

Ueber die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis* Müll.

Autor(en): **Frey-Wyssling, Alb.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **42 (1933)**

Heft 1

PDF erstellt am: **27.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-28392>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ueber die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis* Müll.

Von *Alb. Frey-Wyssling*.

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule,
Zürich.)

Eingegangen am 16. Januar 1933.

Die extrafloralen Nektarien haben der teleologischen Naturbetrachtung von jeher grosse Schwierigkeiten bereitet. Im Laufe der Zeit sind nicht weniger als drei biologische Theorien entwickelt worden, welche die « Daseinsberechtigung » dieser Drüsen erweisen und ihren Zweck erläutern sollten.

Die älteste stammt von *Treviranus* (21). Sie kann als *Ersatzhypothese* bezeichnet werden; denn sie besagt, dass Pflanzen ohne florale Nektarien ausserhalb der Blüten stellvertretende Honigdrüsen ausbilden, um die Insekten anzulocken. In dem Masse aber, wie sich die Kenntnisse über die extrafloralen Nektarien vermehrten, musste man feststellen, dass Blütezeit und Sekretionsperiode der extrafloralen Nektarien nur in seltenen Fällen zusammenfallen. Der zweite Erklärungsversuch war die überall Anklang findende *Ameisenschutztheorie* von *Belt-Delpino* (3, 9), und die dritte die wenig glückliche *Ablenkungshypothese* von *Kerner* (14).

Es ist das Verdienst von Frau *Nieuwenhuis-v. Uexküll*, an Hand einer sehr eingehenden Untersuchung im botanischen Garten von Buitenzorg nachgewiesen zu haben, dass diese biologischen Theorien absolut unhaltbar sind: Die Ameisen, welche an den extrafloralen Nektarien naschen, sind fast ausnahmslos harmlose Vegetarier, die den Pflanzen nicht den geringsten Schutz gewähren; und die Ansicht von *Kerner*, die Honigdrüsen der Blätter müssten die Ameisen und andere nicht bestäubende Insekten vom Blütenbesuch abhalten, wird durch zahlreiche Beobachtungen widerlegt.

Der *biologischen* Erklärungsweise hat von jeher die *physiologische* gegenübergestanden, die allerdings durch die Ameisenschutztheorie völlig verdrängt worden ist. Ein erster Deutungsversuch stammt von *Liebig* (17). Er macht in seiner Agrikulturchemie geltend, dass die Organe der Pflanzen nur dem zur Verfügung stehenden Stickstoff entsprechend Kohlehydrate verwerten können. Ist das richtige Verhältnis zwischen Stickstoff und Kohlehydraten gestört, indem z. B. Zucker im Ueberfluss vorhanden ist, so können die Pflanzen diese nicht verwenden, und sie müssten darum nach *Liebig* ausgeschieden werden.

Später hat **B o n n i e r** (5) eine andere Hypothese aufgestellt, nach welcher die extrafloralen Nektarien als Zuckerreservoir aufzufassen wären. Er begründete seinen Standpunkt namentlich damit, dass es viele extraflorale Honigdrüsen gebe, die nie sezernieren, obschon in ihrem Gewebe Zucker nachgewiesen werden kann. Nach **B o n n i e r** werden die Nektarien durch gewisse äussere Faktoren (Wärme, hoher Wassergehalt der Luft) zur Zuckerausscheidung gezwungen; der verlorene Zucker würde dann aber später von der Pflanze wieder aufgenommen, wie dies gelegentlich beobachtet werden kann. Die Deutung **B o n n i e r s** ist schon aus anatomischen Gründen wenig wahrscheinlich und wurde auch allgemein abgelehnt. Dagegen steht die Hypothese von **L i e b i g** noch heute zur Diskussion (13, 18, 22).

Es soll nun versucht werden, am Beispiele des Kautschukbaumes, dessen Blatt-Nektarien ich während meines Tropenaufenthaltes eingehend untersucht habe, neue Gesichtspunkte für das physiologische Verständnis der extrafloralen Honigdrüsen zu gewinnen.

Morphologie, Anatomie und Physiologie der Hevea-Nektarien.

Das Blatt des Kautschukbaumes *Hevea brasiliensis* (*Euphorbiaceae*) ist aus drei grossen Fiedern zusammengesetzt, deren Stielchen dem verdickten Ende des Blattstieles entspringen. Auf der Oberseite dieser Verdickung sitzen gewöhnlich drei stark entwickelte napfförmige Nektarien von veränderlicher Gestalt.¹ Ihre Zahl ist nicht konstant; oft sind zwei miteinander verwachsen (Fig. 1 a), oder man findet sogar nur ein einziges entsprechend grösseres, unregelmässig umrissenes Nektarium. Als teratologische Merkwürdigkeit sei erwähnt, dass in gewissen Fällen (10) das mittlere der drei Nektarien zu einem Blättchen auswächst (Fig. 1 c).

Bei erwachsenen Blättern sucht man vergeblich nach Nektar-ausscheidungen dieser Drüsen. Auch künstlich können sie nicht zur Sekretion angeregt werden, während man die Hydathoden auf der Unterseite der Blattfiedern (15) leicht zur Wasserausscheidung bringen kann, indem man die Blätter unter einer Glasglocke mit der Oberseite auf Wasser schwimmen lässt (4). Die extrafloralen Nektarien alter Hevea-Blätter sind funktionslos.

Verfolgt man ihre *Jugendgeschichte*, so findet man, dass sie in ihrer Entwicklung den Spreiten der drei Fiederblättchen voraneilen. Junge Blattstiele mit Fiederchen von kaum 1 cm Länge tragen an ihrem Ende bereits auffallend grosse Höcker. Auch die hinfälligen Niederblätter der Heveatriebe weisen von den frühesten Jugendstadien an ein oder zwei mächtige Drüsenpolster auf (Fig. 1 b).

¹ Nach der Terminologie von **Z i m m e r m a n n** (22) müssen sie als grubenförmige Hochnektarien bezeichnet werden.

Bei der Entfaltung des Heveablattes kann man drei Stadien unterscheiden: Erst stehen die jungen, von Anthocyan braun gefärbten, wenige Centimeter langen Fiederblättchen steif vom Blattstiele ab. Dann folgt eine Periode sehr intensiven Wachstums, während welcher sich der Blattstiel stark streckt, und die Spreiten rasch zu ihrer definitiven Länge von 1—2 dm heranwachsen, wobei sie ihren Turgor völlig verlieren und schlaff vom Ende des Blattstieles herabhängen (siehe Tafel Fig. A). Im letzten Stadium erhalten die Fiederblätter ihre Turgeszenz wieder, richten sich auf, und das Blatt ist ausgewachsen.

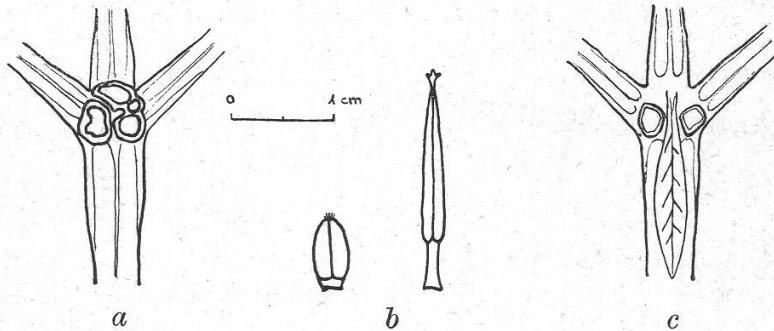


Fig. 1.

Morphologie der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis*.

- a) Auf dem Blattstielende, wo die Stielchen der drei Blattfiedern entspringen, sitzen (in der Regel drei) grubenförmige Hochnektarien.
- b) Niederblattschuppen mit je zwei grossen Nektarienpolstern und äusserst reduzierten Blattspreiten.
- c) Das mittlere Nektarium ist zu einem Blättchen ausgewachsen (teratologischer Fall).

Gegen das Ende dieser dritten Wachstumsperiode treten nun die extrafloralen Nektarien in Funktion, wenn die klimatischen Vorbedingungen dazu erfüllt sind. Jedes scheidet stark lichtbrechende Tropfen aus, die sich zu einer grossen, wundervoll in der Morgensonne funkelnden Perle vereinigen (siehe Tafel Fig. B). Tupft man diesen Tropfen mit einem Fliessblatt weg, kann man beobachten, dass sich die Schüsselformen der Nektarien aus einem Spältchen auf dem Grunde der Grube erneut füllen (13).

Die *Anatomie* der Hevea-Nektarien ist von Heusser (13) und Zimmermann (22) untersucht worden. Die kraterförmige Vertiefung des Nektariums ist von einer mehrschichtigen Palisadenepidermis ausgekleidet. Diese ist durch radiale Streckung der Oberhautzellen und darauffolgende unregelmässige perikline Zellteilungen entstanden (Fig. 2). Gegen das tieferliegende, plasmareiche und kleinzellige Nektargewebe ist die Palisadenepidermis durch eine hypodermale Schicht

regelmässiger isodiametrischer Zellen abgegrenzt (13), die nach Zimmermann verholzt sein soll. Bei funktionstätigen Nektarien lässt sich aber in den sehr dünnen Wänden dieser plasmareichen Grenzschicht kein Lignin nachweisen; die Verholzung macht sich offenbar erst später geltend, wenn die Drüsen funktionslos geworden sind. Wo sich Hypodermis und Palisadenepidermis berühren, findet man

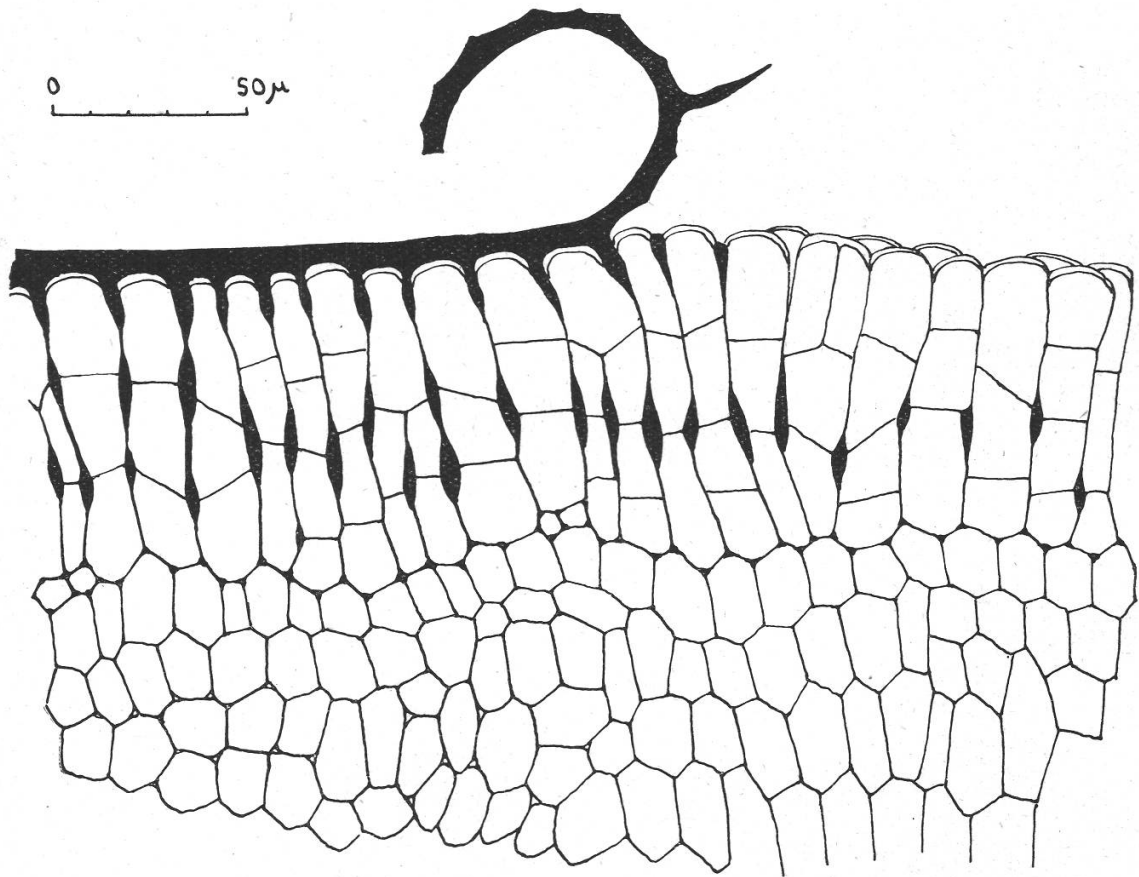


Fig. 2.

Querschnitt durch die Palisadenepidermis der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis*. Kutinisierte Membranschichten schwarz.

kollenchymartige Verdickungen, welche die Kutinreaktion zeigen. Noch auffallender sind unregelmässig gestaltete radiale Kutikularverdickungen der dünnwandigen Palisadenzellen (Fr. 2), die entfernt an Casparysche Punkte erinnern.¹ Auf dem Flächenschnitte möchte man sie auf den ersten Blick als « Kutinkollenchym » ansprechen (Fig. 3 a); sie sind indessen keine zentripetalen Wandverdickungen, wie beim zellulosischen Eckenkollenchym, sondern sie erweisen sich als mit

¹ Diese Kutikularverdickungen werden weder von Heusser (13) noch von Zimmermann (22) erwähnt; ich muss es daher dahingestellt sein lassen, ob sie eine Besonderheit des von mir untersuchten Materials vorstellen, das von kräftig wachsenden Okulationen des Klones Avros Nr. 352 mit stark entwickelten Blattstielen und auffallend grossen Nektarien herrührt.

Kutin ausgefüllte Interzellularen. Mit der Oelimmersion erkennt man, dass die dünne zellulose Wände der Palisadenzellen die Kutinverdickungen umkleiden (Fig. 3 b); auch sieht man nirgends die Mittel lamelle der Zellwände diese Eckenverdickungen durchsetzen, wie es beim echten Kollenchym der Fall ist. Gegen den Rand der Nektarien gruben hin sind die Kutineinlagerungen häufiger und mächtiger entwickelt. Es scheint, wie wenn auf diese Weise die Entstehung von Interzellularen unterdrückt würde.

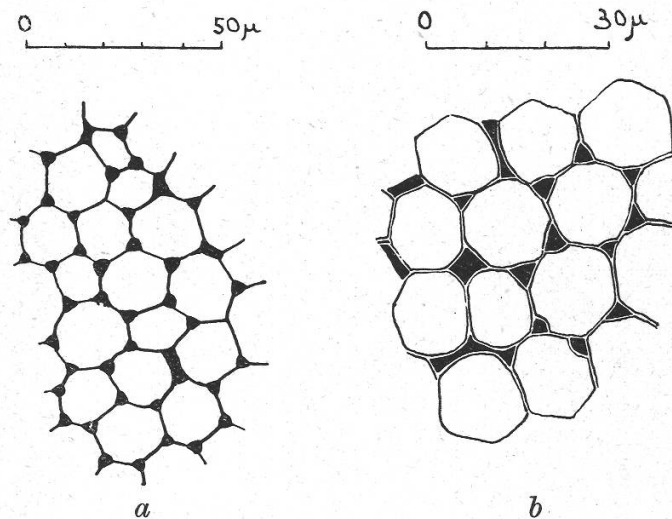


Fig. 3.

Flächenschnitt durch die Palisadenepidermis der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis*. Kutineinlagerungen schwarz.

- a) Die Eckenverdickungen täuschen ein « Kuttinkollenchym » vor.
- b) Bei stärkerer Vergrößerung erweisen sich die Eckenverdickungen als mit Kutin ausgefüllte Interzellularen.

Unter der Grenzschicht schliessen die drüsigen Parenchymzellen im Zentrum der Nektariumgrube ebenfalls völlig lückenlos aneinander. Sie nehmen längliche Gestalt an und führen zu einem Gefässbündel hinab, welches bis ins Nektargewebe hinein von den für *Hevea* charakteristischen gegliederten Milchröhren begleitet wird. Haematoxylinpräparate zeigen schön, wie Stränge von starkgefärbten grosskernigen Zellen die Verbindung zwischen Gefässbündel und Palisadenepidermis herstellen. Vom zentralen Leitgewebe aus lässt sich die Drüsennatur (Dünnwandigkeit und Plasmareichtum) des unter der hypodermalen Grenzschicht gelegenen Parenchyms bis gegen den Rand der Nektariumgrube verfolgen; immerhin machen sich in zentrifugaler Richtung bereits einzelne sehr kleine Interzellularen (Fig. 2) bemerkbar. Weiter gegen die Peripherie hin geht dann das Nektargewebe ohne scharfen Ueber-

gang in das grosszelligere und dickwandigere, getüpfelte Grundparenchym mit vakuolisiertem Zellinhalt über. Dieses Grundgewebe zeichnet sich in der Nähe älterer Nektarien oft durch auffallend viele Drusen von Kalziumoxalat-Monohydrat aus.

Die Palisadenepidermis ist von einer dicken Kutikula überzogen. Zimmermann vermutet, dass diese anders beschaffen sein müsse als die Kutikula über den gewöhnlichen Epidermiszellen. Es ist ihm aber nicht gelungen, einen mikrochemischen Hinweis dafür zu erbringen. Bei *Hevea brasiliensis* lässt sich ein solcher Unterschied polarisationsoptisch sehr schön nachweisen, indem die Kutinschicht über den Drüsenpalisaden optisch *isotrop* ist, während sie ausserhalb des Nektariums zwischen gekreuzten Nikols deutlich aufleuchtet. (Ihre Doppelbrechung ist im Gegensatze zur optisch positiven Zellulose negativ, wie dies nach A m b r o n n (1) allgemein für anisotrope Kutikularschichten gilt.) Der Rand der Nektarien besteht aus völlig kutinisierten Epidermiszellen, und gewöhnlich zeigen auch ein bis mehrere subepidermale Schichten deutliche Kutinreaktion.

Bei kutinisierten Drüsen ohne Spaltöffnungen sind drei verschiedene Mechanismen der Sekretausscheidung möglich und beobachtet worden. Entweder ist die Kutikula permeabel, oder sie wird abgehoben und eventuell gesprengt, oder sie ist endlich von feinsten Kanälchen durchsetzt, durch welche das Sekret nach aussen tritt (7, 19). Bei *Hevea* habe ich nach solchen Kanälchen vergeblich gesucht. Hier geschieht die Ausscheidung nach dem zweiten Modus. Die Kutikula reifer Nektarien findet man sehr häufig von der Palisadenschicht abgehoben; ob dann der Nektar in grösseren Mengen durch die abgesprengte Kutinlage hindurch permeiert, lässt sich allerdings nachträglich nicht mit Sicherheit entscheiden. Bei den während der Sekretion fixierten Nektarien fand ich auf dem Grunde der Grube fast stets ein oder mehrere Spältchen, wie sie Heusser (13) beschreibt. Mit dem Opakilluminator kann man die Spalten der geborstenen Kutikula gut beobachten; sie folgen meist dem Rande des Kraterbodens (siehe Fig. 1 a). In Figur 2 ist die eine Lippe einer solchen Spalte dargestellt. Unter der aufgesprengten Kutikula sind die Palisadenzellen wie ein Rasen von Drüsenhaaren freigelegt. Dieses Bild zeigt, dass beim von mir untersuchten Material im Gegensatz zu Z i m m e r m a n n (22) die subkutikulare Zellulosewand nicht durchgängig ist, sondern die Köpfe der Palisadenzellen individuell begrenzt. Bei geplatzten Nektarien entsteht oft nach dem Abschluss der Sekretionstätigkeit ein Periderm unter der hypodermalen Grenzschicht.

Der Nektar schmeckt stark süss. Beim Eintrocknen kristallisiert er nicht und liefert mit Fehlingscher Lösung direkt ohne vorausgehende Hydrolyse auffallend viel Niederschlag. Er enthält somit reichlich Monosen. Mit Phenylhydrazin erhält man einen kompakten Nieder-

schlag von Glukosazon.¹ Die Drehung der Polarisationssebene ist sehr gering (beim unten erwähnten Analysenbeispiel betrug $[\alpha]_{\text{D}}^{\text{20}} + 0,2^{\circ}$), so dass man es offenbar mit einem Gemische von Fruktose und Glukose zu tun hat. Die Analyse von 4.5 cm³ Nektar,² berechnet auf Glukose und Fruktose, ergab :

Trockenrückstand	6,8 %
Glukose	4,4 %
Fruktose	2,4 %
Asche	Spuren

Die Nektarien jedes einzelnen Blattes sind nur während ganz kurzer Zeit (7—10 Tage) und, wie eingangs erwähnt, nur in einem ganz bestimmten Alter des Blattes in Funktion. Dies kann man am besten nachweisen, wenn man der Sekretionstätigkeit sämtlicher Blätter eines jungen Triebes systematisch nachgeht. Es zeigt sich dann, dass die ältesten Blätter zuerst mit der Sekretion beginnen und darauf nach und nach von den jüngern abgelöst werden, wie aus folgendem Beispiel, das aus einer grösseren Anzahl von Beobachtungsserien³ herausgegriffen sei, hervorgeht :

Tabelle 1.

Sekretionstätigkeit der Blattnektarien eines auf einen einjährigen Wildling aufokulierten jungen Triebes von *Hevea brasiliensis* (Klon Avros Nr. 352). Beobachtungszeit 1. März bis Ende April 1932. Die Niederblattschuppen sind von unten nach oben mit a—f, und die Laubblätter mit 1—27 bezeichnet. Die Tage, während deren vorangehender Nacht Nektar ausgeschieden worden war, sind mit ÷ bezeichnet; bei Tagen, an denen keine Sekretion stattfand, sind die entsprechenden Felder leer gelassen. (Siehe folgende Seite.)

Ein gesunder Trieb starker, halbjähriger *Hevea*-Okulanten bildet 25—30 Blätter aus (11). In Tabelle 1 sind diese mit dem ältesten beginnend von 1—27 numeriert. Trotz der auftretenden Unregelmässigkeiten ersieht man aus Tabelle 1 deutlich, wie sich die Sekretionstätigkeit mit dem Auswachsen des Triebes basifugal verschiebt. Immer setzt die Ausscheidung ein, wenn die Blattfiedern ihre endgültige Stellung erreicht und offenbar ihr Wachstum abgeschlossen haben. Die Entfaltungsbewegungen der Blätter 1—13 waren am 13. März, diejenigen der höher inserierten Blätter dagegen erst ein oder mehrere

¹ Die Untersuchung des Osazonniederschlages, die ergab, dass es sich um reines Glukosazon handelt, verdanke ich Herrn Prof. K a r r e r in Zürich.

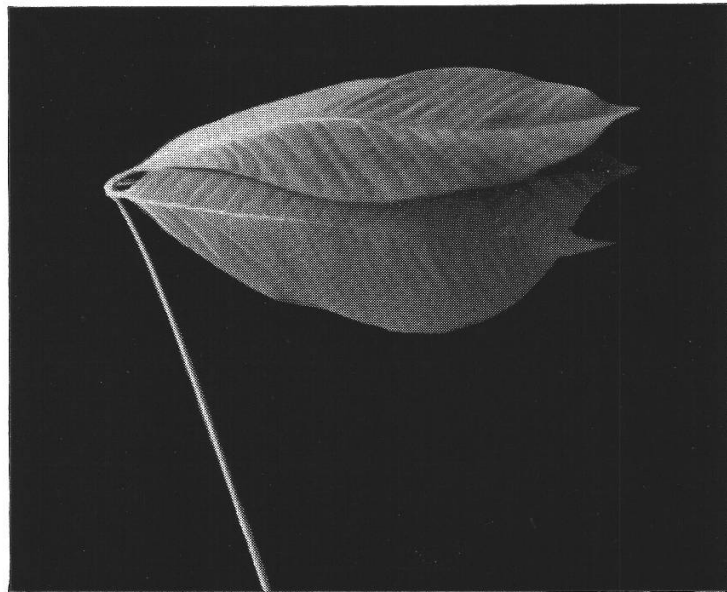
² Die von den Blättern in einer Nacht ausgeschiedenen Nektarmengen betragen 0,05—0,1 cm³, so dass ein Baum mit 10,000 jungen Blättern maximal im Tage nur etwa 34—68 g Zucker und ungefähr ½—1 Liter Feuchtigkeit verliert; die ausgeschiedene Menge Wasser ist somit sehr klein im Vergleiche zum täglichen Wasserverluste, den ein Laubbaum durch die Transpiration erleidet.

³ Die Beobachtungen wurden in den Baumschulen der Versuchstation *Avros* in Medan (Sumatra-Ostküste) gemacht (*Avros* = *Algemeene Vereeniging van Rubberplanters ter Oostkust van Sumatra*).

Tabelle 1.

		März	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.
Laubblätter	27																	
	26																	
	25																	
	24										⋮			⋮	⋮			
	23																	
	22							⋮		⋮	⋮				⋮			
	21							⋮		⋮								
	20							⋮										
	19							⋮		⋮	⋮				⋮	⋮		
	18				⋮	⋮												
	17				⋮	⋮	⋮											
	16				⋮	⋮	⋮	⋮		⋮					⋮	⋮		
	15					⋮	⋮	⋮										
	14				⋮	⋮	⋮	⋮			⋮				⋮			
	13			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮							
	12				⋮		⋮	⋮			⋮							
	11			⋮	⋮	⋮									⋮			
	10			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮										
	9			⋮	⋮			⋮		⋮					⋮			
	8			⋮	⋮	⋮												
	7				⋮	⋮	⋮											
	6			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮			⋮							
	5			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮		⋮								
	4				⋮	⋮	⋮	⋮										
	3			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮										
	2			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮										
	1			⋮	⋮	⋮	⋮	⋮										
Niederblätter	f			⋮														
	e				⋮													
	d				⋮													
	c				⋮	⋮					⋮							
	b					⋮	⋮				⋮							
	a										⋮							

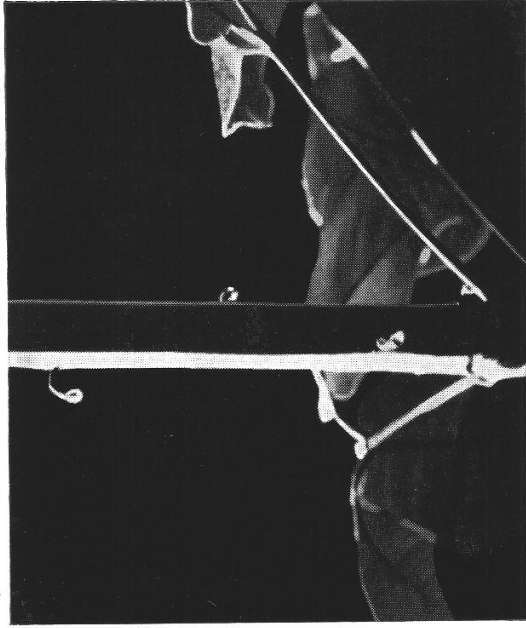
Tafel 9



A



B



C

A. Hevea-Blatt im 2. Entwicklungsstadium: die Blattspreiten hängen schlaff und turgorlos hinunter.

B. " " am Ende des 3. Entwicklungsstadiums: die Entfaltungsbewegung ist beinahe abgeschlossen; starke Nektarsekretion durch die extrafloralen Nektarien.

C. Nektarabsonderung durch die Niederblattschuppen am basalen Teile des Sprosses.

Leere Seite
Blank page
Page vide

Tage später beendet. Nach 4—10 Tagen stellen die Drüsen ihre Tätigkeit ein und sind für den Rest des Lebens der Blätter, die in der Regel ein Jahr alt werden, bedeutungslos. Der Inhalt der Palisadenepidermis degeneriert und verwandelt sich in rotbraunes Wundgummi.

Auffallenderweise scheiden nicht nur die Nektarien der Blätter, sondern auch diejenigen der Niederblattschuppen, die in der Tabelle mit *a—f* bezeichnet sind, Nektar aus (siehe Tafel Fig. C). Im Gegensatz zu den Blättern scheint sich hier die Sekretionstätigkeit in Funktion der Zeit basipetal zu verschieben. Sezernierende Niederblattnektarien sind bis jetzt nur von den Gattungen *Asparagus* (*Liliaceae*) und *Philodendron* (*Araceae*) beschrieben (22); bei *Philodendron* wird besonders erwähnt, dass auch da die Ausscheidung auf das Jugendstadium beschränkt ist.

Oft unterbleibt die Nektarsekretion bei allen oder einzelnen Nektarien (wie Nr. 23, 25, 26 und 27 in Tab. 1). Man erkennt daraus, dass sie für die einzelnen Blätter kein lebensnotwendiger Stoffwechselprozess ist. Ähnlich wie dies Bonnier (5) für andere Nektarien gezeigt hat, ist die Ausscheidungstätigkeit weitgehend von äusseren Faktoren, also den Witterungsverhältnissen, abhängig. Auf Sumatras Ostküste macht sie sich bei *Hevea* am deutlichsten nach der Zeit des Niederschlagsminimums im Februar geltend. In dieser Periode fällt nachts oft kein Tau, da sich die Temperatur über Nacht häufig nicht bis zum Taupunkt abkühlt. Am Morgen tragen dann junge Blätter im entsprechenden Entwicklungsstadium fast ausnahmslos eine Nektarperle. Da die Kautschukbäume zu dieser Zeit ihr Laub wechseln und blühen, sind alle Voraussetzungen für reichliche Honigausscheidung während der *Heveablüte* gegeben. Fällt viel Tau oder gar Regen (wie z. B. am 17. und 21. März, Tab. 1), so lässt sich am Morgen nicht entscheiden, ob Nektar sezerniert worden ist oder nicht. Es gibt aber auch Tage (wie den 20. März), wo aus unerklärlichen Gründen die Nektarabsonderung unterbleibt (Turgorschwäche?). Morgens früh vor Sonnenaufgang ist die Ausscheidung am intensivsten. Nach dem Erscheinen der Sonne nimmt sie mit einsetzender Transpiration ab, und die Nektarperlen auf den Blattstielen trocknen ein. Erst nach Sonnenuntergang wird dann die Sekretionstätigkeit wieder aufgenommen.

Zusammenfassend sollen von den mitgeteilten Beobachtungen bei *Hevea* folgende zwei Punkte festgehalten werden:

1. Die Sekretionstätigkeit der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis* ist eine an das Austreiben sich anschliessende und von äusseren Faktoren abhängige ephemere Jugenderscheinung.
2. Sie erfolgt als Abschluss der Entfaltungsbewegung der Blätter.

Die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien.

Die bei *Hevea brasiliensis* gewonnene Erkenntnis soll nun in den Rahmen unserer gegenwärtigen Kenntnisse über die Physiologie der extrafloralen Nektarien eingefügt werden.

Für die allgemein abgelehnte Theorie von Bonnier (5) lassen sich auch im hier untersuchten Falle keine Anhaltspunkte finden, denn eine Speicherung von durch besondere Leitbündel aus dem Spross zugeführten Kohlehydraten gerade im Momente, wo das Blatt ausgewachsen ist und zu assimilieren beginnt, erscheint als sehr unwahrscheinlich. Aber auch die Ansicht von Liebig (17) lässt sich kaum stützen, da nicht einzusehen ist, warum sich gerade im Augenblick, wo das Blatt sein Wachstum abschliesst, das Verhältnis Stickstoff/Kohlehydrate sodanig verschlechtert würde, dass überschüssiger Zucker ausgeschieden werden muss.

Man erhält ein einheitlicheres Bild, wenn man statt der Physiologie des Stoffwechsels, vorerst die Physiologie der Organbildung in Betracht zieht. Da muss vor allem erwähnt werden, dass nach den meisten Autoren (5, 18, 20, 22) die extrafloralen Nektarien vornehmlich auf jungen oder jungen Organen benachbarten Blättern sezernieren. Bei *Hevea brasiliensis* kommt nun diese Relation ebenfalls sehr deutlich zum Ausdruck und ist durch ausgedehnte Beobachtungsserien sicher festgelegt. Ausserdem lässt sich hier die Sekretionsperiode zeitlich noch näher präzisieren, da sie mit dem Abschluss der Entfaltungsbewegung zusammenfällt; d. h. mit andern Worten, bei *Hevea* kennzeichnet die Nektarausscheidung den Wachstumsabschluss der Laubblätter. Bei Blättern ohne Entfaltungsbewegungen lässt sich dieser Zusammenhang weniger leicht feststellen, weshalb ich die Verhältnisse beim Kautschukbaumblatte als besonders lehrreichen Fall betrachte. Es wäre zu untersuchen, inwieweit sich auch bei andern extrafloralen Nektarien die meist kurze Zeitspanne der Sekretionstätigkeit an die abgeschlossene Wachstumsperiode junger Organe anschliesst. Für viele Beispiele lässt sich eine solche Korrelation aus der Literatur herauslesen (16, 18). Wahrscheinlich gehört auch die Beobachtung der Imker in diesen Zusammenhang, dass die extrafloralen Nektarien von *Prunus avium* mit einheitlicher Triebperiode nur kurze Zeit befliegen werden, während sie bei *Prunus persica*, wo während des ganzen Sommers neue Triebe gebildet werden, Bienen zu allen Zeiten auf den Zweigen beobachtet werden können (mündliche Mitteilung von Dr. Kobel, Wädenswil).

Weitere Gesichtspunkte liefert uns die *vergleichende Anatomie* der extrafloralen Nektarien. Zimmermann (22), der sie kürzlich bearbeitet hat, unterscheidet *gestaltlose* und *gestaltete Nektarien*. Die ersten zeigen keine Gewebedifferentiation, sondern sind Gruppen von Spaltöffnungen, an deren « Atemhöhlen » sich Tracheiden anlegen. Die

zweite Gruppe ist durch ein sogenanntes Nektargewebe ausgezeichnet, das von epidermalen oder hypodermalen Zellen abstammen kann. Die Zellen dieses Gewebes schliessen wie bei *Hevea* lückenlos aneinander, und oft ist der Abschluss noch durch eine besondere, gewöhnlich mehr oder weniger verkorkte Schutzscheide verbessert. Die Klassifikation *Zimmermanns* entspricht genau der physiologischen Einteilung der Wasserdrüsen in *passive und aktive Hydathoden*.

Passive Hydathoden und gestaltlose Nektarien kommen nur bei krautigen Pflanzen vor (siehe die Liste bei *Zimmermann*). Es ist verständlich, dass bei holzigen Gewächsen, in deren Leitbahnen negative Drucke auftreten können, offene Verbindungen mit der Aussenwelt unmöglich sind, so dass sie geschlossene Ausscheidungsorgane (aktive Hydathoden und gestaltete Nektarien) entwickeln müssen. Die Nektariengefässbündel innervieren die Honigdrüsen, wie dies auch bei den Wasserdrüsen geschieht, immer vom Spross, nie aber vom Blatte selbst aus.¹

Physiologisch besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen Nektarien und Hydathoden. Definitionsgemäss entscheidet der Zuckergehalt darüber, ob das Ausscheidungsorgan ein Nektarium sei; aber diese Definition gibt keine untere Grenze der Zuckerkonzentration an, so dass Nektarien und Hydathoden gleitend miteinander verbunden sind. Es wäre vielleicht zweckmässig, in die Definition mit aufzunehmen, dass die Nektarien von beschränkter Lebensdauer sind. Es gibt hiervon aber Ausnahmen (z. B. *Vicia sepium*), worauf besonders *Haberlandt* aufmerksam macht (12). (Seine Annahme, dass die extrafloralen Nektarien allgemein länger sezernieren als die floralen, ist indessen von *Nieuwenhuis-v. Uexküll* (18) widerlegt worden.) Die aufgezählten Homologien weisen deutlich darauf hin, *dass die extrafloralen Nektarien sehr nahe mit den Hydathoden verwandt sind*; *Haberlandt* (12) möchte sie sogar von Wasserdrüsen ableiten.

Damit verschiebt sich aber das Problem ihrer physiologischen Bedeutung auf die Frage nach der Aufgabe der Hydathoden. Meines Erachtens kommen für die Erklärung der Ausscheidung flüssigen Wassers durch die Pflanze nur zwei Möglichkeiten in Betracht:

Entweder ist die alte Anschauung richtig, dass die Guttation den Sinn habe, bei verhinderter Transpiration die Zufuhr von Salzen aus dem Boden zu unterhalten; oder aber es besteht eine *mangelhafte*

¹ Der Nektar stammt immer aus dem Spross; er ist somit kein Assimilationsprodukt des Blattes. Bei *Hevea* kommt dies besonders deutlich bei von Milben (*Tarsonemus translucens*) befallenen Blättern zum Ausdruck, die so sehr beschädigt werden können, dass sie funktionsuntüchtig werden und später abfallen; obschon die Spreiten solcher Blätter missformt und oft völlig verkümmert sind, beobachtete ich in vielen Fällen normale Nektarausscheidungen an ihren Blattstielen.

Korrelation zwischen Wurzel und oberirdischen Organen, in dem Sinne, dass der Wurzeldruck während der Wachstumsperiode bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Bedarfe der Blätter, Wasser durch den Stengel hinauf pumpt. Da die ersterwähnte sogenannte *Nährstromtheorie* von den amerikanischen Pflanzenphysiologen mit zum Teil stichhaltigen Argumenten angegriffen worden ist, ist es vielleicht am besten, wenn man sich an die Hypothese hält, nach welcher die Tätigkeit von Wurzel und Blättern nicht optimal aufeinander abgestimmt ist.

Dehnt man diese Erkenntnis auf den in den Gefässbündeln aufsteigenden Strom von Bildungsstoffen (Zucker) aus, so wird, wenigstens für *Hevea*, die Nektarausscheidung ohne weiteres klar. Falls nach Abschluss des Blattwachstums infolge von mangelhafter Korrelation zwischen Kohlehydrate mobilisierenden und verbrauchenden Orten, noch stets Zuckerlösung in die ausgewachsenen Blätter gepresst wird, so bleibt nichts anderes übrig, als diesen Ueberfluss *auszuscheiden*. Dabei handelt es sich in erster Linie um die Entfernung von zuviel angeführter Flüssigkeit, denn der überschüssige Zucker könnte ja als Stärke niedergelegt werden. Die Stärkescheide der Gefässbündel enthielt bei allen untersuchten Blattstielen während der ganzen Sekretionsperiode reichlich Stärke.

Der in den Gefässen entwickelte Druck ist nicht der Wurzeldruck, sondern von lokaler Art, denn die Nektarien abgeschnittener, in Wasser eingestellter Zweige fungieren wie an der intakten Pflanze (vgl. auch [2]). Da dieser Druck nur bei optimalen Turgorverhältnissen erzeugt werden kann, erklärt sich das Ausbleiben der Sekretion bei ungünstigen Aussenverhältnissen sehr einfach. Wir kommen somit zum Schlusse, dass der Ausdruck « *Softventile* » der ältern Botaniker gar nicht so schlecht gewählt war. Er bringt sehr gut zum Ausdruck, dass vor allem überschüssiger Saft ausgeschieden werden muss, während der Zuckergehalt dieser Flüssigkeit etwas Sekundäres, mehr oder weniger Zufälliges ist.¹

Wir stellen somit fest, dass die Sekretion von Nektar auf eine gewisse Stauung des aufsteigenden Stromes von Bildungsstoffen zurückzuführen ist. Bei gestaltlosen Nektarien drängt sich diese Deutung besonders auf, erscheint aber auch für die gestalteten, die ja durch Uebergangsformen mit den gestaltlosen verbunden sind (22), gut begründet. Es wird so verständlich, warum die Bildung von extra-

¹ R u h l a n d (Jahrb. f. wiss. Bot. 55. 409 [1915]) hat nachgewiesen, dass die Salzdrüsen von Halophyten kein salzreicheres Sekret auszuschleiden vermögen, als dem Salzgehalte der den Drüsen zur Verfügung stehenden Flüssigkeit entspricht. Sie vermögen somit keine Konzentrationsarbeit zu leisten. Sollte dies auch für die Nektardrüsen zutreffen, so wäre klar erwiesen, dass Nektar ursprünglich nichts anderes ist als ausgeschwitzter Inhalt des Gefäßsystems, wie dies für das Sekret der gestaltlosen Nektarien ja sicher zutrifft.

floralen Nektarien auf den Blattnerven, sowie bei den Uebergängen Blattstiel/Lamina und Spross/Blattstiel begünstigt ist (22), denn da wird sich die postulierte Saftstauung am ehesten geltend machen. Ebenso wird verständlich, warum nahe Verwandte von Nektarpflanzen nektarienlos sein können, und warum viele Pflanzen mit gut entwickelten Nektarien nie oder nur unter ganz bestimmten Umständen sezernieren. Es kommt eben alles darauf an, ob ein Zustrom überschüssigen Bildungssaftes in den Leitungsbahnen entwickelt wird oder nicht. *Die extrafloralen Nektarien spielen daher nicht für den Stoffwechsel, sondern für die Regelung der Zufuhr des aufsteigenden Saftstromes in jungen Organen eine Rolle.* Wenn es auch zahlreiche Sonderfälle geben wird, die durch diese Deutung der extrafloralen Nektarien nicht erfasst werden, so erweist sie sich, soweit ich die Literatur übersehe, im allgemeinen doch als brauchbare Arbeitshypothese.

Zum Schlusse sollen noch die Beziehungen zwischen extrafloralen und floralen Nektarien gestreift werden. Bravais (6) hat darauf hingewiesen, dass florale und extraflorale Drüsen sich sehr oft an homologen Teilen von Mikrosporophyll und Laubblatt befinden. Ferner sind beide anatomisch ähnlich gebaut. Dazu kommt nun noch ein physiologischer Faktor, nämlich die bei *Hevea* gemachte Beobachtung, dass die Sekretion der Blattnektarien, genau wie diejenigen der Blüten so vieler Pflanzen, anschliessend an eine Entfaltungsbewegung auftritt. So stellt sich in allen Beziehungen die engste Homologie zwischen floralen und extrafloralen Honigdrüsen heraus. Es fragt sich nur, welche von beiden als primär, und welche als abgeleitet aufgefasst werden müssen. Ueber diese Frage kann vielleicht das Auftreten von extrafloralen Nektarien bei den Pteridophyten Auskunft geben. Bei *Pteris aquilina* finden sich auf den Blättern Honigdrüsen, die, wie wir dies allgemein festgestellt haben, nur im Jugendzustand der Blätter sezernieren (8). Sollten solche Drüsen bei den Gefässkryptogamen von jeher eine weitere Verbreitung besessen haben, so liesse sich leicht verstehen, wie extraflorale Nektarien, die in der Region der fertilen Blätter vorhanden waren, mit in die Blütenbildung einbezogen worden sind. Man müsste hiernach die floralen Nektarien als abgeleitet, und die *Entomophilie* primär nicht als Anpassungserscheinung, sondern als Zufall betrachten, aus dem sich dann die für die Blütenbiologie so wichtigen Beziehungen entwickelt haben.

Zusammenfassend kann man über die *physiologische Bedeutung* der extrafloralen Nektarien folgendes sagen :

1. Die extrafloralen Nektarien sezernieren während oder nach Abschluss des Wachstums treibender Organe.
2. Der Nektar ist eine Ausscheidung überschüssigen Bildungssaftes.

3. Die Sekretion erfolgt an Stellen, wo der aufsteigende Saftstrom wahrscheinlich gestaut wird.

4. Die Tätigkeit von Bildungsstoffe (Zucker) mobilisierenden und verbrauchenden Geweben ist bei Nektarpflanzen offenbar nicht optimal aufeinander abgestimmt.

5. Die extrafloralen Nektarien sind mit den Hydathoden homolog.

6. Es ist wahrscheinlich, dass die extrafloralen Nektarien primär und die floralen abgeleitet sind.

Zitierte Literatur.

1. Ambronn, H. Ueber das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. Ber. deut. bot. Ges. **6**, 226 (1888).
 2. Aufrecht, S. Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien. Diss. Zürich 1891.
 3. Belt, Th. The Naturalist in Nicaragua 1874.
 4. Bobilioff, W. Anatomie en Physiologie van Hevea brasiliensis. Batavia 1930.
 5. Bonnier, G. Les Nectaires. Thèse. Paris 1879.
 6. Bravais, L. Sur les Nectaires. Ann. Sc. nat. **18**, 152 (1842).
 7. Burger, D. Beiträge zur Lebensgeschichte der Populus tremula L. Diss. Zürich 1920.
 8. Darwin, F. On the glandular bodies on Acacia sphaerocephala usw. Journ. Linnean Soc. Botany **15** (1877).
 9. Delpino, F. Funzione Mirmecofila nel Regno Vegetale. Mem. Accad. Sc. Ist. di Bologna **7**, 215 (1886).
 10. Frey-Wyssling, A. Abnormal leaves of Hevea brasiliensis as a clonal characteristic. Arch. v. d. Rubbercultuur **15**, 114 (1931).
 11. Frey-Wyssling, Heusser und Ostendorf. Identification of young buddings of Hevea. Arch. v. d. Rubbercultuur **16**, 1 (1932).
 12. Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1918.
 13. Heusser, C. Extraflorale nectariën bij Hevea. Arch. v. d. Rubbercultuur **10**, 357 (1926).
 14. Kerner, A. Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1879.
 15. Keuchenius, P. E. Beitrag zur Anatomie von Hevea brasiliensis. Ann. d. Jard. bot. Buitenzorg **14**, 109 (1915).
 16. Knoll, Fr. Ueber die Laubblattnektarien von Catalpa bignonioides und ihren Insektenbesuch. Biologia generalis **4**, 541 (1928).
 17. Liebig, J. Agriculturchemie. 6. Aufl., 1846, S. 137.
 18. Nieuwenhuis-von Uexküll, M. Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. Ann. d. Jard. bot. Buitenzorg **6**, 195 (1907).
 19. Nieuwenhuis-von Uexküll, M. Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien. Rec. Trav. bot. Néerl. **11**, 291 (1914).
 20. Reinke, J. Beiträge zur Anatomie der an Laubblattzähnen vorkommenden Sekretionsorgane. Jahrb. f. wiss. Bot. **10**, 117 (1876).
 21. Treviranus, L. Ch. Physiologie der Gewächse, 2. Bd. Bonn 1838.
 22. Zimmermann, J. G. Ueber die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beih. Bot. Zentralbl. **49** (I), 99 (1932).
-