).

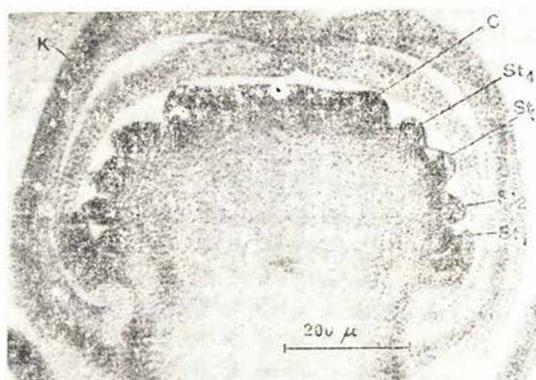


Abb. 4. Reproduktiver Vegetationskegel von mittlerer Entwicklung. — K-Kelchblatt; Kr-Kronblatt; St₁, St₂, St₃, St₄, Staubblatthöcker; C-Höckerring von Gynäzeum. Obj. 8×Oc 4. (Stadium III.)

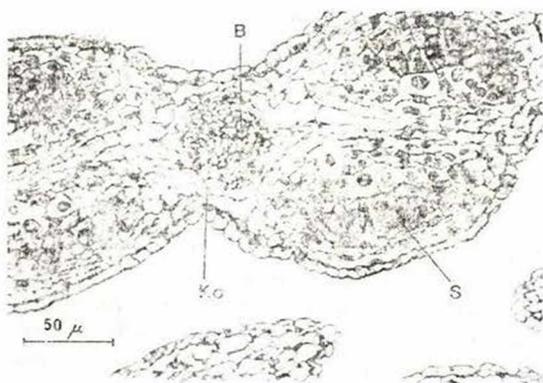


Abb. 5. Detail eines jungen Staubblattes (Querschnitt). S-sporogenes Gewebe; Ko-Konnektiv mit Leitbündel (B). Obj. 20×Oc 4. (Stadium IV.)

Im 4. Stadium ist — im Vergleich zum früheren Zustand — ein großer Fortschritt sowohl in der Flächen-, wie auch prokambialen Differenzierung, besonders in der inneren Zone der Blütenanlage, in der Organisation der Staubblatt- und Stempelgegend zu beobachten (Abb. 5. 6.). Die Loculamenten sind in den Staubblattanlagen bereits abgesondert

und das sporogene Gewebe ist in Ausbildung begriffen. Die Differenzierung der Staubfäden an den Staubblattanlagen, die den Kronblattanlagen benachbart sind, hat begonnen. Aber in den der Stempelanlage naheliegenden Staubblattanlagen hat sich nur der künftige Staubbeutelteil herausgebildet. Die Determination der einzelnen Gewebegegenden sowie das Prokambium des Konnektivs im Staubblattansatz fallen – ebenso wie in den Staubbeutelhälften das sporogene Gewebe – gut ins Auge. Das Maß der Organisierung der Stempelanlage wird in diesem Stadium nicht nur durch das Hervorheben der Seitenwände, sondern auch durch das Erscheinen der mit den Seitenwänden fast gleichzeitig initiierten Plazentalamellen gekennzeichnet. Im Durchschnitt der jungen Stempelanlage ist das Hineinreichen der mit der Fruchtblattanzahl übereinstimmenden Plazentalamellen in die Stempelhöhle schon gut zu sehen und zugleich gestaltet sich auch das Bündelsystem des Stempelprokambiums heraus. Von den Blättern des Perianths sind die Kronblattanlagen noch immer zurückgeblieben, sie sind zwei Zellenreihen breit. Die Zellen des Mezophylls zwischen dem äußeren und inneren Protoderm sind meristematischer Art. Der Kelch hat einen Durchmesser von 14 – 15 Zellreihen, die drei Gewebegegenden (Protoderm, Prokambium, Grundmeristem) weisen eine bestimmte Determination auf.

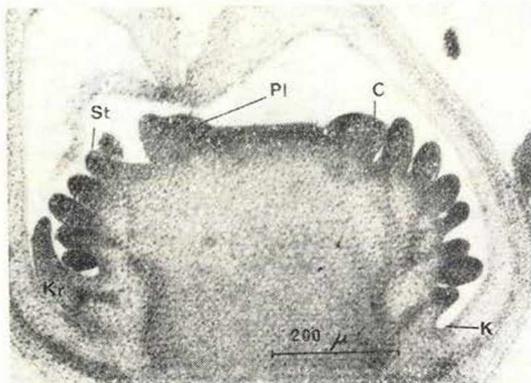


Abb. 6. Älterer reproduktiver Vegetationskegel e-Karpellhöcker; Pl-Ansatz von Plazentalamelle; St-Staubblattanlage; Kr-junges Kronblatt; K-junges Kelchblatt Obj. $8 \times$ Oc 4. (Stadium IV.)

Im 5. Stadium fällt die bedeutende Zunahme und weitere innere Differenzierung der ausgestalteten Organanlagen auf. In der Staubblattregion steigert sich die Gestaltung der Staubfäden. Die Wand der jungen, noch offenen Stempelanlage dehnt sich kraftvoll aus, zur gleichen Zeit weisen auch die Plazentalamellen eine Zunahme auf. Fast parallel zu diesen Vorgängen beginnt auch das weitere Wachstum der jungen, in ihrer Organisierung bisher zurückgebliebenen Kronblattanlagen (Abb. 7.).

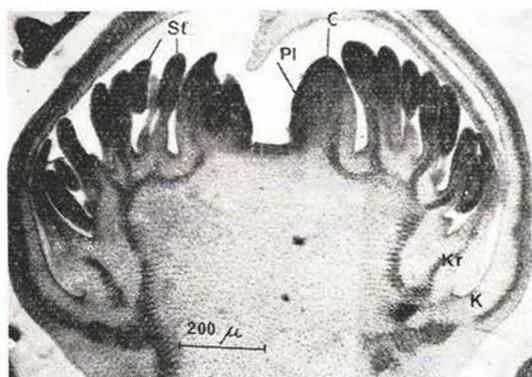


Abb. 7. Noch älterer reproduktiver Vegetationskegel. Anfang der Organisation der Filamente — K-junges Kelchblatt; Kr-junges Kronblatt; St-Staubblätter; C-Fruchtblatt; Pl-sich bildende Plazenta. Obj. 6,3×Oc 2,5. (Stadium V.)

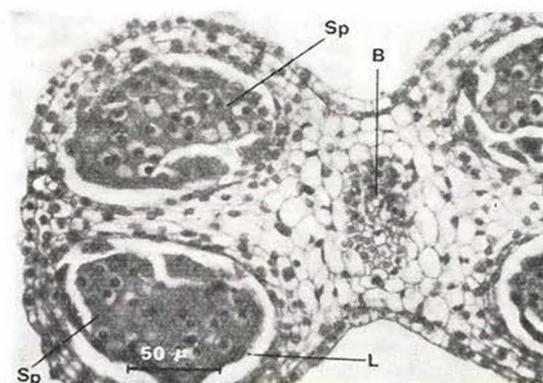


Abb. 8. Detail eines jungen Staubblattes mit Beginn der Mikrosporogenese (Querschnitt). — Sp-Sporenmutterzellen; L-Lokulament; B-junges Leitbündel. Obj. 20×Oc 4. (Stadium V.)

Zum Charakteristikum des Stadiums gehört auch der Umstand, daß sich auf den Plazentalamellen der Stempelanlage, in der subprotodermalen Schicht Teilungen durch periklinale Wände abspielen, die den Anfang der Initiierung der Samenanlagen — bzw. Ovulumhöcker anzeigen. In den Loculamenten der sich entwickelnden Staubbeutel haben sich aber die Mutterzellen der Mikromeiosporen gebildet (Abb. 8.); in der Region des Konnektivs bedeutet es einen Fortschritt, daß die tracheale Differenzierung in einzelnen Elementen des Prokambiumbündels — infolge der „Aufsaugung“ des Plasmas und der starken Verdickung der Zellwand — beginnt; es erscheinen stellenweise — mit den jungen Bastelementen benachbart — auch die noch nicht reifen Milchgefäße (Abb. 9.).

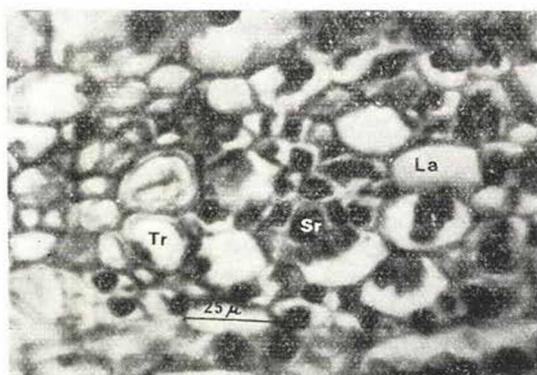


Abb. 9. Junges Filament mit sich differenzierendem Leitbündel (Querschnitt); Tr-Trachea; La-Milchgefäß; Sr-Siebröhren. Obj. $40\times$ Oc 4. (Stadium VI.)

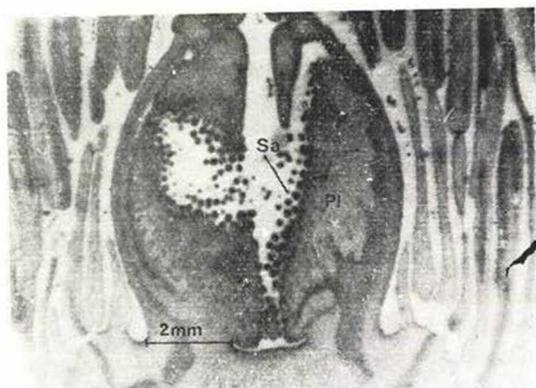


Abb. 10. Detail einer jungen Blüte in Längsschnitt mit noch offener Fruchtknotenanlage; Pl-relativ gut entwickelte Plazenten; Sa-unreife Samenanlage. Obj. $0\times$ Oc 2,5. (Stadium VI.)

Über das 6. Stadium können wir in erster Linie kurz erwähnen, daß sowohl die sich entwickelnden Kelchblätter, wie auch die gut entwickelten jungen Kronblätter in die Mittelphase ihrer Entwicklung getreten sind, welche Tatsache einesteils durch das Gewebesystem und das Mezophyll, anderenteils durch den Differenzierungsgrad des Bündelsystems bezeugt wird. Die Staubfäden sind durch das interkalare Wachstum kräftig gestreckt, in dem Loculament der Staubbeutel haben sich aus den Mutterzellen die Mikrosporentetraden bereits durch Reduktionsteilung gebildet. Es ist ferner charakteristisch, daß sich die Wandgeweberegion des Staubbeutels bereits in Stabilisation befindet. Die Differenzierung des einzigen Leitbündels von Staubbeutel und Staubfäden bedeutend fortgeschritten

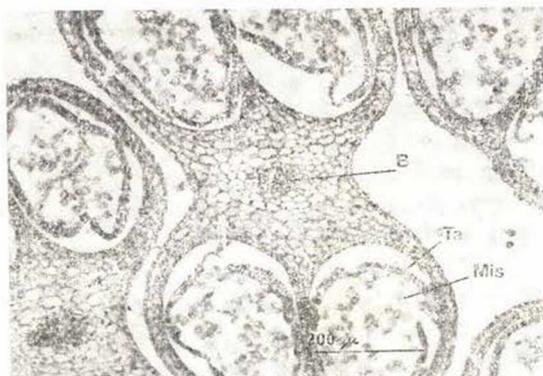


Abb. 11. Detail von jungen Staubblättern mit sich zusammenziehenden Tapeten (Ta) und reifen Mikromeiosporen (Mis); B-Leitbündel Obj. 8×Oc 4. (Stadium VII.)

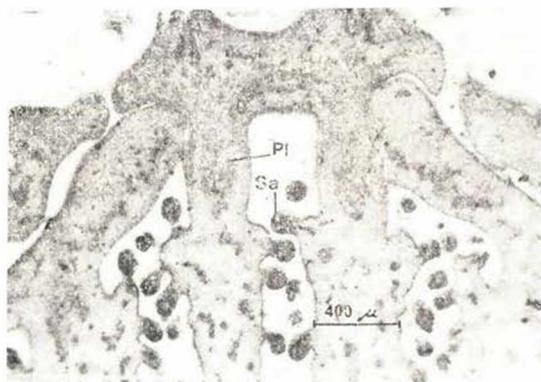


Abb. 12. Apikales Detail des sich schließenden jungen Fruchtknotens in Längsschnitt, mit Plazentalamellen (Pl) und sich entwickelnden Samenanlagen (Sa) Obj. 3×Oc 4. (Stadium VII.)

ist (Abb. 9.). — Die Narbenlappen des jungen Stempels sind in Ausbildung begriffen (Abb. 10.), aus der Oberflächenzellschicht des Nucellus (der werdenden Samenanlage) differenzieren sich zuerst das innere, sodann das äußere Integument; gleichzeitig beginnt der Körper der Samenanlage sich zu krümmen.

Im 7. Stadium ist die äußere und innere Organisation des Perianths beinahe beendet. Die Reife der Geweberegionen in den Staubblättern hat sich gesteigert. Die Teile der Tetraden von der Mikrospore haben sich voneinander getrennt (Abb. 11.), der einzige Zellkern in den Mikrosporen ist gut zu sehen, aber in einigen kann auch die Zellkernteilung schon beobachtet werden, was den Beginn der Mikrogametogenese andeutet.

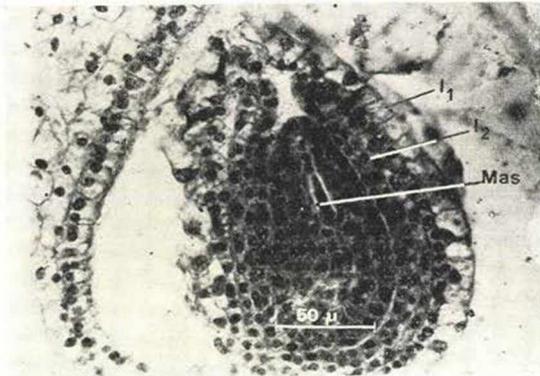


Abb. 13. Junge Samenanlage mit Integumenten (I_1 , I_2), und mit der einzigen aktivbleibenden Makromeiospore (Mas), Obj. $40\times$ Oc 4. (Stadium VII.)

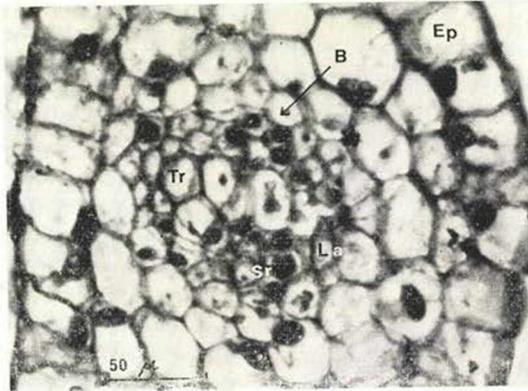


Abb. 14. Detail eines Kronblattes aus reifer Blüte (Querschnitt); Ep-Epidermis; B-Leitbündel mit Tracheen (Tr), Siebröhren (Sr) und Milchgefäßen (La). Obj. $20\times$ Oc 4. (Stadium VIII.)

Der Stempel ist im Spitzenteil geschlossen (Abb. 12.). In den seit dem vorhergegangenen Stadium gekrümmten (campylotrop) Samenanlagen ist der Verlauf der Makrosporogenese abgeschlossen. Ein linearis Tetrade ist zustande gekommen. In der unteren Samenanlage ist die Entwicklung um einen Schritt voraus. Von den vier Makrosporen sind die drei äußeren desorganisiert worden, von der vierten organisiert sich der Embryosack (Abb. 13.). In zwei Zellreihen des äußeren Integuments und in den äußeren Zellreihen des inneren Integuments teilen sich die Zellen nicht mehr, während sich die Zellen der inneren Zellreihe durch periklinale Wände teilen, so wird das innere Integument zu einem Gebilde von drei Zellschichten.

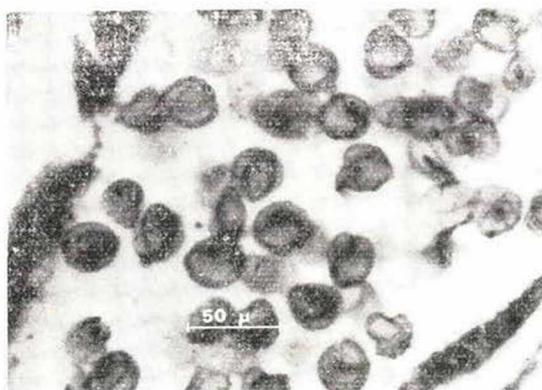


Abb. 15. Detail eines Staubbeutels mit Pollenkörnern. Obj. 40×Oc 4. (Stadium VIII.)

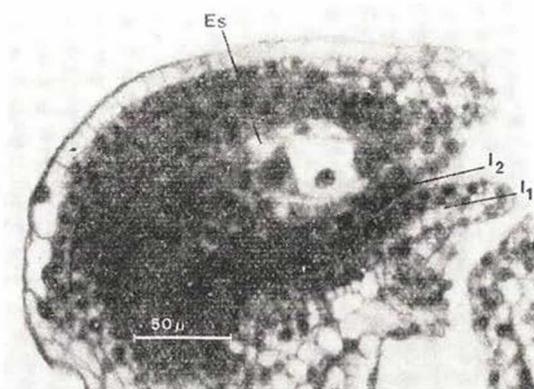


Abb. 16. Entwickelte Samenanlage mit zwei Integumenten (I_1 , I_2), und reifem Embryosack (Es) von Polygonum Typ. – Obj. 40×Oc 4. (Stadium VIII.)

Das 8. Stadium bedeutet den Zustand der aufgegangenen Blüte. Die zwei Kelchblätter sind heruntergefallen, die vier Kronenblätter sind auffallend herangewachsen. Innerhalb der äußeren und inneren Epidermis der Kronblätter, zwischen den Zellen des Mesophylls von 6–7 Zellschichten haben sich kleinere-größere Interzellulare ausgebildet (Abb. 14.). In den Staubbeuteln der Staubgefäße haben die Pollenkörner im allgemeinen drei Zellkerne, es sind also auch die männlichen (Abb. 15.) Gameten entstanden. Die Zellen der Staubbeutelwand sind stark vakuolisiert, die Staubfäden sind – infolge der kräftigen, längsgerichteten Streckung seiner Zellen – intensiv gedehnt. In der Wand des geschlossenen Stempels sind ein gut entwickeltes Leitbündelnetz und ein reichhaltiges Milchge-

fäßsystem vorzufinden. Zwischen den Zellen der Plazentalamellen kommen breite Interzellulare zustande. Der Nucellus-Teil der Samenanlagen wird im Laufe der Entwicklung von den Integumenten fast gänzlich umwachsen, indem sie die Mikropyle ausbilden. Innerhalb der fünf Zellschichten des Doppelinteguments bildet das Gewebe vom Nucellus eine schmale Schicht, weiter drinnen sitzt der 8zellkernige Embryosack von Polygon-Typ (Abb. 16.).

b) *Alkaloiduntersuchungen*

Die Proben, die aus den eben erörterten acht Stadien eingesammelt wurden, haben wir zwecks eines Vergleiches mit unseren histogenetischen Beobachtungen auch auf das Alkaloidspektrum untersucht. — Wir haben unsere durch die schichtchromatographische Methode erhaltenen Angaben tabellarisch vereinigt. Die Daten in der Tabelle sind auf 3 cg trockene Substanz bezogene relativ γ -Werte. Aus diesen haben wir dann das Gesamtalkaloid-Promille berechnet und je Stadium angegeben (Tab. 1.). Aus der Tabelle ist es herauszulesen, daß das Alkaloidspektrum in der Anfangsetappe der Ausbildung des Reproduktiven Vegetationskegels (I) bereits breit genug, doch noch nicht reich ist. So sind — außer Narcotin — in minimaler Quantität alle industriell wichtigen Alkaloide erschienen. Es hat sich das verhältnismäßig meiste von dem Narcein gezeigt. Dieses Alkaloid hat auch im II. Stadium einen relativ hohen Wert gegeben, ebenso wie das Thebain: es ist aber auch die Quantität von Codein, Laudanosin und Papaverin gestiegen; Narcotin wurde nur in geringer Menge vorgefunden. — Im III. Stadium ist eine allgemeine Abnahme wahrzunehmen; neben Narcotin, Codein, Thebain, Papaverin und Laudanosin von geringer Quantität, zeigt sich das Narcein allein um etwas besser. — Wider aller unserer Erwartung hat sich diese, mit der Alkaloidabnahme verbundene Tendenz fortgesetzt und sich für das vierte, fünfte und sechste Stadium gleicherweise als charakteristisch erwiesen. Es ist auffallend, daß es im VI. Stadium Alkaloid kaum vorzufinden ist; es waren bloß Narcein, Morphin, Laudanosin, Papaverin nachzuweisen. — Im VII. Stadium zeigt sich etwas mehr Positives, indem sich das Spektrum durch das Codein und — Thebain von neuem erweitert hat. Diese geringe quantitative Änderung erhöhte sich an Wertzahl im VIII. Stadium weiter, in dem außer dem Laudanin, in kleinerer oder größerer Proportion, bereits jedes untersuchte Alkaloid wieder vorhanden ist. — Es geht aus den vereinigten Promilledaten, die sich auf die einzelnen, in der Tabelle mitgeteilten Entwicklungsstadien beziehen, wie auch aus der beigelegten graphischen Darstellung gut hervor, daß das Spektrum der untersuchten Alkaloide zu der Zeit der Blütenorganisation (Stadien I—VIII) sowohl quantitativ wie auch qualitativ eine charakteristische Änderung aufweist. Die höchsten Werte haben sich im II., sodann im VIII. Stadium, die niedrigsten aber in den IV., V. und VI. Stadien ergeben. —

Wie es auch die Angaben der ersten Tabelle und der beigelegten graphischen Darstellung erweisen, erschien eine starke Alkaloidschwan-

Die Verteilung der untersuchten Alkaloide in den verschiedenen Phasen der Blütenentwicklung

Entwicklungsstadien I-VIII.	Alkaloide (%)								Insgesamt 0/00	Rf 0,76
	Narzein	Morphin	Codein	Thebain	Laudanin	Laudanosin	Papaverin	Narcotin		
I. Reproduktiver Vegetationskegel mit Kelchblatthöckern	+++ (30)	Sp. (5)	+ (10)	+ (10)	Sp. (5)	+ (10)	+ (10)	-	2,7	+++ (30)
II. Reproduktiver Vegetationskegel mit Kronblattanlagen	+++ (30)	Sp. (5)	++ (20)	+++ (30)	+ (10)	++ (20)	++ (20)	+ (10)	4,8	++ (20)
III. Erscheinen von Staubblatthöckern	++ (20)	Sp. (5)	+ (10)	+ (10)	Sp. (5)	+ (10)	+ (10)	+ (10)	2,7	++ (20)
IV. Organisation des Höckerings der Fruchtknotenanlage	+ (10)	Sp. (5)	+ (10)	+ (10)	-	-	+ (10)	-	1,5	++ (20)
V. Initiierung der Samenanlagen	+ (10)	Sp. (5)	+ (10)	Sp. (5)	-	-	+ (10)	-	1,3	-
VI. Differenzierung der Integumente	+ (10)	+ (10)	-	-	-	+ (10)	+ (10)	-	1,3	Sp. (5)
VII. Sich schließende junge Fruchtknoten	+ (10)	+ (10)	Sp. (5)	Sp. (5)	-	+ (10)	+ (10)	-	1,7	+ (10)
VIII. Vollentwickelte Blüte	++ (20)	+ (10)	+ (10)	++ (20)	-	+ (10)	++ (20)	+ (10)	3,3	++ (20)

Tabelle II.

Die Verteilung der untersuchten Alkaloide in den sich entwickelnden Blütenknospen (IV. — VII.) und einzelnen Teilen der vollentwickelten Blüte (VIII.).

Stadien	Blüten- teile	Feuch- tigkeit in %	Alkaloide (γ)								Ins- gesamt ‰
			Nar- zein	Mor- phin	Codein	The- bain	Lauda- nin	Lauda- nosin	Papa- verin	Narco- tin	
IV.											
	Kelchblatt	77	20	Sp.	—	20	10	—	10	—	2,0
	Kronblatt	85	10	—	—	Sp.	Sp.	—	—	10	0,7
	Staubblatt	78	20	10	—	20	—	—	—	Sp.	1,7
	Stempel	92	20	—	—	Sp.	—	—	—	10	1,0
V.											
	Kelchblatt	87	10	Sp.	Sp.	20	Sp.	—	10	10	1,7
	Kronblatt	89	20	10	Sp.	10	—	—	—	—	1,3
	Staubblatt	84	10	10	—	Sp.	—	—	—	—	0,7
	Stempel	88	20	Sp.	—	10	—	—	—	—	1,0
VI.											
	Kelchblatt	87	20	10	Sp.	10	—	—	10	10	2,0
	Kronblatt	90	10	10	Sp.	10	—	—	—	—	1,0
	Staubblatt	83	20	10	—	Sp.	—	—	—	—	1,0
	Stempel	89	20	Sp.	—	10	—	—	—	—	1,0
VII.											
	Kelchblatt	86	20	20	10	20	10	Sp.	Sp.	Sp.	2,7
	Kronblatt	88	10	—	10	—	—	—	—	—	0,7
	Staubblatt	81	20	10	10	30	10	Sp.	30	Sp.	3,7
	Stempel	86	10	—	—	10	—	—	—	—	0,7
VIII.											
	Kronblatt	86	10	10	10	20	—	10	—	10	2,3
	Filament	77	Sp.	Sp.	10	10	—	—	—	—	0,7
	Anthere	77	10	20	20	40	20	10	20	10	5,0
	Fruchtkno- tenwand	82	30	30	20	30	10	10	10	10	5,0
	Plazenta + Samenan- lage	86	10	20	20	20	—	Sp.	—	—	2,3

kung vor allem in der Streckungszone der Knospen. Die nähere Aufklärung dieser bedeutenden Schwankung hat uns bewogen die einzelnen Blütenteile in den Knospen verschiedenen Alters, angefangen vom IV. Sammelstadium, das heißt: vom Zustand der Höckerringstempelanlage, auch getrennt einer Untersuchung zu unterwerfen; wir sind also von dem Stadium ausgegangen, wo wir bereits eine auffallendere Alkaloidverminderung wahrgenommen haben. Wir summierten die erhaltenen Ergebnisse auf der Tabelle Nr. 2. (Die Daten beziehen sich auch hier auf 3 cg trockene Substanz.) Wenn wir die Gesamtalkaloidwerte je Blütenteil den Erfassungen nach addieren und sie mit der Zahl der untersuchten Blütenteile dividieren, erhalten wir den Angaben der ersten Tabelle ähnliche Werte.

Auf Grund einer Wertung von diesem Typ ist in den Kronblattanlagen der IV. Erfassung das Alkaloidniveau verhältnismäßig minimal, und am höchsten ist es in den Kelchblättern; die Staubblätter haben ebenfalls relativ hohe Alkaloidwerte ergeben. Im V. Stadium haben wir die Werte der Alkaloide im Vergleich zum früheren Stadium gleichfalls für niedrig gefunden, aber es hat sich die Alkaloidverteilung zwischen den einzelnen Blütengedenden verändert; so wurde in den Staubblättern eine Abnahme, in den Kronblättern dagegen eine Zunahme befunden. — Ähnlicher Weise zeigt das Material der VI. Erfassung zu der Zeit der Differenzierung der Integumente ein relativ ärmliches Spektrum. — In den Proben der VII. Erfassung, das heißt im Zustand des sich schließenden Stempels, steigert sich — den drei vorausgehenden Stadien gegenüber — in den Staubblättern der Alkaloidgehalt im Vergleich zu den Kronblättern und zum Stempel. — Zur Zeit des Blühens, also im VIII. Stadium, haben wir die Staubblätter in Staubfäden (Filament) und Staubbeutel (Anthere) zerlegt der Prüfung unterworfen. Dem niedrigeren Alkaloidniveau des Staubfadens gegenüber, hat der Staubbeutel entschieden hohe Alkaloidwerte gegeben, die mit dem Spektrum der aus der Stempelwand (Ovariumwand) stammenden Proben nahezu übereinstimmend waren.

Wenn wir die bezüglich der Blüte und einzelner Organe erhaltenen Ergebnisse der chemischen (Alkaloid-) Untersuchungen mit den histogenetischen Etappen der Blüte vergleichen, haben wir auf Grund der zusammenfassenden graphischen Darstellung die Möglichkeit auf einige Zusammenhänge hinzuweisen. Es scheint vor allem aus den von 4–5 Untersuchungsmustern gewonnenen Durchschnittswerten, daß als der reproduktive Vegetationskegel von den Kelchblattanlagen schon fast bedeckt wird, aber die Organisierung der übrigen Blütenteile sich erst im Stadium der Initiierung befindet, der Gesamtalkaloidgehalt sich für mittelmäßig ergab. — Erscheinen dagegen an dem von den sich übereinander legenden Kelchblattanlagen bedeckten Vegetationskegel einerseits die Kronblattanlagen und die initiale Schicht der künftigen mehrhundert Staubblätter, befestigte sich andererseits auch die Determination des Stempels, so nimmt der Gesamtalkaloidgehalt der Blütenanlage auf dieser Stufe der Differenzierung bedeutend zu. Wir haben demgegenüber mit Überraschung erfahren, und vorläufig keine Erklärung dafür gefunden,

wie es im nächsten, also im III. Stadium ein starker Rückfall erfolgen konnte, ungeachtet dessen, daß da in jeder Gegend der künftigen Blüte bereits die Organdifferenzierung und zugleich die meristematische Funktion auch quantitativ ausgeprägt genug aufgetreten sind.

In den weiteren IV., V. und VI. Stadien erreicht diese Alkaloidabnahme ihren Tiefstand, zur selben Zeit nehmen die Organdifferenzierung und die meristematische Tätigkeit immer mehr zu, welcher Umstand sich (unsere Meinung nach) in der Alkaloidproduktion widerspiegeln sollte.

Im VII. Stadium kam es — wie es aus der graphischen Darstellung gut ins Auge fällt — in der Kronblatt- und Stempelgegend zu einer weiteren, verschwindend geringen Abnahme, dagegen ist es in den Kelchblättern, und besonders in den Staubblättern eine jähe Zunahme zu vermerken. Diese steigende Tendenz nimmt in den Mustern der VIII. Erfassung, also in der aufgegangenen Blüte zu, und bezieht sich nicht nur auf den Staubbeutel, sondern auch auf die Wand des Stempels (5.7%) sowie auf die Plazentalamellen, die Samenanlagen in großer Quantität (2.3%) tragen, und ebenso auch auf die sich ausbreitenden Kronblätter. Allein in den Staubfäden ist ein auffallender Rückgang (0.7%) zu beobachten, der bloß zum Teil mit dem Reifevorgang der Gewebe erklärt werden kann. — Übrigens steht die Alkaloidzunahme im VII. und teilweise im VIII. Stadium mit der Endigung der Gewebedifferenzierung von Kron- bzw. Staubblättern, im Falle des Stempels aber mit der meristematischen Aktivität in Einklang.

Das oben Gesagte summierend kamen wir zur Feststellung, daß die Veränderung im Alkaloidgehalt, die im Laufe der Blütenorganisation zu erkennen ist, in den einzelnen Phasen der Entwicklung nicht immer parallel zum Maximum des Vorganges der Organdifferenzierung und mit der Zunahme der Intensität der meristematischen Tätigkeit läuft. Diese Feststellungen enthalten auch eine gewisse Unsicherheit, die die Fortsetzung weiterer Studien in dieser Richtung zu rechtfertigen scheint.

Zusammenfassung

Verfasser haben ihre Untersuchungen mit der Zielsetzung vollzogen, daß sie — die Organisation der Blüte von Schritt zu Schritt, das heißt vom Zustand des reproduktiven Vegetationskegels bis zu demjenigen der aufgegangenen Blüte verfolgend — in den charakteristischeren Entwicklungsphasen die Niveaus des Vorganges der Gewebe- und Organdifferenzierung einerseits, die Änderungen des Alkaloidspektrums andererseits feststellen können.

Es wurde von ihnen angenommen, daß es im Zusammenhang mit der Steigerung der meristematischen Tätigkeit bzw. mit dem Gange der Gewebedifferenzierung gewisse Gesetzmäßigkeiten in der Gestaltung des Alkaloidspektrums festzustellen seien. — Als Ergebnis der Untersuchungen sind sie zur Folgerung gekommen, daß die Änderung des Alkaloidgehalts in den einzelnen Etappen der Entwicklung mit der Steigerung

der meristematischen Tätigkeit nicht immer parallel läuft. – Es ist für ein auffallendes Ergebnis zu halten, daß es in den geschlossenen Staubbeuteln der entwickelten Blüte ein relativ bedeutender Alkaloidgehalt gefunden worden ist.

SCHRIFTTUM

- Bersillon, G. 1951. Sur la point végétatif de *Papaver somniferum*. Structure et fonctionnement. C.R. Acad. Sci. **232**, 2470–2472.
- Bersillon, G. 1955. Sur la formation du bouton floral chez la *Papaver somniferum* L. C.R. Acad. Sci. **240**, 903–905.
- Bogdasevskaja, O. V. 1958. Bioszintéz morfina i maka sznotvornovoi jevo predvissenye po rasztenyiju, Fiziol. Raszt. **5**: 185–187.
- Hess, D. 1968. Biochemische Genetik. Springer Verlag. Berlin–Heidelberg–New York.
- Ginsburg, D. 1962. The opium alkaloids. Selected Topics Interscience Publishers. John Wiley. New York.
- Gracza, P. 1964. A *Papaver somniferum* L. virágszerveződésének és magkialakulásának néhány kérdése (Egyetemi doktori értekezés) Készült: ELTE Alk. Növénytan és Szövetfejlődéstan Tanszéken Budapest).
Einige Frage über die Blütenorganisation und Samenentwicklung von *Papaver somniferum* L. (Dissertation).
- Gracza, P. – S. Sárkány, 1970. Organistion und histogenetische Korrelationen der Samenanlage von *Papaver somniferum* L. Acta Bot. Akad. Sci. Hung. **16**: 1–2, 37–57.
- Iljin, G. S. 1966. Die Umwandlung der Tabakalkaloids. Internat. Symp. Biochemie u. Phys. s. Alkaloide Tagungsbericht. Akademie-Verlag. Berlin. 165–169.
- Leete, E. J. 1959. The Biosynthese of Morphine. Journ. Amer. Chem. Soc. **81**: 3948–3951.
- Massicot, J. 1961: Biosynthese des alkaloides dans les planthes de pavot. Annales Pharm. Franc. **19**: 44–52.
- Meissner, I. – K. Mothes, 1964. Über Stoffwechselaktivität im latex von *Papaver somniferum* L. 7, Mitteilung zur Biochemie des Milchsaftes. Phytochemistry **3**: 16–22.
- Metcalf, C. R. – L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. I. Oxford.
- Mothes, K. 1966. Zur Problematik der metabolischen Exkretion bei Pflanzen. Die Naturwissenschaften. **53**: 317–323.
- Mothes, K. 1969. Die Alkaloide im Stoffwechsel der Pflanze. Experientia **25**: 225–239.
- Mothes, K. – L. Meissner, 1964. Über Milchsaft. Forschung und Fortschritte. **38**: 328–331.
- Mothes, K. – H. R. Schütte, 1969. Biosynthese der Alkaloide. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- Neubauer, D. – K. Mothes, 1961. Zur Dünnschichtchromatographie der Mohnalkaloide. Planta Medica **9**: 466–470.
- M. Nyomárkay, K. 1970. Az alkaloidképződés tanulmányozása a mák csíranövényekben radioaktív izotópokkal. (Untersuchung der Alkaloidbildung in Keimpflanzen des Mohns mittels radioaktiven Isotopen.) Herba Hungarica Tom. **9**: 85–92.
- Pfeifer, S. 1956. Papierchromatographie der wichtigsten Mohnalkaloide. Scientia Pharm. **24**: 84–92.
- Sárkány, S. – Verzár-Petri, G. – Michels-Nyomárkay K. – Sárkány-Kiss, I. 1966. Az alkaloidképződés tanulmányozása a szövetstruktúrával és szervdifferenciáltsággal összefüggésben a *Papaver somniferum* L.-ban. Gyökéresűs vizsgálatok. (Studien über die Alkaloidbildung in Zusammenhang mit der Gewebestruktur und Organdifferenzierung bei *Papaver somniferum* L. I. Untersuchungen der Wurzelspitze.) Herba Hungarica **5**.

- Sárkány, S. — Michels-Nyomárkay, K. — Verzár-Petri, G. 1967. A mák magjának, különböző korú fiatal növényeinek szöveti felépítése, finomszerkezeti vonatkozásai és az alkaloidképződés kérdése. (Histogenetischer Aufbau und Feinstruktur des Mohnsamens und der jungen Mohnpflanzen verschiedenen Alters, und das Entstehen der Alkaloide.) *Herba Hungarica* 6: 239–253.
- Sárkány, S. — Michels-Nyomárkay, K. — Gracza, P. 1972. Über das Alkaloidspektrum in der Samenanlage und im sich entwickelnden Samen von *Papaver somniferum* L. 4. Internat. Symp. Biochem. u. Phys. d. Alkaloide 1969. (Tagungsbericht DAdW Berlin. Halley/S. p. 53–58. Akademie Verlag.
- Sárkány, S. — Michels-Nyomárkay, K. — Verzár-Petri, G. 1970. Über die histologischen und feinstrukturellen Beziehungen und die Frage der Alkaloidbildung im Samen und in den Keimpflanzen von *Papaver somniferum* L. *Die Pharmazie* 25: 625–629.
- Schüpp, O. 1966. Meristeme. Birkhäuser-Verlag Basel–Stuttgart.
- Seizewa, A. A. 1959. Szakonomernosztyi nakoplenijá morфина mákom sznetvernüm (*Papaver somniferum* L.) i rolj mlecsnoj szisztemü. *Botaniceszkij Zsurnal* 46: 1567–1577.