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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 61 (1951)

Artikel: Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars

Autor: Agthe, Claus

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-43010

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 02.10.2025

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

Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars

Von *Claus Agthe,* dipl. rer. nat., von Zürich

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich)

Eingegangen am 19. Februar 1951

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung und Problemstellung 241
II. Anatomischer Teil 242
1. Aufgabe 242
2. Bisherige Untersuchungen 243
3. Eigene Untersuchungen 243
a) Methode 243
b) *Euphorbia pulcherrima* 244
c) *Abutilon striatum* 248
d) *Impatiens Roylei* und *Impatiens Holstii* 249
e) *Fritillaria imperialis* 251
f) *Ricinus communis* 253
g) *Ranunculus acer* 254
4. Diskussion 255
III. Physiologischer Teil 256
1. Färbungsversuche mit Fluoreszenz-Farbstoffen an *Euphorbia pulcherrima*
a) Versuchsobjekt 256
b) Färbung sezernierender Nektarien durch Einführung von Kaliumfluoreszein ins Phloem der Pflanze 258
c) Färbung alter Nektarien durch Ersatz des Nektars durch Glucoselösung mit Kaliumfluoreszein 262
d) Färbung sezernierender Nektarien durch Einstellen abgeschnittener Pflanzen in Berberinsulfatlösung 262
e) Färbung sezernierender Nektarien durch Einführung von Berberinsulfat in das Phloem der Pflanze 264
f) Färbung des Nektars durch Einführung von Berberinsulfat in das Gewebe sezernierender Nektarien 264
2. Untersuchungen am Sekretionsgewebe von *Euphorbia pulcherrima* und *Abutilon striatum* 265
a) Plasmolyseversuche am Sekretionsgewebe 265
b) Sekretion abgeschnittener Nektarien auf Rohrzuckerlösung 265
3. Versuche mit *Fritillaria imperialis* 266
a) Versuchsobjekt 266
b) Über die Sekretion abgeschnittener Nektarien auf Zuckerlösung . . . 267
c) Über die Sekretionstätigkeit abgeschnittener und in Wasser gestellter Pflanzen und Blüten 269

Seite
d) Färbung abgeschnittener Nektarien 270
e) Färbung an abgeschnittenen Blüten 270
IV. Schlußbetrachtung 271
V. Zusammenfassung 271
Literaturverzeichnis 272

I. Einleitung und Problemstellung

Schon viele Autoren befaßten sich mit dem Problem, warum die nektarientragenden Pflanzen so unterschiedlich sezernieren. Vor allem wurden außerordentlich viele Versuche unternommen, um die Wirkung der einzelnen klimatischen Faktoren auf die Sekretion der Nektarien zu analysieren. Die Ergebnisse fielen jedoch so widersprechend aus, daß man auf diesem Wege nicht zum gewünschten Resultat gelangte. Vielmehr trat nun die Frage nach der Aufgabe der Zuckerausscheidung in den Vordergrund.

Schon früh wandten verschiedene Forscher ihre Aufmerksamkeit dem Einfluß des Alters der Nektarien auf die Sekretion zu. Aufrecht (1891) wies mit Hilfe des Fehlingschen Reagenses an *Ricinus* nach, daß in den Nektarien nicht ganz fertig entwickelter Blätter keine Spur von Zucker vorkomme, dagegen viel im darunterliegenden Bastteil der Nektarienleitbündel. In extrafloralen Nektarien ausgewachsener Blätter, die kurz vor Sekretionsbeginn stehen, fand er dagegen reichlich Zucker. Zimmermann (1932) zeigte, daß die Nektarien nach Wachstumsabschluß der anliegenden treibenden Organe zu sezernieren beginnen. Dasselbe konnte auch ein Jahr später Frey-Wyßling (1933) an *Hevea brasiliensis* nachweisen. Beutler (1930) konnte bei einer Linde feststellen, daß die Nektarien eben geöffneter Blüten noch nicht, diejenigen junger Blüten zuckerreich und die alter langsam und zuckerarm sezernieren. Sie sagt, daß die Konzentration des Zuckersaftes konstant und artspezifisch sei. Boëtius (1948) konnte das allerdings nicht bestätigen. Er untersuchte in seiner ausführlichen Arbeit vor allem den Einfluß des Blütenalters auf die Zuckerkonzentration des Nektars. Er fand, daß mit zunehmendem Alter des Nektariums auch Zuckersaft von steigender Konzentration ausgeschieden wird. Vansell (1942) hat an Orangenblüten dasselbe festgestellt. Es steht also fest, daß die Sekretion an den Wachstumsabschluß treibender Organe gebunden ist. Außerdem ist die ausgeschiedene Zuckermenge in erster Linie vom Alter des betreffenden Organs abhängig.

Auf dieser Erkenntnis basiert die Theorie von Frey-Wyßling (1933) über die Funktionsweise der Nektarien. Linsbauer (1939) und Zimmermann (1932) betonten, wie nahe verwandt die Hydathoden mit den Nektarien seien, so daß oft eine scharfe Trennung zwischen beiden kaum möglich sei. Letzterer bezeichnete die Nektarien in Analogie zu den Hydathoden als Saftventile der Pflanzen und sagte:

« Die primäre Bedeutung der extrafloralen Nektarien ist die Ausscheidung örtlich überschüssiger Kohlehydrate. »

Die Ursache für die Wassersekretion durch die Hydathoden, so führt Frey-Wyßling (1933) aus, liegt in einer ungenügenden Korrelation zwischen Wurzeln und oberirdischen Organen, so daß unter gewissen äußern Bedingungen durch die Wurzeln mehr Wasser in den Stengel gepreßt wird, als die Pflanze brauchen kann. Dieses überschüssige Wasser wird durch die Guttation ausgeschieden. Es ist naheliegend, wenn wir die Verhältnisse auf die Nektarien übertragen, die primäre Ursache der Nektarsekretion auf eine ungenügende Regelung des Zuckertransportes zurückzuführen. Ein junges Blatt braucht zu seinem Aufbau Zucker, welcher ihm im aufsteigenden Saftstrom aus dem Stengel zugeführt wird. Ist aber das Blatt ausgewachsen, so wird es selber zum Zuckerproduzenten. Der Zucker wird im absteigenden Saftstrom dem Stengel zugeführt und staut sich mit dem aufsteigenden. Dies ist die Ursache für die Zuckerausscheidung durch die Nektarien. Damit lassen sich auch die bevorzugten Stellen der extrafloralen Nektarien erklären, die sich an Übergängen zwischen Lamina und Blattstiel oder Blattstiel und Sproß befinden. Die Nektarien der Blüten dürften sich ähnlich verhalten, da auch ihnen nach Abschluß der Blütenbildung weiterhin durch die Pflanze Zucker zugeführt wird. Dieser wird nicht mehr verbraucht und daher ausgeschieden. Sollte sich diese Theorie bewahrheiten, so ist auch die Beurteilung, unter welchen Bedingungen am meisten Zucker ausgeschieden wird, einfacher. Maximale Assimilationsbedingungen zur Zeit des Wachstumsabschlusses nektarientragender Organe, verbunden mit günstigen Transportbedingungen der Assimilate, sollten zu einem Höhepunkt der Zuckerausscheidung führen.

Im Zusammenhang mit dieser Theorie steht die Problemstellung, die sich kurz so zusammenfassen läßt: Ist anatomisch sowie physiologisch eine Verbindung zwischen Nektarien und Assimilationsleitung zu finden?

An dieser Stelle möchte ich es nicht versäumen, Herrn Professor A. Frey-Wyßling für das Überlassen dieses interessanten Themas, für die Anregungen sowie für sein Interesse an der Arbeit herzlich zu danken. Die Durchführung dieser Arbeit wurde durch ein Stipendium aus dem Jubiläumsfonds ermöglicht, das hier ebenfalls bestens verdankt sei.

II. Anatomischer Teil

1. Aufgabe

Durch Studium der Leitbündel der Nektarien sollte Aufschluß über folgende Fragen gefunden werden:

1. Welcher Teil des zum Nektarium führenden Leitbündels, das Xylem oder das Phloem, ist stärker ausgebildet?

2. Welches dieser beiden reicht näher an das Sekretionsgewebe heran oder dringt in dasselbe ein ?

2. Bisherige Untersuchungen

Während die Anatomie der Nektargewebe schon oft untersucht wurde, existieren nur sehr wenige Arbeiten über die genauen anatomischen Verhältnisse der zuführenden Leitbündel. Auch die bestehenden Arbeiten, soweit ich die Literatur übersehen konnte, sind so widersprechend, daß sie keine Antwort auf die gestellten Fragen geben. Aufrecht (1891) fand bei den extrafloralen Nektarien von *Impatiens Roylei,* daß die Leitbündel im Drüsengewebe enden. Auch Pekarek (1929) bestätigte dieses bei *Vicia faba* und Radtke (1926) bei andern von ihm untersuchten Pflanzen. Daumann (1935) schrieb, daß bei der Gattung *Iris* hie und da nur der xylematische Anteil des Leitbündels in das Drüsengewebe eindringe. In der Regel fand er die Endigungen der Leitbündel nicht im Drüsengewebe selber, sondern im daran anschließenden Grundgewebe. Dahlgren (1928) will in der Spitze der Nektarien von *Impatiens Sultani* isolierte Tracheiden gefunden haben. Nach Stadler (1886) strahlt bei *Saxifraga* das Phloem in zahlreichen büschligen Strängen in das eigentliche Nektargewebe aus. Zimmermann (1932) unterschied analog zu den aktiven und passiven Hydathoden gestaltete Nektarien, nämlich solche mit Drüsengewebe, und gestaltlose, bei welchen das Ausscheidungsgewebe und meist auch zuführende Leitbündel fehlen. Ausführliche Untersuchungen, welcher Anteil der Leitbündel weiter gegen das Nektarium vordringe, liegen nur zwei vor. Eine stammt von Arber (1936). Sie schrieb, daß in den meisten Arten der Gattung *Ranunculus* das Phloem der Nektarien-Leitbündel an Größe überwiege. Außerdem dringe der verholzte Teil weniger weit gegen das Sekretionsgewebe vor als die Siebröhren. Linsbauer (1939) schreibt, daß die Leitbündel der Nektarien dieser Pflanze auf das genaueste von Mohr untersucht wurden. Letztere konnte jedoch den Befund von Arber (1936) nicht bestätigen, denn wo sich noch Cambiformzellen nachweisen ließen, fehlten auch Tracheiden nicht.

3. Eigene Untersuchungen

a) Methode

Die Objekte wurden mit FAA (Formol, Alkohol, Eisessig) fixiert und nach der üblichen Paraffintechnik verarbeitet. Große Schwierigkeiten bereitete das Auffinden der letzten, kleinsten Xylemelemente der Leitbündel. Da trotz der starken Färbung mit Safranin der Farbstoff oft bei der Entwässerung herausgelöst worden war, mußte die Untersuchung mit dem Phasenkontrastmikroskop (Zeiß) erfolgen. Wo

jedoch auch dieses Verfahren zu keinem Ziel führte, bediente ich mich des Fluoreszenzmikroskopes (Reichert). Xylemelemente, die im gewöhnlichen Licht ungefärbt erschienen, leuchteten im ultravioletten Licht deutlich milchig blau. Nach dem Erkennen der Xylemelemente konnten durch Ausschalten des Ultraviolett-Filters auch die andern Gewebe betrachtet werden.

b) Euphorbia pulcherrima

Als erstes Objekt untersuchte ich, der großen Nektarien und der starken, zuckerreichen Sekretion wegen, die Nektarien der Blütenstände von *Euphorbia pulcherrima*. Der Nektar dieser Pflanze besitzt nach Stone (1892) bis 60 % Zucker, was auch Vansell (1950) bestätigt, der einen durchschnittlichen Zuckergehalt des Nektars von 50 % fand. Die Pflanze trägt endständig in doldenähnlicher Anordnung verschiedene Blütenstände, die, in ihrer Gesamtheit von karminroten Hochblättern umstanden, zu einer Scheinblüte vereinigt sind. Die Blüten eines Blütenstandes sind von einem fast kugelförmigen Cyathium umschlossen, das auf der Innenseite ein becherförmiges Nektarium trägt.

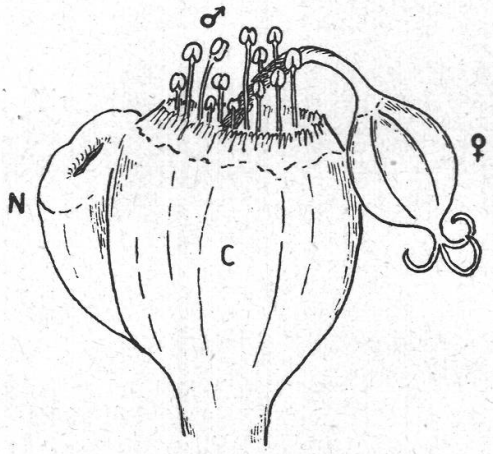

Abbildung 1
Ein Blütenstand von
Euphorbia pulcherrima
C (Cyathium), *N* (Nektarium),
♀ (weibliche Blüte),
♂ (männliche Blüte)

Da diese Pflanze im physiologischen Teil als hauptsächlichstes Versuchsobjekt verwendet wurde, möchte ich die anatomischen Verhältnisse genau schildern.

Verlauf der Leitbündel zum Nektarium von Euphorbia pulcherrima

Zur Übersicht über die Leitbündel dient Abbildung 2, in der ein Längsschnitt durch diejenige Hälfte eines Cyathiums, welche das Nektarium trägt, gezeigt ist. Ein Querschnitt an der Basis der Blütenstandstiele ergab die in Abbildung 3 *a* dargestellten Verhältnisse. Jede der fünf stark ausgebildeten Xylemgruppen I bis V ist nach außen von einem hufeisenförmigen Phloembezirk umgeben. Drei weitere, sehr kleine Xylemgruppen liegen etwas weiter innen, und die dazugehörigen großen Siebröhrenbezirke verbinden die Enden der fünf Phloemgruppen

zu einem fast geschlossenen Siebröhrenring. Weiter oben treten die fünf großen Leitbündel I bis V fächerförmig nach außen, während die drei kleineren in der Mitte bleiben. Diese Verhältnisse zeigt Abbildung 3 *b*, in der allerdings nur noch die Hälfte des Cyathiumbodens gezeichnet ist. Jedes der fünf großen Leitbündel I bis V ist dazu bestimmt, die in fünf Kammern des Cyathiums eingebetteten Blüten zu versorgen. Die drei kleinen vereinigen sich weiter oben zu einem zentralen konzentrischen Leitbündel, das zur weiblichen Blüte führt. Die nächsten Schnitte zeigen, wie Abbildung 3 *c* veranschaulicht, daß sich von den Leitbündeln I und II nach außen hin je drei weitere abspalten, nämlich I *a, b, n* und II *a, b, n*. Die Leitbündel I *a, b* führen weiter nach außen, um schließlich in der Wandung des Cyathiums aufwärts zu ziehen.

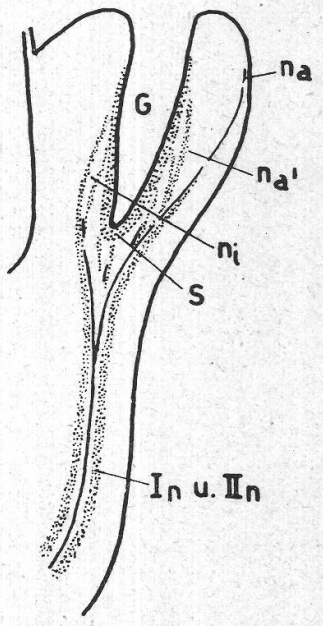

Abbildung 2
Schematischer Längsschnitt durch das Nektarium von *Euphorbia pulcherrima*. *G* (Nektargrube), *S* (Sekretionsgewebe), punktiert (Phloem), schwarz (Xylem), *na, na'* (äußerer Leitstrang), *ni* (innerer Leitstrang), I_n, II_n (zuführender Leitstrang)

I *c* und II *c* bleiben innen und teilen sich besenförmig in einzelne kleine Leitbündel. Die Verhältnisse werden in Abbildung 3 *d* gezeigt. Die gestrichelten Linien bezeichnen die Kammern des Blütenstandes, in denen die Blüten liegen. Die Leitstränge I *c* und II *c* dringen, wie Abbildung 3 *e* zeigt, in die ebenfalls gestrichelt gezeichneten Blütenstiele ein. Die Leitbündel I *n* und II *n* haben sich zu einem Leitstrang vereinigt. Die Leitbündel I *b* und II *b* der Cyathiumwand haben sich aufgespalten. Von ihnen zweigen nun bis zum obersten Teil des Nektariums ständig neue dünne und xylemreiche Stränge gegen den Leitstrang des Nektariums I *n* und II *n* ab. Die Verhältnisse sind in Abbildung 3 *f* dargestellt. Betrachtet man hier das Gewirr von Xylem- und Phloemgruppen des in Abbildung 3 *e* als I *n* und II *n* bezeichneten Leitstranges, so kann man zwei Reihen von Leitelementen unterscheiden. Bei den äußeren Leitelementen des Stranges *na* liegt das Xylem fast in einer Reihe. Das

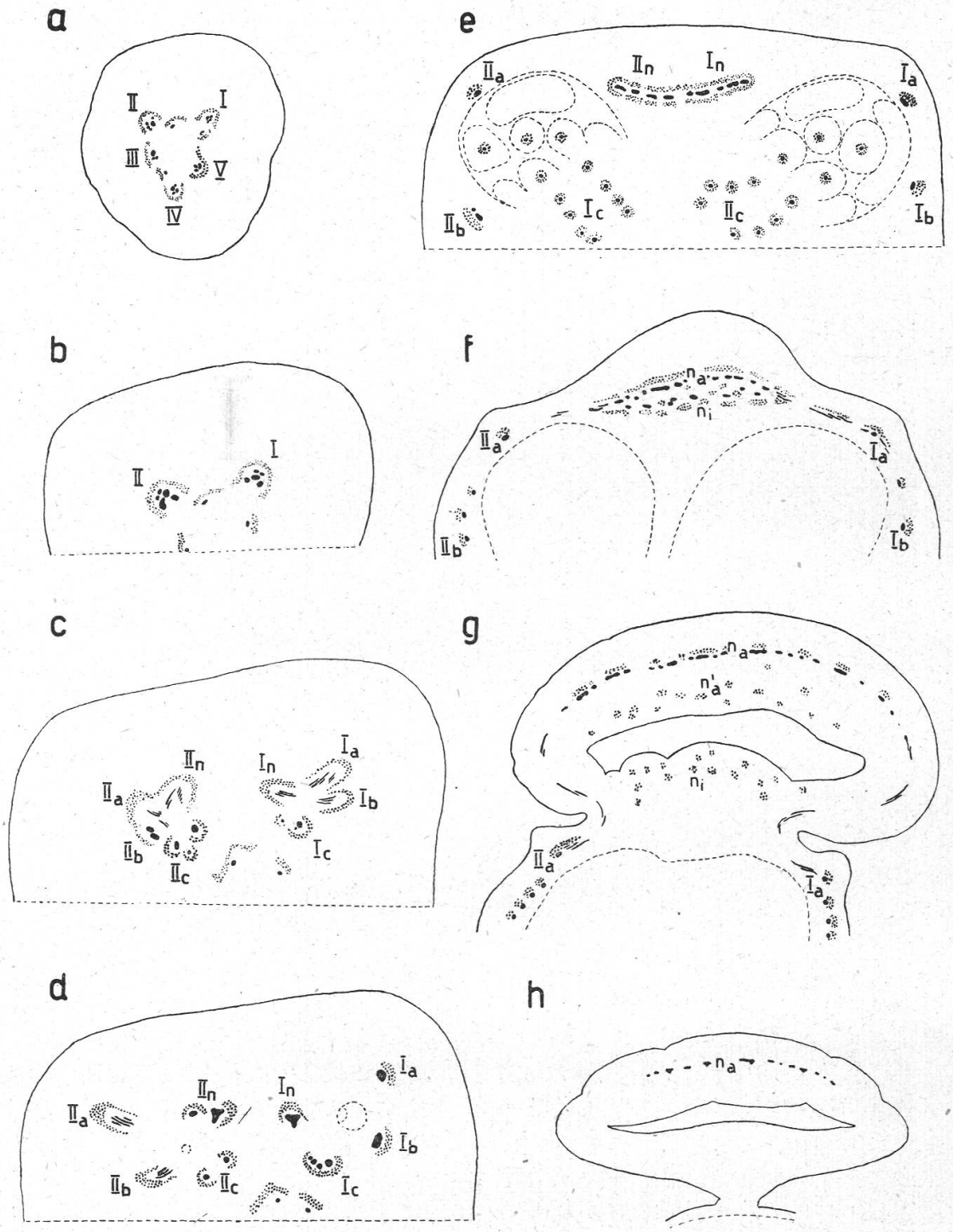

Abbildung 3
Querschnitte durch das halbe Cyathium von *Euphorbia pulcherrima*. Schwarz (Xylem), punktiert (Phloem). Weitere Erklärungen siehe Text. Vergr. 13mal

Phloem bildet auf der Außenseite der Gefäße einen fast geschlossenen, langgestreckten Bezirk. Die aus der Cyathiumwand neu dazutretenden Leistränge gliedern sich diesen Leitelementen an. Weiter innen trifft man in Gruppen zusammenstehende Gefäße und Siebröhren in mehr

oder weniger ungeregelter Anordnung. Das sind die Leitelemente des Stranges n_i, die gegenüber denjenigen des Stranges n_a mehr Phloem und weniger Xylem aufweisen. Das Phloem fällt in erster Linie durch seine kleinen, eckigen Zellen auf. Es läßt sich auch schon bei schwacher Vergrößerung erkennen, da verschiedene dieser kleinen Zellen plasmaarm sind und ihr Inhalt daher ungefärbt erscheint. Diese Zellen sind die Siebröhren. Ihnen angeschlossen trifft man zumeist noch kleinere, sehr plasmareiche und daher fast schwarz gefärbte Zellen, die als Geleitzellen angesprochen werden müssen. Verfolgt man von hier den Leitstrang n_i weiter hinauf, so kann man folgende Beobachtungen machen: Die größeren Gruppen von Xylem und Phloem treten von der Nektargrube weg. Von ihnen spalten sich in Richtung der Grube kleinere Gruppen von Siebröhren ab. Diese nähern sich höher steigend dem Sekretionsgewebe und spalten sich weiter, je näher sie an dieses herantreten. Auch die innern, größern Leitbündel verlieren bald die verholzten Elemente. Die Verhältnisse werden in Abbildung 3 *g* dargestellt. Es sind nur noch Siebröhrengruppen, jedoch keine Tracheiden mehr zu sehen.

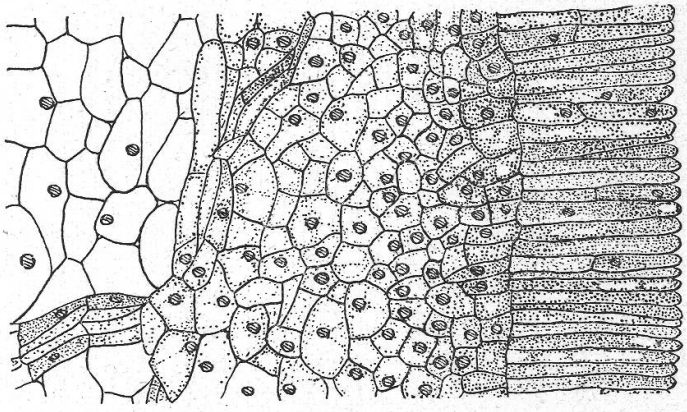

Abbildung 4
Ausschnitt aus dem Sekretionsgewebe von *Euphorbia pulcherrima*. Links (Siebröhrenenden), rechts (Palisadenepidermis). Vergr. 230mal

Auf der rechten Bildseite von Abbildung 4 liegt die Nektargrube. Eine palisadenförmige, plasmareiche Epidermis, die von einer dicken Cuticula bedeckt ist, grenzt die Nektargrube gegen die kleinen Sekretionszellen ab. Diese verlieren gegen innen ihren Plasmareichtum, werden großzelliger und gehen schließlich in das Grundgewebe über. In Abbildung 4 lassen sich links die letzten Enden von Siebröhren erkennen. Je mehr sich kleine Phloemgruppen dem Sekretionsgewebe nähern, desto stärker spalten sie sich auf, so daß schließlich nur noch Gruppen von ein bis drei Siebröhren anzutreffen sind. Diese gehen in Phloemparenchym über, und ein bis zwei Schnitte höher trifft man an diesen Stellen Grundgewebe an. Dieses Phloemparenchym liegt im Übergangsgewebe zwischen Parenchym und Sekretionsgewebe. Ein Vordringen der Leitparenchymzellen in das Sekretionsgewebe selber konnte ich nie finden. Einen ähnlichen Verlauf nehmen die Leitelemente des Stranges n_a', die sich von denjenigen des Stranges n_a gegen die Nektargrube hin

abspalten, während letztere gegen die Außenseite der Grubenwand ziehen. Es handelt sich bei den Leitelementen n_a' wieder um Phloemgruppen, die höchstens noch kurz nach ihrem Abzweigen vom Strang n_a von Xylem begleitet werden. Sie spalten sich analog zu den Siebröhrengruppen n_i auf, und ihre Enden sind wiederum längs des Sekretionsgewebes anzutreffen. Sie gehen jedoch höher hinauf als auf der Innenseite der Grube. Im Querschnitt durch das Nektarium bildet der Leitstrang n_a einen Bogen, an dessen freien Enden immer noch neue Tracheiden der Leitbündel I *a, b* und II *a, b* dazutreten. Die Verhältnisse zeigt Abbildung 3 *g*. Das Phloem dieses Leitstranges tritt gegenüber dem Xylem stark zurück. Der Leitstrang n_a zieht nach Abgabe des größten Teils seiner Siebröhren gegen den Leitstrang n_a' immer weiter von der Nektargrube weg. Er verliert bald jegliche Phloemelemente, was in Abbildung 3 *h* zum Ausdruck kommt. Er führt bis in den obersten Teil des äußern Nektarlappens, wo er schließlich zirka 100 μ unter der obersten Spitze endet.

c) Abutilon striatum

Porsch (1923) zählt *Euphorbia pulcherrima* zu den ornithophilen Pflanzen. Ich suchte daher weitere Versuchsobjekte unter diesen

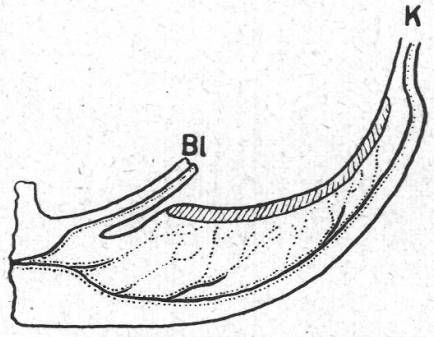

Abbildung 5
Schematischer Längsschnitt durch den Kelch von *Abutilon striatum*. *K* (Kelch), *Bl* (Blütenblatt), schraffiert (Drüsengewebe)

zu finden, da die Kolibris vermutlich nur sehr zuckerreichen Nektar sammeln. Wegen ihrer reichen Sekretion wählte ich dann die ebenfalls tropische und ornithophile *Abutilon striatum*.

Der Kelch ist auf seiner Innenseite mit einem behaarten Drüsengewebe ausgekleidet, das konzentrierten Zuckersaft ausscheidet. Im untern Teil des Kelches verlaufen stark entwickelte, phloemreiche Leitbündel. Sie ziehen tief unter dem Sekretionsgewebe durch und enden schließlich in den Kelchzipfeln. Auf der ganzen Strecke, auf der diese Leitbündel unter dem Sekretionsgewebe durchlaufen, zweigen von ihnen in Richtung des Drüsengewebes sehr zahlreiche Leitbündel ab. Diese weisen nur im ersten Abschnitt nach ihrer Abzweigung Xylemelemente auf. Sie spalten sich als reine Phloemstränge weiter auf, um schließlich als Phloemparenchymstränge zirka zwei bis drei Zellschichten unter den Sekretionshaaren zu enden. Das Gewebe zwischen diesen Strängen

weist viele Calciumoxalat-Kristalle auf. Das Sekretionsgewebe ist dem von *Euphorbia pulcherrima* sehr ähnlich. Es besteht ebenfalls aus kleinen Zellen, die fast ohne Interzellularen aneinander stoßen. Sie weisen jedoch gegenüber den Sekretionszellen von *Euphorbia pulcherrima*

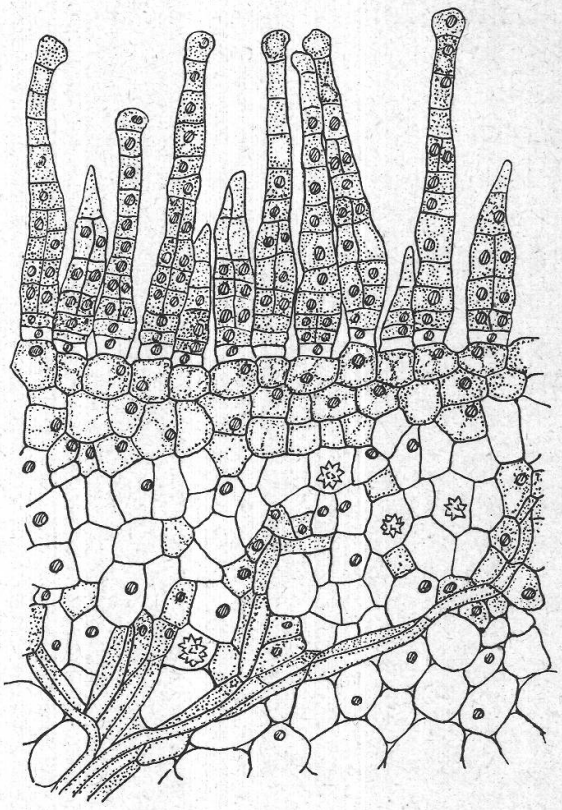

Abbildung 6
Ausschnitt aus dem Sekretionsgewebe von *Abutilon striatum*. Vergr. 230mal

etwas größere Vakuolen auf. Jede Zelle der Epidermis trägt ein zuerst zweizelliges, weiter außen einzellig werdendes Haar, das mit einem runden Köpfchen endet. Die Haarzellen sind sehr plasmareich und besitzen einen großen Kern. Nur die Zelle am Übergang zwischen Epidermis und Haar ist fast plasmafrei. Die Verhältnisse zeigt Abbildung 6.

d) Impatiens Roylei und Impatiens Holstii

Sehr interessante Objekte sind die Drüsen an den Blättern von *Impatiens*-Arten. Schon Dahlgren (1928) weist auf die zuckerreiche

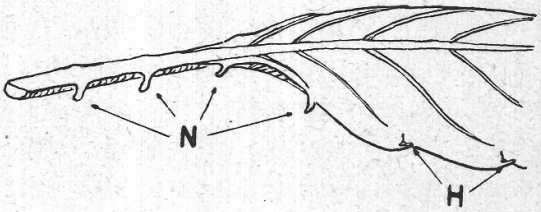

Abbildung 7
Teil eines Blattes von *Impatiens Holstii*. *N* (Nektarien), *H* (Hydathoden)

Nektarsekretion der am Blattstiel liegenden extrafloralen Nektarien hin, an denen oft stecknadelkopfgroße Zuckerklümpchen zu finden sind.

Bei *Impatiens Roylei* ist jedoch zwischen den ersten fünf bis sechs Drüsen vom Blattstiel aus gegenüber den darauffolgenden des Blattrandes kein wesentlicher Unterschied zu finden. Steht die Pflanze unter günstigen Guttationsbedingungen, so verraten die Wassertropfen auf den Blattzähnen, daß es sich bei den Drüsen der Blattspreite um Hydathoden handeln muß. Auch die anatomischen Verhältnisse haben das bestätigt. Das in die Drüse führende Leitbündel besteht fast nur aus Xylemelementen. Diese ziehen bis weit hinauf und sind in sehr kleine runde Zellen mit großen Interzellularen eingebettet. Zwischen diesen kleinen Zellen und der mit Wasserspalten reichlich versehenen Epidermis liegen größere, zwischen denen sich Hohlräume befinden. Abbildung 8 zeigt einen Querschnitt der sechsten Drüse. In der Mitte kann man vier

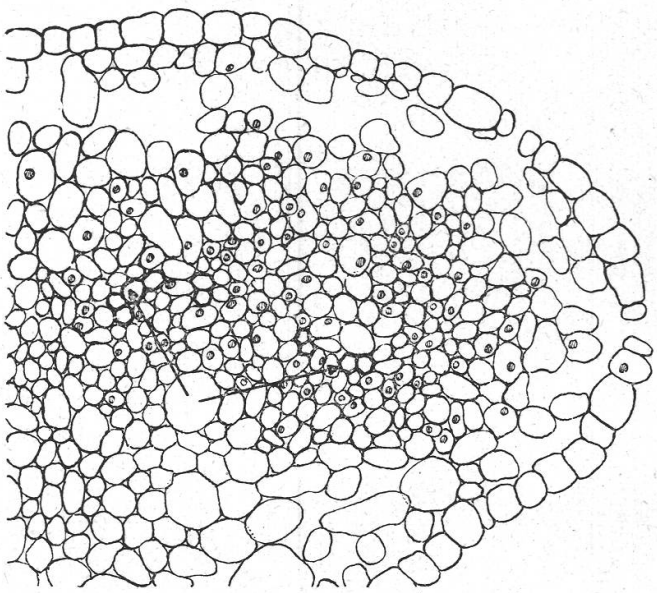

Abbildung 8
Querschnitt durch eine Hydathode des Blattrandes von *Impatiens Roylei*. Die Pfeile bezeichnen die Xylemelemente.
Vergr. 230mal

Xylemgruppen erkennen. Alle Zellen besitzen wenig Plasma. Es handelt sich also hier um eine Hydathode.

Im Frühjahr und Sommer und besonders an jungen Blättern scheiden die Drüsen des Blattstieles und die anschließenden zwei bis drei Drüsen der Lamina dickflüssigen Zuckersaft aus, so daß man in diesem Falle die Nektarien sofort von den Hydathoden des Blattes unterscheiden kann. Die Nektarien des Stengels sowie diejenigen des Blattstiels und der Lamina von *Impatiens Roylei* habe ich in Serienschnitten untersucht und fand bei allen das gleiche Bild. Abbildung 9 zeigt einen Ausschnitt aus der fünften Drüse von der Blattbasis aus gezählt, also aus dem letzten Fortsatz, der Zuckersaft ausscheidet. Das Leitbündel, das in der Mitte des Fortsatzes aufwärts zieht, verliert im obern Stück den xylematischen Anteil. Nur die Siebröhren führen weiter nach oben. Das eigentliche Sekretionsgewebe liegt etwas seitlich. Die in kleine Gruppen aufgespaltenen Siebröhren verlaufen auf der innern Seite dieses Ge-

webes, was auch in Abbildung 9 zu sehen ist, wo links vier Siebröhrengruppen gezeichnet sind. Immer wieder enden, von ihnen abzweigend, Phloemparenchymstränge in der Nähe des sezernierenden Gewebes. Zirka 100 μ unter der Spitze enden die letzten Siebröhren. Das Sekretionsgewebe ist kleinzellig und plasmareich wie bei *Euphorbia pulcherrima*. Die Epidermis der Ausscheidungsstelle jedoch läßt sich von der gewöhnlichen kaum unterscheiden.

Wie schon anfangs erwähnt, fand Dahlgren (1928) in der Nähe der Spitzen der Nektarien von *Impatiens Sultani* isolierte Tracheiden. Diese Feststellung konnte ich bei dieser auch von mir untersuchten Pflanze keineswegs bestätigt finden. Ich vermute jedoch, daß der Autor nicht Nektarien, also eine der vier bis fünf ersten Drüsen des

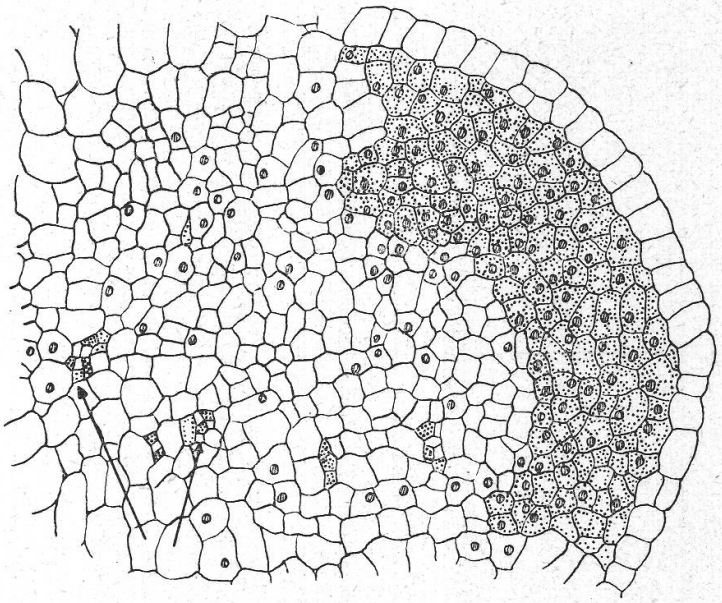

Abbildung 9
Querschnitt durch das 5. Nektarium des Blattes von *Impatiens Roylei* vom Stengel aus gezählt. Die Pfeile bezeichnen Phloemgruppen. Vergr. 230mal

Blattes, sondern Hydathoden, also Drüsen der Blattzähne, untersucht hat. Der Bau der Nektarien von *Impatiens Sultani* und die Versorgung mit Phloemsträngen ist ganz analog zu den Nektarien von *Impatiens Roylei*.

e) Fritillaria imperialis

Um eine eventuelle Beziehung zwischen Zuckergehalt des sezernierten Nektars und der Anatomie der zuführenden Leitbündel zu finden, untersuchte ich *Fritillaria imperialis*, die schon oft ihres reichlichen, aber zuckerarmen Sekretes wegen für physiologische Untersuchungen als Versuchsobjekt diente. Ihre großen Nektarien liegen am Grunde der Perigonblätter und stellen oben flache, gegen unten tiefer werdende, nach der Innenseite konkave Schalen dar. Vom Leitbündel des Perigonblattes zweigen im spitzen Winkel vier bis fünf Leitbündel gegen die Sekretionsgrube ab. Diese haben ein stark entwickeltes Xylem

und nur wenig Phloem. Von ihnen ziehen im stumpfen Winkel Xylemstränge gegen die Ausscheidungsstelle hin. Eines dieser letzten Enden von Tracheiden ist in Abbildung 11 zu sehen. Da diese fast senkrecht gegen die sezernierende Epidermis vorstoßen, sind sie in diesem Querschnitt durch das Nektarium längs getroffen. Viel seltener findet man

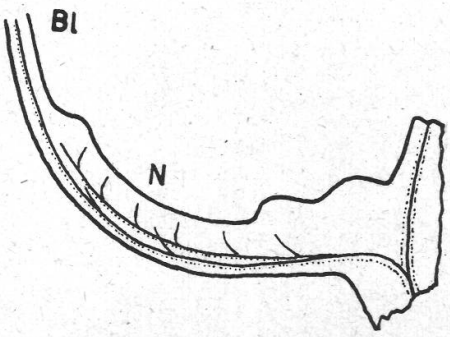

Abbildung 10
Schematischer Längsschnitt durch die Hälfte einer Blüte von *Fritillaria imperialis*.
N (Nektarium), *Bl* (Perigonblatt)

Phloemelemente in der Nähe der Ausscheidungsstelle. Die Siebröhren, die sich ebenfalls von den Leitbündeln gelöst haben, ziehen längs der Nektargrube höher hinauf und sind daher im Querschnitt durch das Ausscheidungsgewebe von Abbildung 11 *b* quer getroffen. Auch die Leitbündel des Perigonblattes geben hie und da Xylemstränge in Rich-

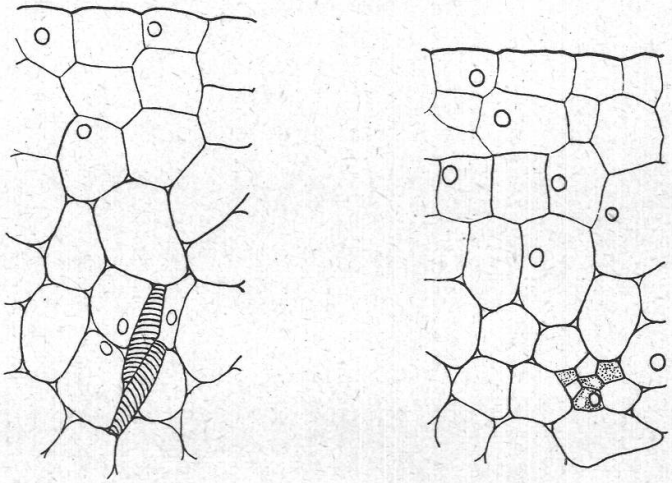

Abbildung 11
Ausschnitte aus zwei Querschnitten durch das Sekretionsgewebe von *Fritillaria imperialis*. Vergr. 170mal
a) mit Endigungen von Tracheiden
b) mit einer Gruppe von Siebröhren

tung der Nektargrube ab. Die Zellen des Ausscheidungsgewebes unterscheiden sich wenig von den gewöhnlichen Parenchymzellen, sie sind etwas kleiner und haben sehr dünne und zarte Zellwände. Die wulstigen Ränder, besonders in der untern Gegend der Sekretionsstelle, haben eher die für das Sekretionsgewebe der Nektarien typischen Zellen. Diese

sind dort kleiner und etwas plasmareicher und ohne Interzellularen dicht aneinander. Zwischen dem Wulstgewebe und den Leitbündeln des Sekretionsgewebes konnten zwei getrennt voneinander liegende Siebröhrengruppen festgestellt werden. Doch meist ziehen stark ausgebildete Xylemstränge der Leitbündel des Perigonblattes auch gegen den Wulst. Somit wird auch dieser Gewebeteil zur Hauptsache durch Wasserleitungselemente versorgt.

f) Ricinus communis

Die extrafloralen Nektarien von *Ricinus* liegen paarweise am Blattstiel, und zwar am Übergang desselben zur Lamina. Abbildung 12 zeigt

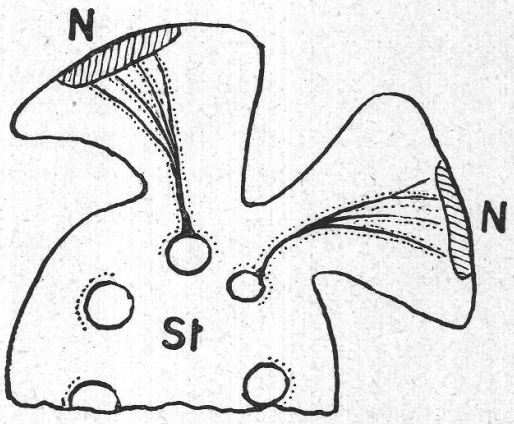

Abbildung 12
Schematischer Querschnitt durch Blattstiel mit Nektarien von *Ricinus communis*. *St* (Blattstiel), *N* (Nektarien)

einen Querschnitt durch den Blattstiel und die daran liegenden Nektarien. Nur selten werden größere Tropfen ausgeschieden, und auch der Zuckergehalt ist gering. Bringt man die Pflanze unter eine Glasglocke, so beginnen die Nektarien schon nach wenigen Stunden zu sezernieren, was sonst nur aktive Hydathoden zu tun pflegen.

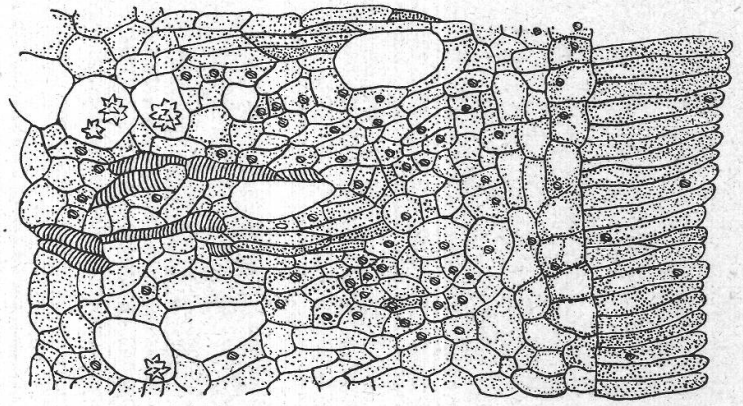

Abbildung 13
Ein Ausschnitt des Sekretionsgewebes von *Ricinus communis*. Oben ein Phloemparenchymstrang, in der Mitte sowohl Xylem wie auch Phloemparenchym. Vergr. 230mal

Die vom Blattstiel in die beiden Nektarien abzweigenden Leitbündel sind sehr mächtig. Das Xylem überwiegt gegenüber dem Phloem. Siebröhren lassen sich schon sehr bald nach der Abzweigung nicht mehr

erkennen, jedoch führen Phloemparenchymstränge bis einige Zellschichten unter die sezernierende Palisadenepidermis. Gleich weit reichen auch die stark ausgebildeten Xylemelemente. Zwischen den Leitelementen liegen kleine, plasmareiche Zellen ohne Interzellularräume, die stark an das Sekretionsgewebe von *Euphorbia pulcherrima* erinnern. Einzeln verstreut findet man einige große, plasmaarme Zellen, in denen meistens Calciumoxalat-Kristalle anzutreffen sind. Die Zellschichten unter der Palisadenepidermis unterscheiden sich von denjenigen von *Euphorbia pulcherrima* nur durch etwas weniger Plasma. Die Verhältnisse zeigt Abbildung 13. Das ist das einzige der von mir untersuchten Objekte, bei dem die Leitelemente bis recht tief in das Sekretionsgewebe, d. h. zwischen die kleinen plasmareichen Zellen, vorstoßen.

g) Ranunculus acer

Die schon anfangs erwähnte Streitfrage zwischen Arber und Mohr über die Leitbündel der Nektarien von *Ranunculus acer* bewegte mich dazu, auch dieses Objekt zu untersuchen.

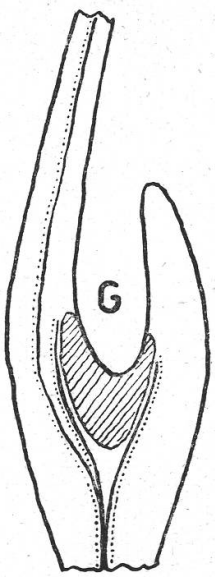

Abbildung 14
Schematischer Längsschnitt durch den untersten Teil des Honigblattes von *Ranunculus acer*. *G* (Nektargrube), schraffiert (Sekretionsgewebe)

Die Nektarien liegen am Grunde der Honigblätter in einer kleinen Grube eingebettet, wie es Abbildung 14 schematisch zeigt. Die Leitbündel, die gegen die Nektargrube aufwärts ziehen, verzweigen sich kurz vor dem Erreichen des Sekretionsgewebes. Von dort führen verschiedene Leitbündel gerade auf der Grenze zwischen Sekretionsgewebe und Parenchym in die Höhe. Bei allen diesen Leitbündeln sind Xylem und Phloem in gleich starker Ausbildung anzutreffen. Diese Leitbündel enden auf verschiedenen Höhen, immer aber gerade am Rande des Sekretionsgewebes, und zwar so, daß das Xylem gegen die Nektargrube, das Phloem von ihr weg liegt. Xylem und Siebröhren enden gleich-

zeitig, doch lassen sich die Phloemparenchymzellen einen Schnitt, also etwa 12 μ, höher noch feststellen. Bei diesem Objekt sind also Phloem und Xylem gleich stark ausgebildet und dringen gleich weit gegen die Nektargrube vor.

4. Diskussion

Ein recht übereinstimmendes Bild ergibt die Anatomie der Nektarien von *Euphorbia pulcherrima, Abutilon striatum* und *Impatiens Roylei.* Das Phloem reicht bis nahe an das Sekretionsgewebe heran und ist stark ausgebildet, daher muß durch dieses dem Nektarium der Zucker zugeführt werden. Auch das Sekretionsgewebe dieser Pflanzen weist einheitlichen Bau auf: Es besteht aus kleinen, dicht aneinander liegenden Zellen mit viel Plasma. (Vergleiche Abbildungen 4, 6, 9.) Es ist auffallend, daß bei allen diesen Pflanzen der Nektar einen hohen Zuckergehalt aufweist. Schon Pfeffer (1877) und später Linsbauer (1939) hatten darauf hingewiesen, daß man zwischen Nektarien, Hydathoden und Salzdrüsen keine scharfe Grenze ziehen kann, da z. B. Lepeschkin (1906) in der Ausscheidung der Hydathoden von *Lathyrus odoratus* und *Vicia sativa* organische Substanzen nachweisen konnte. Pfeffer verwendete daher für die Gesamtheit dieser Drüsen den Ausdruck Emissarien. Echte Hydathoden haben plasmaarme Zellen mit großen Interzellularräumen; die sezernierende Epidermis hat meist viele Spaltöffnungen aufzuweisen. An dieses Gewebe schließen sich Tracheiden an. Wenn man nun einen Querschnitt durch das Nektarium von *Fritillaria imperialis* betrachtet (Abbildung 11), so ist ein Vergleich mit dem Gewebe einer Hydathode naheliegend. Auch der geringe Zuckergehalt dieses « Nektariums » (im Mittel zirka 6 %) läßt darauf schließen, daß es sich eher um eine Hydathode handelt, deren Funktion aber offensichtlich mit der Zuckerausscheidung gekoppelt ist. Es ist daher zu vermuten, daß der Phloemsaft durch Wasser aus dem Xylem verdünnt wird und so zur Ausscheidung gelangt. Man muß also vorsichtig sein, wenn man die vielen physiologischen Untersuchungen über das Nektarium von *Fritillaria imperialis* in Beziehung bringen will zu den Nektarien im allgemeinen. Wie zu vermuten, gibt es nun mannigfaltige Übergänge zwischen Nektarien, die ausschließlich durch Phloem versorgt werden und solchen, bei denen das Xylem der zuführenden Leitelemente stark überwiegt. Ein solcher Übergang ist im Nektarium von *Ranunculus* verwirklicht, wo Xylem und Phloem in gleich starker Ausbildung sich gegen das Sekretionsgewebe hin erstrecken. Dieses Nektarium könnte mit dem von *Fritillaria* verglichen werden, nur daß hier der Zuckersaft aus dem Phloem eine schwächere Verdünnung erfährt. Bei *Ricinus,* wo das Xylem gegenüber dem Phloem etwas überwiegt, wäre es denkbar, daß die Drüse sowohl als Nektarium als auch als Hydathode funktioniert. Das zeigt schon der Umstand, daß

die Nektarien von *Ricinus* zu sezernieren beginnen, wenn man die Pflanze unter eine Glasglocke bringt, was sonst nur aktive Hydathoden kennzeichnet.

Es läßt sich eine gewisse Analogie feststellen zwischen der Anatomie der Trichterzellen, die dem Blattparenchym den Zucker entnehmen und ihn an die Siebröhren weitergeben, und den Sekretionszellen der Nektarien, die den Siebröhren den Zucker entnehmen und ihn gegen außen abgeben. Trichterzellen und Sekretionszellen sind klein, plasmareich, mit großen Kernen.

III. Physiologischer Teil

1. Färbungsversuche mit Fluoreszenzfarbstoffen an Euphorbia pulcherrima

Die Vitalfärbung war von jeher eine recht aufschlußreiche Methode und hat in neuerer Zeit durch die Fluoreszenzmikroskopie, besonders bei Fragen des Stoff- und Wassertransportes in der Pflanze, zahlreiche Probleme gelöst. Fluoreszenzfarbstoffe lassen sich im ultravioletten Licht schon in sehr geringer Konzentration leicht nachweisen. Sie sind deshalb, wie Strugger (1942) erwähnt, für die Vitalfärbung besonders geeignet, da sie in diesen geringen Konzentrationen keine schädigende Wirkung auf die Pflanzen ausüben. Schumacher (1933) und Strugger (1938/39) ist es gelungen, den Farbstofftransport in den Siebröhren nachzuweisen. Basierend auf diesen Vitalfärbungsversuchen sollte es möglich sein, die Zufuhr von Assimilaten zu sezernierenden Nektarien durch das Phloem zu verfolgen. In Vorversuchen mit *Impatiens* und *Ricinus* prüfte ich die Farbstoffe Rhodamin B, Uvitex RS und Thiochrom auf ihre Eignung. Ihre Färbungen erwiesen sich als weniger prägnant als jene von Kaliumfluoreszein und Berberinsulfat. Daher wurden diese Farbstoffe für die folgenden Versuche verwendet.

Schumacher (1933 und 1937) löste das Kaliumfluoreszein in einer Konzentration von 0,1 % in Gelatine und brachte es auf die Blattnerven, die an ihrer Unterseite zur Erleichterung der Stoffaufnahme leicht angeschabt wurden. Der Farbstoff diffundiert in das angrenzende Parenchym und gelangt schließlich ins Phloem, indem er nun in polarer Richtung zu wandern beginnt. In den folgenden Versuchen verwendete ich im Prinzip seine Methode.

a) Versuchsobjekt

Als Versuchsobjekt wurde die schon im anatomischen Teil untersuchte *Euphorbia pulcherrima* verwendet. Die tropische, aus Mexiko stammende Pflanze blüht als Kurztagspflanze um Weihnachten. In unsern Treibhäusern weist sie vielerlei Störungen der Blütenentfaltung auf, worauf schon Porsch (1923) hingewiesen hat. Bei den innern Blütenständen treten meist nur die männlichen Blüten aus den Cyathien,

und die weiblichen bleiben verkümmert, während es bei den äußern Cyathien oft umgekehrt ist, sofern diese überhaupt zur Blüte gelangen. Die ersten Versuche mußten auf die kurze Blütezeit an Weihnachten beschränkt bleiben. Später jedoch konnte durch tägliche 16stündige Verdunkelung die Pflanze nach $2^1/_2$ Monaten auch im Sommer zum Blühen gebracht werden. Durch Unterdrückung der Blütenbildung mit 16stündiger Belichtung im Winter und spätere Wiederverdunkelung konnte auch im Frühling über blühende Pflanzen verfügt werden. Die Blütenstände einer Scheinblüte sind im Kreise angeordnet und tragen bis auf den mittlern Blütenstand, bei dem das Nektarium meist fehlt, auf der Außenseite die becherförmige Honigdrüse. In der Palisadenepidermis des Nektariums konnten mit Rhodamin B und $FeCl_3$ Gerbstoffe nachgewiesen werden. Das Sekretionsgewebe ist reich an Chondriosomen, die, gefärbt mit Rhodamin B, im ultravioletten Licht gelb aufleuchten. In jungen grünen Nektarien ließ sich nur sehr wenig Stärke nachweisen. Sezernierende Nektarien jedoch enthielten besonders um

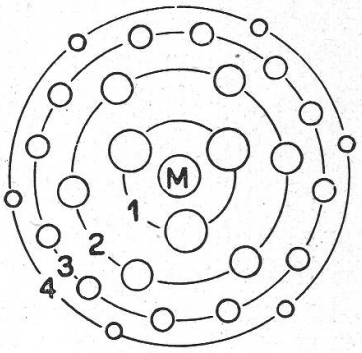

Abbildung 15
Schematische Anordnung der Blütenstände einer Scheinblüte von *Euphorbia pulcherrima*. Die kleinen Kreise bezeichnen die Cyathien

die Leitbündel herum sehr viel Stärke. Ein altes, nicht mehr funktionierendes, geschrumpftes Nektarium zeigte nur in der Umgebung des zuführenden Leitbündels recht tief unter der Nektargrube etwas Stärke.

Zuerst entfaltet der mittlere Blütenstand, in Abbildung 15 mit *M* bezeichnet, seine Blüten. Dann folgen in Abständen von zirka fünf Tagen die Cyathien der Kreise eins bis vier. Die Stadien, die ein Blütenstand des ersten Kreises während des Aufblühens durchläuft, habe ich folgendermaßen festgelegt:

Stadium 1: Nektarien klein, grün, mit zusammengepreßter Nektargrube.
Stadium 2: Nektarien größer.
Stadium 3: Nektargrube öffnet sich.
Stadium 4: Zirka ein halber Tag nach Stadium 3: Der Boden der Grube wird feucht vom ausgeschiedenen Nektar.
Stadium 5: Zirka ein Tag nach Stadium 4: Die Grube ist gefüllt mit dünnflüssigem Nektar. Der mittlere Blütenstand entfaltet seine ersten Blüten.

Stadium 6: Zirka ein Tag nach Stadium 5: Das Nektarium wird gelber. Die Grube öffnet sich mehr, der Tropfen wölbt sich über den Rand. Der mittlere Blütenstand hat alle Blüten entfaltet.

Stadium 7: Zirka ein Tag nach Stadium 6: Die Nektarien sind ganz gelb. Die Drüse ist wulstig, groß und prall. Der Nektar ist dickflüssiger, der Blütenstand entfaltet die ersten Blüten.

Stadium 8: Zirka zwei Tage nach Stadium 7: Der stark klebrige Nektartropfen hat überbordet. Der Blütenstand hatte alle ♂ Blüten entwickelt. Die Blütenstände des zweiten Kreises beginnen mit der Sekretion, treten also ins Stadium 4.

Stadium 9: Zirka vier Tage nach Stadium 8: Nektarien schrumpfen zusammen. Der Nektartropfen wird kleiner.

Stadium 10: Zirka vier Tage nach Stadium 9: Die Nektarien sind geschrumpft und trocken.

b) Färbung sezernierender Nektarien durch Einführung von Kaliumfluoreszein ins Phloem der Pflanze

Es handelt sich darum, Kaliumfluoreszein an irgendeiner Stelle in die Stoffleitung der Pflanze einzuführen und die Wanderung desselben bis hinauf zu den Nektarien zu verfolgen. Dies ist aber nur möglich, wenn man während längerer Zeit dem Phloem ständig neuen Farbstoff zuführt. Es stellte sich bald heraus, daß Gelatine in ihrer Konsistenz stark von der Temperatur abhängig ist und zu rasch austrocknet. Aus diesem Grunde wurde für die Vorversuche dreiprozentiger Agar als Farbstoffträger verwendet, welcher in seiner Konsistenz weniger schwankt und seinen gallertigen Zustand länger beibehält. In spätern Versuchen benützte ich die von Rouschal (1941) angewandte Dochtmethode, wobei ein mit Farbstoff getränkter Wattebausch die Rolle des Agars übernimmt. Die von Schumacher (1933 und 1937) verwendete Konzentration des Farbstoffes erwies sich für dessen Nachweis auf weitere Distanzen als zu gering. Darum wurde das Kaliumfluoreszein in einer Konzentration von 2 % verwendet. Bei der Dochtmethode wurde die Watte mit 0,5prozentiger, auf *p*H 6,8 gepufferter Farblösung getränkt.

Damit der Farbstoff besser aufgenommen werden kann, wurde die Epidermis mit einem Messer leicht abgeschabt. Durch einen zu tiefen Eingriff würde der Farbstoff in die Gefäße gelangen, was unter allen Umständen für die Untersuchung der Wanderung des Kaliumfluoreszeins in den Siebröhren vermieden werden muß. Außerdem tritt bei zu starker Verletzung so viel Milchsaft aus, daß die Wundstelle mit einer Kruste überdeckt wird, die das Eindringen des Farbstoffes erschwert. Werden aber nur die alleräußersten Zellschichten etwas ver-

letzt, dringt der Farbstoff zu langsam ein. Der Farbstoffnachschub erfolgt zuwenig intensiv, so daß keine guten Färbungen zustande kommen. Die Schwierigkeit beim Anritzen des Stengels ist der Hauptgrund für gelegentliche Versager bei meinen Versuchen.

Um die Wanderung des Farbstoffes festzustellen, verfertigte ich Handschnitte, welche, in Paraffinöl eingebettet, im ultravioletten Licht der großen Fluoreszenzeinrichtung « Lux UV » (Reichert) betrachtet wurden. Die Blütenstände mit den Nektarien wurden sowohl längs als auch quer geschnitten.

Beim ersten Versuch wurde ein den Farbstoff enthaltender Agarwürfel in ein kleines Porzellanschälchen gelegt und mit Hilfe von Leukoplast von unten her an die angeschabte Mittelrippe eines Blattes der Versuchspflanze angeheftet. Auf diese Art wurden fünf obere Blätter von Pflanzen kurz vor ihrem Sekretionsbeginn (im Stadium 3) behandelt und bei 25—30° in feuchtigkeitsgesättigter Luft gehalten. Nach 16 Stunden Färbedauer zeigte sich an Hand von Schnitten, daß der Farbstoff im Phloem der Blattstiele hinuntergewandert war und sich im Sproß sowohl aufwärts zur Scheinblüte als auch abwärts ausgebreitet

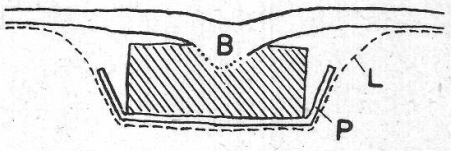

Abbildung 16
Versuchsanordnung: *B* (Blatt), *L* (Leukoplast), *P* (Porzellanschale), schraffiert (Farbstoffagar)

hatte. Das Phloem war grünlich-gelb angefärbt, der Farbe einer stark verdünnten wässerigen Lösung entsprechend. In anliegenden Geweben, die den Farbstoff zu speichern vermochten, leuchtete das Kaliumfluoreszein gelb. In einer Versuchsreihe von zwanzig auf diese Weise behandelten Pflanzen, die nach vier Tagen (im Stadium 7—8) untersucht wurden, zeigten Längsschnitte durch die Nektarien von vier Pflanzen im ultravioletten Licht folgendes Bild: Das Phloem des zuführenden Leitstranges zeigte die übliche grünliche Färbung, welche gegen das Nektarium hin immer schwächer wurde und im obersten Teil oft kaum noch sichtbar war. Das benachbarte Parenchym und das Sekretionsgewebe hatten das Kaliumfluoreszein stark gespeichert, so daß ein leuchtend gelber Bezirk, in Abbildung 17 schraffiert gezeichnet, zu erkennen war.

Der isoelektrische Punkt (IEP) der Siebröhren liegt bei einem im Verhältnis zum Siebröhrensaft tieferen *p*H-Wert. Der vermutlich in der Nähe des Neutralpunktes liegende *p*H-Wert des Assimilationsstromes bewirkt daher eine negative Aufladung der Siebröhren. Damit aber besitzen sie kein Speicherungsvermögen für den sauren Farbstoff. Falls eine Färbung auftritt, muß es sich um eine Imbibition handeln. Damit die beobachtete Speicherung des Kaliumfluoreszeins in den Sekretions-

und Parenchymzellen stattfinden kann, muß das Plasma dieser Zellen positiv aufgeladen werden. Der IEP dieser Zellen muß daher über dem *p*H-Wert des in die Zellen eingedrungenen Phloemsaftes und Farbstoffes liegen. Die Grenze der Färbung verläuft längs der zur Nektargrube abzweigenden Phloemstränge, während der xylemreiche Strang, der sich in den äußern Lappen hinaufzieht, ungefärbt bleibt. Das ist ein weiterer Beweis dafür, daß der Farbstoff durch das Phloem zum Nektarium gelangt ist. Die andern 16 Pflanzen wiesen schwächere bis gar keine Färbung auf. Der Grund liegt hauptsächlich in der Versuchsanordnung. Durch Farbstoffzufuhr aus den Blättern konnte eine einheitliche, durchgehende Färbung des Phloems im Stengel nicht erreicht werden, so daß

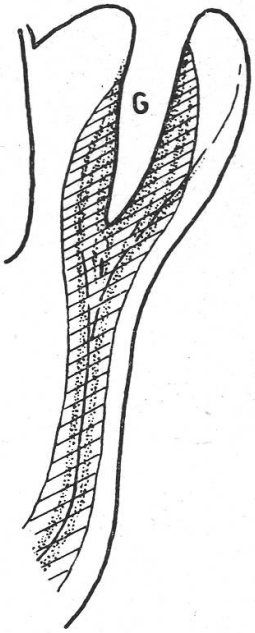

Abbildung 17
Längsschnitt durch das Nektarium von *Euphorbia pulcherrima*. Der schraffierte Bezirk zeigt den gefärbten Teil des Gewebes. *G* (Nektargrube)

ganze Leitstränge ungefärbt blieben. Das Leukoplast löste sich oft vom Blatt, wodurch der Farbstoffagar dem Blatt nicht mehr anlag und der Farbstoffnachschub unterbrochen wurde. Außerdem trocknete das kleine Würfelchen zu rasch aus. Es war also offensichtlich, daß man zu einer andern Versuchsanordnung greifen mußte, wenn man einheitliche Resultate erreichen wollte. So verwendete ich Rouschals Dochtmethode. Ein mit Farbstoff getränkter Wattebausch wird um die Wundstelle gelegt und mit dem freien Ende in ein den Farbstoff enthaltendes Gläschen getaucht, so daß ständig neuer Farbstoff nachgesogen wird. Es stellte sich heraus, daß auch bei dieser Versuchsanordnung der Farbstoff im Phloem lokalisiert wandert. Das Phloem war im ganzen Stengelquerschnitt gleichmäßig gefärbt. In diesen Versuchsreihen wurden 150 Pflanzen verwendet und zirka 450 Nektarien geschnitten und untersucht. Der Docht wurde 20 cm unter der Scheinblüte kurz vor Sekretionsbeginn (im Stadium 2 des ersten Blütenkreises) angesetzt. Nach drei bis fünf Tagen konnte man in allen Nektarien (Stadium 5—8) des

ersten Kreises die in Abbildung 17 gezeigte Färbung erkennen. Die Nektarien eines Kreises zeigten ausnahmslos die gleiche Färbung, während Pflanzen der gleichen Versuchsreihe kleinere Unterschiede in der Stärke der Färbung aufwiesen. Es kam vor, daß durchschnittlich auf zehn Pflanzen eine ungefärbte Nektarien zeigte, was vermuten läßt, daß hier der Stengel nicht vorsichtig genug angeritzt worden war, da in all diesen Fällen der Farbstoff nicht bis in die Blütenstandstiele vorgedrungen war. Wurden sezernierende Nektarien schon nach ein bis zwei Tagen untersucht, so fand man, daß der Farbstoff wohl ins Leitbündel des Nektariums, nicht aber bis zur Nektargrube vorgedrungen war. Nach einer Färbedauer von über sieben Tagen konnte ein deutliches Abklingen der intensiven Färbung festgestellt werden. Untersuchungen der noch

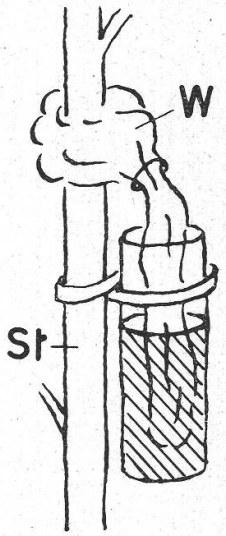

Abbildung 18
Versuchsanordnung: *St* (Stengel), *W* (Wattebausch), schraffiert (Farbstofflösung)

trockenen Nektarien (im Stadium 1) des Kreises 2 der gleichen Pflanze zu einem Zeitpunkt, in welchem die Nektarien des Kreises 1 (Stadium 7—8) eine starke Färbung aufwiesen, zeigten, daß diese nicht sezernierenden Nektarien ungefärbt blieben. An diesen Blütenständen konnte man die Blütenstiele stark angefärbt sehen, was bei sezernierenden Nektarien mit fast fertig gebildeten Blüten nicht der Fall war.

Wurde der Docht kurz vor Sekretionsbeginn des zweiten Blütenstandskreises (Kreis 1, Stadium 7; Kreis 2, Stadium 2) angesetzt, so überwog nach wiederum 2—4 Tagen meist die Färbung des zweiten Kreises diejenige des ersten in bezug auf Intensität und Vordringen gegen die Nektargrube.

Wurde schließlich der Docht angesetzt, wenn die Nektarien schon fertig sezerniert hatten und zu schrumpfen begannen (Stadium 9—10), so blieb der ganze Blütenstand ohne jede Spur von Farbstoff. Aus der Koppelung der Farbstoffzufuhr zu den Nektarien mit der Zuckerausscheidung geht hervor, daß der Farbstoff im gleichen Sinn wie der Zucker wandert. Da anderseits der Farbstoff auf seinem ganzen Weg

in den Siebröhren verfolgt werden konnte, scheint es, daß der Nektar in den Siebröhren der zuführenden Leitbündel ins Nektarium verbracht und dort ausgeschieden wurde. Im Nektar konnte der Farbstoff nicht nachgewiesen werden, was vermuten läßt, daß das Kaliumfluoreszein durch Speicherung im Plasma der Gewebe zurückgehalten und deshalb nicht sezerniert wird.

Um zu erreichen, daß der Farbstoff trotzdem mit dem Zuckersaft ausgeschieden würde, versuchte ich, die Nektarien mit Kaliumfluoreszein zu überschwemmen, so daß ein Überschuß des Farbstoffes zur Ausscheidung gelangen könnte. Zu diesem Zweck brachte ich den Docht gerade unter der Scheinblüte an und steigerte die Farbstoffkonzentration auf 1 : 100. Es zeigte sich aber sehr bald, daß die Nektarien ihre Sekretion einstellten, bevor Farbstoff ausgeschieden wurde. Die Zufuhr von so viel Farbstoff muß also eine Vergiftung des Sekretionsgewebes bewirken, so daß eine weitere Ausscheidung unterbleibt.

c) Färbung alter Nektarien durch Ersatz des Nektars durch Glucoselösung mit Kaliumfluoreszein

Um eine eventuelle Resorption des ausgeschiedenen Nektars durch alte, schrumpfende Nektarien zu erfassen, wurden ebenfalls Färbeversuche mit Kaliumfluoreszein vorgenommen. Ersetzt man den ausgeschiedenen Nektar durch 50prozentige Glucoselösung, die Kaliumfluoreszein in einer Konzentration von 1 : 500 enthält, so kann man folgende Feststellungen machen:

Wird weiterhin Zuckersaft ausgeschieden, was bei jungen Nektarien (Stadium 3—7) der Fall ist, so bleibt das Gewebe ungefärbt. Beginnt das Nektarium zu schrumpfen (Stadium 9—10), so nimmt das Sekretionsgewebe den Farbstoff auf. Von den 75 untersuchten Nektarien waren in einem von acht Fällen sogar die Phloemstränge des Nektarienleitbündel bis zum Blütenstandstiel angefärbt.

Wenn auch in diesen Versuchen keine eindeutige, abwärts gerichtete Bewegung des Farbstoffes im Phloem aller alten Nektarien gefunden worden ist, so zeigten doch einzelne Fälle, daß in alten Nektarien ein Farbstofftransport und ein damit verbundener Zuckerstrom abwärts erfolgen kann. Vermutlich ist dieser Abtransport des Zuckers aus den Nektarien weitgehend vom allgemeinen Zustand der Pflanze abhängig, so daß er zu sehr verschiedenen Zeitpunkten eintritt und somit nur in einzelnen Fällen erkannt werden kann.

d) Färbung sezernierender Nektarien durch Einstellen abgeschnittener Pflanzen in Berberinsulfatlösung

Stellt man eine *Euphorbia pulcherrima* in Berberinsulfatlösung ein, so kann man schon nach einer halben Stunde die Blattnerven im ultravioletten Licht gelb aufleuchten sehen. Querschnitte durch den Stengel

zeigen das strahlend hellgelbe Aufleuchten der Zellwände des Xylems, die dank ihres tiefliegenden IEP den Farbstoff zu speichern vermögen. Wird aber die Pflanze weiter in der Lösung belassen, so tritt erst nach zirka einem Tag auch eine Färbung der Stoffleitungsbahnen auf. Es war auffallend, daß der Farbstoff auf das Phloem lokalisiert blieb und nicht, wie das Kaliumfluoreszein, in das angrenzende Parenchym diffundierte.

Nach Strugger (1939) hat das Berberinsulfat, gelöst in einer Konzentration von 1 : 100 in destilliertem Wasser, ein *p*H von 2,75. Diese recht saure Lösung kann daher zunächst von den Siebröhren nicht gespeichert werden. Steigt aber die saure Berberinsulfatlösung mit dem Transpirationsstrom auf, so wird ihr *p*H vermutlich durch die Pufferwirkung der Pflanze gegen den Neutralpunkt hin verschoben. In mehr oder weniger neutralem Milieu gelangt der Farbstoff in den Blättern in den Kreislauf der Stoffleitung. Dadurch ist die Bedingung für die Berberinsulfat-Speicherung durch das Plasma der Siebröhren gegeben. Daß keine Speicherung in den Zellen des Nektargewebes stattfinden konnte, ist leicht einzusehen, da ja die Färbung mit Kaliumfluoreszein eine hohe Lage des IEP dieser Zellen ergeben hat. Aus dieser Erkenntnis heraus wurden die später erwähnten Dochtversuche mit gepufferten Lösungen durchgeführt, mit denen sich schon von Anfang an eine Färbung der Siebröhren zeigte. Die Gefäße hatten nach mehr als einem Tag Färbedauer nicht mehr die hellgelbe, sondern eine schmutziggelbe Farbe.

Euphorbien wurden in einer Distanz von zirka 10 cm von der Scheinblüte, deren Blütenstände am Aufblühen waren (Stadium 3—5), abgeschnitten und in Berberinsulfatlösung eingestellt. Die Temperatur schwankte während der Färbung zwischen 20° und 25°. Die Pflanzen wurden künstlich stark belichtet. Die Luftfeuchtigkeit war nahe am Sättigungspunkt. Nach $1^1/_2$ Tagen wurden die Blütenstände (Stadium 5—7) auf ihre Färbung geprüft. Es ergaben sich folgende Resultate: Die Leitbündel der Blütenstandstiele hatten die oben beschriebene Färbung des schmutziggelben Xylems und des orangegelben Phloems. Die Leitbündel der Nektarien zeigten meist eine verhältnismäßig schwache Färbung der Zellwände des Xylems. Im Phloem konnte man an verschiedenen Stellen die Siebröhren als kleine orangegelbe Punkte erkennen. Der Farbstoff konnte weder im Grundgewebe noch in den Sekretionszellen gesehen werden, da diese ja kein Speicherungsvermögen für das Berberinsulfat besitzen. Von zehn gefärbten Nektarienleitbündeln konnte man bei acht die Siebröhren auch dort deutlich gefärbt sehen, wo sich im Xylem keine Spur des Farbstoffes nachweisen ließ. Auch hier waren nur die Siebröhren sezernierender Nektarien angefärbt, während nicht sezernierende Nektarien im untersten Teil des Nektariumleitbündels eine Färbung des Xylems aufwiesen.

Ließ man abgeschnittene Pflanzen einige Zeit trocken stehen und stellte sie erst nach 10 Stunden in die Farblösung ein, so war nach weiteren 24 Stunden das Xylem bis in den äußersten Nektarlappen gefärbt und das ganze Nektargewebe von Farbstoff überschwemmt, unabhängig davon, ob das betreffende Nektarium sezernierte oder nicht. Erzeugt man also im Nektargewebe einen Wassermangel, so kann eine deutliche Farbstoffzufuhr durch das Xylem festgestellt werden, was unter normalen Bedingungen auch bei sezernierenden Nektarien nicht erfolgt. Die Färbung zeigt, daß sich das Wasser im ganzen Gewebe verteilt und nicht nur gegen die Ausscheidungsstelle geleitet wird.

e) Färbung sezernierender Nektarien durch Einführung von Berberinsulfat in das Phloem der Pflanze

In Analogie zu den Färbungen mit Kaliumfluoreszein wurden auch Berberinsulfat-Dochtversuche ausgeführt. Es zeigte sich dabei, daß die Phloemstränge sezernierender Nektarien allerdings nur selten bis nahe an das Sekretionsgewebe angefärbt wurden. Da das Berberinsulfat für die Pflanze viel giftiger ist als das Kaliumfluoreszein, setzte bald eine allgemeine Vergiftung der Pflanze ein, was sich auch auf die Sekretion ungünstig auswirkte. Demzufolge konnte der Farbstoff nicht sehr weit gegen die Ausscheidungsstelle vordringen. Das weniger schädliche Kaliumfluoreszein dagegen wanderte, in der gleichen Konzentration angewendet, bis in die sezernierende Palisadenepidermis, bevor eine schädigende Wirkung eintrat und damit die Ausscheidung eingestellt wurde.

f) Färbung des Nektars durch Einführung von Berberinsulfat in das Gewebe sezernierender Nektarien

Da das Berberinsulfat vom Plasma der Zellen nicht gespeichert wird, sollte es möglich sein, daß dieser Farbstoff, in unmittelbarer Nähe des Nektariums eingeführt, im Zuckersaft ausgeschieden würde.

Setzt man also das Berberinsulfat in einer Konzentration von 1:5000 mit Hilfe eines Wattebausches direkt an die abgeschabte Außenwand des Nektariums an, so wird weiterhin, zirka einen halben Tag lang, ungefärbter Nektar sezerniert. Entfernt man dieses Sekret, so läßt sich nach einem weitern Tag mit Hilfe eines spitzen Fließpapiers aus der Tiefe der Grube noch sehr wenig stark gelb fluoreszierender Nektar aufsaugen. Von dreißig so behandelten Nektarien blieben elf nach Absaugen der zuerst ausgeschiedenen Nektarmengen trocken, so daß das in die Grube gebrachte Fließpapier keine Färbung mehr zeigte. In den neunzehn andern Fällen konnte eine Ausscheidung des Berberinsulfates festgestellt werden.

Die Sekretion hört somit dann auf, wenn das ganze Gewebe mit Farbstoff überschwemmt und damit geschädigt ist. Die Pflanze vermag

jedoch kurz vor der totalen Vergiftung des Sekretionsgewebes noch sehr wenig gefärbten Nektar auszuscheiden. In geringerer Konzentration kann der Farbstoff nicht angewendet werden, da er sich dann im Nektar nicht mehr eindeutig nachweisen läßt.

2. Untersuchungen am Sekretionsgewebe von Euphorbia pulcherrima und Abutilon striatum

Das Vorhandensein eines speziell ausgebildeten Sekretionsgewebes bei den gestalteten Nektarien läßt vermuten, daß die durch das Phloem zugeführten Assimilate durch eine Drüsentätigkeit des Ausscheidungsgewebes nach außen befördert werden. Es besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß der Zucker durch einen Überdruck im Phloem nach außen gepreßt wird; allerdings wäre das eher bei den gestaltlosen Nektarien zu erwarten, die kein Ausscheidungsgewebe besitzen. Um einen Anhaltspunkt über die Art der Ausscheidung zu gewinnen, wurden die folgenden Versuche angestellt:

a) Plasmolyseversuche am Sekretionsgewebe

Um die Durchlässigkeit des Sekretionsgewebes für verschiedene Rohrzuckerkonzentrationen zu prüfen, wurden Plasmolyseversuche durchgeführt. Die Sekretionshaare von *Abutilon,* in welchen die Plasmolyse sehr gut beobachtet werden kann, zeigen in 10 % und 20 % keine, in 30 % Rohrzuckerlösung schwache Plasmolyseerscheinungen. Gewöhnliche Parenchymzellen des umliegenden Gewebes plasmolysieren in 30 % Rohrzuckerlösung stärker. Der ausgeschiedene Nektar der untersuchten Pflanzen enthielt im Mittel 25 % Zucker. Bei *Euphorbia pulcherrima* ist die Grenzplasmolyse-Konzentration von Rohrzucker für das Sekretionsgewebe nur wenig über 30 %. Auch hier plasmolysieren die Parenchymzellen stärker. Vansell (1940) hat Zuckerkonzentrationsmessungen am Nektar von *Euphorbia pulcherrima* gemacht und fand bei relativer Luftfeuchtigkeit von 99 %: 12,8 %, von 80—85 %: 28,5 % und von 70 %: 61,6 % Zucker im Nektar. Im Zellverband wäre das Sekretionsgewebe für mindestens 30 % Zuckerlösung durchlässig.

Es ist zu vermuten, daß der eben ausgeschiedene Nektar kaum mehr als 30 % Zucker aufweist und erst nachträglich an der Luft durch Verdunstung des Wassers eingedickt wird. Würde höher konzentrierter Nektar ausgeschieden, so müßte im Ausscheidungsgewebe eine aktive Konzentrierung des Zuckersaftes stattfinden.

b) Sekretion abgeschnittener Nektarien auf Rohrzuckerlösung

Aktive Hydathoden scheiden, aus dem Zellverband herausgeschnitten, auf einer Wasserfläche schwimmend, weiterhin Wasser aus. Wenn in den Nektarien der Zuckersaft durch Drüsentätigkeit des Sekretions-

gewebes ausgeschieden wird, wäre es möglich, daß auf Zuckerlösung schwimmende Stücke des Ausscheidungsgewebes die Lösung aufnehmen und nach oben absondern. Solche Versuche wurden an den Nektarien von *Euphorbia pulcherrima* und dem Kelchboden von *Abutilon* durchgeführt.

Das Sekretionsgewebe dieser Nektarien wurde durch Flächenschnitt sorgfältig vom umliegenden Gewebe abgetrennt und auf Rohrzuckerlösung von 0, 10, 20, 30, 40, 50 und 60 % schwimmen gelassen. Schon nach wenigen Minuten konnte man auf den Gewebestücken, die auf 0- bis 30 % Zuckerlösung schwammen, winzig kleine Tropfen bemerken. Diejenigen auf 40- und mehrprozentiger Zuckerlösung blieben trocken. Nach ein bis zwei Tagen hatten die Sekretionsgewebe auf Wasser am meisten Flüssigkeit, diejenigen auf 10 und 20 % Zuckerlösung weniger und die auf 30 % kaum mehr als die am Anfang sezernierten Tröpfchen ausgeschieden. Gewebestücke auf 40 % Zuckerlösung blieben trocken und unverändert, während diejenigen auf 50—60 % sich zusammengerollt hatten. Legte man ein Stück eines Sekretionsgewebes, das während eines Tages auf 40 % Rohrzuckerlösung gelassen wurde und daher nicht sezerniert hatte, auf Wasser, so begann es schon nach wenigen Minuten mit der Ausscheidung von winzigen Tröpfchen. Das Ausscheidungsgewebe der Nektarien von *Euphorbia pulcherrima* sezernierte etwas weniger als jenes von *Abutilon*. An sehr dünn geschnittenen Stellen begann die Sekretion rascher, dauerte aber weniger lang.

Wasser und verdünnte Zuckerlösungen werden am leichtesten ausgeschieden, was darauf schließen läßt, daß das Sekretionsgewebe bei Zufuhr von Zuckersaft aus dem Phloem nicht unter optimalen Bedingungen ausscheidet. Auf mehr als 30 % Rohrzuckerlösung unterbleibt die Ausscheidung. Das Sekretionsgewebe wird, auf so hoch konzentrierten Zuckerlösungen schwimmend, plasmolysiert und kann deshalb nicht mehr normal funktionieren.

3. Versuche mit Fritillaria imperialis

Als Gegensatz zu den Versuchen an Pflanzen, deren Nektarien hochkonzentrierten Zuckersaft ausscheiden, stellte ich auch einige Versuche mit *Fritillaria imperialis* an, deren Nektar durchschnittlich nur 5 % Zucker enthält.

a) Versuchsobjekt

Schon Beutler (1930) stellte fest, daß bei *Fritillaria imperialis* nachmittags der konzentrierteste Nektar von maximal 10 % ausgeschieden wird, was ich bestätigt fand. An regnerischen, kühlen Tagen konnte ich eine besonders starke Sekretion feststellen. An sonnigen Tagen wurde weniger Nektar abgesondert. Die Konzentrationsunterschiede sind meist gering und hauptsächlich vom Alter der Blüte abhängig. Zuerst wird

Nektar von zirka 2 bis 3 % Zucker (Tagesmittel) ausgeschieden. Später steigt die Konzentration, bis sie nach zirka zwei Tagen, wenn die Blüten ganz aufgegangen sind und die größten Nektarmengen ausscheiden, das Maximum von zirka 8 % erreicht. Später sinkt die Zuckerkonzentration langsam auf zirka 5 %, bis der Nektar plötzlich versiegt. Diesem Sekretionsrhythmus überlagern sich die kleinen tageszeitlichen Schwankungen im Zuckergehalt. Selbst der konzentrierteste Nektar von *Fritillaria* wird von den Bienen unberührt gelassen. Wie schon aus dem anatomischen Teil hervorgeht, gleichen die « Nektarien » von *Fritillaria* in ihrem Bau eher aktiven Hydathoden und unterscheiden sich daher von ausgesprochenen Nektarien, wie sie bei *Euphorbia pulcherrima* auftreten. Auch die zuckerarme, dafür sehr reichliche Sekretion, die an kühlen und feuchten Tagen gesteigert wird, läßt eher auf die Tätigkeit einer Wasserdrüse schließen. Die Ausscheidung ist in erster Linie vom Alter der Blüte abhängig und kann an alten, nicht mehr funktionierenden Nektarien auch durch Steigerung der Luftfeuchtigkeit nicht wieder in Gang gebracht werden, was diesen Drüsen andererseits wieder einen Charakterzug der Nektarien verleiht. Die Drüsen von *Fritillaria* haben also Nektarium- und Hydathodencharakter.

b) Über die Sekretion abgeschnittener Nektarien auf Zuckerlösung

Ruhland (1915) schnitt die Salzdrüsen der *Plumbaginaceen* von den Blättern ab und ließ sie auf Wasser wie auch auf Salzlösungen sezernieren. Er wies nach, daß keine wesentliche Konzentrierung der Salzlösungen bei der Ausscheidung stattfindet. Ähnliche Versuche wurden von mir mit abgeschnittenen Nektarien von *Fritillaria* gemacht, um zu sehen, ob die dargebotene Zuckerlösung oder das Wasser durch aktive Drüsentätigkeit ausgeschieden wird.

Die Nektarien wurden von den Blütenblättern abgetrennt und durch Flächenschnitte so behandelt, daß nur noch eine dünne Gewebeschicht unter der Ausscheidungsstelle zurückblieb. Diese uhrglasähnlichen Sekretionsdrüsen wurden sodann vorsichtig so auf die Zuckerlösung gelegt, daß sie mit der konkaven Ausscheidungsstelle nach oben wie Schiffchen schwammen. Die sezernierende Oberfläche wurde mit Fließpapier getrocknet. Schon eine Viertelstunde nach dem Auflegen konnte das Hervordringen winziger Tröpfchen beobachtet werden, und nach zirka 3 Stunden waren die meisten Nektarschälchen mit Sekret gefüllt. Die 36 Nektarien von sechs Blüten wurden so auf sechs verschiedene Zuckerlösungen gelegt, daß die Nektarien einer Blüte auf alle Zuckerlösungen verteilt waren. Damit wurden allfällige durch das Alter der Blüte bedingte Unterschiede in der Sekretionstätigkeit ausgeglichen. Nach einer bestimmten Zeit wurde der ausgeschiedene Saft der sechs Nektarien einer Zuckerlösung mit einer Kapillare abgesogen und der Gehalt an Zucker mit Hilfe des Hand-Zuckerrefraktometers von Zeiß

bestimmt. Auch der Zuckergehalt der Lösung wurde erneut bestimmt und das Mittel zwischen Anfangskonzentration und Endkonzentration der Lösung festgestellt. Nur in ganz seltenen Fällen wurde so viel Sekret ausgeschieden, daß von den gleichen sechs Nektarien zweimal die Konzentration gemessen werden konnte.

Der Zuckergehalt der ausgeschiedenen Tropfen von Nektarien, die auf Wasser schwammen, war nach drei Stunden zirka 2 %, nach zwölf Stunden 1,5 % und nach zwanzig Stunden 1,0 %. Nach zwanzig Stunden wurde die Sekretion bei allen diesen Versuchen vollständig eingestellt. Bei Zuckerkonzentrationen der Unterlage unter 4 % war der durch die Nektarien nach drei Stunden ausgeschiedene Zucker konzentrierter als der aufgenommene. Im Verlaufe der weiteren Sekretion dagegen glich sich der Zuckergehalt des Sekretes immer mehr jenem der Unterlage an. Am geringsten war der Konzentrationsunterschied zwischen angewandter Zuckerlösung und Sekret bei einer Lösung von zirka 5 % Zucker. Verschiedentlich wurde nach den ersten drei Stunden noch ein Konzentrationsunterschied von — 0,2 % bis + 0,2 % festgestellt, während nach 18 bis 20 Stunden die gleiche Konzentration in beiden Lösungen anzutreffen war. Steigerte man die Zuckerkonzentration der Unterlage weiter, so wies das anfänglich ausgeschiedene Sekret stets einen geringeren Zuckergehalt als die dargebotene Lösung auf. Doch auch hier konnte deutlich festgestellt werden, daß sich der Konzentrationsunterschied nach mehreren Stunden immer mehr ausglich. Selbst bei einer mittleren Konzentration von 8,6 % war nach 16 Stunden kein Unterschied zwischen der Konzentration der Unterlage und der des Sekretes zu bemerken. Bei einer Zuckerkonzentration über 10 % wurde nur noch so wenig ausgeschieden, daß eine Messung unmöglich wurde, und bei über 15 % Zuckergehalt der Unterlage hörte die Sekretion ganz auf. Diese Feststellung machte auch Ruhland (1915) an den *Plumbaginaceen*-Drüsen, die er ebenfalls auf Zucker schwimmen ließ. Ich untersuchte, ob sich die Sekretion bei Glucose, Fructose, Invertzucker oder Rohrzucker anders verhält und fand, daß die Nektarien auf Rohrzucker etwas mehr Sekret ausschieden als auf den anderen Lösungen.

Diese Versuche zeigen also, daß zuerst der noch im Nektarium vorhandene Zucker (durchschnittlich zirka 5 %), später aber die Zuckerlösung der Unterlage zur Ausscheidung gelangt. Daraus geht hervor, daß das Drüsengewebe, gleich wie bei aktiven Hydathoden, Wasser oder bis zu einem gewissen Prozentsatz Zuckerlösung aus der Pflanze aufnimmt und nach außen absondert. Auch hier scheint das Sekretionsgewebe Wasser am leichtesten auszuscheiden, da mit zunehmender Zuckerkonzentration der dargebotenen Lösung die Intensität der Sekretionstätigkeit abnimmt.

c) Über die Sekretionstätigkeit abgeschnittener und in Wasser gestellter Pflanzen und Blüten

Als nächstes galt es festzustellen, ob der Zucker schon in der Blüte vorhanden ist, oder ob er durch die Assimilation der Pflanze nachgeliefert wird.

Zu diesem Zweck wurden Zuckerkonzentrationsmessungen am ausgeschiedenen Nektar abgeschnittener und ins Wasser gestellter Blüten, sowie ganzer Pflanzen durchgeführt.

Die Konzentration wurde dann gemessen, wenn jede Pflanze der verschiedenen Versuchsreihen genügend Nektar für eine Messung gebildet hatte. Da durch den Tagesrhythmus der Sekretion ein beträchtlicher Fehler in die Messungen eingeht, konnten genauere Versuche als die vorliegenden nicht durchgeführt werden.

Blüten in voller Sekretion.

Abgeschnittene und eingestellte Pflanzen:				
Stunden	0	16	24	
Zuckergehalt des Nektars in % . .	9	7	6	
Abgeschnittene und eingestellte Blüten:				
Stunden	0	5	20	
Zuckergehalt des Nektars in % . .	9	5	4,5	
Abgeschnittene und «geschälte» Nektarien:				
Stunden	0	5	15	20
Zuckergehalt des Nektars in % . .	9	2,3	1,6	1,0

Bei den abgeschnittenen Pflanzen versiegte die Sekretion erst nach 40 Stunden, während die abgeschnittenen Blüten nach 24 Stunden, abgeschnittene Nektarien schon nach 20 Stunden die Sekretion einstellten.

Blüten, die eben erst mit der Sekretion begonnen haben:

Abgeschnittene und eingestellte Pflanzen:				
Stunden	0	8	16	
Zuckergehalt des Nektars in % . .	3,0	3,8	5,2	
Abgeschnittene und eingestellte Blüten:				
Stunden	0	5	15	20
Zuckergehalt des Nektars in % . .	3	2,2	3	1,8

Aus diesen Versuchen ist zu ersehen, daß die Zuckerkonzentration des Sekretes rascher abnimmt, wenn die Blüte von der Pflanze getrennt ist, also kein Zucker durch die Assimilation der Pflanze nachgeliefert werden kann. Begreiflicherweise nimmt die Zuckerkonzentration des Sekretes am raschesten ab, wenn isolierte Nektarien auf Wasser schwimmen, da nur noch der Zucker im Nektariengewebe zur Ausscheidung gelangt. Unter normalen Bedingungen scheiden junge Blüten anfangs wenig konzentrierten Nektar aus, der dann aber innert zwei Tagen eine

Konzentration von 8 % erreicht. Bei abgeschnittenen Blüten kann kaum mehr ein Konzentrationsanstieg festgestellt werden. Die eingestellte Pflanze jedoch vermag den Zuckergehalt im Nektar bis auf 5 % zu steigern. Daraus kann man schließen, daß der Zucker der Blüte im Moment ihrer Entfaltung aus der Pflanze zugeführt, dort durch das Wasser aus dem Xylem verdünnt und vom Drüsengewebe ausgeschieden wird.

d) Färbung abgeschnittener Nektarien

Da es sich in den vorhergehenden Versuchen erwiesen hatte, daß isolierte, auf Zuckerlösung schwimmende « Nektarien » sezernieren, sollte es möglich sein, sie auch ihnen gebotene Farblösung ausscheiden zu lassen. Solche Versuche wurden von andern Autoren an aktiven Hydathoden schon oft, aber erfolglos durchgeführt.

Die Nektarien wurden auf gleiche Weise behandelt wie im Abschnitt *a* und auf gefärbtes Wasser gelegt. Ich verwendete nach einigen Vorversuchen Methylenblau und Kaliumfluoreszein in einer Verdünnung von 1 : 1000. Schon nach sehr kurzer Zeit färbte sich der weiße Grund der Nektarien. Nach 15 Stunden waren die Nektarbecher mit einem von Auge ungefärbt erscheinenden Sekret gefüllt. Der Zuckergehalt betrug im Durchschnitt 1,5 %. Auf Fließpapier hinterließ das Sekret jedoch einen deutlichen Farbstoffring. Das Sekret der mit Kaliumfluoreszein gefärbten Nektarien leuchtete im ultravioletten Licht deutlich gelbgrün, doch ist der Farbstoff ohne Zweifel bei der Ausscheidung sehr stark verdünnt worden.

Diese Versuche zeigen, daß auch Farblösung durch die darauf schwimmenden Nektarien ausgeschieden wird. Die Verdünnung ist vermutlich auf eine Speicherung des Farbstoffes im pflanzlichen Gewebe zurückzuführen.

e) Färbung an abgeschnittenen Blüten

Durch Einstellen der Blüten in Farblösung sollte es gelingen, dieselbe durch den Transpirationsstrom in so reichlicher Menge in die ganze Blüte zu bringen, daß auch hier der Farbstoff durch die « Nektarien » zur Ausscheidung gelangen würde.

Abgeschnittene Blüten wurden in verschiedene Farblösungen eingestellt. Die durchschnittliche Zuckerkonzentration des ausgeschiedenen Sekretes betrug nach 15 Stunden 5 %.

Bei der Färbung mit Kaliumfluoreszein färbten sich die Nektarien schon nach einer Stunde ganz gelb. Es wurde aber sowohl bei der Farbstoffkonzentration von 1 : 100 als auch 1 : 1000 kein Sekret ausgeschieden. Bei Blüten, die in einer Methylenblaulösung von 1 : 100 eingestellt waren, konnte man nach 15 Stunden eine sehr reichliche Ausscheidung feststellen. Der von Auge ungefärbt scheinende Nektar zeigte auf Fließ-

papier einen blauen Ring. Verwendete man Methylenblau in einer Konzentration von 1 : 1000, so konnte man keine Färbung des ausgeschiedenen Saftes bemerken.

Das Kaliumfluoreszein scheint, in größerer Menge durch den Transpirationsstrom in die Blüte verbracht, gewisse Vergiftungserscheinungen hervorzurufen, welche die Sekretion zum Stillstand bringen. Die Schädigung kann nicht ausschließlich das Sekretionsgewebe betroffen haben, da sonst direkt auf Kaliumfluoreszein von einer Konzentration 1 : 1000 schwimmende Nektarien auch nicht sezerniert hätten. Die ganze Blüte muß vergiftet worden sein. Somit hat nicht nur das Sekretionsgewebe, sondern auch der Zustand der ganzen Blüte Einfluß auf die Nektarausscheidung.

IV. Schlußbetrachtung

Nach diesen Untersuchungen kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß der Nektar von *Euphorbia pulcherrima* aus dem zuführenden Phloem ins Nektarium gelangt. Da bei dieser Pflanze sowie bei *Abutilon* und *Impatiens* kein Xylem zur Ausscheidungsstelle führt, wird hier vermutlich reiner Phloemsaft sezerniert. Auf Grund der Versuche erfolgt die Ausscheidung wahrscheinlich durch die Tätigkeit des Sekretionsgewebes. Bei *Fritillaria* wird nur wenig Zuckersaft durch die spärlichen Siebröhren dem Nektarium zugeführt und dort durch das intensiv arbeitende Sekretionsgewebe, zusammen mit viel Wasser aus dem reichlich vorhandenen Xylem, ausgeschieden. Daher sezernieren diese Nektarien reichlichen, zuckerarmen Nektar. Anatomisch ist dieses Nektarium mit einer Hydathode zu vergleichen, während ihm physiologisch eher der Charakter eines Nektariums zukommt, da die Sekretion in erster Linie an die Blütezeit gebunden ist. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei *Ranunculus* liegen. Bei *Ricinus* sind jedoch die Drüsen physiologisch Nektarien und Hydathoden zugleich, da sie nicht nur bei Wachstumsabschluß des Blattes sezernieren, sondern auch an ausgewachsenen Blättern durch Steigerung der Luftfeuchtigkeit zur Ausscheidung angeregt werden können.

V. Zusammenfassung

1. Die Versorgung der untersuchten Nektarien erfolgt:
   a) Bei Nektarien, die hochkonzentrierten Zuckersaft ausscheiden:
   ausschließlich durch Phloem bei *Euphorbia pulcherrima* (Cyathium)
   ausschließlich durch Phloem bei *Abutilon striatum* (Kelch)
   ausschließlich durch Phloem bei *Impatiens* (Blattstiel);

b) bei Nektarien, die einen geringen Zuckergehalt im Nektar aufweisen:
durch Phloem und Xylem bei *Ranunculus acer* (Honigblatt)
durch Phloem und Xylem bei *Ricinus communis* (Blatt)
vorwiegend durch Xylem bei *Fritillaria imperialis* (Perigon).

2. Bringt man Kaliumfluoreszein (nach der Gelatinemethode von Schumacher [1933/37] oder der Dochtmethode von Rouschal [1941]) ins Phloem von *Euphorbia pulcherimma,* so wandert dieses Fluorochrom über beträchtliche Abstände in sezernierende Nektarien ein. Nicht sezernierende Nektarien bleiben ungefärbt. Der Transport des Farbstoffes durch das Phloem scheint also an die Wanderung des Zuckers gebunden zu sein. Somit stellt Nektar den durch die zuführenden Phloemstränge ins Nektarium geleiteten und dort ausgeschiedenen Zuckersaft dar.
3. Ersetzt man den ausgeschiedenen Nektar durch Glucoselösung mit Kaliumfluoreszein, so bleibt bei jungen sezernierenden Nektarien das Sekretionsgewebe ungefärbt, alte schrumpfende Nektarien nehmen dagegen den Farbstoff auf. Es besteht also die Möglichkeit einer nachträglichen Resorption des ausgeschiedenen Nektars.
4. Führt man das schädliche, vom Plasma aber nicht gespeicherte Berberinsulfat direkt ins Nektargewebe ein, so wird kurz vor der totalen Vergiftung des Sekretionsgewebes eine kleine Menge fluoreszierender Nektar ausgeschieden.
5. Durch Flächenschnitt abgetrennte Sekretionsgewebe von *Euphorbia pulcherrima* und *Abutilon striatum* sezernieren auf 0 bis 30 % Rohrzuckerlösung schwimmend mit zunehmender Zuckerkonzentration immer schwächer. Auf über 30 % Zuckerlösungen wird die Ausscheidung unterdrückt; das Sekretionsgewebe wird durch solche Lösungen plasmolysiert und stellt seine Tätigkeit ein.
6. Abgeschnittene *Fritillaria*-Nektarien scheiden auf 0 bis 10 % Zukkerlösung schwimmend beträchtliche Mengen der dargebotenen Flüssigkeit aus. Auf Lösungen mit mehr als 15 % Zuckergehalt findet keine Sekretion statt. Der Zuckergehalt des ausgeschiedenen Nektars überstieg 10 % nie. Auch geringe Farbstoffmengen wurden von schwimmenden Nektarien ausgeschieden. Der Zuckernachschub zur Blüte erfolgt aus dem grünen Teil der Pflanze, was durch Versuche an abgeschnittenen Blüten und Pflanzen bewiesen werden konnte.

Literaturverzeichnis

Arber, A., 1936. Studies in flower structure. On the vascular supply to the Nectary in *Ranunculus*. Ann. Bot. Lond. **50.**

Aufrecht, S., 1891. Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien. Inaugural-Diss., Universität Zürich.

Beutler, R., 1930. Biolog.-chem. Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. Z. vgl. Physiol. **12.**

Boëtius, J., 1948. Nektarabsonderung einiger Blütenpflanzen. Beih. Schweiz. Bienen-Ztg. **2,** 17.

Dahlgren, O., 1928. Über die Zuckerabscheidung der Blätter von *Impatiens Sultani.* Bot. Notiser.

Daumann, E., 1935. Systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris.* Beih. Bot. Zbl. II, **53.**

Frey-Wyßling, A., 1933. Über die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis.* Ber. Schweiz. Bot. Ges. **42,** 1.

Harber, J., 1925. Anatomy and morphology of the flower of *Euphorbia.* Ann. Bot. Lond. **39.**

Lepeschkin, W., 1906. Zur Erkenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. Beih. Bot. Zbl. I, **19.**

Linsbauer, K., 1939. Handbuch der Pflanzenanatomie IV, 1, Graz.

Mohr, B., zit. Linsbauer, K., 1939. Handbuch der Pflanzenanatomie **IV,** 1.

Pekarek, J., 1929. Vitalfärbung von Nektarien. Kolloidchem. Beih./Bd. **XXVIII,** Hefte 7—10.

Pfeffer, W., 1877. Osmotische Untersuchungen. Leipzig.

Porsch, O., 1923. Blütenstände als Vogelblumen. Öst. Bot. Z., Nrn. 6—8.

Radtke, F., 1926. Anatomische und physiologische Untersuchungen an Blütennektarien. Planta **1,** 1.

Rouschal, E., 1941. Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora **135.**

Ruhland, W., 1915. Untersuchungen über die Hautdrüsen der *Plumbaginaceen.* Jb. wiss. Bot. **55.**

Schumacher, W., 1933. Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Jb. wiss. Bot., Bd. **LXXVII,** Heft 5.

— 1937. Weitere Untersuchungen über die Wanderung von Farbstoffen in den Siebröhren. Jb. wiss. Bot., Bd. **LXXXV,** Heft 3.

Stadler, S., 1886. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten. Inaugural-Diss., Berlin.

Stone, E., 1892. The chemical composition of the nectar of *Poinsettia.* Bot. Gaz. Chicago.

Strugger, S., 1938. Die luminiszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. Flora 33.

— 1938. Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über Speicherung und Wanderung des Fluoreszeinkaliums in pflanzlichen Geweben. Flora **32.**

— 1939. Die luminiszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. Biol. Zbl., Bd. **59,** Hefte 5/6, 7/8.

— 1939. Studien über den Transpirationsstrom im Blatt von *Secale cereale* und *Triticum vulgare. Z.* Bot., Bd. **35.**

— 1942. Die Fluoreszenzmikroskopie im Dienste der biologischen Forschung. Forsch. Fortschr. dtsch. Wiss. **18,** Nr. 33/34.

Vansell, G., 1940. Nectar secretion in *Poinsettia blossoms.* Journ. Econ. Entom., Vol. 33.

— 1942. Orange nectar and pollen in relation to the activity. J. econ. Ent., Vol. **35.**

Zimmermann, J. G., 1932. Über die extrafloralen Nektarien der *Angiospermen.* Inaugural-Diss., Beih. Bot. Zbl. **49.**