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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 65 (1955)

Artikel: Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien

Autor: Frei, Eva

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-45980

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: 04.12.2025

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

Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien

Von *Eva Frei*

(Aus dem Institut für Allgemeine Botanik
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich)

Eingegangen am 4. November 1954

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Vorwort	60
II. Die Nektarien und ihre Sekretion	61
1. Allgemeines	61
2. Die Nektarsekretion als physiologischer Prozeß	61
3. Die anatomische Beziehung zwischen Nektarium und Leitgewebesystem der Pflanze (bisherige Untersuchungen)	62
III. Problemstellung	63
IV. Eigene Untersuchungen	63
1. Auswahl des Materials	63
2. Methode	64
3. Resultate	64
a) Saliciflorae und *Querciflorae*	64
b) Rhoeadales und *Parietales*	67
c) Rosiflorae	71
d) Tricoccae, Columniferae und *Gruinales*	78
e) Terebinthales	81
f) Celastrales und *Rhamnales*	84
g) Umbelliflorae	85
h) Bicornes	89
i) Ligustrales und *Contortae*	90
k) Tubiflorae	92
l) Rubiales	96
m) Synandrae	97
V. Diskussion	101
VI. Zusammenfassung	109
VII. Literaturverzeichnis	110
Anhang: Zusammenstellung des untersuchten Materials	111

I. Vorwort

Die Nektarien und das Phänomen ihrer Sekretion gaben schon zu vielen Untersuchungen und theoretischen Deutungen Anlaß. Die bisherigen Arbeiten über Nektarien aus unserem Institut hatten in erster Linie das Ziel, eine physiologische Erklärungsweise für die Nektar-

sekretion zu finden (Frey-Wyssling [1933 und 1935]) und auf experimentellem Wege die Herkunft des Nektars abzuklären (Agthe [1951], Zimmermann [1953]). Im Anschluß daran befaßt sich die vorliegende Arbeit mit der anatomischen Grundlage der Sekretion, mit dem Zusammenhang zwischen Nektarium und Leitgewebesystem der Pflanze.

II. Die Nektarien und ihre Sekretion

1. Allgemeines

Nektarien als Drüsen, die einen zuckerhaltigen Saft sezernieren, treten im Bereiche der Angiospermen recht häufig in Erscheinung. Sie finden sich an besonderen Stellen der Blatt- oder Sproßoberfläche (extraflorale Nektarien) und vor allem und in vielen Fällen oft ausschließlich als Bestandteil der Blüte (florale Nektarien). Sekretionsorgane auf der Außenseite der Kelchblätter werden noch zu den extrafloralen Nektarien gerechnet. Die vorliegende Arbeit befaßt sich ausschließlich mit den im Bestäubungsbezirk der Blüte gelegenen Honigdrüsen.

2. Die Nektarsekretion als physiologischer Prozeß

Die Nektarsekretion der Blütennektarien ist als Nahrungsquelle für Insekten von so auffallender biologischer Bedeutung, daß es nicht wundern kann, wenn vorerst einer physiologischen Erklärungsweise der Zuckerausscheidung wenig Beachtung geschenkt wurde. Immerhin stellte schon Goebel (1882) die Frage, ob wohl die Sekretion der Blütennektarien nicht in erster Linie als Ausdruck gewisser Stoffwechselvorgänge in der Pflanze zu gelten habe. Wolff (1924) fand auf Grund von Versuchen, daß die Sekretion ursprünglich nicht zum Zwecke der Bestäubung auftritt. Der Autor nahm an, daß die floralen Nektarien die überschüssigen Nährstoffe während des starken Zustromes von Assimilaten zur Zeit der Blütenentfaltung auszuscheiden haben. Ewert (1932) charakterisierte im gleichen Sinne die Blütennektarien als *Saftventile* der Pflanzen. Auf den Ausbau der Blüte folgt eine Stockung im Wachstum, nicht aber in der Saftzufuhr. Durch die vorübergehende Stauung des Assimilationsstromes kommt die Sekretion zustande. Daß diese Überlegungen richtig sind, geht aus der Arbeit von Frey-Wyssling (1933) über die Sekretion von extrafloralen Nektarien hervor. Auch bei extrafloralen Nektarien fällt die Sekretion stets mit dem Wachstumsabschluß der drüsentragenden Organe zusammen. Agthe (1951) und Zimmermann (1953) bewiesen durch Versuche mit *Euphorbia pulcherrima,* daß die Nektarien tatsächlich als Saftventile angesprochen werden dürfen. Besonders Zimmermann vermochte deutlich zu zeigen, daß mit dem Xylem physiologisch keine, mit dem Phloem eine sehr

ausgeprägte Verbindung zum Nektarium besteht: Der Nektar stellt nichts anderes dar als Phloemsaft (Frey-Wyssling und Agthe [1950]).

3. Die anatomische Beziehung zwischen Nektarien und Leitgewebesystem der Pflanze (bisherige Untersuchungen)

Die Bildungsstoffe des Nektars stammen aus entfernteren Pflanzenteilen. Für die extrafloralen Nektarien von *Prunus avium* bewies Haupt (1902) die Stoffzufuhr aus dem Sproß und die Unabhängigkeit der Sekretion von der Assimilation der jungen Blätter. Nach Czarnowski (1952) werden hingegen die floralen Nektarien von *Tilia petiolaris* zum Teil, diejenigen von *Echium vulgare* ausschließlich durch die assimilierenden Organe der Umgebung versorgt. Die Nektarien müssen in jedem Fall an das Leitgewebesystem der Pflanze angeschlossen sein.

Da durch die Sekretionsorgane überflüssiger Bildungssaft ausgeschieden wird, interessiert vor allem die anatomische Verbindung des Drüsengewebes mit dem Phloem, das die Bildungsstoffe transportiert. Agthe (1951) konnte bei *Euphorbia pulcherrima* eine ausgesprochene Innervierung der extrafloralen Nektarien mit Phloem nachweisen. Die Art der Innervierung steht also in voller Übereinstimmung mit den Resultaten der physiologischen Versuche an derselben Pflanze. Dieses Beispiel läßt den Schluß zu, daß auch auf umgekehrtem Wege, durch Abklärung der Innervierung, nicht nur mittels physiologischer Versuche, die Natur des Nektars abgeklärt werden kann. Sollte die Phloemversorgung der Nektarien von allgemeiner Verbreitung sein, so wäre damit die Saftventiltheorie weitgehend gestützt.

Nur einige wenige Arbeiten existieren, die über die genauen anatomischen Verhältnisse der nektarieneigenen Leitbündel Aufschluß geben. Meistens wurden sie im Hinblick auf die Phylogenie der floralen Nektarien unternommen. Nach Stadler (1886) wird das Nektarium von *Saxifraga Aizoon* durch Phloem versorgt, nach Boehmker (1917) ebenfalls die Drüsen von *Gloxinia* und *Cucumis*. Mohr (1939) fand bei *Ranunculus acer,* daß Phloem und Xylem in gleichem Ausmaße an der Drüseninnervierung beteiligt sind.

Im Nektarium von *Fritillaria imperialis* ist sogar nach Agthe (1951) das Xylem vorherrschend. In den meisten übrigen Untersuchungen wird nur die Gegenwart einer Leitbündelversorgung angegeben, ohne diese näher zu beschreiben.

Immerhin geht aus diesen Arbeiten deutlich hervor, daß die floralen Nektarien häufig durch parenchymatische unverholzte Leitelemente innerviert werden. So beobachtete Bonnier (1879) bei Vertretern der *Leguminosae* und *Umbelliferae,* «que les nectaires sont munis de faisceaux vasculaires peu différenciés». Fisher (1928) bezeichnete das Leitgewebe in den Nektarien von *Salix* als «suggestive tissue», als Andeutung

verschwundener Leitbündel. Der Begriff «suggestive tissue» erwies sich in der Folge als brauchbar, um damit insbesondere die Innervierung von Nektarien aus der Reihe der *Rhoeadales* zu charakterisieren. Nach Radtke (1926) bestehen die Leitbündel in den Drüsen von *Fuchsia* ausschließlich aus langgestreckten leitparenchymatischen Elementen. Auch Feldhofen (1933) stellte nach der Untersuchung von verschiedenen Blütennektarien fest, daß vollkommene Leitbündel zwar nie direkt ins Sekretionsgewebe hineinlaufen, zumeist aber direkt unter diesem noch im Grundparenchym sich stark verästeln und mit ihren xylemparenchymatischen Ausstrahlungen erst im Drüsengewebe fortgesetzt werden. Nach Moore (1940) werden die Nektarien von *Phaseolus* durch embryonales Leitgewebe («provascular strands») versorgt.

Wir stellen zusammenfassend fest, daß die bisherigen Arbeiten ein nur unvollständiges und undeutliches Bild von der Nektarinnervierung zu geben vermögen. Die Verhältnisse bedürfen einer allgemeinen Abklärung. Daraus ergibt sich die Problemstellung der vorliegenden Arbeit.

III. Problemstellung

Durch anatomische Untersuchung einer möglichst großen und vielseitigen Auswahl von Blütennektarien soll die Leitbündelversorgung des Sekretionsgewebes im Detail studiert und insbesondere das gegenseitige Verhältnis von Phloem und Xylem im Bereiche der Drüsen abgeklärt werden. Eine vorgängige kurze Beschreibung von Lage und Morphologie der verschiedenen Nektarien ist dabei nicht zu umgehen. Die widersprechenden und unbestimmten Angaben der Literatur über die Art der Drüseninnervierung sollen soweit als möglich abgeklärt werden.

IV. Eigene Untersuchungen

1. Auswahl des Materials

Naturgemäß steht eine verwirrende Fülle von Blütenmaterial für die Untersuchung floraler Nektarien zur Verfügung. Um nicht allzu wahllos eine Auslese zu treffen, stellte ich mir die Aufgabe, einige unserer gewöhnlichsten einheimischen Bienenpflanzen zu studieren. Durch die Pollenanalyse lassen sich die Herkunft der Blütenhonige und damit die vorherrschenden Trachtpflanzen genau bestimmen (Schweiz. Honigstatistik 1946; Maurizio [1949]; persönliche Hinweise von Fräulein Dr. Maurizio). Sie stammen aus den verschiedensten Pflanzenfamilien. Zur Ergänzung dieser ersten Auswahl dienten verwandte Arten. Dadurch erhielt die Arbeit die gewünschte breite Basis. Die meisten Blüten wurden auf Exkursionen in der näheren und weiteren Umgebung von Zürich gesammelt; nur einige wenige stammen aus dem Garten oder dem Gewächshaus des Institutes.

2. Methode

Das Material wurde stets zur Zeit der stärksten Sekretion seiner Nektarien gewonnen, d. h. wenn die Blüten voll entfaltet waren und intensiv von Insekten beflogen wurden. Die Fixierung der Blüten erfolgte in FAA (Formol, Alkohol, Eisessig) oder Nawaschingemisch (Formol, Chromsäure, Eisessig) und die anschließende Einbettung in Paraffin über tertiären Butylalkohol als Entwässerungsmittel. Fünf und mehr Blüten jeder Art wurden nach der üblichen Methode zu Serien von Schnitten von 8 μ bis 12 μ Dicke verarbeitet. Chrysoidin und Haematoxylin Delafield erwies sich als befriedigendes Farbgemisch und kam während des späteren Teils der Untersuchung ausschließlich zur Anwendung. Um die Siebplatten des Phloems deutlich sichtbar zu machen, mußten die meisten Präparate mit Haematoxylin überfärbt werden.

Sämtliche Zeichnungen entstanden mit Hilfe des Zeichenaufsatzes von Zeiß Winkel. Die Photographien wurden mit der Aufsatzkamera von Zeiß Winkel auf Agfa-Mikroplatten aufgenommen.

3. Resultate

Die Anordnung der Aufzeichnungen richtet sich nach dem natürlichen Pflanzensystem von Wettstein. Gelegentlich wurden Reihen, die zueinander in naher Beziehung stehen, aus Gründen der Darstellung in eine Gruppe zusammengefaßt,

Zu den Abbildungen: In den Detailzeichnungen wurde die Ausdehnung des Drüsengewebes durch Schwarzfärben der Zellkerne angegeben und das Leitgewebe des Nektariums durch kräftigere Umrisse und Andeutung des plasmatischen Zellinhaltes hervorgehoben. In den Übersichtszeichnungen bedeuten fein punktierte Flächen Drüsengewebe, während Reihen oder Gruppen von gröberen Punkten *Phloem,* ausgezogene Linien und schwarze Fleckchen dagegen *Xylem* vorstellen.

a) Saliciflorae und Querciflorae

Material. *Salicaceae: Salix alba* L. ♂ und ♀, *S. incana* Schrank ♂, *S. daphnoides* Vill. ♂, *S. nigricans* Sm. ♀, *S. purpurea* L. ♂ und ♀, *S. caprea* L. ♂ und ♀. *Fagaceae: Castanea sativa* L. ♂ und ♀

Salicaceae: Die Blütennektarien der untersuchten *Salix*-Arten finden sich meistens in Einzahl adaxial zwischen der Basis der Sporophylle und der Kätzchenachse. *Salix alba* ♂ besitzt als einziger Vertreter zwei Blütennektarien; die zusätzliche Drüse liegt am Grunde zwischen dem Tragblatt und den Mikrosporophyllen. Die adaxialen Drüsen weisen bei den einzelnen Arten charakteristische Formen auf. Beispielsweise ist das Nektarium von *Salix caprea* ♀ kurz eiförmig und oben gestutzt (Abbildung 1); bei *Salix purpurea* umfaßt es halbwegs die Sporophyllbasen, und bei *Salix daphnoides* ist es lang und lappenförmig mit wulstartig verbreiteter Spitze.

Die Morphologie der Weidennektarien ist schon oft diskutiert worden, gelten sie doch als Überreste eines früher vorhandenen Perianthes der Blüte. Fisher (1928) fand in den Nektarien gewisser *Salix*-Arten Leitgewebe, dessen ganzer Verlauf vom Blütenstiel bis in die Drüse verfolgt werden konnte. Im Sekretionsgewebe anderer Arten traten nur isolierte Spuren von Bündeln ohne irgendwelche Verbindung mit benachbarten Leitsträngen auf, oder eine Innervierung fehlte auch gänzlich. Das eruierte Leitgewebe war stets von extremer Zartheit und ohne verholzte Teile. Fisher bezeichnete es daher als phantomhaft oder schattenhaft und prägte dafür den Ausdruck «suggestive tissue» (unscheinbares Gewebe).

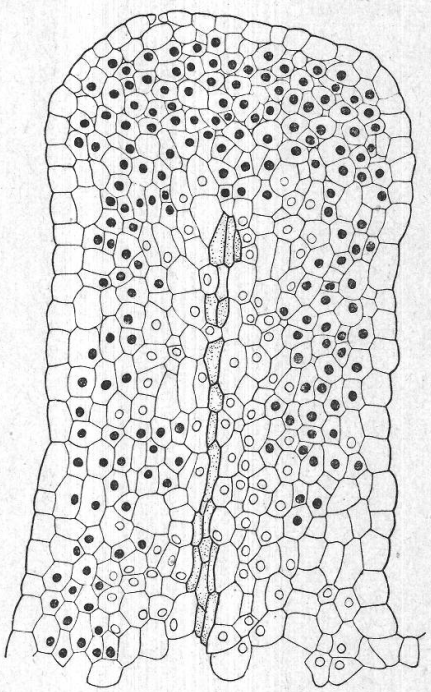


Abbildung 1
Medianer Längsschnitt durch das Nektarium der weiblichen Blüte von *Salix capreae* L. 150 : 1

Die Nektarien-Innervierung der von uns untersuchten Arten gestaltet sich wie folgt: Sämtliche adaxiale Drüsen weisen eine Versorgung mit Leitgewebe auf. Vom zentralen Leitzylinder im Blütenstiel führen Bündel von langgestreckten, unverholzten Zellen in das Sekretionsgewebe hinein. Es handelt sich dabei ohne Ausnahme um Phloem, gegliedert in Siebröhren und Geleitzellen. Die Siebröhrenelemente sind plasmaarm und kernlos, die Geleitzellen ausgesprochen inhaltsreich und gut färbbar (Tafel 3, Figur 2). In Tafel 3, Figuren 3 und 5, lassen sich im Leitgewebe der Drüsen deutlich Siebplatten erkennen, wodurch die Gegenwart von Siebröhren eindeutig bewiesen ist.

Während ihres Verlaufes im Drüsenkörper erweitert sich der Durchmesser der Phloemelemente merklich. Eine bis zwei Phloemparenchymzellen bilden den Übergang zu den Drüsenzellen.

Folgende Artunterschiede sind festgestellt worden: Bei *Salix caprea* ♀ führt das Phloem in einem lockeren Strang in die Drüsenbasis. Hier fächert es auf und zieht dann in einzelnen kleinen Bündeln durch das Sekretionsgewebe hinauf. Seine längsten Ausläufer endigen innerhalb der Drüsenkuppe (Abbildung 1). In der männlichen Blüte derselben Art, ebenso bei *Salix purpurea* und *Salix alba* ♀, unterbleibt die Auffächerung des Leitstranges. In geschlossener Form verläuft hier das Phloem längs der Drüsenachse. Fisher (1928), die *Salix alba* ♀ ebenfalls untersuchte, konnte keine Leitbündelversorgung der adaxialen Drüse feststellen. Ähnliche Innervierung wie *Salix caprea* ♀ besitzen auch *Salix nigricans, Salix incana* und *Salix daphnoides*. Tafel 3, Figur 4, zeigt ein aufgefächertes Phloembündel aus dem Drüsengewebe von *Salix daphnoides*. Bei *Salix alba* ♂ sind die adaxialen Phloemstränge von Objekt zu Objekt verschieden lang. Sie können schon unter der Drüse im Grund-

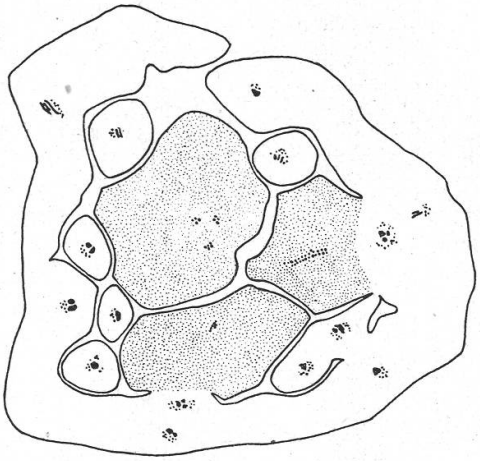


Abbildung 2
Querschnitt durch die Basis der männlichen Blüte von *Castanea sativa* L. In der Mitte das dreiteilige Nektarium. 60 : 1

gewebe endigen, wenig in das Sekretionsgewebe eindringen (Tafel 3, Figur 1) oder bis in mittlere Höhen vorstoßen. Das abaxiale Nektarium von *Salix alba* ♂ ist immer ohne spezielle Innervierung.

Fagaceae: Durch ihre floralen Nektarien nimmt *Castanea* eine besondere Stellung innerhalb der Familie ein: Sie ist als einzige unter den in Europa heimischen *Fagaceae*-Arten entomophil. Inmitten des Blütengrundes der kleinen nach der Dreizahl gebauten männlichen Einzelblüte findet sich das Nektarium in Form von drei kleinen drüsigen Höckern (Abbildung 2). Durch Erweiterung von zentralen Längsfurchen zu Spalten kann ihre Zahl auf sechs erhöht sein (nach Porsch [1950] die Regel). Entwicklungsgeschichtlich sind diese Nektarien als ein rudimentäres Gynaeceum zu deuten. Die anatomische Untersuchung der Sekretionsorgane zeigt eine ziemlich spärliche Innervierung, die von den benachbarten Staubblattleitbündeln aus erfolgt. Phloem tritt in einigen feinen Strängen in die Nektarienhöcker ein und endigt inmitten des Sekretionsgewebes. Siebplatten konnten nicht eindeutig nachgewiesen

werden. Ob auch die weibliche Blüte ein Nektarium besitzt, ist umstritten. Porsch (1950) sieht es in den Narben mit ihrem klebrigen Sekret, Lindmann (1896) hingegen beobachtete, wie kleine Fliegen am Grunde der Griffel leckten. Diese Griffelbasen sind vornehmlich in ihren peripheren Partien stark plasmatisch. Der drüsige Charakter des Gewebes ist jedoch nicht sehr deutlich. Die Innervierung erfolgt durch die regulären Griffelleitbündel.

b) Rhoeadales und Parietales

Material. *Cruciferae: Alliaria officinalis* Andry, *Sisymbrium pyrenaicum* Vill., *Isatis tinctoria* L., *Brassica arvensis* L., *B. Napus* L., *Raphanus Raphanistrum* L., *Barbaraea vulgaris* R. Br., *Cardamine pratensis* L., *Arabis alpina* L. *Resedaceae: Reseda lutea* L. *Fumariaceae: Fumaria officinalis* L., *Corydalis lutea* Lam. u. DC., *C. cava* Schw. u. K. *Violaceae: Viola odorata* L., *V. silvestris* Lam. em. Rchb., *V. tricolor* L.

Cruciferae: Nach allgemeiner Auffassung stellen die Nektarien dieser Familie Bildungen des Blütenbodens dar. Die kleinen drüsigen Höcker oder ringförmigen Auswüchse in der Nähe der Filamentbasen zeigen die mannigfaltigsten Formen. Bei den meisten untersuchten Arten findet sich das Nektarium als geschlossener Ring zwischen Kron- und Staubblattkreisen. Bei *Brassica, Cardamine* und *Isatis* ist der Ring aufgelöst in vier Einzeldrüsen, die mit den langen Staubblättern alternieren. Nur zwei Nektarien, und zwar die lateralen, finden sich bei *Raphanus*. Die anatomischen Verhältnisse der Nektarien der *Cruciferae* wurden von Arber (1931) und Norris (1940) untersucht. Arber (1931) fand die Nektarien verschiedener Arten innerviert durch zarte Leitstränge aus Elementen mit dem Charakter von Protophloem. Auch Norris (1940) beobachtete im Drüsengewebe langgestreckte Zellen in paralleler Anordnung, die eine Art primitiver Leitstränge bildeten. Keine dieser Zellen war lignifiziert, nirgends konnte eine Differenzierung in Siebröhren und Geleitzellen festgestellt werden. Dieses sog. «suggestive tissue» (vgl. S. 62 u. 65), schrieb Norris, möchte vielleicht als Protophloem mit stehengebliebener Entwicklung betrachtet werden. Der Autor beobachtete jedoch bei *Arabis alpina,* wie die Leitelemente des Drüsengewebes deutlich vom Xylemteil der benachbarten Leitbündel abzweigten. Die Frage nach der Natur dieses Leitgewebes mußte daher offen bleiben.

Anhand der Blüte von *Brassica arvensis* soll nun die Art der Nektarieninnervierung näher betrachtet werden. Die medianen und lateralen Nektarien sind unterschiedlich innerviert (Abbildung 3). In die laterale Drüse führen verschiedene feine Leitbündel, die sich im Sekretionsgewebe bäumchenartig verzweigen (Tafel 3, Figur 7). Es lassen sich plasmaleere, kernlose, oft etwas dickwandiger erscheinende Zellen von ungefähr gleich großen mit dichtem, stark färbbarem Inhalt unterscheiden. Sie sind in der für Siebröhrenelemente und Geleitzellen charakteristischen Weise gruppiert (Tafel 3, Figur 8). Daß es sich nicht um unentwickeltes

Protophloem, sondern um vollentwickelte funktionstüchtige Siebröhren handelt, geht aus der Gegenwart von Siebplatten hervor. Die Leitstränge im Nektarium sind rückwärts zu verfolgen bis zum Phloemteil der Kron- und Staubblattleitbündel im Blütenboden. Eine direkte Innervierung vom zentralen Leitstrang aus ist sehr selten. Auch die mediane Drüse zeigt eine Innervierung mit Phloem. Es stammt von den benachbarten Kelch- und Kronblattleitbündeln ab, zieht aber stets nur wenige Zellen tief ins Nektarium hinein. Mit Ausnahme dieser Basispartie ist das Drüsengewebe der medianen Nektarien frei von Leitelementen und unterscheidet sich dadurch stark vom seitlichen Nektarium (Abbildung 3). Während die lateralen Drüsen ansehnliche Mengen Nektar sezernieren, liefern diese medianen Nektarien fast kein Sekret (Tafel 4, Figuren 1 und 2).

Die Phloemversorgung ließ sich auch in allen anderen zur Verfügung stehenden Arten aufzeigen. Sie stimmt bei *Brassica Napus, Cardamine*

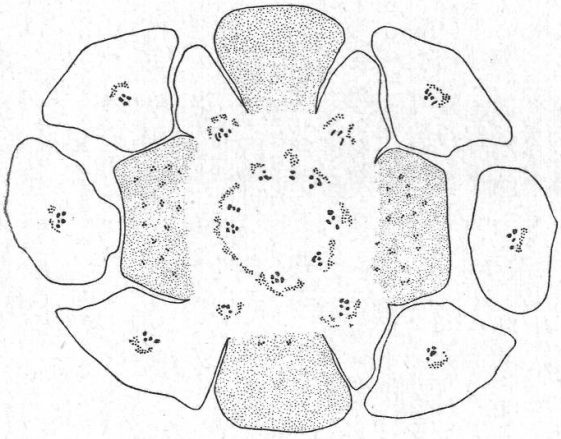


Abbildung 3
Querschnitt durch den Blütengrund von *Brassica arvensis* L. (Kelchblätter entfernt). Seitlich die lateralen Nektarien, oben und unten die medianen Nektarien. 25 : 1

und *Barbaraea* mit den eben geschilderten Verhältnissen überein. Auch die lateralen Drüsen von *Raphanus* sind reichlich von feinen Phloemsträngen durchzogen. Das seitliche Nektarium von *Arabis* umwallt das kurze Staubblatt. Das Drüsengewebe außerhalb der Staubblattbasis ist ebenfalls von Stoffleitungsgewebe durchsetzt. Da sich dieses weniger intensiv anfärbt als bei anderen Arten, läßt es sich weniger leicht verfolgen. Im Gegensatz zur Beobachtung von Norris (1940) nimmt es jedoch seinen Ursprung vom Phloem- und nicht vom Xylemteil der benachbarten Kelchblattleitbündel. In die kleinen ringförmigen Nektarien von *Alliaria, Sisymbrium* und *Isatis* führen Phloemstränge aus sehr kurzgliederigen Siebröhren und Geleitzellen. Sie sind am deutlichsten wahrnehmbar am Ort stärkster Ausbildung des Sekretionsgewebes, d. h. beidseitig der Basis des kurzen Staubblattes.

Resedaceae: Das Nektarium der einzigen untersuchten *Reseda*-Art wird ebenfalls durch Phloem versorgt. Das Sekretionsgewebe findet sich auf der Innenseite eines exzentrischen, schildförmigen Diskus, der Staubblätter und Stempel trägt. Tafel 3, Figur 6, zeigt einen Ausschnitt aus der

drüsigen Schicht mit typischen Phloemgruppen im Übergangsgewebe zum Grundparenchym. Das nektarieneigene Phloem stammt von Kelch- und Kronblattleitbündeln ab. Bonnier (1879) und Norris (1940) fanden keine spezielle Leitbündelversorgung der Drüsen weiterer *Reseda*-Arten.

Fumariaceae: Bei *Fumaria* und *Corydalis* ist das Sekretionsgewebe auf die spornförmige Filamentbasis des oberen Staubblattes der Blüte beschränkt. Mehrere Untersuchungen befaßten sich schon mit den anatomischen Verhältnissen dieser Drüsen. Nach Arber (1931) wird das Nektarium durch Phloem versorgt, nach Feldhofen (1933) durch Xylemparenchym. Norris (1940) betrachtete hingegen das spezielle Leitgewebe der Drüsen als undifferenziert und deshalb nicht bestimmbar

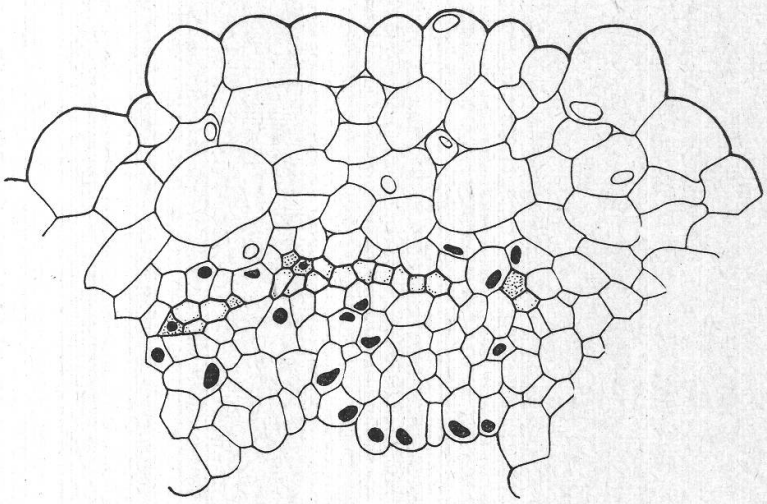


Abbildung 4
Querschnitt durch den drüsigen Staubblattsporn von *Fumaria officinalis* L.
400 : 1

(vgl. *Cruciferae*). Die eigenen Untersuchungen bestätigten den Befund von Arber: Alle Nektarien werden durch Phloem innerviert.

Der kleine Staubblattsporn von *Fumaria* ist basal mit dem benachbarten Kronblatt verwachsen, und sein freier Teil ist auf der inneren, der Kronblattbasis zugewendeten Seite bis in die Spitze drüsig entwickelt. Das Staubblattleitbündel führt halbwegs in den Sporn hinunter, bevor es in das Filament eintritt. Die Hauptmasse des Phloems läuft von der Umbiegungsstelle des Leitbündels weiter hinunter dem Sekretionsgewebe entlang bis in die Spitze des Sporns. Abbildung 4 zeigt die im Querschnitt eckigen, plasmaleeren Phloemelemente an der inneren Grenze des Sekretionsgewebes.

Bei *Corydalis cava* ist der Sporn zum größten Teil mit dem Kronblatt verwachsen. Nur seine Spitze ist frei und drüsig, und die Umkehrung des Leitbündels erfolgt knapp vor dieser freien Partie. Das Phloem läuft wieder weiter und endigt blind im Sekretionsgewebe. Tafel 4, Figur 3, zeigt Siebröhren mit Geleitzellen inmitten des Nektariums. Tafel 4, Figur 4, demonstriert einen Querschnitt durch den mittleren Teil des Sporns. Man

erkennt die mit den Holzteilen gegeneinander gerichteten ab- und aufsteigenden Leitbündel. Das Phloem, welches in zwei Halbkreisen angeordnet ist, ist ausschließlich für die Versorgung des Nektariums bestimmt. Bei *Corydalis lutea* ist der Sporn kurz und ganz frei. Das Staubblattleitbündel führt, ohne abgelenkt zu werden, in das Filament hinauf. Ein stark entwickelter Phloemstrang zweigt von diesem Leitbündel ab und zieht zum Drüsengewebe hinunter.

Violaceae: Der Nektariensporn von *Fumaria* und *Corydalis* leitet über zu den ebenfalls an die Staubblätter gebundenen Drüsen von *Viola.* Bei allen Vertretern dieser Gattung besitzen die Konnektive der zwei unteren Staubblätter lange Anhängsel, die an ihrer Spitze drüsig ent-

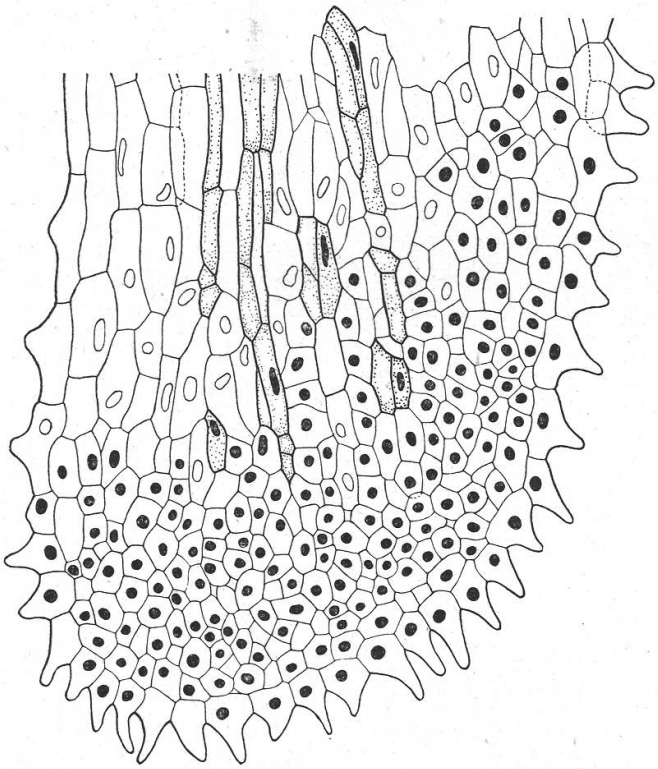


Abbildung 5
Längsschnitt durch die Spitze des Konnektivanhanges von *Viola tricolor* L. 250 : 1

wickelt sind. Bei *Viola tricolor* ist dieser Sporn lang und schlank mit elliptischem Querschnitt. Die Versorgung seiner endständigen drüsigen Partie geschieht durch Phloem. Das Leitbündel, das direkt vom Blütenboden ins Konnektiv des Staubblattes führt, spaltet über dem Anhang Phloemelemente ab. Sie ziehen erst als geschlossene Gruppe, dann in etwas aufgelockerter Form zum Nektarium hinab. Wie Abbildung 5 zeigt, endigen sie an der inneren Grenze des Drüsengewebes.

Bei *Viola odorata* und *Viola silvestris* sind die Konnektivanhängsel viel kräftiger entwickelt. Vor allem die Basis ist gedrungener und der Bezirk des Drüsengewebes ausgedehnter. Demgemäß ist auch die Innervierung verstärkt, wobei das Auftreten von zusätzlichen Xylemelementen neben reichlich Stoffleitungsgewebe auffällt.

Bei beiden Arten erscheinen die Tracheiden im Konnektivanhang isoliert; sie sind ohne rückwärtigen Anschluß an das Xylem des Staubblattleitbündels. Das Phloem ist dagegen in seinem Verlaufe nie unterbrochen. Es herrscht stets vor und steht, ebenfalls im Gegensatz zum Xylem, immer in direktem Kontakt mit dem Drüsengewebe.

c) Rosiflorae

Material. *Crassulaceae: Sedum acre* L., *S. villosum* L., *S. album* L., *Sempervivum montanum* L. *Saxifragaceae: Parnassia palustris* L., *Ribes Grossularia* L., *R. rubrum* L. *Rosaceae: Pyrus Malus* L., *P. communis* L., *Rubus idaeus* L., *R. sp.* (Brombeere), *Alchemilla Hoppeana* D. T., *Prunus Persica* Batsch, *P. insititia* L., *P. avium* L., *P. cerasus* L. *Leguminosae: Cercis Siliquastrum* L., *Melilotus officinalis* Lam., *M. albus* Desr., *Medicago sativa* L., *Trifolium repens* L., *T. incarnatum* L., *T. pratense* L., *T. medium* Hudson, *Anthyllis Vulneraria* L., *Lotus corniculatus* L., *Robinia Pseudacacia* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *A. Cicer* L., *Phaca frigida* L., *Hippocrepis comosa* L., *Hedysarum Hedysaroides* Sch. u. Th., *Onobrychis viciifolia* Scop., *Vicia sepium* L., *V. Faba* L., *Lathyrus vernus* Bernh., *L. montanus* Bernh., *L. pratensis* L., *Phaseolus vulgaris* L., *P. multiflorus* Lam.

Crassulaceae: Die Nektarien finden sich im Blütengrund als basale Auswüchse der einzelnen Karpelle. Entsprechend der Karpellzahl treten bei *Sempervivum* zahlreiche, in der Blüte von *Sedum* dagegen nur fünf

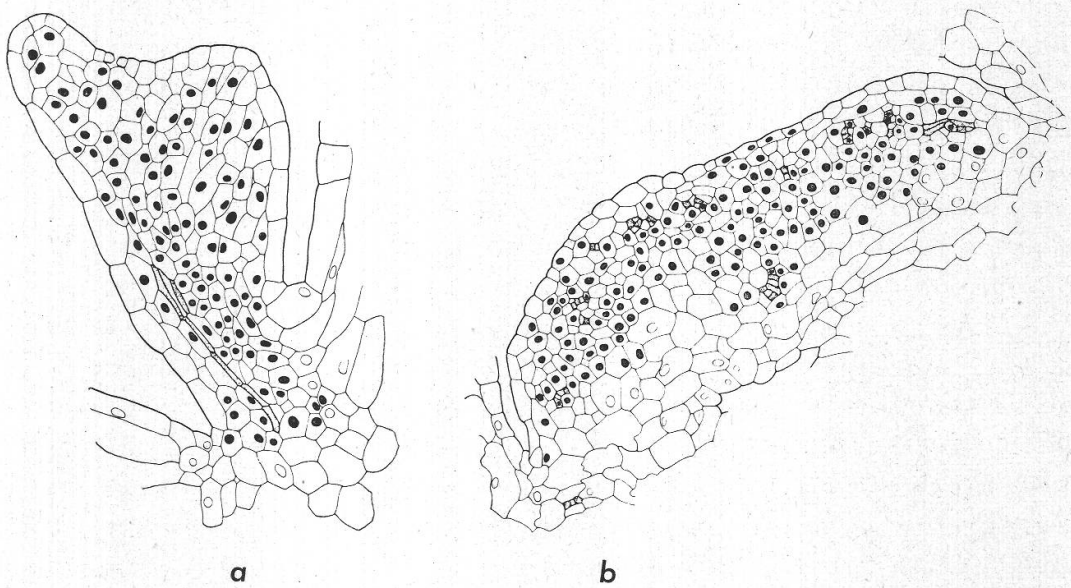


Abbildung 6
Schnitt durch eine einzelne Drüse von *Sedum acre* L.
a) Medianer Längsschnitt *b)* Querschnitt durch die Basis
a und *b* 150 : 1

Drüsen auf. Die Nektarien sind im allgemeinen klein und schuppenförmig, doch variiert im Einzelnen ihre Gestalt von Art zu Art. Der Bau der Drüsen von *Sedum acre* ist in Abbildung 6 dargestellt. Die Innervierung aller untersuchten Arten erfolgt durch Phloem, das sich haupt-

sächlich von den lateralen Fruchtblattleitbündeln abspaltet. Die kräftigen Phloemstränge in der Nektarienbasis von *Sempervivum* (Tafel 4, Figur 5) teilen sich in feine Bündel auf, welche das Drüsengewebe bis in mittlere Höhe des Nektariumlappens gleichmäßig durchsetzen. Die Nektariumkuppe ist stets frei von Leitgewebe. Über den etwas andersartigen Verlauf des Phloems in den Nektarien der *Sedum*-Arten orientiert Abbildung 6. Hier sind auch die dorsalen Fruchtblattleitbündel an der Phloemversorgung des Drüsengewebes beteiligt.

Saxifragaceae: In dieser Familie sind Bau und Innervierung der Nektarien nicht so einheitlich wie bei den *Crassulaceae,* denn die verschiedenartige Stellung des Fruchtknotens wirkt sich auf die Gestaltung der Sekretionsorgane aus. Bei *Ribes Grossularia* breitet sich das kleinzellige Drüsengewebe in dünner Schicht im flachen Achsenbecher aus, während bei *Ribes rubrum* das Nektarium durch einen nicht drüsigen Wall, der sich zwischen Staubblattkreis und Griffel erhebt, in zwei ringförmige Zonen unterteilt ist. Zur Versorgung des Sekretionsgewebes beider Arten fungieren ausschließlich die regulären Leitbündel. Sie führen in einigem Abstand vom Nektarium durch das locker gebaute Grundparenchym des Blütenbodens in die peripheren Blütenteile und in die Griffel. Das polsterförmige Nektarium über dem halbunterständigen Fruchtknoten von *Saxifraga Aizoon* wird hingegen reichlich vom Phloem durchstrahlt, das sich ebenfalls von den Griffelleitbündeln abspaltet (Stadler [1886]).

Ebenfalls durch besonderes Phloem versorgt sind die Drüsen an den Staminodien von *Parnassia palustris.* Diese Staminodien stehen in einem Kreis außerhalb der fertilen Staubblätter direkt vor den Kronblättern. Ihre Gestalt ist eigenartig. Ein kurzer, gedrungener Stiel verbreitert sich zu einer fleischigen Spreite, deren beide Hälften leicht schüsselförmig ausgewölbt und drüsig entwickelt sind. Am oberen Rand löst sich die Spreite auf in viele fransenartige Fortsätze mit endständigen Köpfchen, den sog. Scheinnektarien (Daumann [1933]). Das Stoffleitungsgewebe zur Versorgung des Nektariums spaltet sich im Blütenboden vom Kronblattleitbündel ab. Der vorerst geschlossene Phloemstrang fächert im Bereich der Spreite in kleine Einzelbündel auf, die sich dann innerhalb des Sekretionsgewebes verlieren. Die schiefen Querwände der Siebröhren fallen durch ihre relativ grobporigen Siebplatten auf. Die Fransen sind leitgewebefrei mit gelegentlicher Ausnahme des mittelständigen kräftigsten Auswuchses. Daumann (1933) erklärte das Nektarium von *Parnassia* als nicht innerviert. Der Autor beachtete wohl einzig das Xylem, das tatsächlich immer fehlt.

Rosaceae: Die Nektarien sind durchwegs Bildungen des Rezeptakulums (Feldhofen [1933]). Bei *Pyrus* bildet das Drüsengewebe ein flaches Polster zwischen den Verwachsungsstellen der Karpelle mit dem Blütenboden und den Staubblattkreisen. Bei *Rubus* nimmt es die Rinne rund um die zentrale Erhöhung des Rezeptakulums ein, und bei *Prunus*

ist die gesamte Innenseite des Blütenbechers drüsig entwickelt. Die Dicke der drüsigen Schicht kann von Art zu Art wechseln; das Sekretionsgewebe ist jedoch stets kleinzellig und geht in der Tiefe in ein großlumiges Grundparenchym über. Wie bei den Nektarien von *Ribes* erfolgt die Drüsenversorgung über die benachbarten regulären Leitbündel im Blütenboden. Es treten keine Abzweigungen des Leitgewebes in Richtung auf die drüsige Schicht auf. Um so mehr überrascht die regelrechte Phloemversorgung des sehr kleinen Nektariums von *Alchemilla*. Hier wölbt sich das Sekretionsgewebe am oberen Rand des Blütenbechers zu einem Diskus auf, der durch zarte Phloemstränge innerviert wird. Das drüseneigene Phloem zweigt von den Staubblattleitbündeln ab. Nach Feldhofen (1933) ist *Alchemilla* die einzige Gattung der *Rosaceae* mit besonderer Innervierung des Nektariums.

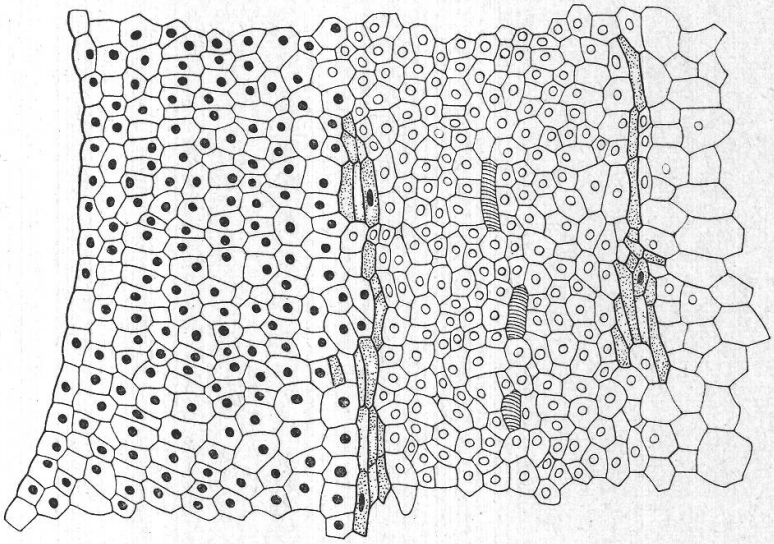


Abbildung 7
Längsschnitt durch das Drüsengewebe von *Robinia Pseudacacia* L. Rechts Staubblattleitbündel. 250 : 1

Leguminosae: Mit einer Ausnahme *(Cercis)* stammen alle untersuchten Vertreter aus der formenreichen Unterfamilie der *Papilionaceae*. Das Sekretionsgewebe liegt stets im Blütengrund zwischen Androeceum und Gynaeceum und wird versorgt durch die benachbarten Staubblattleitbündel. Es lassen sich verschiedene Entwicklungsstufen des Nektariums unterscheiden. Je komplizierter das Sekretionsorgan gestaltet ist, um so ausgeprägter ist auch seine Innervierung. Bei der Darstellung des untersuchten Materials beginnen wir mit den einfachen Formen.

Bei *Robinia* ist der ganze weite Blütenboden zwischen der Basis des Fruchtknotens und der höher gelegenen Insertionsstelle der Staubblätter in gleichmäßiger Schicht drüsig entwickelt. Durch das Grundgewebe hinter dem Nektarium verlaufen die Staubblattleitbündel, die im Bereiche des Drüsengewebes einen charakteristischen Bau besitzen. Die Tracheiden sind eingebettet in ein kleinzelliges, inhaltsreiches Parenchym, das vom Stoffleitungsgewebe in Form eines Netzes umkleidet wird. Trotz-

dem sich das Sekretionsgewebe den Bündelinnenseiten anlagert, steht es doch in ausschließlichem Kontakt mit dem Stoffleitungsgewebe (Abbildung 7). Das Nektarium von *Cercis* aus der Unterfamilie der *Caesalpiniaceae* ist verblüffend ähnlich. Der Hauptunterschied liegt im Bau der Epidermis.

Bei *Astragalus* besteht das Drüsengewebe im Blütenboden rund um die Fruchtknotenbasis aus wenigen plasmareichen Zellen. Die Innervierung des Sekretionsgewebes geschieht durch die benachbarten regulären Staubblattleitbündel.

Schnitte durch die Blüte von *Trifolium repens* zeigen als nächste Stufe eine leichte Anschwellung auf der Innenseite der Filamentröhre knapp über dem Blütenboden, welche durch ein dichtes Lager von Drü-

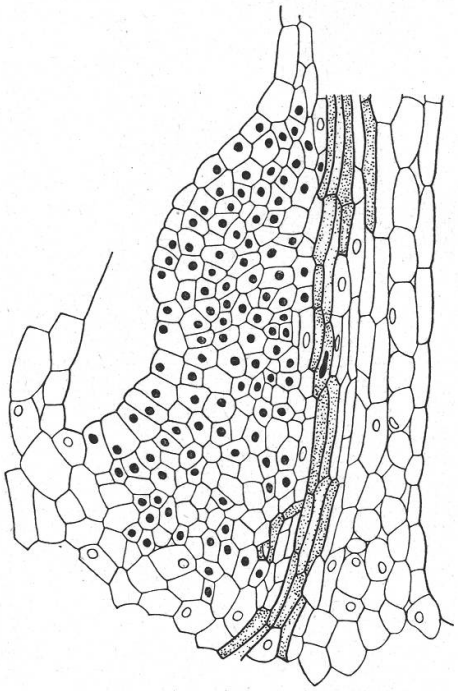


Abbildung 8
Längsschnitt durch das Drüsengewebe von *Trifolium repens* L. Rechts Phloem eines Staubblattleitbündels. 250 : 1

senzellen gebildet wird. Am besten ist das Sekretionsgewebe auf der vorderen (unteren) Seite der Blüte entwickelt; auf der hinteren Seite beim freistehenden Staubblatt ist es auf wenige Zellen reduziert. In der gesamten Unterfamilie der *Papilionaceae* macht sich diese Tendenz zur Ausbildung zygomorpher Nektarien bemerkbar. Die Materialzufuhr erfolgt über die Staubblattleitbündel (Abbildung 8). Das Phloem dieser kollateralen Bündel ist stärker ausgebildet als das Xylem. Im Querschnitt greift es hufeisenförmig um die Tracheidengruppe herum und steht so wie diese in direkter Beziehung zu den Drüsenzellen. Bei den übrigen *Trifolium*-Arten ist die drüsige Verdickung der Filamentröhrenbasis stärker entwickelt. Die Innervierung bleibt sich gleich. Analog sind die Drüsen von *Medicago, Melilotus* und *Hippocrepis* gebaut. Bei *Lotus* ist die Ausbildung des Sekretionsgewebes beim einzelnen Staubblatt voll-

ständig unterdrückt. Da es sich über den vorderen und seitlichen Leitbündeln der Filamentröhre etwas emporwölbt, erscheint seine Oberfläche längsgerillt. Es fällt auf, daß der Holzteil der Leitbündel in der Nachbarschaft des Drüsenbezirkes auch auf der Innenseite von Phloem begleitet wird. Auf diese Weise ist nur Stoffleitungsgewebe in unmittelbarem Kontakt mit dem Sekretionsparenchym.

Diese Art der Nektarinnervierung leitet zu den nächsten Blütentypen über, deren Sekretionsorgane eine drüseneigene Phloemversorgung aufweisen. Bei *Onobrychis* und *Hedysarum* ist der Blütengrund zwischen Gynaeceum und Androeceum zu einem flachen Boden ausgeweitet. Das Drüsengewebe ist in diesen eingesenkt und läuft peripher an der Innenseite der Filamentbasen etwas empor. Zu seiner Innervierung trennen

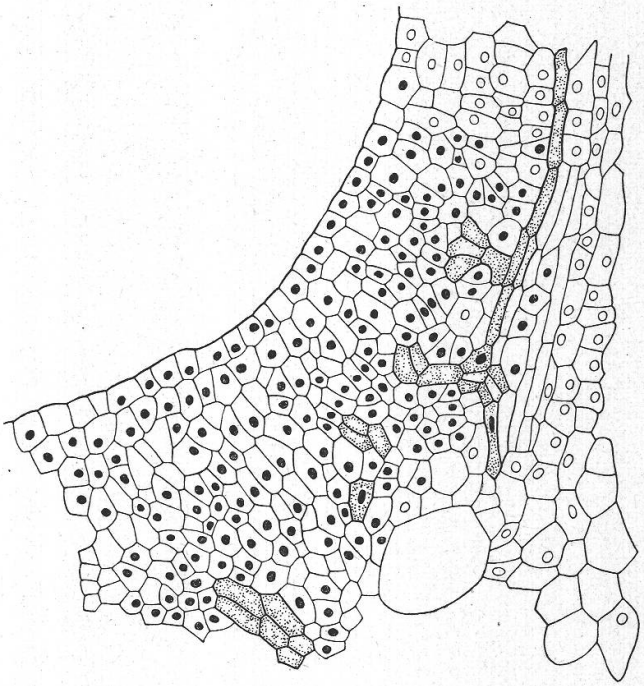


Abbildung 9
Längsschnitt durch das Drüsengewebe von *Onobrychis viciifolia* L. Rechts angeschnittenes Staubblattleitbündel. 250 : 1

sich von allen Staubblattleitbündeln kurze Phloemstränge ab, die sich regellos im Sekretionsgewebe verzweigen. Sie bestehen aus sehr kurzgliederigen und weitlumigen Siebröhren mit Geleitzellen und Phloemparenchym (Abbildung 9). An den Siebröhrenzellen lassen sich nicht nur die endständigen Siebplatten, sondern auch ovale Siebfelder in den Längswänden erkennen. Die Phloemendigungen in Epidermisnähe sind ausschließlich parenchymatisch.

Das Nektarium von *Phaca* ist morphologisch stärker differenziert. Das Drüsengewebe formt um die Fruchtknotenbasis einen niedrigen Diskus, der beim freistehenden Staubblatt abgeflacht ist. Bei *Anthyllis* (Abbildung 10) ist der Diskus hinten in der Blüte in breiter Lücke offen, und es unterbleibt auch die Entwicklung von Drüsengewebe im Blütengrund (vgl. *Lotus*). Beide Nektarien werden reichlich von Stoffleitungsgewebe durchstrahlt.

Lathyrus schließt bei den Verhältnissen von *Phaca* an. Die drüseneigene Phloeminnervierung des Diskus ist ausgeprägt. Die einzelnen Siebröhrenstränge mit Geleitzellen, die von sämtlichen unter dem Nektarium durchziehenden Staubblattleitbündeln abgegeben werden, endigen entweder im Übergangsgewebe zwischen Grundparenchym und Sekretionsgewebe oder dann zwischen den ersten inneren Zellschichten des Drüsenwalles. *Vicia* besitzt vorn in der Blüte einen Nektariendiskus, der zu einer langen basal verdickten Zunge ausgezogen ist, in die das Grundparenchym keilförmig bis auf halbe Höhe vordringt. Das Phloem läuft geradlinig den inneren Grenzen des Sekretionsgewebes entlang gegen die

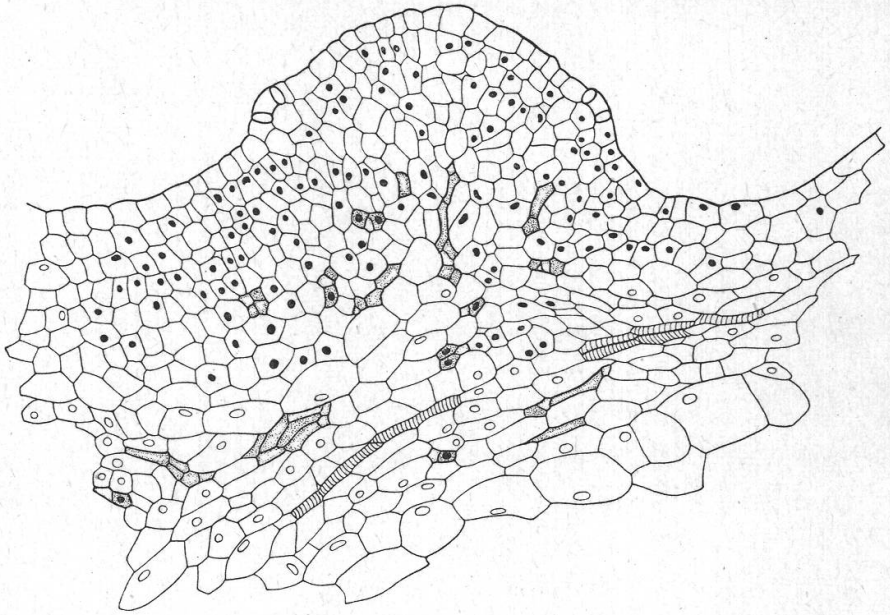


Abbildung 10
Längsschnitt durch den Drüsenwulst von *Anthyllis Vulneraria* L.
Unten Xylem eines Staubblattleitbündels.
250 : 1

Zungenspitze. Bei *Vicia sepium* zeichnen sich die Phloemelemente im Querschnitt selten deutlich ab (Tafel 4, Figur 6). Schon Bonnier (1879) waren die langgestreckten Zellen in den Nektarien von *Vicia* und einigen andern *Papilionaceae*-Arten aufgefallen; er interpretierte sie als Beginn einer Leitbündeldifferenzierung.

Den höchsten Entwicklungsgrad erreicht das Nektarium in der Gattung *Phaseolus*. Wie eine Scheide umgibt der Diskus die Basis des Fruchtknotens. Er ist bei *Phaseolus multiflorus* gleichmäßig hoch und basal verdickt, bei *Phaseolus vulgaris* dagegen nur vorn in der Blüte gut entwickelt und ohne Basalverdickung (Abbildung 11 *a*). Die seitlichen Flächen des Diskus sind durch zehn Rillen aufgeteilt, die oben in Einschnitte übergehen und so das Nektarium in zehn Zipfeln endigen lassen. Dieser

Diskus wird auf Grund seiner Lage und Morphologie und seiner Innervierung durch zehn Leitbündel (Abbildung 11 *b*) als innerer, unentwickelter Staubblattring angesehen (M o o r e [1936]). Die zehn starken Leitstränge im Nektarium, von M o o r e «provascular strands» genannt, zweigen im Blütenboden von den Staubblattleitbündeln ab, führen ohne weitere Verästelungen in die zehn Drüsenzipfel und klingen hier einige Zellschichten unter der Epidermis aus. Sie bestehen aus wohlentwickeltem Phloem, eingelagert in reichlich Parenchym. Anhand ihrer drüseneigenen Phloembündel lassen sich die beiden untersuchten *Phaseolus*-Arten voneinander

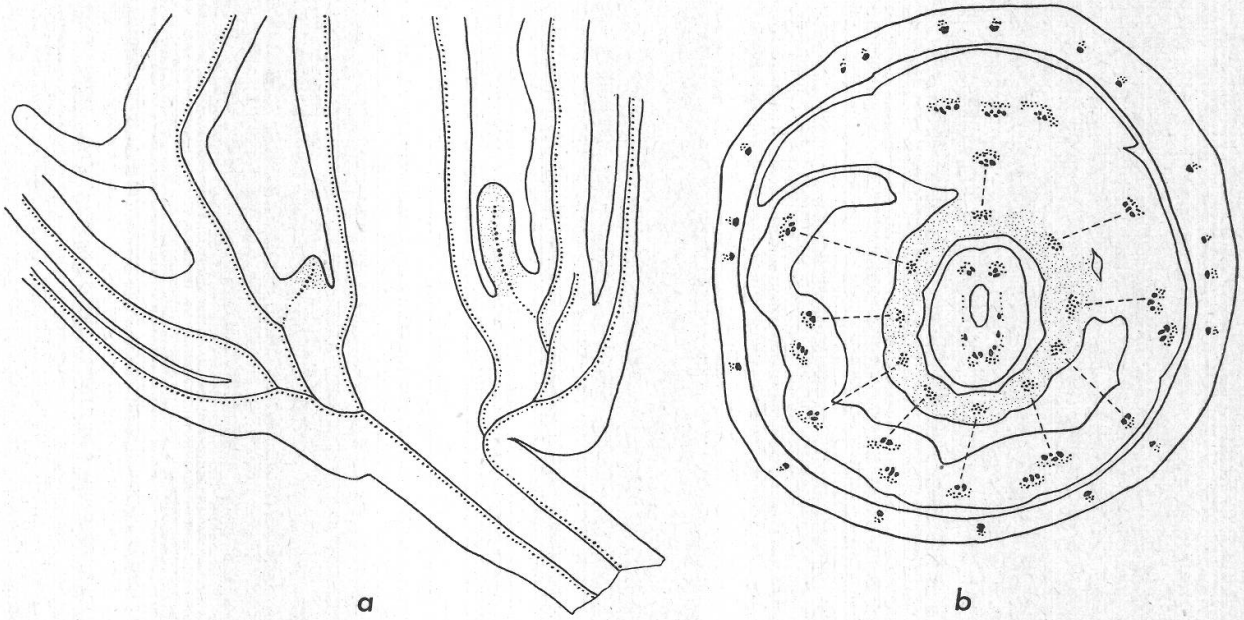


Abbildung 11
Schnitte durch den Blütengrund von *Phaseolus vulgaris* L. Diskusförmiges Nektarium an der Basis des Fruchtknotens. *a)* Medianer Längsschnitt, *b)* Querschnitt. Die gestrichelten Linien zeigen die Abstammung der drüseneigenen Phloemstränge von den verschiedenen Staubblattleitbündeln. *a* und *b* 20 : 1

unterscheiden (Tafel 4, Figur 7, *Phaseolus vulgaris;* Tafel 5, Figur 2, *Phaseolus multiflorus*). Das Stoffleitungsgewebe des Nektariums ist sehr weitgehend differenziert, was besonders gut aus Tafel 5, Figur 2, ersichtlich ist. Man findet lange, schlanke Siebröhren mit Geleitzellen (Tafel 5, Figur 3), weitlumige Siebröhren mit Geleitzellen und schließlich, besonders am Bündelaußenrand, auch kürzere Siebröhrenglieder ohne Geleitzellen (Tafel 5, Figur 1). Die Siebplatten der Querwände lassen sich meistens erkennen. Der Vollständigkeit halber sei noch beigefügt, daß in einem Präparat von *Phaseolus vulgaris* auch isolierte Xylemanlagen im unteren Teil des Nektariums angetroffen wurden.

d) Tricoccae, Columniferae und Gruinales

Material. *Buxaceae: Buxus sempervirens* L. *Tiliaceae: Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *T. tomentosa* Moench. *Malvaceae: Malva moschata* L., *Althaea officinalis* L. *Geraniaceae: Geranium sanguineum* L., *G. pyrenaicum* Burm.

Buxaceae: Sowohl die männlichen wie die weiblichen Blüten von *Buxus* zeigen Nektarsekretion. Die Nektarien der weiblichen Blüte finden sich oben am Fruchtknoten als drei kräftige Höcker, die mit den kurzen, dicken Griffeln alternieren (Abbildung 12 *a*). In der männlichen Blüte steht das pilzförmige, gelegentlich dreihöckerige Fruchtknotenrudiment im Dienste der Stoffausscheidung. Während dieses jeglicher Innervierung

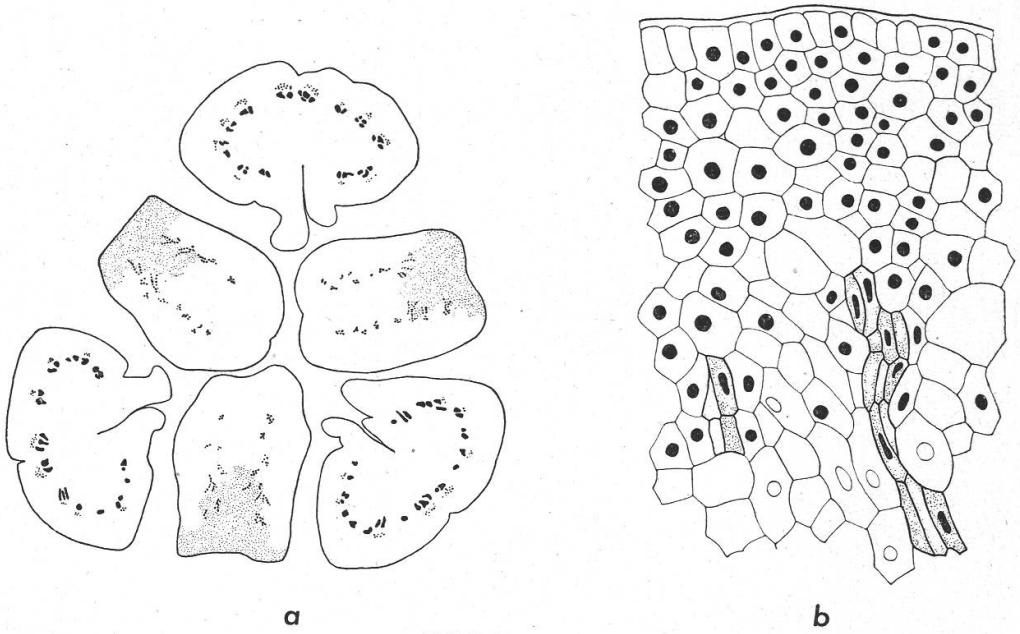


Abbildung 12

Buxus sempervirens L., weibliche Blüte. *a)* Querschnitt durch den oberen Teil des Fruchtknotens. Die Griffel alternieren mit den Nektarien. 25 : 1. *b)* Querschnitt durch das Drüsengewebe. 250 : 1

entbehrt, weist das Nektarium der weiblichen Blüte eine ausgesprochene drüseneigene Phloemversorgung auf. Von allen Karpelleitbündeln, die die Nektarienbasis beidseitig begrenzen, spaltet sich der Großteil des Phloems ab und zieht in zwei Fronten im Höcker aufwärts. Die Griffelleitbündel sind dementsprechend arm an Stoffleitungsgewebe. Abbildung 12 *a* zeigt die Verhältnisse im Querschnitt. Da das Sekretionsgewebe außen am Höcker etwas herabzieht, fächern sich nach und nach die ihm benachbarten Phloemstränge auf. Siebröhren mit Siebplatten und die dazugehörigen Geleitzellen lassen sich immer nachweisen. Wie Abbildung 12 *b* zeigt, treten die Phloemendigungen in direkten Kontakt mit den Drüsenzellen.

Für die gesamte Reihe der *Columniferales* sind Trichomnektarien auf der Innenseite der Kelchblätter typisch. Ein zusammenhängendes

Lager von mehrzelligen Haaren überdeckt das mehr oder weniger stark entwickelte hypodermale Sekretionsgewebe. Nach F e l d h o f e n (1933) erfolgt die Nektarsekretion ausschließlich durch die endständigen Zellen der Trichome. Für die Innervierung dieser Nektarien ist stets ein besonderes Leitgewebesystem angelegt.

Tiliaceae: Bei *Tilia cordata* greift das Drüsengewebe der Kelchblattbasis nur wenige Zellbreiten in die Tiefe. Die drüseneigene Versorgung mit Leitgewebe, das stets von den regulären Kelchblattleitbündeln abstammt, nimmt entsprechend der Nektarien- und Blütengröße zu. Zur Innervierung der kleinen Drüsen von *Tilia cordata* führen nur einige wenige feine Phloemstränge an das Sekretionsgewebe heran und endigen zwischen den ersten inneren Drüsenzellen. Bei *Tilia platyphyllos* sind die

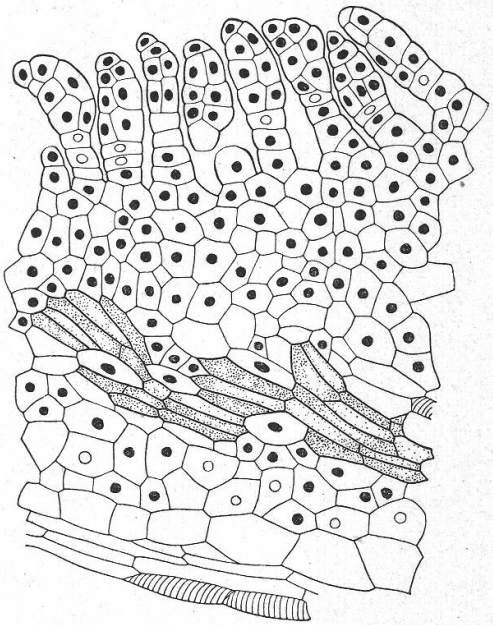


Abbildung 13
Längsschnitt durch das Sekretionsgewebe von *Tilia tomentosa* Moench. Unten Xylem eines Kelchblattleitbündels. 250 : 1

kräftigeren der Leitbündel, die für das Nektarium bestimmt sind, im ersten Abschnitt ihres Verlaufes noch von Xylem begleitet. In das Nektarium der größeren Blüten von *Tilia tomentosa* endlich führen zahlreiche kleine, meist vollständige Leitstränge, die sich inmitten des hypodermalen Sekretionsgewebes weiter verzweigen. Dabei verlieren sie bald den xylematischen Anteil und endigen verästelt als reines Phloem einige Zellschichten unter der Epidermis. Abbildung 13 zeigt die Verhältnisse.

Malvaceae: Nachdem A g t h e (1951) für das Nektarium von *Abutilon striatum* eine ausgesprochene Phloemversorgung nachgewiesen hat, verwundert es nicht, daß auch die floralen Nektarien von *Malva* und *Althaea* durch Phloem innerviert sind. Bei *Althaea* folgen die Kelchblattleitbündel der inneren Grenze des Sekretionsgewebes. Die gegen oben abgezweigten Phloemstränge sind deshalb wenig zahlreich und stets nur kurz. Bei *Malva,* wo die regulären Leitbündel in größerer Tiefe unter dem

Drüsengewebe durchführen, spaltet sich das drüseneigene Phloem schon vor dem Nektarium ab. Die feingliederigen, oft sehr unscheinbaren Stränge durchziehen die untere, schwammig gebaute Partie des Drüsengewebes und klingen erst in ihren kompakteren Schichten unter der Epidermis aus. Tafel 5, Figur 4, zeigt eine Phloemgruppe im Drüsengewebe.

Geraniaceae: Die fünf höckerförmigen Nektarien von *Geranium* liegen am Blütengrund je zwischen einem Kelch- und einem inneren Staubblatt (Abbildung 14 *a*). Nur die zentrale untere Partie des Höckers ist drüsig ausgebildet. Das Sekretionsgewebe von *Geranium pyrenaicum* wird durch das Kelchblattleitbündel, das unter dem Drüsenhöcker durchzieht, mit Phloem versorgt. Da im normal orientierten Leitbündel das Xylem dem Nektarium zugewendet ist, führt das Phloem gewöhnlich in zwei Bündeln beidseitig am Holzteil vorbei gegen oben, um sich im Drüsengewebe selber weiter aufzuteilen. Wie Abbildung 14 *b* zeigt, sind die Phloemelemente im Drüsengewebe meistens lang und schlank. Nur die parenchymatischen Endigungen der Bündel bestehen aus weitlumigen Phloemzellen. Bei *Geranium sanguineum* führen vollständige kleine Leit-

---

Tafel 3

Figur 1
Salix alba L. ♂. Medianer Längsschnitt durch das adaxiale Nektarium. In der Nähe der Basis ist weitlumiges Phloem zu erkennen. 100 : 1

Figur 2
Salix alba L. ♂. Querschnitt durch die Blütenbasis unterhalb der adaxialen Drüse. Oben im Bild zwei Phloemgruppen, unten angedeutet die beiden Staubblattleitbündel. 400 : 1

Figur 3
Salix alba L. ♂. Längsschnitt durch einen Phloemstrang im Drüsengewebe. Siebplatte erkennbar. 670 : 1

Figur 4
Salix daphnoides Vill. ♂. Querschnitt durch den aufgefächerten Phloemstrang im Drüsengewebe. 500 : 1

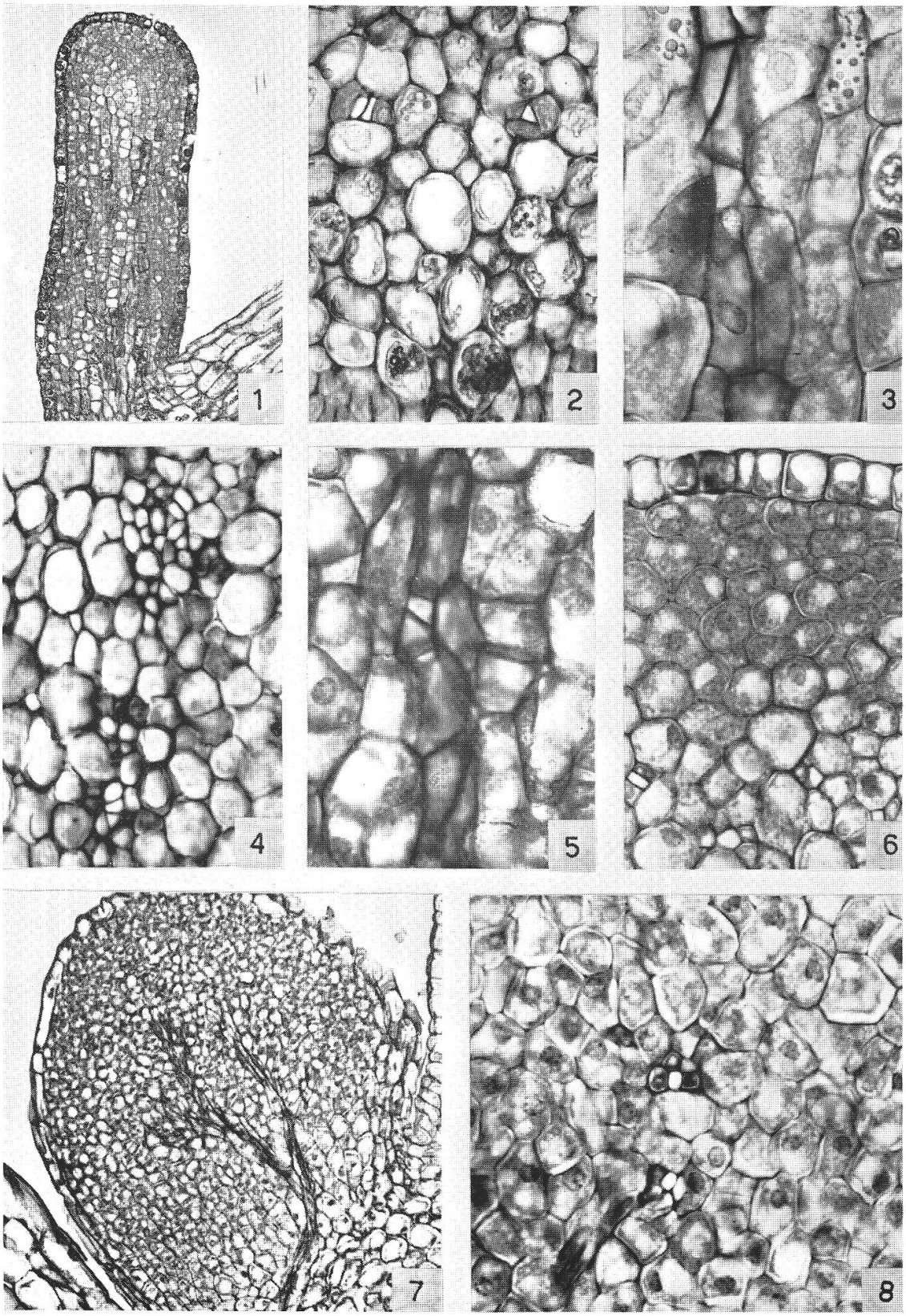
Figur 5
Salix incana Schrank ♂. Längsschnitt durch einen Phloemstrang im Drüsengewebe. Zwei Siebplatten erkennbar. 670 : 1

Figur 6
Reseda lutea L. Querschnitt durch das Drüsengewebe mit Phloemgruppen an seiner inneren Grenze. 370 : 1

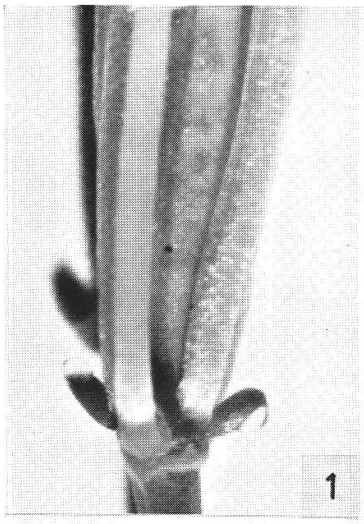
Figur 7
Brassica arvensis L. Längsschnitt durch ein laterales Nektarium mit ausgeprägter Phloemversorgung. 130 : 1

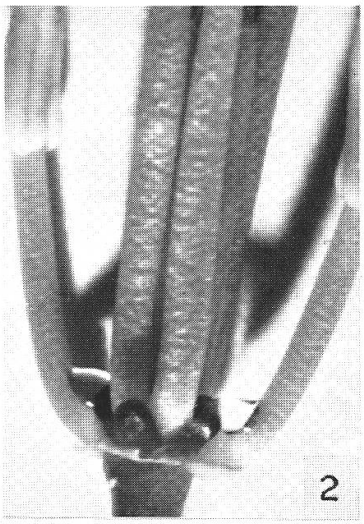
Figur 8
Brassica arvensis L. Querschnitt durch das Drüsengewebe des lateralen Nektariums mit zwei Phloemgruppen. 500 : 1

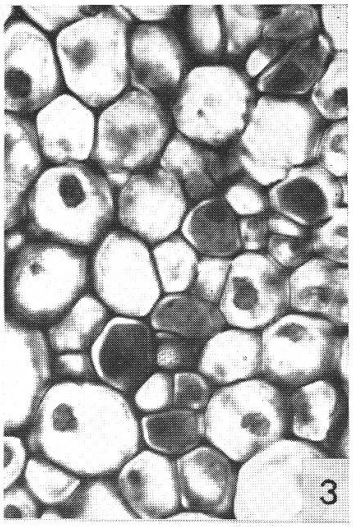
Tafel 3

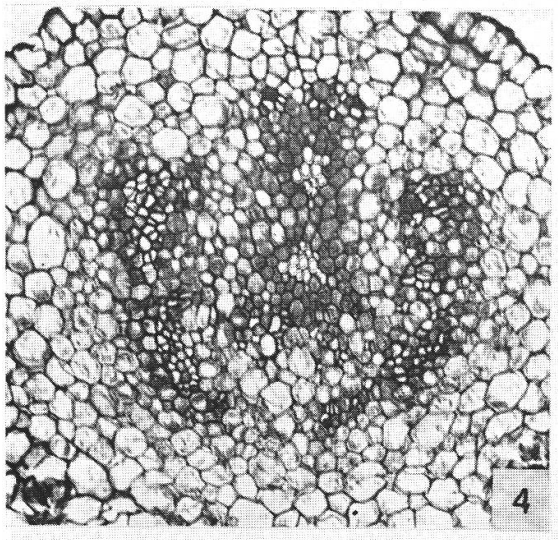


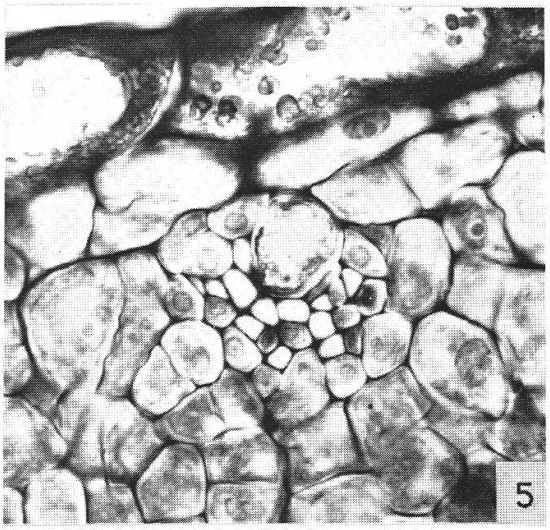
Tafel 4

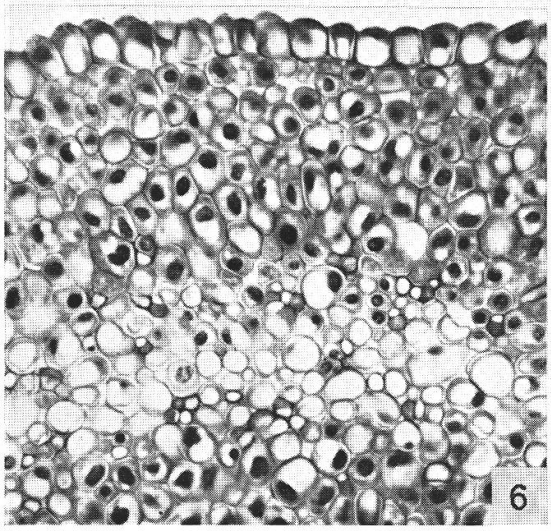


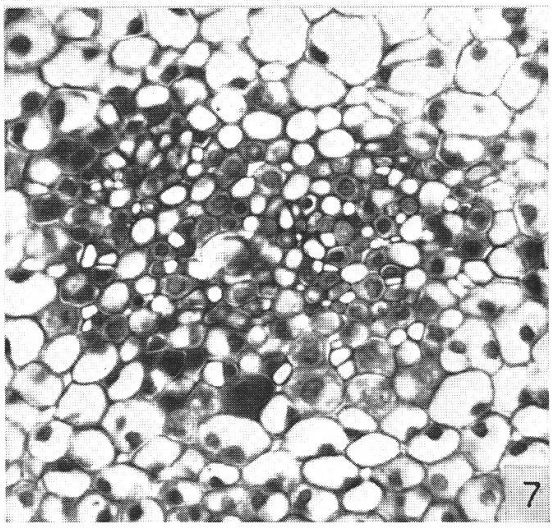












bündel an den Drüsenhöcker heran. Ihr xylematischer Anteil ist jedoch, verglichen mit dem Phloem, wenig entwickelt und auf den ersten Abschnitt nach der Abzweigung der Leitbündel beschränkt. Nur reine Phloemstränge verteilen sich deshalb im Drüsengewebe. Schon Bonnier (1879) fand bei verschiedenen *Geranium*-Arten große Unterschiede in der Stärke der Leitbündelversorgung, ohne die Stränge jedoch näher zu charakterisieren.

e) Terebinthales

Material. *Rutaceae: Ruta graveolens* L. *Polygalaceae: Polygala Chamaebuxus* L., *P. amarella* Crantz, *P. vulgaris* L. *Aceraceae: Acer pseudoplatanus* L., *A. platanoides* L. *Hippocastanaceae: Aesculus Hippocastanum* L.

Rutaceae: Das Nektarium von Ruta ist als ein ringförmiges Polster um die Basis des Fruchtknotens angelegt. Nach Feldhofen (1933) wird der Nektar vor allem in den kleinen grubenförmigen Vertiefungen am obern Rande des Drüsenringes abgesondert. Im Gegensatz zu jener Beobachtung wird jedoch das ganze Nektarium mit Phloem versorgt. Der zentrale Leitgewebezylinder im Blütengrund und die Leitbündel der Fruchtknotenwand bilden den Ausgangspunkt der vielen feinen Phloemstränge, die strahlenförmig auf die periphere drüsige Schicht zu ziehen. Im Übergangsgewebe zwischen Grundparenchym und Sekretionsgewebe

---

Tafel 4

Figur 1
Brassica Napus L. Blütengrund mit sezernierenden medianen Nektarien. Ansicht nach Entfernen von Kelch- und Kronblättern

Figur 2
Brassica Napus L. Blütengrund mit sezernierenden lateralen Nektarien. Ansicht nach Entfernen von Kelch- und Kronblättern

Figur 3
Corydalis cava L. Querschnitt durch das Drüsengewebe mit Phloeminnervierung. Siebplatte erkennbar. 670 : 1

Figur 4
Corydalis cava L. Querschnitt durch den Staubblattsporn. Unten im Bild absteigendes Leitbündel; reichlich Phloem in zwei Halbkreisen zur Versorgung der Drüse. Oben aufsteigendes kleines Leitbündel zur Versorgung des Staubblattes. 130 : 1

Figur 5
Sempervivum montanum L. Querschnitt durch ein Phloembündel in der Drüsenbasis. 670 : 1

Figur 6
Vicia sepium L. Querschnitt durch das Nektarium in Basisnähe. Phloemgruppen an der inneren Grenze des Drüsengewebes. 270 : 1

Figur 7
Phaseolus vulgaris L. Querschnitt durch ein Phloembündel im Drüsengewebe. 300 : 1

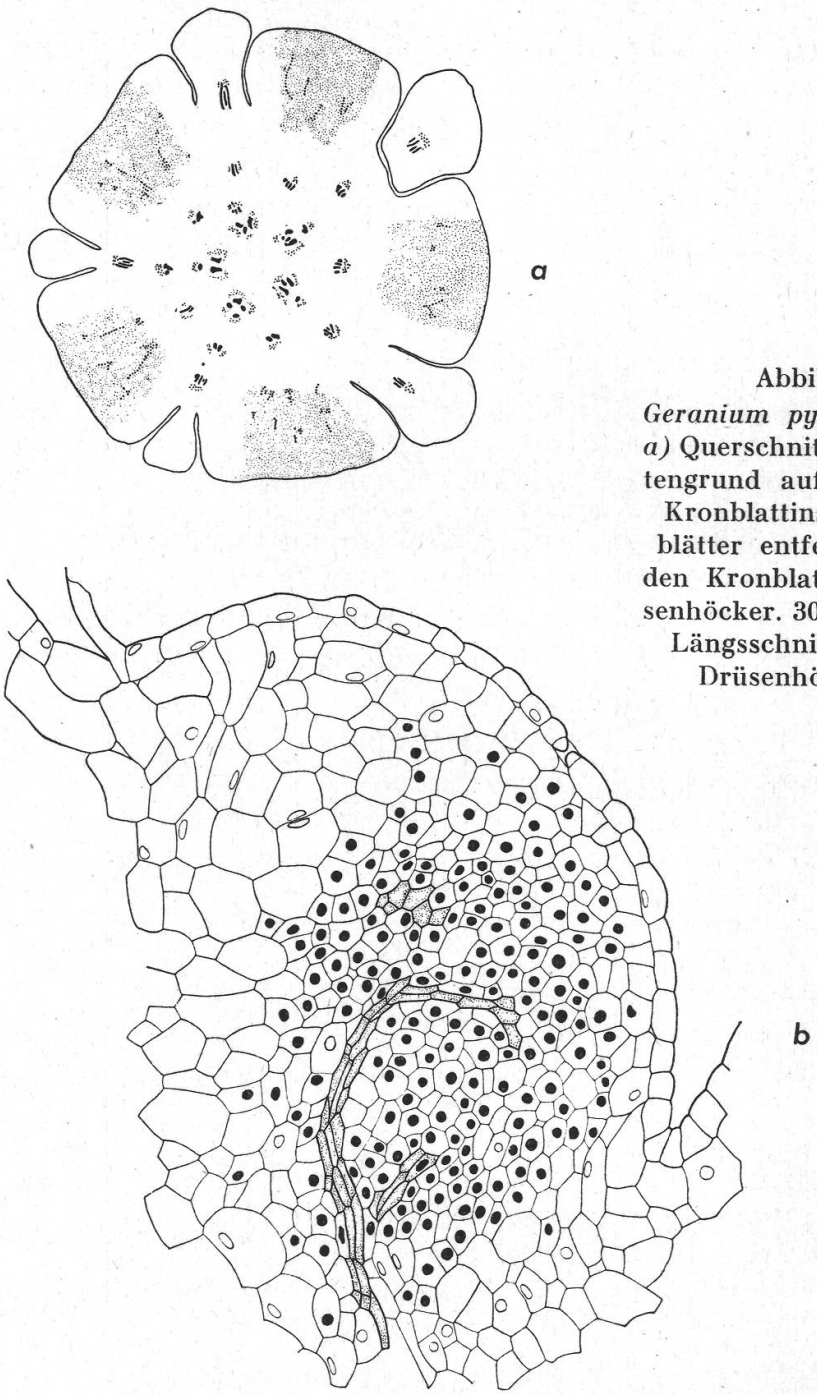


Abbildung 14
Geranium pyrenaicum Burm.
a) Querschnitt durch den Blütengrund auf der Höhe der Kronblattinsertion (Kelchblätter entfernt). Zwischen den Kronblattbasen die Drüsenhöcker. 30 : 1. *b)* Medianer Längsschnitt durch einen Drüsenhöcker. 200 : 1

klingen die Phloemstränge aus. Das eigentliche Sekretionsgewebe ist stets frei von Leitelementen.

Polygalaceae: Auch in dieser Familie schiebt sich das Nektarium häufig in Form eines Diskus zwischen Androeceum und Gynaeceum ein. Die allmähliche Reduktion dieser dem Staubblattkreis zugehörigen Drüse wurde bei der Sektion *Chamaebuxus* der Gattung *Polygala* verfolgt (H e g i); bei unserer einheimischen Form findet sich ein Drüsenhöcker in der rückwärtigen Lücke der Staubblattscheide. Zur Innervierung die-

ser Drüse werden im Blütengrund von den beiden benachbarten Staubblattleitbündeln Phloemstränge abgespalten. Sie verzweigen sich im Drüseninnern und endigen in der plasmareichen Schicht unter der Epidermis. Bei *Polygala vulgaris* und *Polygala amarellum* tritt das Sekretionsgewebe rund um den Fruchtknoten im Bereich des Blütenbodens auf, ohne äußerlich durch irgendwelche Erhebungen aufzufallen. Es ist nur wenige Zellen breit und tief, eingekeilt zwischen Staubblatt- und Fruchtblattleitbündel; eine drüseneigene Innervierung fehlt.

Aceraceae: Bei *Acer* hat das Nektarium die Form einer fleischigen Scheibe, die außen vom Perianth begrenzt ist und im Zentrum vom ver-

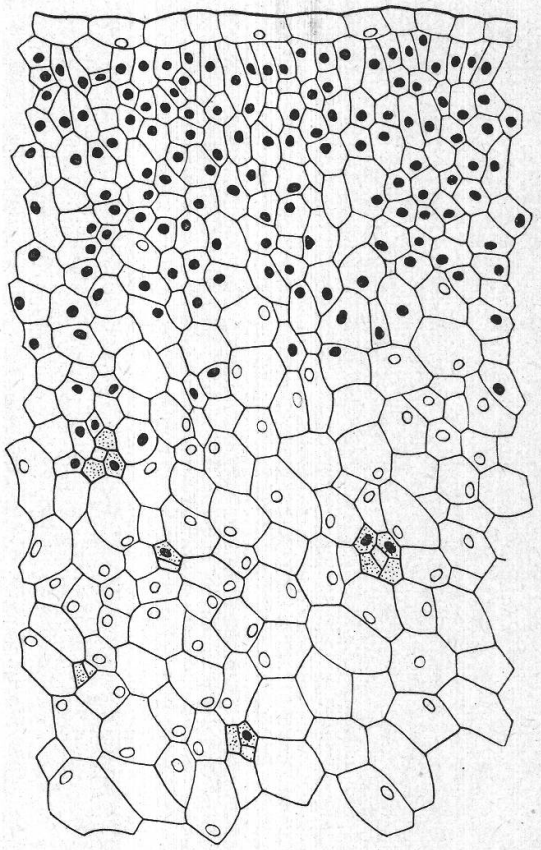


Abbildung 15
Querschnitt durch das Sekretionsgewebe und das angrenzende Grundparenchym von *Acer platanoides* L. 250 : 1

tieft inserierten Fruchtknoten durchbrochen wird. Die acht Staubblätter entspringen in kleinen Gruppen bei *Acer platanoides* am Außenrand, bei *Acer pseudoplatanus* am Innenrand dieses Drüsenpolsters. Das Nektarium beider Arten wird intensiv durch drüseneigenes Phloem versorgt. Sämtliche Leitbündel der Drüsennachbarschaft, d. h. Kelch- und Kronblattleitbündel, vorzüglich aber die kräftigen Staubblattleitbündel, sind an der Phloeminnervierung des Sekretionsgewebes beteiligt. Abbildung 15 zeigt, wie das nektarieneigene Phloem in Form einzelner Siebröhren der inneren Grenze des Drüsengewebes folgt. Wie bei *Ruta* treten auch hier die Phloemstränge nie in eine enge direkte Beziehung zu den Drüsenzellen.

Hippocastanaceae: Das Nektarium von *Aesculus* findet sich im Blütengrund als ein unregelmäßig geformter, oberseits gestutzter Höcker. Er nimmt im hinteren Teil der Blüte (vgl. *Polygala Chamaebuxus*) hauptsächlich den Raum zwischen Kron- und Staubblättern ein, schiebt sich aber auch zwischen die Kronblattbasen ein und umgibt den Grund der Filamente wallförmig. Zur Innervierung des kleinzelligen, gerbstoffreichen Drüsengewebes werden im Blütenboden von den benachbarten Staubblattleitbündeln große Mengen von Phloem abgegeben. Es zieht zuerst horizontal durch das Grundparenchym gegen außen, um dann unterhalb des Drüsengewebes umzubiegen und sich in diesem zu verteilen (Tafel 5, Figur 5). Selten ist ein Sekretionsgewebe so reich an Phloemelementen; daß Bonnier (1879) darin keine Spur einer Leitbündelversorgung feststellen konnte, ist überraschend.

f) Celastrales und Rhamnales

Material. *Aquifoliaceae: Ilex Aquifolium* L. *Rhamnaceae: Rhamnus cathartica* L. *Vitaceae: Vitis vinifera* L., *Cissus discolor* Bb.

Aquifoliaceae: Bei *Ilex* dient der Fruchtknoten als Sekretionsorgan. In den zur Untersuchung gelangten männlichen Blüten — die Pflanze

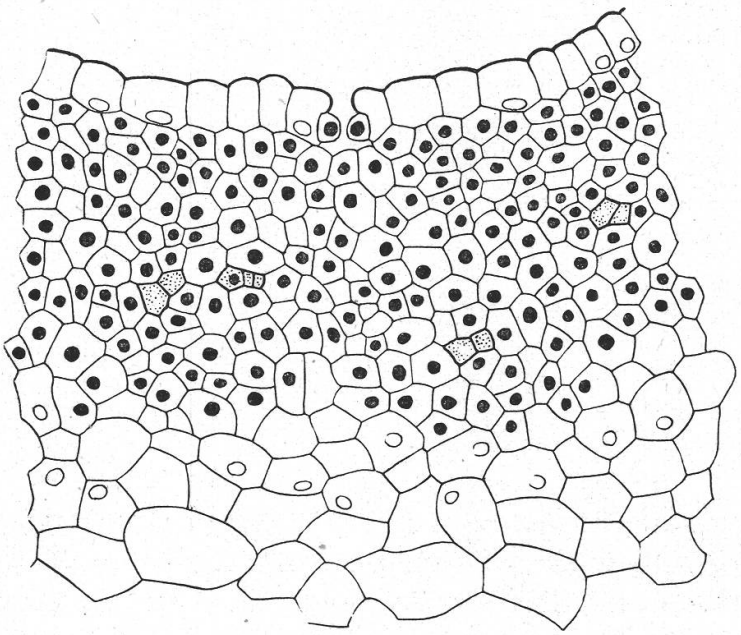


Abbildung 16
Querschnitt durch das Drüsengewebe von *Rhamnus catharica* L. 400 : 1

wird oft durch Verkümmern des einen Geschlechtes zweihäusig — ist der Fruchtknoten auf ein kegelförmiges Gebilde mit nur angedeuteter Fächerung reduziert. Oben läuft es zu einem Pistillodium aus. Das ganze Stempelrudiment besteht aus einem einheitlich kleinzelligen und plasmareichen Drüsenparenchym. Die Innervierung ist nur schwach entwickelt; einzig in der Tiefe des Rudimentes verlaufen etliche kleine vollständige Leitbündel geradlinig aufwärts bis in die Spitze des Pistillodiums.

Rhamnaceae: In der Blüte von *Rhamnus* kleidet das Drüsengewebe die Innenseite des Achsenbechers aus. Durch das angrenzende großzellige Grundparenchym verlaufen die Leitbündel. Sie sind für das Perianth und die Mikrosporophylle bestimmt und versorgen auch gleichzeitig das Nektarium mit Phloem. Beidseitig am Xylemteil vorbei ziehen viele feine Phloemstränge in Richtung auf die drüsige Schicht. Erst im Sekretionsgewebe selbst klingen sie aus. Abbildung 16 zeigt die Phloemgruppen zwischen den Drüsenzellen.

Vitaceae: Hier erscheinen die Nektarien als Abkömmlinge der Fruchtknotenwand. Bei *Vitis* finden sich fünf gelbe, schuppenförmige Drüsen, die mit den Staubblattbasen alternieren. *Cissus* mit seiner vierzähligen Blüte besitzt vier Nektarien als drüsige Verdickungen am unteren Teil des Fruchtknotens. Die Innervierung der Nektarien der beiden Arten ist verschieden. Während bei *Vitis* die Stoffzufuhr ausschließlich durch die benachbarten Leitbündel der Fruchtknotenwand erfolgt, ist bei *Cissus* eine zusätzliche nektarieneigene Innervierung vorhanden. Zarte Phloemstränge, die vom Stoffleitungsgewebe der Karpelleitbündel abstammen, strahlen in das Drüsengewebe aus. Sie lassen sich leicht übersehen, weil in ihrer Nähe dunkel gefärbter Gerbstoff in Menge abgelagert ist.

g) Umbelliflorae

Material. *Cornaceae: Cornus sanguinea* L., *C. mas* L. *Araliaceae: Hedera Helix* L. *Umbelliferae: Astrantia major* L., *A. minor* L., *Eryngium amethystinum* L., *Anthriscus silvestris* Hoffm., *Heracleum Sphondylium* L., *Daucus Carota* L.

Der Diskus über dem unterständigen Fruchtknoten gilt als ein charakteristisches Merkmal der Reihe der *Umbelliflorae*. Er tritt in verschiedenen Formen auf und dient stets als Sitz des Sekretionsgewebes.

Cornaceae: In der kleinen Blüte von *Cornus* wölbt sich der Diskus hoch zwischen Staubblattkreis und Griffel auf. Das Drüsengewebe ist bei *Cornus mas* auf die Diskuskuppe beschränkt, bei *Cornus sanguinea* auch in die Tiefe entwickelt und stark gerbstoffhaltig. Da eine drüseneigene Innervierung des Diskus fehlt, muß seine Versorgung über reguläre Leitbündel erfolgen. Diese ziehen tief unterhalb des Sekretionsgewebes durch ein vakuolisiertes Grundparenchym in Richtung auf die Griffel. Nur selten sind Nektarien zu finden, die wie bei *Cornus* so ausgesprochen schlecht innerviert erscheinen.

Araliaceae: Ebenso zeigt das Sekretionsgewebe von *Hedera* keine besondere Leitbündelversorgung. Über dem halbunterständigen Fruchtknoten formt sich eine flache Pyramide, die an der Spitze in die Griffel übergeht und unter ihrer welligen Oberfläche drüsig entwickelt ist. Im schwammigen Grundparenchym innerhalb des Sekretionsgewebes verlaufen die kräftigen Karpell- und Griffelleitbündel. Nur durch sie kann das darüberliegende Drüsengewebe versorgt werden.

Umbelliferae: In dieser Familie ist der Diskus entsprechend der Lage der Karpelle zweigeteilt, und jeder Teil geht in einen Griffelast über. Jackson (1933) deutete deshalb den Diskus als basale Anschwellung der Griffel.

Wie vielgestaltig die drüsigen Griffelwülste sein können, zeigen die Abbildungen 17, 18 und 19. Bei *Anthriscus* und *Daucus* haben sie die Form rundlicher Polster, aus denen scharf abgesetzt die kurzen schlanken Griffel aufsteigen. Bei *Heracleum* wölbt sich der Diskus weit über den Blütenrand hinaus und verengt sich gegen oben nur allmählich in die kräftigen Griffel. Bei *Astrantia* und *Eryngium* liegt die Insertionsstelle der Griffel so tief, daß sich der Diskus gegen das Blütenzentrum hineinsenkt.

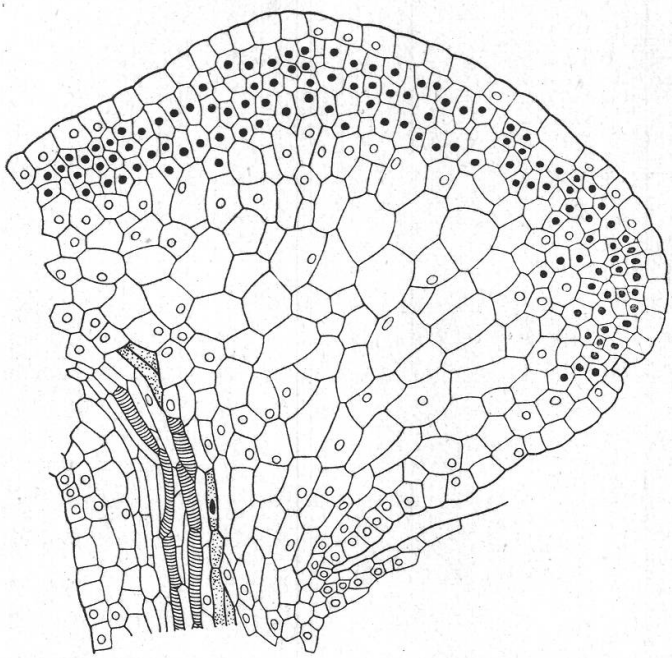


Abbildung 17
Längsschnitt durch den drüsigen Diskus von *Anthriscus silvestris* Hoffm. Links reguläres Griffelleitbündel. 170 : 1

Für eine gute Innervierung des Drüsengewebes in den Griffelwülsten ist in jedem Falle gesorgt. Durch die Diskushälften von *Anthriscus* und *Daucus* verlaufen bogenförmig im Grundgewebe einige wohl ausgebildete Leitbündel in Richtung auf die Griffel (Abbildung 17). Doch nur ein winziger Rest dieses Leitgewebes tritt schließlich in die Griffel ein. Der Hauptanteil des Phloems und des Xylems klingt schon vorher aus, da er offenbar zur Innervierung des Nektariums gebraucht wird. Zur Drüsenversorgung von *Heracleum* dienen neben den regulären Griffelleitbündeln noch zusätzliche Stränge von Phloem. Diese trennen sich in der unteren Partie des Diskus von den in Achsennähe verlaufenden Leitbündeln ab. Sie strahlen in feinen Strängen von wenigen Siebröhren mit Geleitzellen und Phloemparenchym, von Bonnier (1879) als «faisceaux vasculaires peu différenciés» bezeichnet, gegen das Drüsengewebe aus. Ihre Endigungen

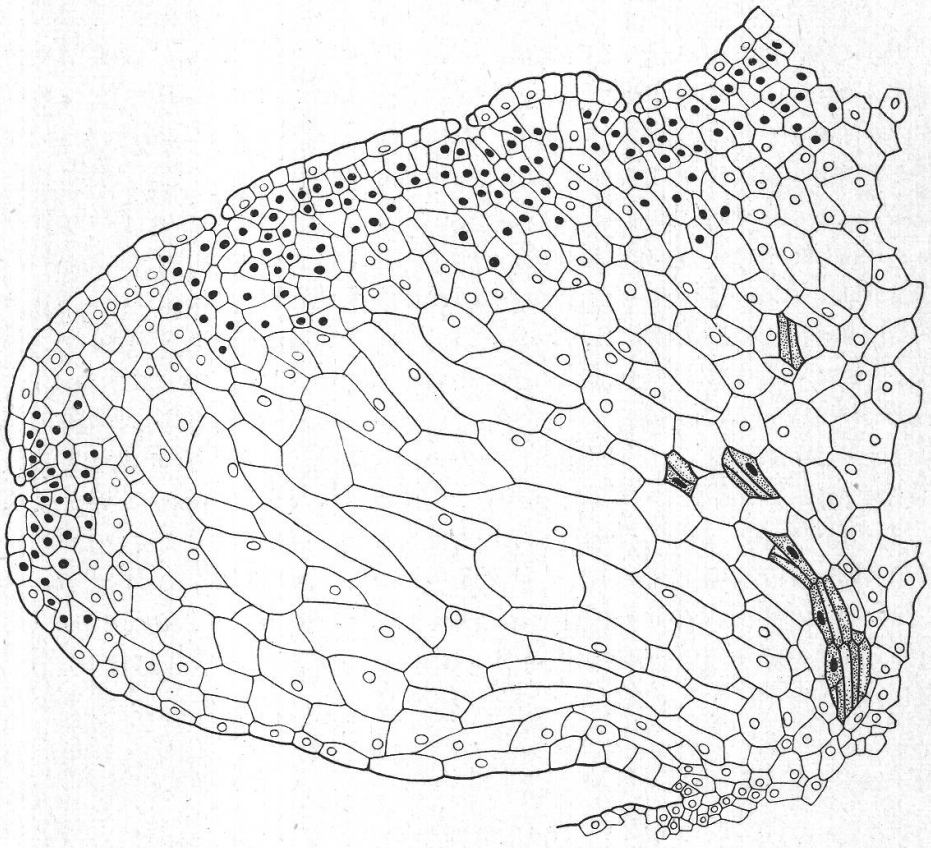


Abbildung 18
Längsschnitt durch die Diskusbasis von *Heracleum Sphondylium* L. 170 : 1

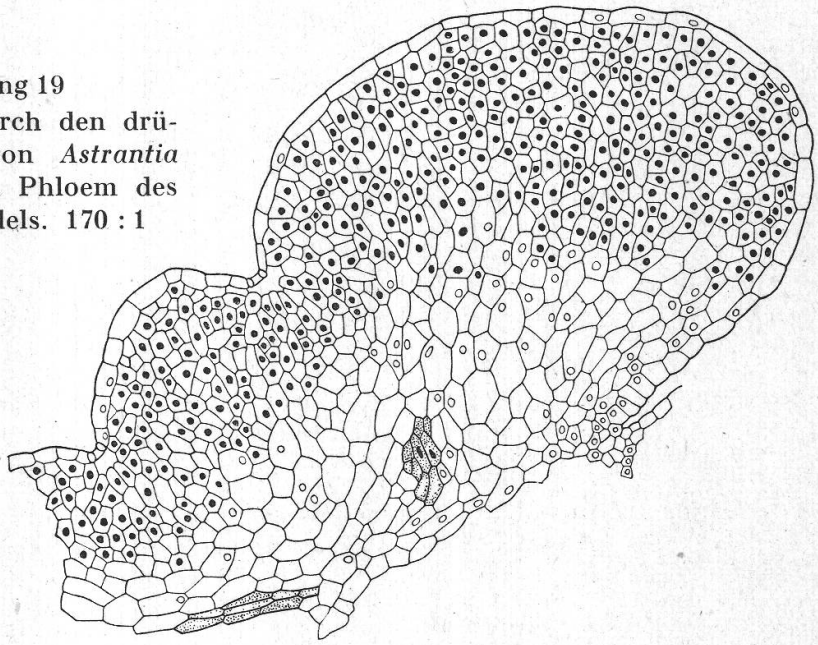


Abbildung 19
Längsschnitt durch den drüsigen Diskus von *Astrantia major* L. Unten Phloem des Griffelleitbündels. 170 : 1

liegen noch im Grundparenchym, dessen große, langgestreckte Zellen den Weitertransport der Stoffe übernehmen (Abbildung 18). In dem Maße, wie sich der Diskus allmählich in den Griffel verengt, werden die Phloem-

abzweigungen kürzer und fallen schließlich gänzlich aus. Die Griffelleitbündel übernehmen dann die Versorgung der obersten Drüsenpartien. Es scheint, daß ein bestimmter Abstand zwischen innerer Grenze des Drüsengewebes und Phloem eingehalten wird.

Eine besondere Phloemversorgung besitzen auch die peripheren Partien der Nektarien von *Astrantia*. Das Phloem wird in vielen Einzelsträngen von den Kron- und Staubblattbündeln vom Blütenrand gegen innen abgezweigt. Abbildung 19 zeigt das drüseneigene Phloem im Längsschnitt, Tafel 5, Figur 6, im Querschnitt. Wie bei allen übrigen Nektarien der *Umbelliferae* steht auch hier das Phloem ausschließlich über vakuolisiertes Grundparenchym mit dem Sekretionsgewebe in Beziehung. In der winzigen Blüte von *Astrantia minor* sind die Phloemabzweigungen nur wenige Zellen lang. Bei *Eryngium* sind sie wieder kräftig entwickelt und in der Nähe der Abzweigungsstelle zudem noch von Xylem begleitet. Damit tritt auch in dieser Familie ein Nektarium auf, an dessen drüseneigener Innervierung Xylem, wenn auch nur in untergeordneter Weise, beteiligt ist.

Tafel 5

Figur 1
Phaseolus vulgaris L. Längsschnitt durch ein Phloembündel im Drüsengewebe. In Bildmitte großlumige Siebröhre. 420 : 1

Figur 2
Phaseolus multiflorus Lam. Teil eines Querschnittes durch ein Phloembündel des Nektariums. Phloem in verschiedener Ausbildung. 670 : 1

Figur 3
Phaseolus multiflorus Lam. Längsschnitt durch ein Phloembündel im Drüsengewebe. In Bildmitte schlanke Siebröhre mit Geleitzellen. 300 : 1

Figur 4
Malva moschata L. Querschnitt durch das Sekretionsgewebe. Unten im Bild kleine Phloemgruppe. 230 : 1

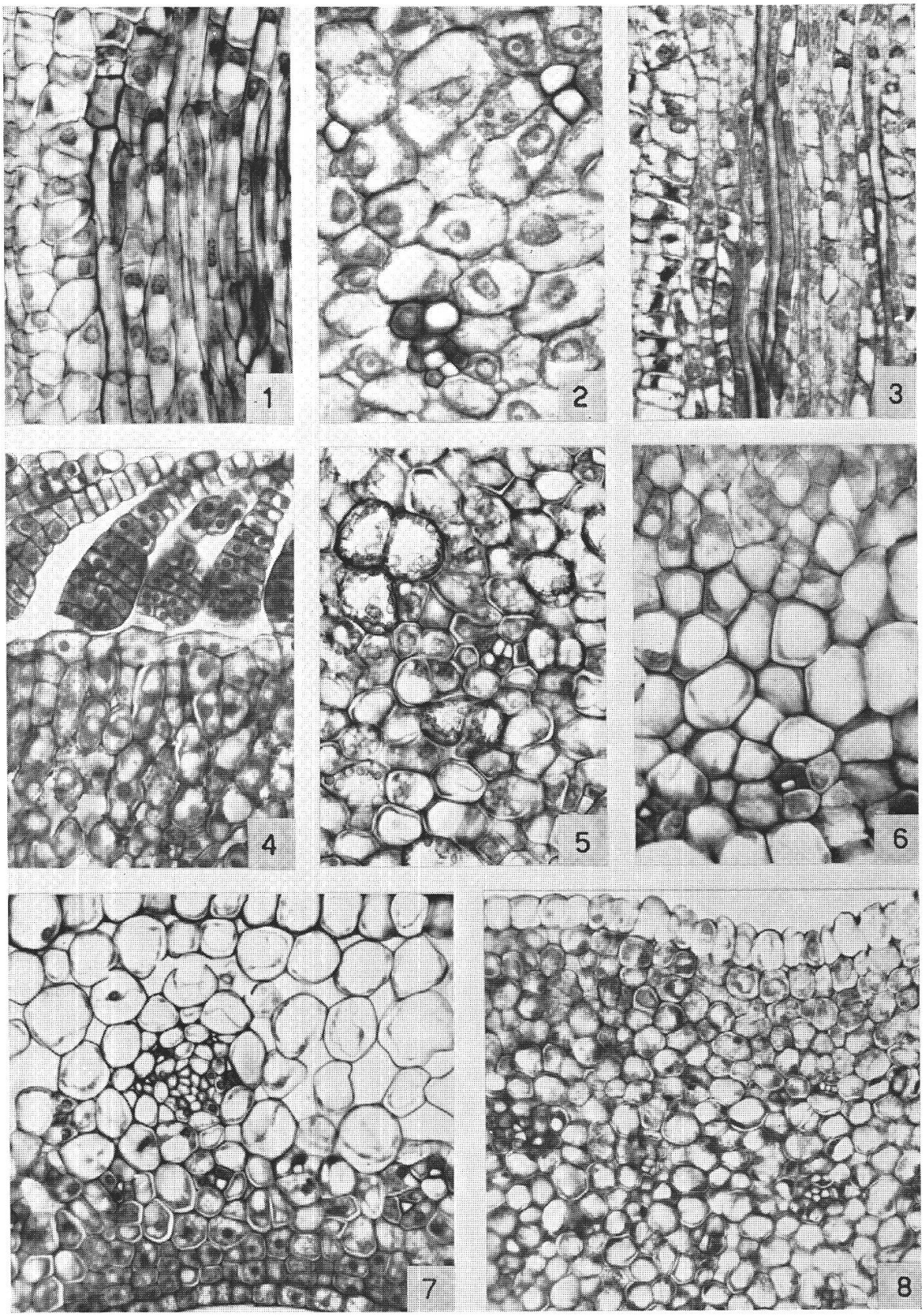
Figur 5
Aesculus Hippocastanum L. Querschnitt durch das gerbstoffhaltige Drüsengewebe. Drei kleine Phloemgruppen erkennbar. 400 : 1

Figur 6
Astrantia major L. Querschnitt durch den Blütenboden. Oben Drüsengewebe, unten Phloem zur Nektarieninnervierung. 400 : 1

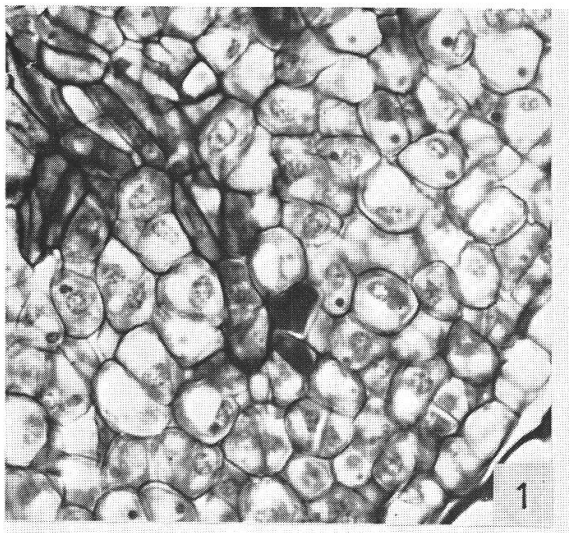
Figur 7
Gentiana campestris L. Querschnitt durch das Drüsengewebe der Kronröhre. Spezielle Phloembündel unter dem regulären Kronblattleitbündel. 270 : 1

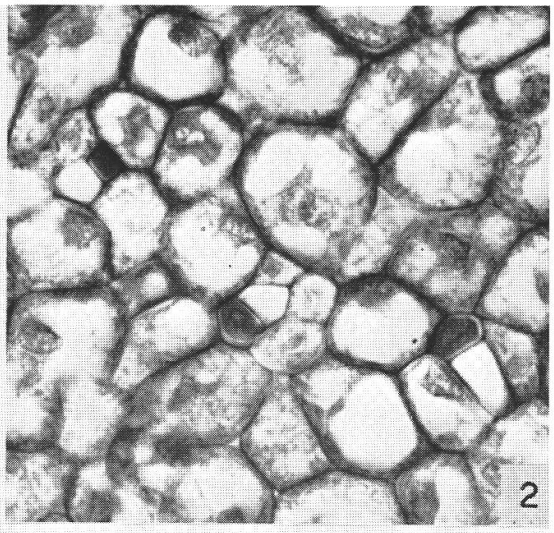
Figur 8
Convolvulus sepium L. Querschnitt durch das Drüsengewebe mit Phloeminnervierung. 270 : 1

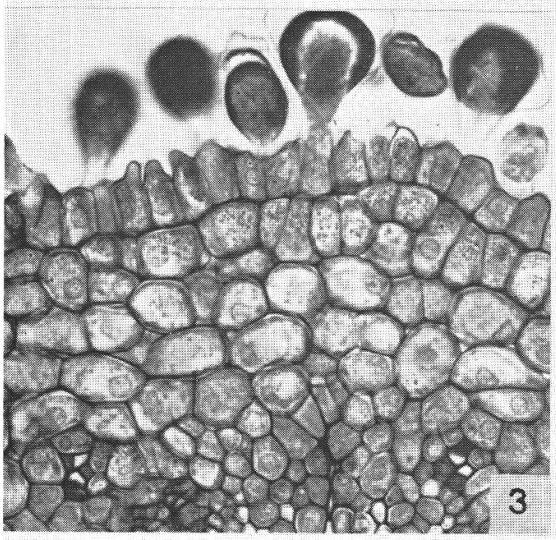
Tafel 5

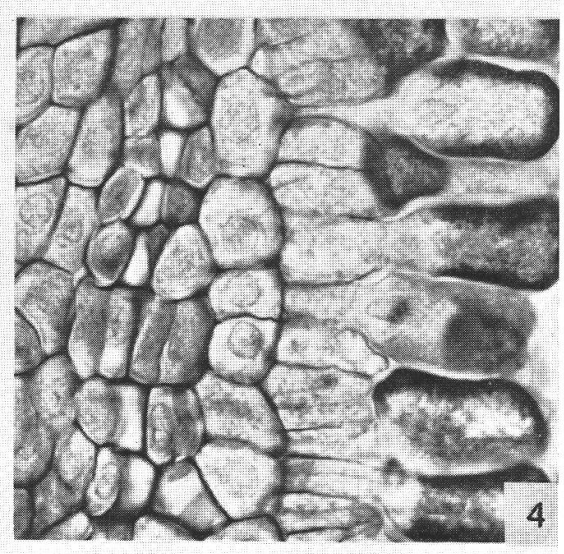


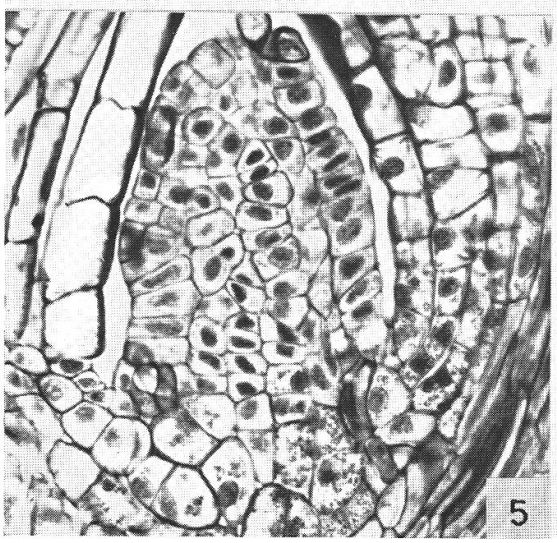
Tafel 6

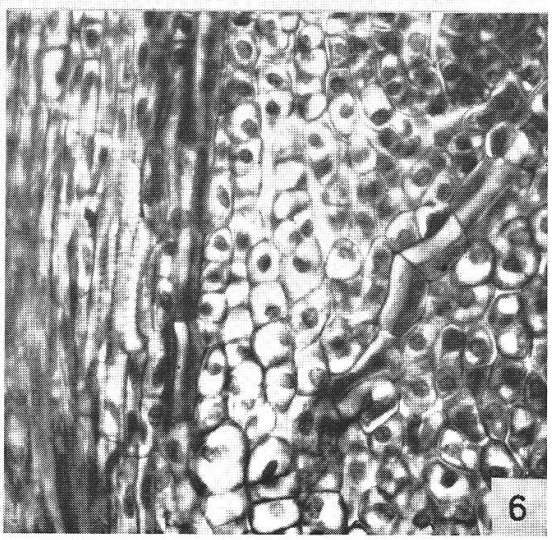












h) Bicornes

Material. *Ericaceae: Rhododendron ferrugineum* L., *Vaccinium Vitis-Idaea* L., *V. Myrtillus* L., *Calluna vulgaris* Hull., *Erica carnea* L.

Diese Familie vereinigt Gattungen mit oberständigen und solche mit unterständigen Fruchtknoten in sich. Deshalb sind auch verschiedene Entwicklungsformen bei den stets mit dem Gynaeceum assoziierten Nektarien anzutreffen. Bei den *Vaccinium*-Arten breitet sich das Drüsen-

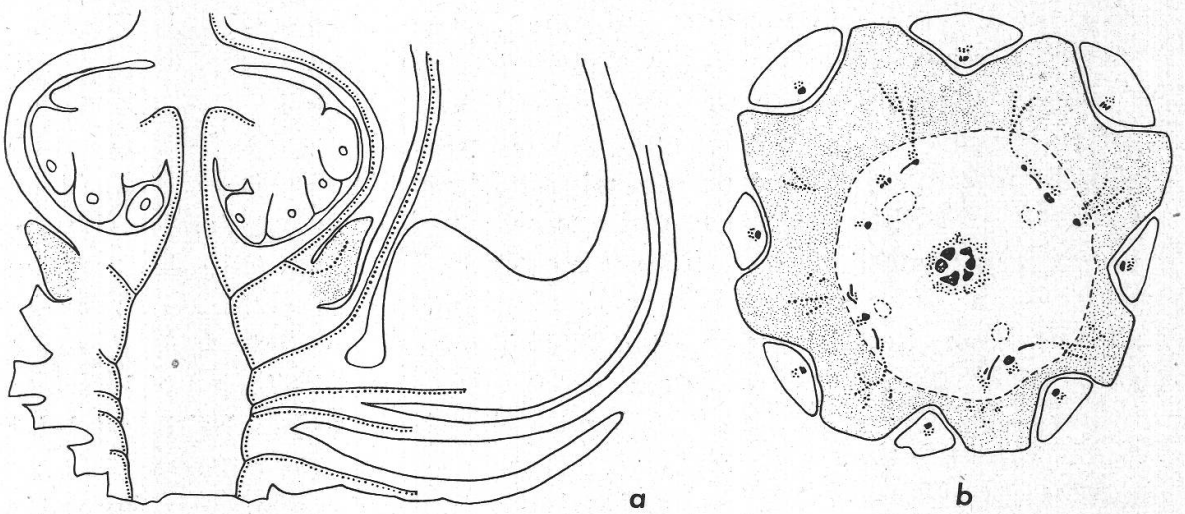


Abbildung 20

Schnitte durch die Blüte von *Calluna vulgaris* Hull. Diskusförmiges Nektarium an der Basis des Fruchtknotens. *a)* Längsschnitt. *b)* Querschnitt durch die Blütenbasis nach der Entfernung des Perianthes. *a* und *b* 45 : 1

Tafel 6

Figur 1

Ajuga reptans L. Querschnitt durch das Drüsengewebe mit Endigung eines Phloemstranges. 420 : 1

Figur 2

Linaria vulgaris Mill. Querschnitt durch das Drüsengewebe. Drei Siebröhren mit je einer Geleitzelle erkennbar. 670 : 1

Figur 3

Lonicera Xylosteum L. Querschnitt durch das Drüsengewebe der Kronröhre. Unten im Bild ein Kronblatt-Leitbündel. 270 : 1

Figur 4

Knautia arvensis Duby. Längsschnitt durch das Drüsengewebe. Kurzgliedriger Phloemstrang in Epidermisnähe. 420 : 1

Figur 5

Helianthus tuberosus L. Längsschnitt durch den Nektariendiskus. Links und rechts seiner Basis drüseneigenes Phloem. Unten rechts im Bild Phloem eines Griffelleitbündels. 270 : 1

Figur 6

Centaurea montana L. Längsschnitt durch den Blütengrund. Links Griffelleitbündel, rechts kurzgliedrige Siebröhre im Drüsengewebe der Diskusbasis. 270 : 1

gewebe innerhalb der Staubblattkreise über dem unterständigen Fruchtknoten aus und wird nur in der Mitte von der grubenartig vertieft inserierten Griffelsäule unterbrochen. Bei *Rhododendron* findet es sich als basale Anschwellung des hier oberständigen Fruchtknotens. Einen eigentlichen Diskus formt das Sekretionsgewebe um den ebenfalls oberständigen Fruchtknoten bei *Calluna* und *Erica*. Dieser Diskus besitzt acht Vorsprünge, die nach unten gerichtet sind und seitlich von den Filamentbasen begrenzt werden (Abbildung 20). Zur Versorgung fast aller dieser Nektarien — eine Ausnahme bildet die Drüse von *Erica* — ist ein spezielles Leitgewebesystem von Phloemsträngen angelegt. In das ringförmige Drüsenpolster von *Vaccinium* geben einerseits die unter dem Sekretionsgewebe durchlaufenden Griffelleitbündel, anderseits auch sämtliche Staubblattleitbündel vor ihrem Eintritt in die Filamente größere Gruppen von Phloem ab. Die Phloemstränge verzweigen sich im Grundparenchym unterhalb des Nektariums und führen dann in die unteren drüsigen Schichten. Der epidermisnahe Teil des Sekretionsgewebes ist stets frei von Leitelementen. Das Drüsengewebe von *Rhododendron* ist von Phloemsträngen durchsetzt, die von den vielen kleinen Leitbündeln in der Karpellwand abstammen. Auch bei *Calluna* liefern Leitbündel der äußeren Fruchtknotenwand das Phloem zur Versorgung der Drüse. Dabei sind die dorsalen und lateralen Leitbündel zu unterscheiden; denn wie aus Abbildung 20 *b* hervorgeht, strahlt nur von den lateralen Leitbündeln ein Teil des Stoffleitungsgewebes in die Ausbuchtungen des Diskus aus.

i) Ligustrales und Contortae

Material. *Oleaceae: Jasminum nudiflorum* Lindley, *Syringa vulgaris* L., *Forsythia suspensa* Vahl, *Ligustrum vulgare* L., *Olea europaea* L. *Gentianaceae: Gentiana purpurea* L., *G. punctata* L., *G. campestris* L., *G. Kochiana* Perr. u. Song, *G. verna* L. *Apocynaceae: Vinca minor* L.

Oleaceae: In allen Blüten dieser Familie wird man vergebens nach einem selbständigen Nektarium Ausschau halten: die ganze äußere Wand des oberständigen Fruchtknotens steht im Dienste der Sekretion. Das kleinzellige Parenchym der Fruchtknotenwand inklusive der äußeren Epidermis ist stark plasmatisch. In keinem Fall läßt sich ein spezielles Drüsengewebe vom übrigen Parenchym abgrenzen. Die Frage, ob bei *Olea* überhaupt eine Sekretionstätigkeit auftritt — sie ist umstritten —, läßt sich deshalb auf anatomischem Wege nicht beantworten.

Die Innervierungsverhältnisse sind sehr einfach. Bei allen untersuchten Arten ziehen zahlreiche kleine, aber vollständige Leitbündel durch die äußere Fruchtknotenwand gegen den Griffel. Einzig bei *Jasminum* fällt der Entwicklungsrückstand des Xylems gegenüber dem Phloem auf. Während das Phloem der Leitbündel aus wohlausgebildeten Siebröhren mit Geleitzellen besteht, tritt das Xylem im ganzen Bereich des Fruchtknotens nur in Form stark plasmatischer Initialzellen auf.

Jasminum ist bekannt durch seine eigenartige postflorale Sekretion (Daumann, 1932).

Gentianaceae: Die Gattung *Gentiana* läßt sich in die beiden Untergattungen *Eugentiana* Kusnezow und *Gentianella* Kusn. gliedern. Die beiden Gruppen unterscheiden sich scharf in der Topographie ihrer Nektarien, ist doch bei dieser das Drüsengewebe Bestandteil der Krone, bei jener Abkömmling des Fruchtknotens. Als einziger Vertreter der Gruppe *Gentianella* wurde *Gentiana campestris* untersucht. Auf der Innenseite der Kronröhre, knapp oberhalb des Blütenbodens, ist über den vier Mittelrippen je ein kleiner Bezirk drüsig ausgebildet. Er hat die Form eines Dreiecks, dessen eine Spitze sich gegen unten richtet. Zur Innervierung

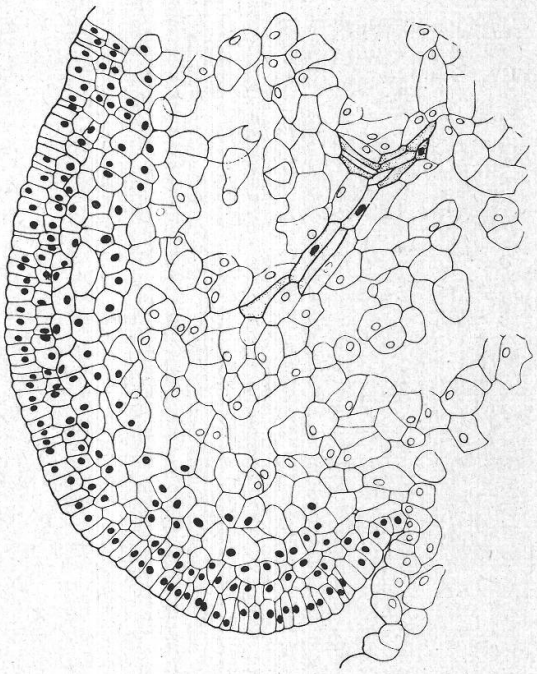


Abbildung 21
Längsschnitt durch den Nektarienwulst der Fruchtknotenbasis von *Gentiana punctata* L. 100 : 1

der drüsigen Stellen lösen sich viele feine Phloemstränge aus dem Verband der benachbarten Kronblattleitbündel. Tafel 5, Figur 7, zeigt dieses nektarieneigene Phloem an der inneren Grenze des Sekretionsgewebes.

Bei den untersuchten *Gentiana*-Arten aus der Gruppe *Eugentiana* ist die Fruchtknotenbasis Sitz des Drüsengewebes. Der Drüsenwulst besitzt fünf Vorwölbungen, die mit den Staubblattbasen alternieren.

Eine besondere Phloeminnervierung wird nur für die großen Nektarien von *Gentiana lutea* und *Gentiana punctata* angelegt. Ein Teil des Phloems des zentralen Leitgewebezylinders in der Fruchtknotenbasis strahlt in feinen Bündeln, die den Zellbrücken des Grundparenchyms folgen, in die Nähe des Drüsengewebes aus (Abbildung 21). Besonders die Vorsprünge des Nektarienringes, wo auch das Drüsengewebe stärker entwickelt ist, sind reich durch Phloem innerviert.

Apocynaceae: In der Blüte von *Vinca* finden sich zwei lappenförmige Nektarien als basale Auswüchse des Fruchtknotens. Die Drüsenlappen haben annähernd die gleiche Größe wie die Karpelle, mit denen sie alternieren. Ihre Innervierung ist sehr ausgeprägt. Sie erfolgt durch vollständige Leitbündel, die in feiner Verzweigung durch das Sekretionsgewebe aufsteigen. Bei ihrem Ausklingen im oberen Teil der Drüse verschwinden die lignifizierten Xylemelemente zuerst. Das Phloem führt mehrere Zellängen weiter aufwärts, strahlt auch seitlich aus und endigt dann in parenchymatischer Form innerhalb der Nektarienkuppe.

k) Tubiflorae

Material. *Convolvulaceae: Convolvulus arvensis* L., *C. sepium* L. *Boraginaceae: Borago officinalis* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Myosotis alpestris* Schmidt, *Echium vulgare* L. *Labiatae: Ajuga reptans* L., *Teucrium Scorodonia* L., *Lavendula spica* L., *Lamium Galeobdolon* Crantz, *L. album* L., *Satureja vulgaris* Fritsch, *Thymus Serpyllum* L., *Mentha aquatica* L. *Scrophulariaceae: Linaria Cymbalaria* Mill., *L. vulgaris* Mill., *Scrophularia nodosa* L., *Digitalis lutea* L.

Convolvulaceae: Die Blüten von *Convolvulus* besitzen am Grunde des Fruchtknotens ein gelbes Nektarium in der Form eines Diskus, der fünf mit den Staubblättern abwechselnde Vorsprünge aufweist. Bogen-

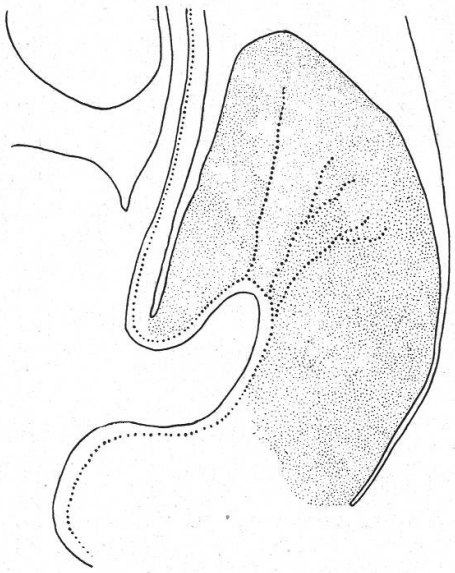


Abbildung 22
Längsschnitt durch den Drüsendiskus von *Convolvulus sepium* L. 45 : 1

förmig wölbt sich das Leitgewebe der Fruchtknotenbasis unter dem Drüsenwall (Abbildung 22), bevor es in Form zahlreicher kleiner Bündel in die Karpellwände eintritt. Während beim kleinen Diskus von *Convolvulus arvensis* die Innervierung des Drüsengewebes auf diese Ablenkung im Verlauf der Karpelleitbündel beschränkt ist, tritt bei *Convolvulus sepium* eine zusätzliche Phloemversorgung des Nektariums auf. An der Umbiegungsstelle des Leitgewebes im Bereich des Diskus verläßt ein Teil des Phloems den Verband der Leitbündel und steigt in kräftigen

Strängen, die sich noch weiter verzweigen, in die oberen Partien der Drüse auf. Tafel 5, Figur 8, zeigt die Verteilung des Phloems im Innern des Sekretionsgewebes. Nur gelegentlich findet man die nektarieneigenen Phloemstränge im ersten Abschnitt ihres Verlaufes von zusätzlichen Xylemelementen begleitet.

Boraginaceae: Von den untersuchten Vertretern dieser Familie können *Echium, Borago* und *Pulmonaria* auf Grund ihrer Nektarien in eine Gruppe zusammengefaßt werden, während *Myosotis* eine Sonderstellung beansprucht. Stets dient die Fruchtknotenbasis als Sitz des Drüsengewebes.

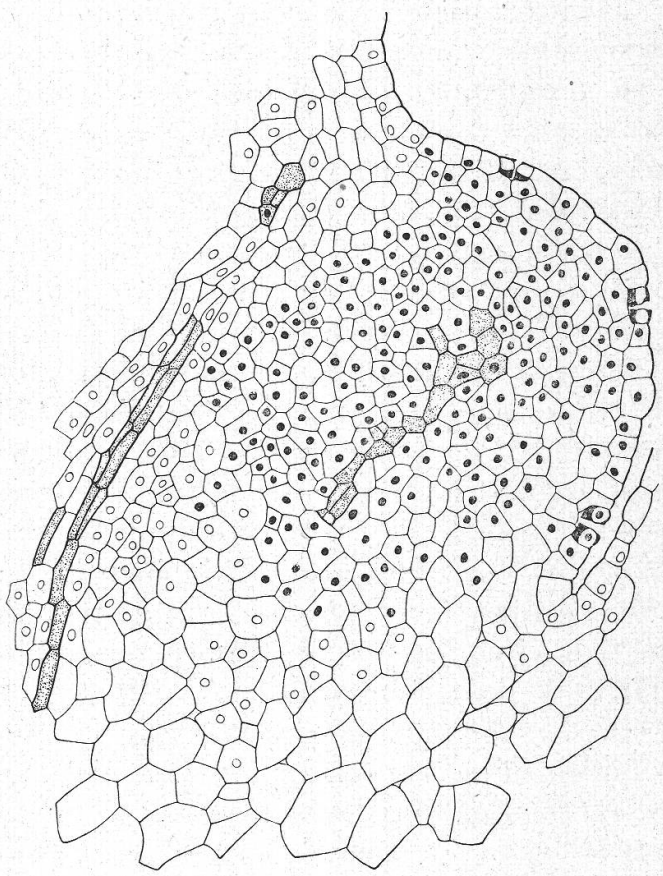


Abbildung 23
Längsschnitt durch die drüsige Anschwellung der Fruchtknotenbasis von *Echium vulgare* L. Links Phloem eines lateralen Karpelleitbündels. 250 : 1

Bei *Echium* und *Borago* bildet das Drüsengewebe in der Fruchtknotenwand eine ringförmig geschlossene Anschwellung mit stärkster Entwicklung vor den vier Samenanlagen. Bei *Pulmonaria* sind die drüsigen Polster vor den Fruchtknotenklausen zu kleinen Lappen umgestaltet. Alle diese Nektarien zeichnen sich durch eine reiche Versorgung mit Phloem aus. Es stammt von vier Leitgewebekomplexen, die im Bogen unter den entsprechenden vier Drüsenanschwellungen durchziehen, um anschließend die lateralen und ventralen Karpelleitbündel zu bilden. Die Phloembündel, die das Drüsengewebe durchsetzen, bestehen zumeist aus kurzgliederigen und weitlumigen Siebröhren. Undifferenziertes Phloem-

parenchym in Form von fast isodiametrischen Zellen beschränkt sich auf die Bündelendigungen. Abbildung 23 zeigt die Unterschiede in der Ausbildung des drüseneigenen Phloems und des Phloems des Stoffleitungsgewebes eines regulären Leitbündels.

Bei *Myosotis* formt das Nektarium einen regelmäßigen kleinen Diskus um die Basis des Fruchtknotens. Lawrence (1937) sieht in ihm keinen Bestandteil des eigentlichen Fruchtknotens, sondern rechnet ihn zur Gynobasis. Eine eigene Innervierung fehlt.

Labiatae: Die Nektarien dieser Familie treten ebenfalls als Abkömmlinge des Fruchtknotens auf. Sie zeigen jedoch hinsichtlich Form und Innervierung eine größere Variationsbreite. Bei *Teucrium* nehmen die vier ovalen Klausen fast das ganze Volumen des Fruchtknotens ein. Das Drüsengewebe reicht weit an und zwischen den einzelnen Klausen hinauf und ist gegen innen durch die dorsalen und lateralen Karpelleitbündel begrenzt. Diese spalten, so lange sie unter dem Nektarium durchlaufen, Siebröhren mit Geleitzellen ab, die im Sekretionsgewebe in Epidermisnähe endigen. Bei *Mentha* sitzen die Klausen einer sockelförmigen, oberflächlich drüsig entwickelten Partie des Fruchtknotens auf (vgl. Abbildung 24 *a*). Oben wölbt sich das Sekretionsgewebe etwas zwischen den Klausen auf, ohne aber auf ihre Wände überzugreifen. Die Innervierung erfolgt durch die kräftigen dorsalen und lateralen Karpelleitbündel, die direkt hinter dem Drüsengewebe den Sockel hinauf ziehen. Als nur mehr dünne Stränge setzen sie sich in Griffel und Klausenwände fort. Die ventralen Leitbündel verlaufen in Achsennähe in die Plazenten und sind so an der Versorgung des Nektariums nicht beteiligt. Diese bei *Mentha* gefundenen Verhältnisse sind mit kleinen Einschränkungen auch für *Lavendula, Satureja* und *Thymus* gültig. Bei *Salvia* mit ihrer viel größeren Blüte tritt eine zusätzliche Phloemversorgung der basalen Partie des Nektariums auf (Abbildung 24 *a*). Etwas über dem Blütenboden lösen sich eine Menge feiner Phloemstränge aus dem Verband der regulären Leitbündel. Diese führen in radialer Richtung durch das Grundparenchym auf das Drüsengewebe zu, um dann anschließend an dessen innerer Grenze abwärts zu ziehen. Querschnitte durch die Fruchtknotenbasis lassen so die Phloembündel am inneren Rand des Nektariums wahrnehmen (Abbildung 24 *b*), aber erst etwas höher gelegte Schnitte geben Auskunft über deren Ursprung.

Bei den folgenden Objekten ist die Form der Nektarien differenzierter und eine drüseneigene Innervierung immer vorhanden. Das diskusförmige Nektarium von *Stachys* läuft vorne in eine Zunge aus, die sich keilartig verdickt dem Klausenzwischenraum anschmiegt. Zur Innervierung des Diskus werden von den ventralen Karpelleitbündeln zahlreiche Phloemstränge abgegeben, ebenfalls von den lateralen Bündeln, die hier im Bogen unter der Nektarienbasis durchziehen (Abbildung 25). In ihrem Verlauf durch das Sekretionsgewebe verengern sich die Sieb-

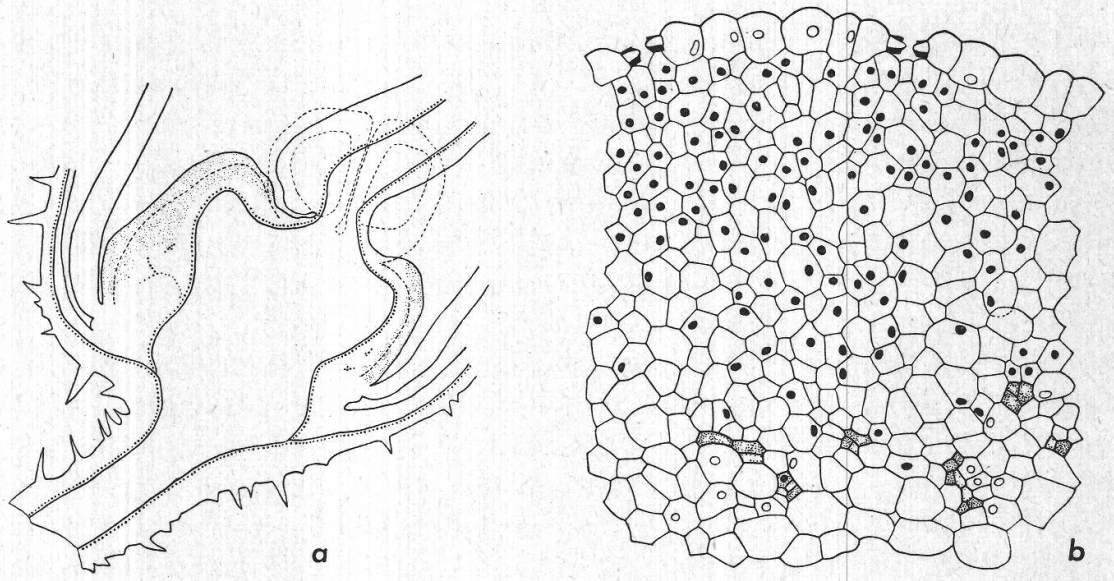


Abbildung 24
Salvia pratensis L. *a)* Medianer Längsschnitt durch den Blütengrund. Darauf ist ein paralleler Schnitt durch den Fruchtknoten projiziert, um die Stellung der Klausen zu zeigen. Drüsige Ausbildung des Fruchtknotensockels. 20 : 1. *b)* Querschnitt durch das Drüsengewebe. 200 : 1

röhren beträchtlich, und Siebplatten lassen sich nicht mehr erkennen. Diese Art der Ausbildung des Phloems ist vonBlattnervenendigungen bekannt; sie tritt hier einmalig auf, denn in der Regel besteht eine Tendenz der Erweiterung der Phloemelemente im Drüsengewebe. Der Diskus von *Lamium* ist hinten in der Blüte in breiter Lücke offen und vorn stark erhöht. Während die seitlichen Partien ausschließlich durch weitlumiges Phloem innerviert werden, erhält die zungenförmige Partie eine Versorgung durch zahlreiche kleine, jedoch vollständige Leitbündel. Bei *Ajuga*

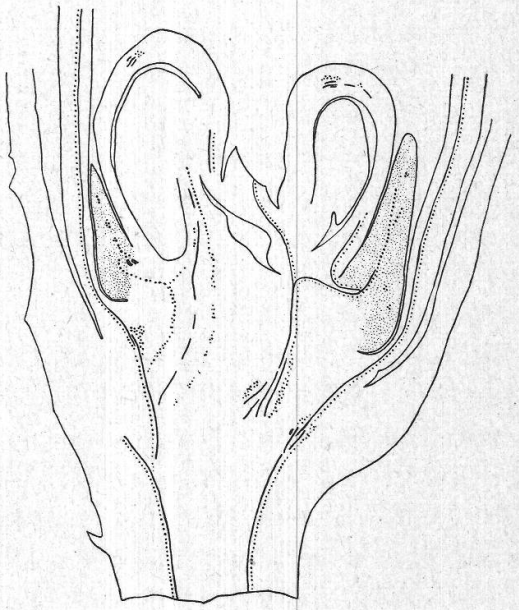


Abbildung 25
Längsschnitt durch den Blütengrund von *Stachys recta* L. Diskusförmiges Nektarium an der Basis des Fruchtknotens. 30 : 1

ist der Diskus extrem reduziert. Es besteht nur noch die vordere Partie in Form eines bis zu zwei Dritteln mit dem Karpell verwachsenen Lappens. Abzweigungen der benachbarten dorsalen und lateralen Karpellleitbündel führen ins Nektarium hinein. Die kräftigen Stränge dieses besonderen Leitbündelsystems führen Tracheiden, die jedoch bei der weiteren Verästelung der Bündel bald zurückbleiben. Reine Phloemstränge endigen in Epidermisnähe in rundlichen, stark färbbaren Parenchymzellen (Tafel 6, Figur 1).

Scrophulariaceae: Auch in dieser Familie entwickelt sich das Drüsengewebe in engem Zusammenhang mit dem Fruchtknoten. Bei *Digitalis* und *Scrophularia* bildet es einen gleichmäßigen Wulst rund um die Basis des Gynaeceums. Bei *Linaria* findet entsprechend der besonderen Dorsiventralität der Blüten nur über dem Kronblattsporn eine basale drüsige Entwicklung des Fruchtknotens statt, nämlich in Form eines kräftigen Polsters bei *Linaria vulgaris* oder als wenigzellige Anschwellung bei *Linaria Cymbalaria*. Bei den meisten untersuchten Vertretern der Scrophulariaceen — eine Ausnahme bildet *Linaria Cymbalaria* mit ihrem sehr kleinen Nektarium — ist das Drüsengewebe durch besondere Phloemstränge innerviert. Diese zweigen bei *Scrophularia* und *Digitalis* von den zahlreichen Leitbündeln, die hinter dem drüsigen Wulst durch die Fruchtknotenwand aufwärts ziehen, ab und durchstrahlen dann gleichmäßig das ganze Sekretionsgewebe. Bei *Linaria vulgaris* wird nur die obere Partie des Drüsenpolsters durch Karpelleitbündel mit Phloem innerviert; in die Drüsenbasis strahlt das Phloem von zwei benachbarten Kronblattleitbündeln. Die letzten Phloemverzweigungen im Sekretionsgewebe bestehen stets aus einzelnen Siebröhren mit Geleitzellen (Tafel 6, Figur 2).

l) Rubiales

Material. *Caprifoliaceae: Lonicera Xylosteum* L., *L. alpigena* L. *Valerianaceae: Kentranthus ruber* DC. *Dipsacaceae: Dipsacus sativus* Honckeny, *Cephalaria alpina* Schrad., *Knautia arvensis* Duby, *Scabiosa graminifolia* L.

Das Gemeinsame der Nektarien aller Vertreter dieser Reihe liegt in der Lokalisierung des Drüsengewebes in der Kronröhre und in der Ausbildung keulenförmiger Drüsenhaare. Die Innervierung der Nektarien ist unterschiedlich.

Caprifoliaceae: Bei *Lonicera* besitzt die Kronröhre nahe ihrer Basis eine halbkugelige einseitige Ausbuchtung, deren Innenseite vom Sekretionsgewebe ausgekleidet wird. Tafel 6, Figur 3, zeigt einen Querschnitt durch das Drüsengewebe mit seiner charakteristischen Epidermis. Nach Feldhofen (1933) wird der Nektar nur durch die kolbenförmigen Trichome ausgeschieden. Ihre Kutikula ist im Stadium voller Sekretion stets von der Zellulosewand gelöst. Die Innervierung der drüsigen Schicht erfolgt durch kräftige reguläre Kron- und Staubblattleitbündel. Das

Sekretionsgewebe grenzt natürlicherweise an das Xylem der Bündelinnenseiten. Weil jedoch das Stoffleitungsgewebe den Holzteil im Querschnitt halbkreisförmig umgibt, tritt auch das Phloem in direkte Berührung mit den Drüsenzellen (Tafel 6, Figur 3).

Valerianaceae: In der Blüte von *Kentranthus* dient der lange schlanke Kronblattsporn als Sitz des Drüsengewebes und zugleich als Behälter für den ausgeschiedenen Nektar. Vom Blütenboden aus führt ein Leitbündel bis in die Spitze des Sporns und in seiner äußern Wand wieder hinauf in die Krone. Nur das wenige Zellen dicke Parenchym über dem absteigenden Leitgewebe ist drüsig entwickelt. Zur besonderen Innervierung des Nektariums löst sich beidseitig ein kleiner Teil des Stoffleitungsgewebes aus dem Leitbündelverband. Aber entsprechend der geringen Tiefenausdehnung des Sekretionsgewebes umfassen diese Phloemausstrahlungen höchstens eine bis zwei Zellen von parenchymatischem Charakter.

Dipsacaceae: Erst in dieser Familie tritt regelmäßig eine intensive nektarieneigene Phloemversorgung des Drüsengewebes auf. Dieses findet sich bei allen Vertretern auf der Innenseite des Kronröhrengrundes. Bei *Cephalaria* und *Knautia* ist die gesamte Kronröhrenbasis drüsig verdickt. Bei *Dipsacus* und *Scabiosa* hingegen beschränkt sich das Sekretionsgewebe auf ein kleines Polster vorne in der Blüte. Der Charakter der Drüsenepidermis und des hypodermalen Sekretionsgewebes ist bei allen Arten ähnlich. Tafel 6, Figur 4, illustriert die Verhältnisse. Die Phloeminnervierung der Nektarien erfolgt durch die Leitbündel, die im vakuolisierten Blattparenchym hinter dem Drüsengewebe aufwärts ziehen. Bei *Cephalaria* und *Scabiosa* ist beachtenswert, daß ausschließlich die Staubblattleitbündel Phloemstränge abgeben, während sich bei *Dipsacus* und *Knautia* das Phloem ohne Unterschied von allen benachbarten Leitsträngen abspaltet. In jedem Fall wird das Sekretionsgewebe dicht von vielen wirr verlaufenden Phloemsträngen durchsetzt. Nur bei *Knautia* streichen sie geordnet, meist eine Zellschicht unter der Epidermis, im Nektarium aufwärts (Tafel 6, Figur 4). Die Siebröhren und Geleitzellen des drüseneigenen Phloems sind oft fast isodiametrisch und im Querschnitt immer wesentlich größer als die entsprechenden Phloemzellen der Leitbündel. Die Siebplatten sind gut erkennbar.

m) Synandrae

Material. *Campanulaceae: Campanula glomerata* L., *C. barbata* L., *C. patula* L., *Phyteuma orbiculare* L., *P. spicatum* L., *Jasione montana* L. *Compositae: Solidago Virgaaurea* L., *S. canadensis* L., *Helianthus annuus* L., *H. tuberosus* L., *Achillea Millefolium* L., *Chrysanthemum Leucanthemum* L., *Senecio vulgaris* L., *Carduus defloratus* L., *Cirsium arvense* Scop., *C. oleraceum* Scop., *Centaurea Cyanus* L., *C. montana* L., *C. Jacea* L., *Leontodon hispidus* L., *Taraxacum officinale* Weber, *Sonchus oleraceus* L.

Campanulaceae: Unter den verschiedenen Gattungen herrscht eine weitgehende Übereinstimmung in der Ausbildung und Innervierung der

Nektarien. Das epigyn zwischen Staubblattkreis und Griffel liegende plasmareiche Drüsengewebe geht in der Tiefe in ein schwammiges Parenchym über, in dem das Leitgewebe verläuft. Viele kleine Xylemstränge ziehen strahlenförmig vom äußern Blütenrand in Richtung auf die Griffel. Das Phloem nimmt nicht diesen direkten Verlauf. Es bildet unter dem Drüsengewebe ein enges Geflecht von feinen untereinander anastomisierenden Strängen, die stets von gegliederten Milchsaftröhren begleitet sind. Dieses Phloem liegt so dicht der inneren Grenze des Sekretionsgewebes an, daß damit eine gute Versorgung des Nektariums gewährleistet ist.

Compositae: Auch in dieser Familie sind die Nektarien hinsichtlich der Lage und Gestalt einheitlich. Das Drüsengewebe bildet stets einen

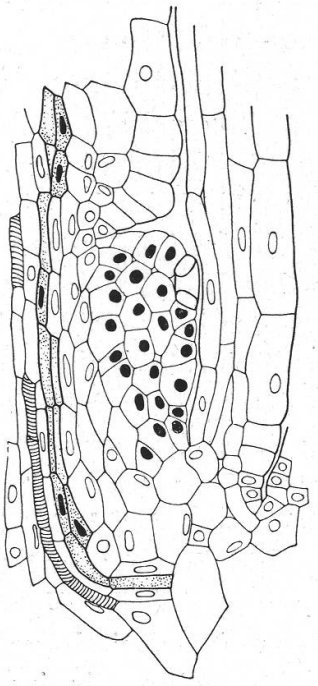


Abbildung 26
Längsschnitt durch den kleinen Drüsendiskus im Blütengrund von *Senecio vulgaris* L. Links ein Griffelleitbündel. 250 : 1

Diskus am Grunde zwischen Kron-Staubblattröhre und Griffel. Er hebt sich durch seinen hohen Plasmagehalt deutlich vom Gewebe der benachbarten Blütenteile ab und ist eher mit dem Griffel als mit der Kronröhre verbunden. Die Innervierungsverhältnisse sind so verschiedenartig, daß sie im einzelnen betrachtet werden müssen.

In den kleinen Blüten von *Achillea, Chrysanthemum* und *Senecio* ist der Diskus in Breite und Höhe nur wenigzellig und ohne besondere Innervierung. Die im Parenchym des Griffels verlaufenden Leitbündel versorgen auch das naheliegende Drüsengewebe (Abbildung 26). Ebenso sind die größeren Nektarien von *Sonchus, Leontodon* und *Taraxacum* für ihre Versorgung vollständig auf die regulären Leitbündel der Umgebung angewiesen. Auch der drüsige Ringwall bei den *Solidago*-Arten wird nicht gesondert innerviert.

Ein neues Moment besteht hier in der netzartigen Ausbreitung des Phloems im Blütenboden. Das Drüsengewebe erhebt sich direkt über diesem engen Geflecht aus kurzgliedrigen Phloemelementen. Eine Ähnlichkeit mit den Verhältnissen in der Familie der *Campanulaceae* ist unverkennbar.

Bei *Helianthus, Carduus* und *Cirsium* werden sämtliche Nektarien besonders innerviert, und zwar immer und ausschließlich durch Phloem. Der Diskus von *Helianthus annuus* ist weitgehend unabhängig vom Gewebe des Griffels (Abbildung 27), und alle regulären Leitbündel im Blütenboden verlaufen in beträchtlichem Abstand vom Sekretionsgewebe.

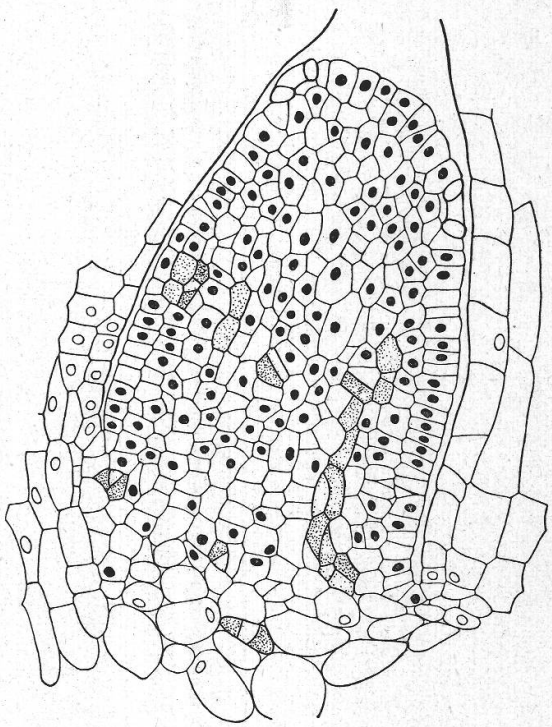


Abbildung 27
Längsschnitt durch den Drüsendiskus von *Helianthus annuus* L.
250 : 1

Bei der Formierung der Kron- und Staubblattleitbündel aus dem Leitgewebekomplex im Blütenboden werden viele feine Phloemstränge zur Innervierung der Drüse abgezweigt. Sie treten in den Diskus ein und durchsetzen in feiner Verästelung das Sekretionsgewebe mit Ausnahme seiner obersten Partie (Abbildung 27). Das nektarieneigene Phloem besteht aus weitlumigen, kurzgliederigen Siebröhren. Sie lassen sich leicht durch ihre quergestellten Siebplatten und die ovalen Siebfelder an den Längswänden identifizieren. Das sehr viel kleinere Nektarium von *Helianthus tuberosus* ist in gleicher Weise innerviert (Tafel 6, Figur 5). Bei *Cirsium* tritt das Phloem entsprechend der Fünfzahl der Kron-Staubblattleitbündel in fünf Strängen in die Drüse ein. Wenige Zellschichten unter ihrer äußeren Epidermis fächern diese Phloemstränge auf und laufen dann geradlinig, immer in Nachbarschaft der Epidermis, im Sekretions-

gewebe aufwärts. Erst beim Ausklingen biegen sie etwas gegen das Innere der Drüse ab (Abbildung 28). Solange der Diskus mit dem Griffel in Verbindung steht, ist eine Versorgung seiner zentralen Partien auch über das Phloem der Griffelleitbündel möglich. Es steht in direktem Kontakt mit den Drüsenzellen. Bei *Carduus* bilden diese Griffelleitbündel die Hauptquelle für die spezielle Phloemversorgung des Nektariums. Die Innervierung von den Staubblattleitbündeln aus ist auf Phloemstränge von der Länge weniger Zellen reduziert.

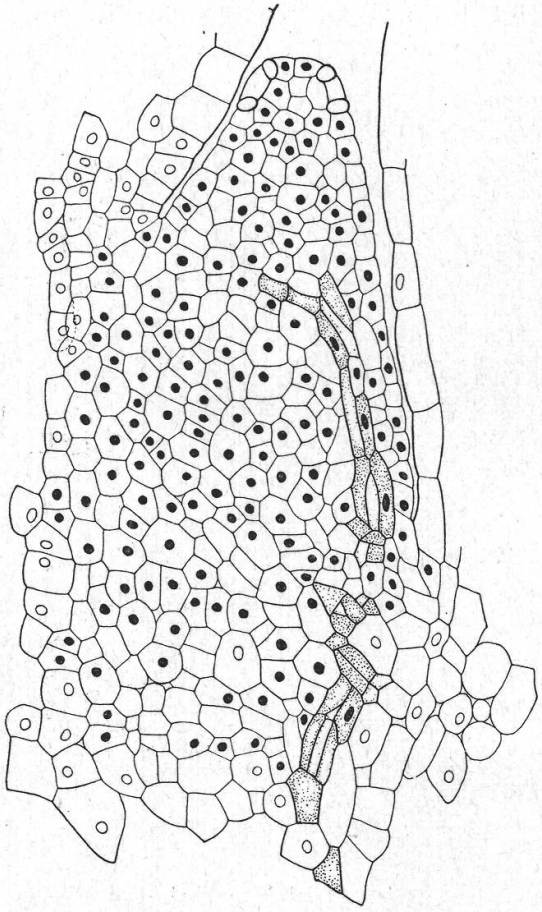


Abbildung 28
Längsschnitt durch den Drüsendiskus von *Cirsium arvense* Scop.
250 : 1

Bei der Gattung *Centaurea* werden die Nektarien ausschließlich über die Griffelleitbündel versorgt. Auffallend ist dabei die Mannigfaltigkeit der Art und Weise, wie dies bei den einzelnen Arten geschieht. Bei *Centaurea Cyanus* lehnt sich das Drüsengewebe stark an die Griffelachse an, wo es in Beziehung mit dem Phloem der Griffelleitbündel tritt. Eine zusätzliche Innervierung des Nektariums fehlt. Bei *Centaurea Jacea* strahlen jedoch viele kurzgliederige Phloemstränge in die mittlere Partie des Drüsendiskus ein. Auch das wohlausgebildete Nektarium von *Centaurea montana* wird durch Phloem versorgt, wie aus Tafel 6, Figur 6, hervorgeht. Daneben sind aber auch vollständige, von den Griffelleitbündeln abstammende kleine Leitbündel an der Innervierung der Drüse beteiligt.

Dieses regelmäßige, wenn auch spärliche Auftreten von Xylem im Nektarium von *Centaurea montana* darf als Ausnahme betrachtet werden und zeigt, daß aus den Innervierungsverhältnissen der Nektarien einer untersuchten Art nie voreilig auf die Drüsenversorgung bei nah verwandten Arten geschlossen werden darf.

V. Diskussion

Die Ergebnisse über die Innervierung von floralen Nektarien, welche in der vorliegenden Arbeit dargestellt sind, sollen im folgenden von verschiedenen Gesichtspunkten aus geordnet und betrachtet werden.

Allgemeines zur Lage und Morphologie der Nektarien: Bei gesamthafter Betrachtung der untersuchten Nektarien ergibt sich ein sehr vielfältiges Bild. Jeder einzelne Blütenteil kann als Sitz des Drüsengewebes auftreten. Beispielsweise ist bei allen Vertretern der *Columniferae* die Kelchblattbasis drüsig ausgebildet. Nektarien als Bestandteil der Kronröhre sind typisch für die Reihe der *Rubiales*. In der Familie der *Leguminosae* tritt das Sekretionsgewebe als Bestandteil der Staubblattbasis auf. Sehr oft steht das Nektarium in enger Beziehung zum Fruchtknoten, zum Beispiel bei allen Vertretern der untersuchten *Tubiflorae*. Als Bestandteil des Griffels findet es sich in der Familie der *Umbelliferae*. Schließlich fungiert gelegentlich noch der Blütenboden als Sitz des Drüsengewebes, so bei allen Vertretern der *Cruciferae* und *Rosaceae*.

Auch die Form der Nektarien ist sehr unterschiedlich. Sie variiert zwischen einfachen Oberflächenbildungen bis zu wohlentwickelten Höckern, Lappen oder diskusförmigen Auswüchsen. Das Sekretionsgewebe selber zeichnet sich in den meisten Fällen durch kleine, zartwandige und plasmareiche Zellen aus. Die Drüsenepidermis ist stets kutinisiert. Die Ausscheidung des Nektars erfolgt vorzüglich durch Spaltöffnungen, mit denen die Epidermis oft reich durchsetzt ist (vgl. Abbildungen). Nur bei *Fumaria, Corydalis* und *Gentiana* sowie bei den Vertretern der *Columniferae* und *Rubiales* mit ihren Trichomnektarien findet der Nektaraustritt direkt durch die Kutikula statt. Entsprechend den verschiedenen Stellungen und Ausbildungsformen der Nektarien ist auch die Art der Drüseninnervierung großen Variationen unterworfen.

Allgemeines zur Innervierung der Nektarien: Aus der Untersuchung über die Nektarieninnervierung geht vor allem hervor, welche überragende Bedeutung dem Phloem bei der Leitbündelversorgung der Drüsen zukommt. Bei 91 von rund 160 behandelten Arten aus den verschiedensten Pflanzenfamilien sind die Nektarien durch spezielle Phloemstränge innerviert. Nur bei zwölf Arten ist dabei auch das Xylem in untergeordneter Weise an der Drüsenversorgung beteiligt. Da diese Phloemversorgung der Nektarien innerhalb der meisten Reihen auftritt,

darf sie als eine allgemeine Erscheinung, die für die Sekretion wesentlich ist, gewertet werden. Bei den übrigen untersuchten Blütenarten genügen die regulären Leitbündel für die Versorgung des Sekretionsgewebes. Sie sind in der Drüsennachbarschaft oft besonders kräftig ausgebildet und zeigen in vielen Fällen zugunsten des Nektariums Abweichungen von ihrem direkten Verlauf.

Stadler (1886) stellte nach der Untersuchung einer relativ kleinen Anzahl von Blütennektarien fest, «daß die Vasalien einen integrierenden, nie fehlenden Bestandteil, wenn auch nicht des Nektariumgewebes, so doch des Nektariumbodens bilden, meist sehr stark entwickelt sind und an der Grenze des spezifischen Drüsengewebes verlaufen, wohl auch mit ihren zarteren Bestandteilen, dem Cambiform, in dasselbe ausstrahlen». Es ist erstaunlich, wie gut diese wenig beachtete Charakterisierung der Drüseninnervierung auch mit unseren Ergebnissen übereinstimmt.

Einteilung der untersuchten Familien nach der Art der Nektarieninnervierung (vgl. Zusammenstellung des Materials im Anhang): Diese Gruppierung geschieht mit Vorbehalt, da nur eine Auswahl von Blüten zur Untersuchung gelangte. Deshalb wird auch auf eine ausführliche Besprechung der einzelnen Gruppen verzichtet. Wir verweisen lediglich auf einige Entwicklungstendenzen, die bei der Nektarieninnervierung innerhalb eines kleineren oder größeren Bereiches verwandter Blütenarten auftreten.

A. Alle Nektarien sind durch Phloem innerviert: *Salicaceae, Cruciferae, Fumariaceae, Crassulaceae, Aceraceae.*

Die *Rhoeadales* stellen eine der wenigen Reihen dar, die hinsichtlich der Innervierung der Nektarien einheitlich erscheint. Die Nektarien der teils tropischen, teils subtropischen *Capparidaceae* sind nach Norris (1940) ebenfalls durch Leitgewebe (Phloem) versorgt. Lage und Form der Sekretionsorgane wechseln hingegen stark. Bei den *Cruciferae* treten ring- oder höckerförmige Nektarien am Blütenboden auf, bei den *Fumariaceae* ist die Spitze des Staubblattsporns drüsig ausgebildet. Interessant ist die reiche Phloemversorgung dieser spornförmigen Nektarien. Sie ist bedeutend ausgeprägter als diejenige des Staubblattes (Tafel 4, Figur 4).

B. Alle Nektarien sind durch besondere Leitstränge innerviert, entweder durch reines Phloem oder durch Phloem und Xylem: *Violaceae, Tiliaceae, Malvaceae, Geraniaceae.*

Die Nektarien der *Columniferae* finden sich einheitlich auf der Innenseite der Kelchblätter. Die Intensität der Innervierung ist stark von den Ausmaßen des Sekretionsgewebes abhängig. Die Nektariumversorgung erfolgt vorzüglich durch Phloem, und nur bei den wohl entwickelten Drüsen von *Tilia tomentosa* und *Abutilon striatum* ist auch das Xylem in beschränktem Maße an der Innervierung beteiligt. Bei zwei Arten von *Viola* fällt neben reichlich Phloem das isolierte Xylem im drüsigen Kon-

nektivanhang auf. Nach E s a u (1943) tritt das erste Xylem in den Blättern der *Gymnospermae* und *Angiospermae* allgemein in Form von isolierten Strängen auf. Diese entwickeln sich dann nach zwei entgegengesetzten Richtungen weiter. Solange jedoch der Anschluß an das Xylem älterer Leitbündel noch nicht vollzogen ist, bleiben diese isolierten Elemente ohne Funktion. Das Xylem im Nektarium von *Viola* ist deshalb an der Drüsenversorgung nicht beteiligt. Ich untersuchte eine große Anzahl von einzelnen Vertretern, fand aber immer die gleichen Verhältnisse.

C. Die Nektarien sind entweder leitstrangfrei oder aber durch Phloem versorgt: *Saxifragaceae, Rosaceae, Leguminosae, Polygalaceae, Vitaceae, Ericaceae, Gentianaceae, Boraginaceae, Scrophulariaceae.*

Daß in manchen Fällen ein enger Zusammenhang zwischen Ausmaß des Nektariums und Ausbildung der speziellen Phloeminnervierung besteht, kann mit vielen Beispielen aus dieser Gruppe belegt werden.

Das flächig im Blütenboden angelegte Nektarium von *Polygala vulgaris* ist nicht innerviert, der Drüsenhöcker in der Blüte von *Polygala Chamaebuxus* ist hingegen reich von Phloemsträngen durchstrahlt. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei *Linaria Cymbalaria* und *Linaria vulgaris,* wo wieder nur das höckerförmige Nektarium von *Linaria vulgaris* durch Phloemabzweigungen versorgt wird (Tafel 6, Abbildung 2). Die drüsig entwickelte Fruchtknotenbasis von *Gentiana verna* steht ausschließlich mit den regulären Leitbündeln in Beziehung, während bei *Gentiana punctata* eine zusätzliche Phloeminnervierung des Nektariums auftritt.

Besonders deutlich macht sich der enge Zusammenhang zwischen der Größe des Nektariums und Intensität der Innervierung in der Familie der *Leguminosae* bemerkbar. Hier sind die Verhältnisse innerhalb einer Gattung gleichartig. Aber von Gattung zu Gattung läßt sich eine Entwicklungsserie der Gestalt und der Phloemversorgung der Nektarien aufstellen, die in der diskusförmigen, durch zehn kräftige Phloemstränge innervierten Drüse von *Phaseolus* endet.

D. Die Nektarien sind entweder leitstrangfrei oder durch Phloem oder durch Phloem und Xylem versorgt: *Umbelliferae, Convolvulaceae, Labiatae, Compositae.*

Ein gutes Beispiel, welches wieder zeigt, wie wechselnd die Drüseninnervierung innerhalb einer Gattung sein kann, liefern die drei untersuchten Arten von *Centaurea.* Wie bei allen Vertretern der *Compositae* findet sich das Drüsengewebe als Diskus am Grunde des Griffels. Bei *Centaurea Cyanus* ist das Nektarium nicht innerviert; bei *Centaurea Jacea* ist es durch Phloem, bei *Centaurea montana* durch Phloem und Xylem versorgt. Bei *Helianthus* hingegen erweist sich die Phloemversorgung als gattungsspezifisch (Abbildung 27; Tafel 6, Figur 5). Auch die in den Ausmaßen so unterschiedlichen diskusförmigen Nektarien von *Astrantia major* und *Astrantia minor* sind gleicherweise durch Phloem versorgt.

Bei den *Labiatae,* deren Nektarien stets als Bestandteil der Fruchtknotenbasis auftreten, kann eine Höherentwicklung der Drüsenversorgung im Zusammenhang mit der besseren Differenzierung des Nektariums festgestellt werden. Die Drüsen von sehr kleinblütigen Formen, wie *Thymus,* sind nicht innerviert, bei der großblütigen *Salvia* tritt eine Phloemversorgung des Nektariums auf, und bei *Lamium,* wo das Drüsengewebe einen eigentlichen Diskus bildet, findet eine zusätzliche Beteiligung von Xylem an der Innervierung des Nektariums statt.

E. Alle Nektarien sind leitstrangfrei: *Cornaceae, Oleaceae, Caprifoliaceae, Campanulaceae.*

Nur die Nektarien der *Cornaceae* zeigen andeutungsweise eine Innervierung. Bei den übrigen Familien steht das Drüsengewebe in direktem Kontakt mit dem Stoffleitungsgewebe der benachbarten Leitbündel. Trotzdem kein Phloem in die Nektarien ausstrahlt, ist deren Versorgung mit Assimilaten offenbar gewährleistet. Es ist auffällig, daß bei verwandten abgeleiteten Familien, d. h. bei den *Umbelliferae, Dipsacaceae* und *Compositae,* eine besondere Phloemversorgung der Nektarien auftritt. Innerhalb der entsprechenden Reihen macht sich also eine fortschreitende Entwicklung in der Nektarieninnervierung bemerkbar.

Die Beziehung des drüseneigenen Phloems mit dem Sekretionsgewebe: Sperlich (1939) stellte fest, daß unmittelbare Beziehungen der Drüsengewebe zu den Elementen des Leitsystems nur selten gefunden werden. Im Gegensatz dazu vermochten wir zu zeigen, daß in weitaus den meisten Fällen, wo eine drüseneigene Innervierung auftritt, das Phloem in engem Kontakt mit den plasmareichen Drüsenzellen steht. Die Phloemstränge strahlen ins Sekretionsgewebe ein und endigen erst inmitten des Nektariums (zum Beispiel Tafel 3, Figuren 7 und 8). Oft stoßen sie auch nur bis an die innere Grenze des Sekretionsgewebes vor und klingen im Übergangsgewebe zwischen Grundparenchym und Drüsengewebe aus (zum Beispiel Tafel 3, Figur 6; Tafel 5, Figur 7). Daß die Phloemstränge, die zur Innervierung des Nektariums angelegt wurden, schon in beträchtlichem Abstand vom Sekretionsgewebe endigen, ist selten. Solche Verhältnisse finden sich vor allem bei Vertretern der *Umbelliferae* (Tafel 5, Figur 6).

Über die Ausbildung des Phloems innerhalb der Drüse: Isolierte Stränge von Phloem sind schon verschiedentlich festgestellt worden, so beispielsweise im Rindengewebe der *Cucurbitaceae.* Daß aber auch eine große Zahl von Blütennektarien ausschließlich durch Phloem innerviert wird, ist kaum bekannt. Die Ausbildung des Drüsenphloems steht im Einklang mit den bisherigen Kenntnissen über die Differenzierung des Phloems. Esau (1943) stellte fest, daß sich die Siebröhren stets acropetal in Kontinuität mit dem Phloem von älteren Bündeln differenzieren. Damit übereinstimmend ließen sich die drüseneigenen Phloemstränge

immer rückwärts verfolgen bis zu ihrer Abzweigung vom Stoffleitungsgewebe benachbarter Leitbündel. Nie traten isolierte Spuren von Phloem inmitten des Sekretionsgewebes auf. Da bei der Differenzierung der Leitbündel die ersten Siebröhren vor dem ersten Xylem auftreten, das Phloem also dem Xylem in der Entwicklung vorauseilt, sind die Voraussetzungen für die Anlage reiner Phloemstränge günstig. Das Prokambium wird dabei völlig für die Bildung von Protophloem aufgebraucht. Die Zellen des Protophloems sind klein und ziemlich dünnwandig, und ihre Struktur ist deshalb oft schwierig zu studieren. Doch lassen sich meistens deutlich Siebröhren und Geleitzellen unterscheiden. Geleitzellen können gelegentlich auch fehlen (Abbildung 4; Tafel 5, Figur 2). Im allgemeinen ist die Ausbildung des Protophloems innerhalb der *Angiospermae* sehr einheitlich.

Da die Phloemstränge blind im Drüsengewebe ausklingen, müssen wir ihre Ausbildung in erster Linie mit den Verhältnissen in Blattnervenendigungen vergleichen. Fischer (1885) stellte fest, daß im letzten Abschnitt der Leitbündel die Siebröhren enger werden und nur noch undeutliche Siebplatten aufweisen. Die Geleitzellen nehmen gleichzeitig an Durchmesser zu, so daß sie gleich breit wie die Siebröhren und breiter als die entsprechenden Phloemelemente im Sproß erscheinen. In gewissen Leitbündelenden treten überhaupt keine Siebröhren auf. Parenchymatische Zellen, die den vergrößerten Geleitzellen entsprechen, nehmen die Stelle des Phloems ein. Fischer bezeichnete sie als Übergangszellen. In ganz übereinstimmender Weise endigen auch die Phloemstränge im Drüsengewebe. Stets sind die letzten Phloemzellen sehr weitlumig und von parenchymatischem Charakter. Wir bezeichneten sie einfach als Phloemparenchym. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in Blättern konnte jedoch eine Verengerung der Siebröhren nur hie und da festgestellt werden (zum Beispiel im Sekretionsgewebe von *Stachys*). Charakteristisch für viele Siebröhren im Bereiche des Drüsengewebes ist im Gegenteil eine Erweiterung ihres Querschnittes und eine Verkürzung der Glieder; diese Art der Differenzierung entspricht eher der Ausbildungsform des Phloems, welches diffus in der gestauchten Achse des Blütenbodens verläuft. Beispiele für weitlumige Siebröhren zeigen Tafel 6, Figuren 4, 5 und 6. Figuren 5 und 6 lassen das nektarieneigene Phloem mit dem Stoffleitungsgewebe von benachbarten regulären Leitbündeln vergleichen.

Die Abklärung der unbestimmten Angaben über die Art der Nektarieninnervierung: In der Einleitung wurde darauf hingewiesen, daß vielen Autoren parenchymatische, undifferenzierte Leitelemente im Drüsengewebe der Nektarien aufgefallen waren. Die meisten dieser Nektarien untersuchte ich ebenfalls. In sämtlichen Fällen ließ sich eine eindeutige Phloemversorgung des Drüsengewebes feststellen. Die Leitstränge bestehen zum größten Teil aus Siebröhren, und nur ihre letzten Ausläufer innerhalb des Sekretionsgewebes haben parenchymatischen Charakter.

Im besonderen erwies sich das sog. «suggestive tissue», das nach Fisher (1928) die Nektarien der *Salix*-Arten innerviert, als Phloem. Der unbefriedigende Begriff «suggestive tissue», der von anderen Autoren übernommen wurde, dürfte demzufolge eliminiert werden, sagt er doch nichts aus über die Natur des Gewebes. Auch das sog. Xylemparenchym von Feldhofen (1933) stellt nichts anderes dar als Phloem. In keinem Falle standen diese xylemparenchymatischen Leitstränge in irgendeiner direkten Beziehung zum Holzteil der benachbarten Leitbündel. Auf Grund der umfangreichen Arbeit von Feldhofen läßt sich daher noch bei vielen weiteren Blütentypen vermuten, daß deren Nektarien durch Phloem versorgt werden. Ebenso erwies sich das wenig differenzierte Leitgewebe, das Bonnier (1879) in vielen Nektarien antraf, als in Siebröhren und Geleitzellen gegliedertes Stoffleitungsgewebe.

Die Innervierung von rudimentären Organen, die als Nektarien funktionieren: Der Leitbündelverlauf in der Blüte wurde von jeher zur Beantwortung morphologischer Fragen herangezogen. So sah Fisher (1928) in den Spuren von Leitelementen (suggestive tissue) in den Nektarien gewisser *Salix*-Arten ein zusätzliches Kriterium dafür, daß diese Drüsen Überreste eines Perianthes der Blüte darstellen. Die unscheinbaren Leitstränge im Drüsengewebe sind in der vorliegenden Arbeit als Phloem identifiziert worden. Eine solche Phloeminnervierung tritt jedoch auch in Erscheinung, wenn das Nektarium lediglich ein Anhangsgebilde an irgendeinem sonst unveränderten Blütenteil darstellt. Das Phloem hat daher die Stoffzufuhr ins Nektarium zu gewährleisten und kann nicht als rudimentäres Leitbündel angesehen werden. Fishers Überlegungen sind deshalb zum mindesten für die von uns untersuchten *Salix*-Nektarien kaum zutreffend.

Entsprechend muß auch die Phloemversorgung des Nektariums von *Castanea,* das ein rudimentäres Gynaeceum darstellt, gewertet werden. Das Staminodialnektarium von *Parnassia* wird ebenfalls reich durch Phloem innerviert. Es fällt dabei auf, daß Abzweigung und Verlauf des Phloemstranges auf die gleiche Weise wie bei entsprechenden fertilen Staubblättern in den Blüten verwandter Arten erfolgt. Im drüsigen Fruchtknotenrudiment von *Buxus* fehlt jegliche Innervierung.

Die Beziehung zwischen Drüseninnervierung und Menge des ausgeschiedenen Nektars: Eines der schönsten Beispiele, das zeigt, wie wichtig die Intensität der Innervierung für die Menge des ausgeschiedenen Nektars ist, liefern Vertreter der *Cruciferae.* Bei den *Brassica*-Arten, wo vier ungefähr gleich große Nektarien am Blütenboden vorkommen (Abbildung 3), wird der Nektar hauptsächlich durch die lateralen Drüsen ausgeschieden (Tafel 4, Figur 2). Die medianen Drüsen sezernieren oft nicht oder höchstens spärlich, so daß im besten Falle nur ein kleines Nektartröpfchen an der Drüsenkuppe gebildet wird (Tafel 4, Figur 1). Die Innervierung der lateralen und medianen Nektarien ist unterschiedlich.

Die stark sezernierenden seitlich gelegenen Drüsen sind reichlich durchstrahlt von Phloemsträngen, während die medianen Drüsen mit ihrer sehr schwachen Sekretionstätigkeit nur eine geringfügige Phloemversorgung an der Basis besitzen. Das Beispiel ist deshalb so eindrücklich, weil sich ja die beiden unterschiedlich innervierten Drüsen in der gleichen Blüte befinden, also abgesehen von der Leitbündelversorgung unter denselben inneren und äußeren Bedingungen sezernieren. Alle Vertreter der *Cruciferae,* die vier Nektarien besitzen, verhalten sich in der eben geschilderten Weise. Norris (1940) beobachtete ganz allgemein bei Vertretern aus der Reihe der *Rhoeadales,* daß drüsige Organe ohne erkennbare Sekretionstätigkeit im allgemeinen keine Versorgung mit Leitgewebe besitzen; nach dem Ergebnis der vorliegenden Arbeit müssen sie daher als phloemlos bezeichnet werden.

Als zweites Beispiel soll die Drüsentätigkeit von *Vitis* und *Cissus* miteinander verglichen werden. Die Nektarien finden sich als kleine Höcker an der Fruchtknotenbasis. Die nicht innervierten Drüsen von *Vitis* zeigen bei uns keine und im Mediterrangebiet eine nur schwache Sekretionstätigkeit (Knuth [1898]). Die Nektarien der nah verwandten *Cissus*-Art, die mit Phloem versorgt sind, scheiden hingegen in großer Menge einen hochkonzentrierten Nektar aus. Es muß allerdings bemerkt werden, daß der *Cissus* im Tropen-Warmhaus blühte, so daß eventuell ein Stimulans der Sekretionstätigkeit durch Wärme vorliegt (Vansell [1940]).

Die Beziehung zwischen Art der Innervierung und Konzentration des ausgeschiedenen Nektars: Frey-Wyssling und Agthe (1950) untersuchten einige florale und extraflorale Nektarien und vermochten zu zeigen, daß Drüsen, die einen hochkonzentrierten Zuckersaft ausscheiden, ausschließlich durch Phloem innerviert sind; Nektarien, die einen geringen Zuckergehalt im Nektar aufweisen, sind gleichzeitig durch Phloem und Xylem oder auch vorwiegend durch Xylem versorgt. Es wurde darauf hingewiesen, daß offenbar zwischen Nektarien und Hydathoden fließende Übergänge auftreten.

Der durchschnittliche Zuckergehalt des Nektars der zur Untersuchung gelangten Blüten wechselt je nach Blütenart zwischen 25 % und 50 % (Beutler [1940], Boetius [1948]). Ich verwandte viel Zeit auf das Suchen von Blütennektarien, die einen verdünnten Nektar ausscheiden, jedoch ohne Erfolg. Die hohe Konzentration des Nektars steht also in voller Übereinstimmung mit der vorherrschenden Phloeminnervierung der Nektarien. Die untersuchten Blütennektarien sind Organe, die extrem auf die Stoffausscheidung spezialisiert sind. In keinem Falle ließ sich eine Beziehung zu den Hydathoden aufzeigen wie bei den Blütennektarien von *Fritillaria* oder den extrafloralen Nektarien von *Ricinus* (Agthe [1951]).

Die intensive Stoffausscheidung braucht indessen nicht unbedingt

an eine besondere Phloemversorgung der Nektarien gebunden zu sein. Dies geht aus den Verhältnissen bei *Pyrus, Rubus* und *Prunus* hervor. Die Nektarien dieser Blüten sind flächig im Blütenboden eingebettet und werden ausschließlich durch die nahe vorbeiziehenden regulären Leitbündel versorgt. Trotzdem rekrutieren sich jedoch nach Boetius (1948) gerade die besten Nektarspender mit hoher Sekretkonzentration aus diesen Gattungen.

Saftventiltheorie: Die große Verbreitung der Phloeminnervierung unter den Blütennektarien läßt mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, daß durch die Drüsen vorzüglich Phloemsaft ausgeschieden wird, die Nektarien also Saftventile der Pflanze darstellen. Der Phloemsaft wird nach der Ausscheidung durch Verdunstung (Beutler [1930], Boetius [1948]) eingedickt. Deshalb steigt der Zuckergehalt des Nektars, während der Nektar in der Blüte gebildet wird.

Boetius (1948) untersuchte im einzelnen den Sekretionsverlauf in den Blüten von *Echium vulgare,* deren Nektarien sich an der Fruchtknotenbasis befinden und nach unseren Untersuchungen reich durch Phloem innerviert sind. Er fand einen ausgesprochenen Altersrhythmus der Sekretion. Bis zu einem mittleren Altersstadium der Blüte steigen Menge und Zuckergehalt des Nektars gleichmäßig an. Dann aber werden große Mengen eines sehr dünnflüssigen Nektars ausgeschieden, worauf eine totale Resorption des Sekretes erfolgt. Der Autor vermutete, daß der ausgeschiedene Nektar vielleicht verdünnt würde, um die anschließende Resorption zu erleichtern. Diese Erscheinung ist jedoch zutreffender vom physiologischen Gesichtspunkt aus zu erklären. Dem Nektarium der jungen Blüte wird durch das Phloem konzentrierter Bildungssaft zugeführt, von dem anschließend durch das Sekretionsorgan ein Teil ausgeschieden wird. Diese Stoffzufuhr ist jedoch zeitlich beschränkt. Fällt sie weg und ist gleichzeitig das Drüsengewebe noch funktionstüchtig, so gelangt anschließend zuckerarmer Gewebesaft zur Ausscheidung. Agthe (1951) ließ abgeschnittene Nektarien von *Euphorbia pulcherrima* auf Zuckerlösungen verschiedener Konzentration schwimmen und konnte mit diesem Versuch zeigen, daß verdünnte Lösungen am leichtesten ausgeschieden werden, während hohe Konzentrationen die Sekretionstätigkeit hemmen. Wenn wir diese Resultate auf *Echium* übertragen, so läßt sich leicht verstehen, weshalb die Intensität der Sekretion nach dem Ausbleiben der Stoffzufuhr zunimmt.

Die vorliegende Untersuchung wurde auf Anregung und unter Leitung von Prof. Dr. A. Frey-Wyssling unternommen. Fräulein Dr. A. Maurizio danke ich herzlich für ihre freundlichen Hinweise auf Bienenpflanzen bei der ersten Auswahl des Materials.

VI. Zusammenfassung

Die Blüten von rund 160 Arten aus 37 Familien der *Dicotyledonae* wurden zu Serienschnitten verarbeitet und die Innervierung ihrer Nektarien untersucht und beschrieben. Es ergaben sich die folgenden Resultate:

1. Bei 81 Arten aus 28 Familien sind die Nektarien durch besondere Phloemstränge innerviert. Das Phloem zweigt stets von benachbarten Leitbündeln ab.
2. Bei 12 Arten aus 8 Familien erfolgt die Innervierung der Nektarien durch Phloem und Xylem, wobei das Phloem immer das vorherrschende Leitelement darstellt.
3. Bei 65 Arten aus 20 Familien erfolgt die Nektarieninnervierung ausschließlich durch die regulären Leitbündel, die an der inneren Grenze des Drüsengewebes verlaufen.
4. Ein Vorherrschen von Xylem an der Innervierung der Nektarien konnte nie festgestellt werden.
5. Die Art der Drüseninnervierung kann wechseln: von Familie zu Familie innerhalb einer Reihe *(Rubiales);* von Gattung zu Gattung innerhalb einer Familie *(Leguminosae);* innerhalb einer einzelnen Gattung *(Centaurea).* Sie kann gleichartig sein, selbst in einem größeren Verwandtschaftsbereich *(Rhoeadales).* In vielen Fällen besteht eine Beziehung zwischen der Größe des Nektariums und der Ausbildung einer besonderen Innervierung *(Leguminosae).*
6. Das nektarieneigene Stoffleitungsgewebe ist Protophloem; es zeigt — vor allem hinsichtlich der Geleitzellen — eine ähnliche Ausbildung wie in Blattnervenendigungen und steht zumeist in engem Kontakt mit den Drüsenzellen.
7. Entgegen den Angaben aus der Literatur konnten nirgends undifferenzierte Leitstränge in den Nektarien aufgefunden werden. Paralleluntersuchungen ließen diese Leitelemente stets als Phloem identifizieren.
8. Die hohen Konzentrationen des Blütennektars stehen im allgemeinen in Zusammenhang mit der Phloeminnervierung. Die weite Verbreitung der Phloeminnervierung der Nektarien in den Familien der *Dicotyledonae* ist ein überzeugender Hinweis dafür, daß Nektar vorzüglich Phloemsaft (Frey-Wyssling und Agthe [1950]) darstellt.

VII. Literaturverzeichnis

Agthe, C., 1951. Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **61.**

Arber, A., 1931. Studies in floral morphology I. On some structural features of the Cruciferous flower. New Phyt., **30.**

— 1931. Studies in floral morphology III. On the *Fumarioideae,* with special reference to the Androeceum. New Phyt., **30.**

Beutler, R., 1930. Biolog.-chem. Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. Zschr. f. vergl. Phys., **12.**

— und Schoentag, A., 1940. Über die Nektarausscheidung einiger Nutzpflanzen. Zschr. f. vergl. Phys., **28.**

Boetius, J., 1948. Über den Verlauf der Nektarabsonderung einiger Blütenpflanzen. Beih. Schweiz. Bienenztg., **2.**

Boehmker, H., 1917. Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. B. B. C., **33,** I.

Bonnier, G., 1879. Les nectaires. Etude critique, anatomique et physiologique. Diss. Paris.

Czarnowski, C., 1952. Untersuchungen zur Frage der Nektarabsonderung. Archiv für Geflügelzucht und Kleintierkunde, Heft 1.

Daumann, E., 1932. Über postflorale Nektarabscheidung. B. B. C., **49,** I.

— 1933. Über die «Scheinnektarien» von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Jahrb. f. wiss. Bot., **77.**

Esau, K., 1943. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Rev., **9.**

Ewert, Prof. Dr., 1932. Die Nektarien und ihre Bedeutung für Bienenzucht und Landwirtschaft. Verlag der Leipziger Bienenzeitung, Leipzig.

Feldhofen, E., 1933. Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotyledonen. B. B. C., **50,** I.

Fischer, A., 1885. Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter. Ber. Verh. Kön. Sächs. Ges. Wiss., Leipzig, Math.-Phys., **37.**

Fisher, M. J., 1928. The morphology and anatomy of the flowers of the *Salicaceae.* Amer. Jour. Bot., **15.**

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

— 1935. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.

— und Agthe, C., 1950. Nektar ist ausgeschiedener Phloemsaft. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., **130.**

Goebel, K., 1882. Grundzüge der Systematik und speziellen Morphologie. Leipzig.

Haupt, H., 1902. Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. Flora, **90.**

Hegi, G., 1906—1930. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.

Jackson, G., 1933. A study of the carpophore of the *Umbelliferae.* Amer. Jour. Bot., **20.**

Knuth, P., 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig.

Lawrence, J. R., 1937. A correlation of the taxonomy and the floral anatomy of certain of the *Boraginaceae.* Amer. Jour. Bot., **24.**

Lindman, C. A. M., 1896. *Castanea sativa* Mill. mit Honigblumen. Bot. Centralbl., **65.**

Maurizio, A., 1949. Pollenanalytische Untersuchungen an Honig und Pollenhöschen. Beih. Schweiz. Bienenztg., **2.**

Mohr, B., zit. Sperlich, A., 1939. Exkretionsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, **IV.**

Moore, J. A., 1936. The vascular anatomy of the flower in the Papilionaceous *Leguminosae.* Amer. Jour. Bot., **23.**

Norris, T., 1941. Torus anatomy and nectary characteristics as phylogenetic criteria in the *Rhoeadales*. Amer. Jour. Bot., **28.**

Porsch, O., 1950. Geschichtliche Lebenswertung der Kastanienblüte. Öster. Bot. Zschr., **97.**

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

Schweizerische Honigstatistik 1946. Beih. Schweiz. Bienenztg., **1.**

Sperlich, A., 1939. Exkretionsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, **IV.**

Stadler, S., 1886. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten. Diss. Zürich.

Vansell, G. H., 1940. Nectar secretion in *Poinsettia* blossoms. Journ. Econ. Entom., **B 3.**

Zimmermann, M., 1953. Papierchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **63.**

Anhang

Zusammenstellung des untersuchten Materials

Die Art der Nektarieninnervierung wird durch die folgenden Buchstaben gekennzeichnet: K (keine Innervierung); P (Phloeminnervierung); PX (Innervierung durch Phloem und Xylem).

Saliciflorae	*Salicaceae*	*Salix alba* L.	P
		— *incana* Schrank ♂	P
		— *daphnoides* Vill. ♂	P
		— *nigricans* Sm. ♀	P
		— *purpurea* L.	P
		— *caprea* L.	P
Querciflorae	*Fagaceae*	*Castanea sativa* L.	P
Rhoeadales	*Fumariaceae*	*Fumaria officinalis* L.	P
		Corydalis lutea Lam. u. DD.	P
		— *cava* Schw. u. K.	P
	Cruciferae	*Alliaria officinalis* Andry	P
		Sisymbrium pyrenaicum Vill.	P
		Isatis tinctoria L.	P
		Brassica arvensis L.	P
		— *Napus* L.	P
		Rhaphanus Raphanistrum L.	P
		Barbaraea vulgaris R. Br.	P
		Cardamine pratensis L.	P
		Arabis alpina L.	P
	Resedaceae	*Reseda lutea* L.	P
Parietales	*Violaceae*	*Viola odorata* L.	PX
		— *silvestris* Lam. em. Rchb.	PX
		— *tricolor* L.	P

Rosiflorae	*Crassulaceae*	*Sedum acre* L.	P
		— *villosum* L.	P
		— *album* L.	P
		Sempervivum montanum L.	P
	Saxifragaceae	*Saxifraga Aizoon* Jacq.	P
		Parnassia palustris L.	P
		Ribes grossularia L.	K
		— *rubrum* L.	K
	Rosaceae	*Pyrus Malus* L.	K
		— *communis* L.	K
		Rubus idaeus L.	K
		— *sp.* (Brombeere)	K
		Alchemilla Hoppeana D. T.	P
		Prunus Persica Batsch	K
		— *insititia* L.	K
		— *avium* L.	K
		— *cerasus* L.	K
	Leguminosae	*Cercis Siliquastrum* L.	K
		Melilotus officinalis Lam.	K
		— *albus* Desr.	K
		Medicago sativa L.	K
		Trifolium repens L.	K
		— *incarnatum* L.	K
		— *pratense* L.	K
		— *medium* Hudson	K
		Anthyllis Vulneraria L.	P
		Lotus corniculatus L.	K
		Robinia Pseudacacia L.	K
		Astragalus glyzyphyllos L.	K
		— *Cicer* L.	K
		Phaca frigida L.	P
		Hippocrepis comosa L.	K
		Hedysarum Hedysaroides Sch. u. Th.	P
		Onobrychis viciifolia Scop.	P
		Vicia sepium L.	P
		— *Faba* L.	P
		Lathyrus vernus Bernh.	P
		— *montanus* Bernh.	P
		— *pratensis* L.	P
		Phaseolus vulgaris L.	P
		— *multiflorus* L.	P
Tricoccae	*Buxaceae*	*Buxus sempervirens* L.	P
Columniferae	*Tiliaceae*	*Tilia cordata* Mill.	P
		— *platyphyllos* Scop.	PX
		— *tomentosa* Moench	PX
	Malvaceae	*Malva moschata* L.	P
		Althaea officinalis L.	P
Gruinales	*Geraniaceae*	*Geranium sanguineum* L.	PX
		— *pyrenaicum* Burm.	P

Therebinthales	*Rutaceae*	*Ruta graveolens* L.	P
	Polygalaceae	*Polygala Chamaebuxus* L.	P
		— *amarella* Crantz	K
		— *vulgaris* L.	K
	Aceraceae	*Acer pseudoplatanus* L.	P
		— *platanoides* L.	P
	Hippocastanaceae	*Aesculus Hippocastanum* L.	P
Celastrales	*Aquifoliaceae*	*Ilex Aquifolium* L.	K
Rhamnales	*Rhamnaceae*	*Rhamnus cathartica* L.	P
	Vitaceae	*Vitis vinifera* L.	K
		Cissus discolor Bb.	P
Umbelliflorae	*Araliaceae*	*Hedera Helix* L.	K
	Cornaceae	*Cornus sanguinea* L.	K
		— *mas* L.	K
	Umbelliferae	*Astrantia major* L.	P
		— *minor* L.	P
		Eryngium amethystinum L.	PX
		Anthriscus silvestris Hoffm.	K
		Heracleum Sphondylium L.	P
		Daucus Carota L.	K
Bicornes	*Ericaceae*	*Rhododendron ferrugineum* L.	P
		Vaccinium Vitis-idaea L.	P
		— *Myrtillus* L.	P
		Calluna vulgaris Hull.	P
		Erica carnea L.	K
Ligustrales	*Oleaceae*	*Jasminum nudiflorum* Lindley	K
		Syringa vulgaris L.	K
		Forsythia suspensa Vahl	K
		Ligustrum vulgare L.	K
		Olea europaea L.	K
Contortae	*Gentianaceae*	*Gentiana purpurea* L.	P
		— *punctata* L.	P
		— *campestris* L.	P
		— *Kochiana* Perr. u. Song.	K
		— *verna* L.	K
	Apocynaceae	*Vinca minor* L.	PX
Tubiflorae	*Convolvulaceae*	*Convolvulus arvensis* L.	K
		— *sepium* L.	PX
	Boraginaceae	*Borago officinalis* L.	P
		Pulmonaria officinalis L.	P
		Myosotis alpestris Schmidt	K
		Echium vulgare L.	P
	Labiatae	*Ajuga reptans* L.	PX
		Teucrium Scorodonia L.	P
		Lavendula spica L.	K
		Lamium Galeobdolon Crantz	PX
		— *album* L.	PX
		Stachys recta L.	P
		Salvia pratensis L.	P
		— *officinalis* L.	P

Tubiflorae	*Labiatae*	*Satureja vulgaris* Fritsch	K
		Thymus Serpyllum L.	K
		Mentha aquatica L.	K
	Scrophulariaceae	*Linaria Cymbalaria* Mill.	K
		— *vulgaris* Mill.	P
		Scrophularia nodosa L.	P
		Digitalis lutea L.	P
Rubiales	*Caprifoliaceae*	*Lonicera Xylosteum* L.	K
		— *alpigena* L.	K
	Valerianaceae	*Kentranthus ruber* DC.	K
	Dipsacaceae	*Dipsacus sativus* Honckeny	P
		Cephalaria alpina Schrad.	P
		Knautia arvensis Duby	P
		Scabiosa graminifolia L.	P
Synandrae	*Campanulaceae*	*Campanula glomerata* L.	K
		— *barbata* L.	K
		— *patula* L.	K
		Phyteuma orbiculare L.	K
		— *spicatum* L.	K
		Jasione montana L.	K
	Compositae	*Solidago Virga-aurea* L.	K
		— *canadensis* L.	K
		Helianthus annuus L.	P
		— *tuberosus* L.	P
		Achillea Millefolium L.	K
		Chrysanthemum Leucanthemum L.	K
		Senecio vulgaris L.	K
		Carduus defloratus L.	P
		Cirsium arvense Scop.	P
		— *oleraceum* Scop.	P
		Centaurea Cyanus L.	K
		— *montana* L.	PX
		— *Jacea* L.	P
		Leontodon hispidus L.	K
		Taraxacum officinale Weber	K
		Sonchus oleraceus L.	K