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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 70 (1960)

Artikel: Deutung der gestaltlosen Nektarien

Autor: Frey-Wyssling, A. / Häusermann, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-49480

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: 09.12.2025

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

Deutung der gestaltlosen Nektarien

Von *A. Frey-Wyssling* und *E. Häusermann*

Institut für Allgemeine Botanik der Eidg. Technischen Hochschule, Zürich

Eingegangen am 11. März 1960

Zielsetzung

Die Honigdrüsen werden morphologisch in gestaltete und gestaltlose Nektarien eingeteilt (J.G. Zimmermann 1932). Die gestalteten Nektarien weisen ein drüsiges Epithel oder Trichome auf, die den gelösten Zucker ausscheiden, wobei diese Organe meistens augenfällig gestaltet sind (Flach-, Hohl-, Hoch-, Schuppennektarien, Discus usw.). Im Gegensatz dazu fließt die Zuckerlösung bei den gestaltlosen Nektarien aus Spaltöffnungen aus, und die Sekretionsstellen sind im allgemeinen makroskopisch nur während der kurzen Zeit der Nektarabsonderung an den stark lichtbrechenden Flüssigkeitstropfen erkennbar (Tafel I, Fig. 1–3). Auch unter der Epidermis fehlt meistens ein sich anatomisch vom übrigen Blattgewebe unterscheidendes Nektargewebe.

Im Vergleich zu den gestalteten Nektarien muten daher die gestaltlosen sehr einfach und urtümlich an, da jene in der Regel nicht nur ein deutliches oberflächliches Ausscheidungsgewebe und darunter ein besonders differenziertes Nektargewebe aufweisen, sondern häufig auch durch ein Leitbündel innerviert sind (Eva Frei 1955, Frey-Wyssling 1955). Es ergibt sich deshalb die Frage, ob das primitive Verhalten phylogenetisch ursprünglich ist oder ob andere Gesichtspunkte für die Deutung des äußerst einfachen Drüsenbaues maßgebend sind. Die Tatsache, daß bei den Farnen gestaltlose Nektarien auftreten (Bonnier 1879), spricht für die erste Möglichkeit; doch hat bereits J.G. Zimmermann (1932) hervorgehoben, daß ausgerechnet die am stärksten abgeleiteten Familien der Blütenpflanzen wie die Compositen und die Orchideen auf ihren Hüllblättern oder Brakteen der Blütenregion gestaltlose Nektarien besitzen.

Es wurde darum eine größere Untersuchung über gestaltlose Nektarien unternommen mit dem Ziele, einen Einblick in ihre Tätigkeit zu gewinnen. Dabei ließen wir uns von der Erkenntnis leiten, daß die extra-

floralen Nektarien phylogenetisch als ursprünglicher zu betrachten sind als die in die Blüten einbezogenen Nektarien (Frey-Wyssling 1933). Die nachgewiesene Tendenz der floralen Nektarien, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung vom Perianth aus acrocentropetal zu den Staubblattbasen, an diesen vorbei zur Stempelbasis und schließlich bei den Familien mit unterständigem Fruchtknoten auf diesen hinauf zu wandern (Brown 1938, Fahn 1953), spricht für diese Auffassung. Es gibt daher zwischen den echten floralen Nektarien, die mit den Geschlechtsorganen der Blüte in Beziehung stehen, und den typischen extrafloralen Nektarien auf den Laubblättern auch Zwischenformen, die zwar in der Blütenregion auftreten, aber durch ihre Lage am Fuße des Blütenstiels oder der Außenseite der Perianthblätter nur indirekt zur Entomophilie der Blüte beizutragen vermögen.

Stellung und Sekretionstätigkeit der untersuchten Nektarien

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten Vertreter aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen, nämlich: die Blattnektarien von *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn und von *Dracaena reflexa* Lam. (Tafel I, Fig. 1), die Brakteennektarien von *Sansevieria zeylanica* Willd. (Tafel I, Fig. 3), die Perigonnektarien von *Cattleya percivaliana* Hort., *Cymbidium lowianum* Rchb. und *Cymbidium tracianum* Rolfe, die Kelchblattnektarien von *Paeonia albiflora* Pall. (Tafel I, Fig. 2). Ihnen gegenübergestellt wurden die auffallend gestalteten Blattstielnektarien von *Passiflora coerulea* L. (Tafel I, Fig. 4).

Die extrafloralen Nektarien befinden sich in der Regel in der Nähe der Blattbasis an Blattzähnen oder auf Hauptnerven, am Blattstiel oder am Blattgrund. Dies gilt auch für die hier untersuchten gestaltlosen Nektarien. Beim Adlerfarn liegen sie an der Basis der Fiederchen 1. und 2. Ordnung (Figdor 1891), bei *Dracaena* auf der Blattunterseite entlang dem Hauptnerv des proximalen Blattdrittels und bei *Sansevieria* an der Außenseite der Basis der Brakteen (Mattei 1905). Bei der Pfingstrose erscheinen die Honigtropfen am Rand der Kelchblätter, und zwar vorwiegend im obern Blatteil. Trotzdem widerspricht dieser Befund der allgemeinen Regel nicht, denn die Kelchblätter der Pfingstrose entsprechen dem Blattgrund der Laubblätter; oft ist eine ihm aufgesetzte Spreite rudimentär vorhanden (Tafel I, Fig. 2). Die Nektarausscheidung erfolgt daher bei *Paeonia* nur scheinbar an abnormaler Stelle. Von den Perigonblättern der untersuchten *Cattleya*, deren äußerer Kreis sowohl an der Blattbasis als auch an der Blattspitze Nektar sezerniert, kann dies nicht behauptet werden. Da nämlich bei *Cymbidium* unter Umständen auch die Spitzen der Laubblätter Honigtropfen produzieren, besteht keine Möglichkeit, die Spitzennektarien der Perigonblätter der Orchideen in Blattgrundnektarien umzudeuten.

Die Sekretionstätigkeit folgt in allen untersuchten Fällen der weiteren Regel, daß die Ausscheidung zeitlich mit dem Abschluß des Blattwachstums zusammenfällt. Dieser Zustand tritt bei den untersuchten Nektarien der Blütenregionen von *Sansevieria*, *Cattleya* und *Paeonia* vor der Anthese ein (Tafel I, Fig. 2 und 3), so daß also eine unvollkommene Koordination mit der Reife der Geschlechtsorgane vorliegt; für die Entomophilie sind somit ungünstige Verhältnisse vorhanden. Nach Figdor (1891) sezernieren die Fiedernektarien des Adlerfarns bereits zur Zeit des noch eingerollten Blattwedels; wir konnten jedoch erst in einem vorgerückteren Stadium, wenn sich das Streckungswachstum der aufgerollten Rhachis verlangsamt, ausgeschiedene Tröpfchen beobachten.

Histologie der gestaltlosen Nektarien

Mit Hilfe der Papierchromatographie konnte in den Nektartropfen von *Dracaena*, *Sansevieria*, *Cymbidium* und *Cattleya* Saccharose, Glucose und Fructose nachgewiesen werden. Bei *Paeonia* fehlten die Monosen. Der offenbar obligate Rohrzuckergehalt spricht wie bei den bisher untersuchten extrafloralen (Agthe 1951, M. Zimmermann 1953, 1954) und floralen Nektarien (Maurizio 1954) aus Analogiegründen für die Herkunft des Sekretes der zur Diskussion stehenden gestaltlosen Nektarien aus dem Phloem.

Tatsächlich ziehen in der Nähe der Ausscheidungsstellen Leitbündel vorbei, und es erhebt sich daher die Frage, wie die Zuckerlösung vom Phloem in die «Atemhöhle» unter den sezernierenden Spaltöffnungen gelangt. Nach J.G. Zimmermann (1932, S. 103) grenzt bei *Paeonia* das «Leitparenchym» direkt an die Atemhöhle, wobei es sich auf Grund der veröffentlichten Zeichnung offenbar um Phloemparenchym handelt. Vielfach ist das Phloem jedoch durch viele Zellschichten von den sezernierenden Spaltöffnungen getrennt.

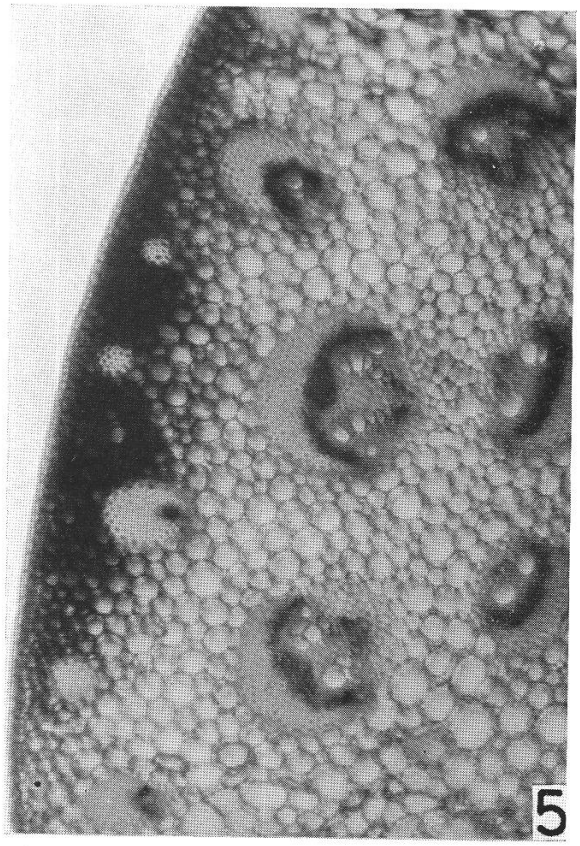
Es bestehen dann für die Wanderung des Nektars zwei Möglichkeiten: Entweder muß sich das Interzellularensystem bis zu der Leitbündelscheide erstrecken, oder es wird ein sogenanntes Nektargewebe eingeschaltet. Unter Nektargewebe versteht man ein meist kleinzelliges plasmareiches Drüsenparenchym, das nach früheren Anschauungen den Nektar aus Stärke benachbarter Gewebe oder nach neuerer Einsicht aus dem Phloem entstammendem Zuckersaft «aufarbeitet» und dem epidermalen Ausscheidungsgewebe der gestalteten Nektarien zuleitet. Da bei den gestaltlosen Nektarien ein Ausscheidungsepithel fehlt, war es von Interesse, abzuklären, ob bei ihnen ein Nektargewebe ausgebildet wird, d. h. ob überhaupt richtige «Honigdrüsen» vorliegen oder ob ein direkter Kontakt des Phloems mit dem Durchlüftungssystem des Blattes vorhanden ist.

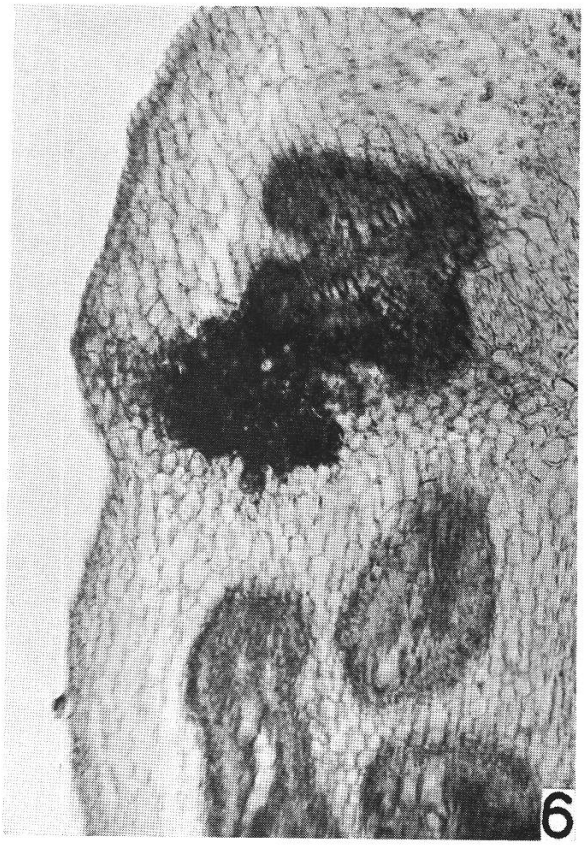
Tafel I

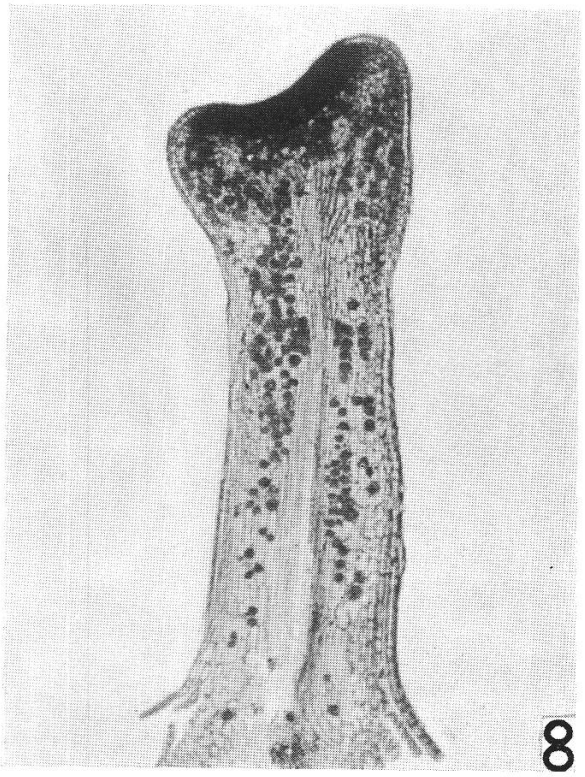
Tafel I. Sekretionstätigkeit

Figur 1. *Dracaena reflexa* Lam.: Nektarausscheidung im basalen Blattgebiet. Natürl. Größe
Figur 2. *Paeonia albiflora* Pall.: Nektarausscheidung der Kelchblätter. 2 : 3
Figur 3. *Sansevieria zeylanica* Willd.: Nektarausscheidung an der Basis der Brakteen. 2 : 1
Figur 4. *Passiflora coerulea* L.: Gestaltete extraflorale Nektarien am Blattstiel und an den Nebenblattzipfeln. 6 : 1

Tafel II







Da die Nektargewebe wie die Geleitzellen und das Phloemparenchym (Wanner 1952, G. Frey 1954) stark phosphatasehaltig sind (Ziegler 1955, 1956), wurde vom histochemischen Nachweis der sauren Phosphatase als Indiz für die Differenzierung eines Drüsengewebes im Mesophyll Gebrauch gemacht. Es gelingt auf diese Weise, das Nektargewebe physiologisch zu charakterisieren und seine Gegenwart auch in jenen Fällen nachzuweisen, wo keine erkennbare morphologische Differenzierung der Nektarzellen gegenüber den Zellen des Grundgewebes stattgefunden hat.

Der Phosphatasetest besteht darin (Gomori 1939, Glick 1949), daß man lebende Gewebeschnitte in eine Lösung von Glycerinphosphat bringt, worauf in den Zellen, die Phosphatase enthalten, anorganisches Phosphat freigesetzt wird; dieses wird dann mit Bleinitrat als Bleiphosphat ausgefällt und schließlich der entstandene farblose Niederschlag mit Ammoniumsulfid in schwarzes Bleisulfid umgewandelt. Die phosphatasehaltigen Gewebe erscheinen dann tief schwarzbraun gefärbt.

Für die Durchführung der Reaktion dürfen nicht zu dünne Schnitte verwendet werden, damit eine genügende Anzahl nicht angeschnittener intakter Zellen im Präparate erhalten bleiben. Um klare Bilder zu gewinnen, müssen die aus den angeschnittenen Zellen ausfließenden Protoplasten durch wiederholte Auswaschungen der Schnitte mit Wasser entfernt werden. Die durch doppelte Umsetzung erhaltene Bleisulfidschwärzung sollte wegen der Unlöslichkeit dieser Verbindung (Bleiglanz) eine Dauerfärbung vorstellen. Man beobachtet jedoch häufig nach einiger Zeit ein Ausbleichen der gefärbten Gewebe, wobei größere farblose rhombische Kristalle auftreten; wahrscheinlich handelt es sich um Bleisulfat (Anglesit), das durch Oxydation des in Form von Kolloidteilchen ausgefällten Bleisulfides entsteht.

Tafel II. Phosphatasereaktion. Phosphatasehaltige Zellen geschwärzt

Figur 5

Dracaena reflexa Lam.: Blattquerschnitt an Sekretionsstelle. Subepidermales Nektargewebe geschwärzt. 65 : 1

Figur 6

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn: Querschnitt durch die Rhachis an einer Verzweigungsstelle. Nektargewebe neben dem Leitbündel des von der Rhachis abzweigenden Fiederchens. 65 : 1

Figur 7

Sansevieria zeylanica Willd.: Längsschnitt durch Tragblatt und Blütenstiel. Das Nektargewebe reicht vom Phloem des Blütenstiels bis unter die Epidermis des Tragblattes. 16 : 1

Figur 8

Passiflora coerulea L.: Längsschnitt durch ein Hochnektarium des Blattstiels. Drüsenepithel geschwärzt. (Außer den geschwärzten phosphatasehaltigen Zellen erscheinen in störender Weise die Drusen von Calciumoxalat als dunkle Zellinhaltskörper phosphatasefreier Zellen.) 70 : 1

Auf Tafel II ist eine Auswahl der erhaltenen Reaktionsbilder dargestellt. Am Beispiel der gestalteten Nektarien des Blattstiels von *Passiflora coerulea* L. (Tafel I, Fig. 4) wird auf Tafel II, Fig. 8 gezeigt, wie die Palisadenepidermis als Ausscheidungsepithel und das darunter liegende Nektargewebe mit Hilfe der Phosphatasereaktion deutlich gegenüber den übrigen Geweben dieses Hochnektariums abgegrenzt werden können. Leider zeigen die zahlreichen Kristalldrusen von Calciumoxalat ebenfalls eine gewisse Schwärzung; doch läßt sich im Mikroskop leicht feststellen, daß nur der kristalline Zelleinschluß, nicht aber wie bei den Nektarzellen der gesamte Zellinhalt gefärbt erscheint.

Nachdem sich bei gestalteten Nektarien eine so klare Abgrenzung des anatomisch auch sonst deutlich erkennbaren Drüsengewebes ergibt, erscheint die Lokalisierung eines eventuellen Nektargewebes im scheinbar einheitlichen Grundgewebe unter den sezernierenden Spaltöffnungen der gestaltlosen Nektarien aussichtsreich.

Tatsächlich kann bei *Pteridium aquilinum* an der Abzweigung der Fiedern von der Wedelrhachis unter der Sekretionsstelle der auf Tafel II, Fig. 6 abgebildete aktive Zellenkomplex gefunden werden, den wir als Nektargewebe deuten möchten. Er lehnt sich einerseits an das konzentrische Leitbündel der Blattfieder an, reicht aber nicht bis ganz unter die Epidermis, wo die Ausscheidungsspalten sind. Eine scharfe Abgrenzung dieses Nektargewebes gegenüber dem ungefärbten Grundgewebe besteht nicht.

Bei *Dracaena reflexa* läßt das ganze subepidermale Gewebe unter den Sekretionsstellen (Tafel I, Fig. 1) die Phosphatasereaktion erkennen (Tafel II, Fig. 5). Die Epidermis bleibt ungefärbt; auch das anschließende subepidermale Mesophyll unter Spaltöffnungen, die keinen Nektar ausscheiden, ist phosphatasefrei. Sehr auffällig wirken die ungefärbten peripheren Bastbündel, die in das geschwärzte Nektargewebe eingebettet sind. Im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Adlerfarn ist keine Verbindung des Nektargewebes mit dem Phloem der tiefer gelegenen Leitbündel vorhanden, deren Siebteil ebenfalls eine sehr starke Phosphatasereaktion zeigt. Es ist daher nicht ersichtlich, auf welchem Wege der Zucker aus dem Phloem ins Nektargewebe gelangt. Wie auf Tafel II, Fig. 6 geht das Drüsengewebe gleitend in das Grundgewebe des Mesophylls über, welches keine Phosphatasereaktion aufweist.

Unter den hier abgebildeten Drüsengeweben ist jenes von *Sansevieria* (Tafel I, Fig. 3) am stärksten entwickelt. Wie Tafel II, Fig. 7 zeigt, beschlägt es die ganze Basis der Braktee und dehnt sich bis zum Leitbündel des Blütenstieles aus, wo es in direktem Kontakt mit dem Phloem steht. Die Epidermiszellen des Tragblattes sind phosphatasefrei; hievon machen die Schließzellen der Spalten, die als flache schwarze Erhebungen sichtbar sind, jedoch eine Ausnahme.

Im Gegensatz zu den hier beschriebenen Fällen konnte in den gestaltlosen Nektarien der Perianthblätter von *Paeonia* kein solches Nektargewebe gefunden werden. Dort grenzt tatsächlich, wie von J.G. Zimmermann (1932) angegeben, das Interzellularensystem direkt an das Phloem der Leitbündel. Eventuell schieben sich eine bis zwei Zellreihen ein, die aber phosphatasefrei zu sein scheinen. Es ist von besonderem Interesse, daß bei *Paeonia*, wo ein Nektargewebe fehlt, keine Monosen ausgeschieden werden, sondern nur Rohrzucker.

Die Nektarspalten

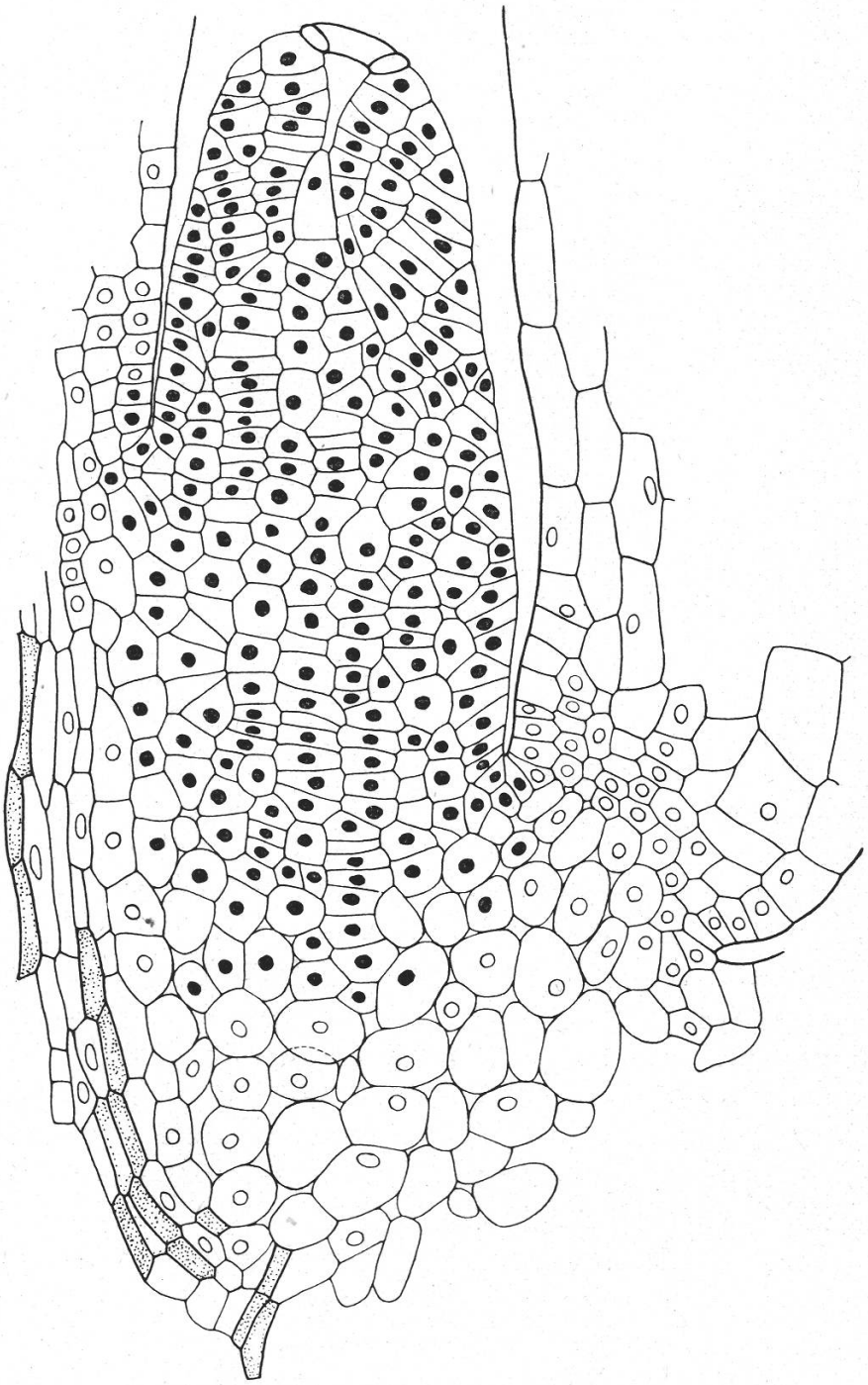
Die Öffnungen, durch welche der Nektar austritt, werden von Radtke (1926) als Saftspalten, von Daumann (1933) als Nektarspalten und von J.G. Zimmermann (1932, S. 123) als Spaltöffnungen bezeichnet. Da indessen die Spaltöffnungen die Eintrittsstellen der Luft zum Durchlüftungsgewebe vorstellen, ergeben sich zwei Fragen:

1. Wird der aus dem Phloem stammende Nektar nach der Verarbeitung im Nektargewebe durch das Interzellularensystem des Gasstoffwechsels transportiert oder sind hiefür besondere Nektar-Interzellularen und Nektar-«Atemhöhlen» vorhanden?

2. Sind die Schließzellen der fraglichen Spalten befähigt, die Öffnungen aktiv zu verkleinern oder zu vergrößern wie bei den dem Gasaustausch dienenden Spaltöffnungen?

Die erste Frage trachteten wir durch Infiltrationsversuche (Häusermann 1944) abzuklären. Bei den gewählten Versuchsobjekten (Kelchblätter der Pfingstrose, Laubblätter von *Dracaena*) erwiesen sich die Blätter als homobar (Neger 1912, 1918), d. h. alle vorhandenen Interzellularen stehen untereinander in offener Verbindung. Bei *Dracaena* sind allerdings die Interkostalfelder zwischen den parallel verlaufenden Nerven, wie dies für Monokotylenblätter charakteristisch ist, nur sehr unvollkommen miteinander verbunden; aber es gelingt leicht, ein solches Feld von der Blattbasis aus in seiner ganzen Länge zu infiltrieren, so daß es also keine in sich geschlossenen heterobaren Lufträume, sondern ein durchgängig offenes Interzellularensystem enthält. Wir hatten erwartet, daß die zur Zeit der Sekretion mit Nektar gefüllten Interzellularen als heterobare Bezirke vom Durchlüftungssystem abgetrennt seien, weil sonst die Gefahr einer allgemeinen Infiltration der Blätter durch den Nektar besteht. Da indessen weder durch Infiltrationsversuche mit Wasser noch anatomisch ein in sich geschlossenes Interzellularensystem für den Nektar nachgewiesen werden konnte, ergibt sich die Frage, warum er nicht das ganze Durchlüftungsgewebe eines homobaren Blattes überschwemmt, da er doch die Interzellularenwände unter den Spalten scheinbar zu benetzen vermag. Auf Grund der fehlenden Ausbreitung kann es sich hiebei jedoch nicht um eine kapillare Benetzbarkeit handeln,

sondern man muß annehmen, daß der Nektar unter *Druck* ausgeschieden und durch das Interzellularensystem gepreßt wird. Er gelangt dann bis zur nächstliegenden Spalte, wo er, dem geringsten Widerstande folgend, austritt. Das Nektargewebe muß daher als Pumpwerk fungieren, und wo ein solches Gewebe fehlt, muß dem Phloemparenchym die Fähigkeit zugeschrieben werden, Zuckerlösungen unter Druck auszuscheiden.



Figur 9

Taraxacum officinale Web.: Längsschnitt durch das florale Nektarium (Drüsendiskus) mit Nektarspalte (gez. v. Eva Frei). 375 : 1

Wenn der Nektar passiv durch die Spalten gepreßt wird, ist zu überlegen, ob ein eventueller Schließmechanismus mit der Sekretionstätigkeit des Nektargewebes koordiniert sei. Eine solche Koordination ist bei den Luftspalten hinsichtlich Belichtung, CO_2-Tension und anderer mit der Kohlensäureassimilation zusammenhängender Faktoren bekannt. Da die Phloemtätigkeit und die Zuckersekretion vermutlich durch andere Bedingungen beeinflußt werden, scheint es fraglich, ob die Spalten, aus denen der Nektar fließt, in jeder Beziehung identisch mit den Stomata des Gasstoffwechsels sind. Wir wollen sie daher mit Daumann (1933) als Nektarspalten bezeichnen.

In der Literatur über die weit verbreiteten Blütennektarien mit «Spaltöffnungen» findet man nur selten Angaben über einen eventuellen Schließmechanismus. Behrens (1879, S. 313) zeichnet Spalten der *Parnassia*-Nektarien «in verschiedenen Stadien der Öffnung». Feldhofen (1933, S. 613) spricht von «mehr oder weniger umgebildeten Spaltöffnungen». Die Umgestaltung ist derart, daß im Extremfalle «Schließzellen» ohne charakteristische Wandverdickungen entstehen, die starre, kreisrunde Poren umschließen. Auch die Nektarspalten an den Brakteen von *Costus spicatus* Sm. haben kreisrunde Öffnungen und unterscheiden sich dadurch deutlich von den Stomata außerhalb der Drüsenfläche, die den üblichen veränderlichen Spalt aufweisen (J.G. Zimmermann 1932, S. 124). Die Spalten der gestalteten Blütennektarien der Compositen (Eva Frei 1955, S. 98/100) sind ebenfalls so gebaut, daß sie sich nicht schließen können (Fig. 9). Es gibt also auch Nektarspalten ohne Bewegungsmechanismus. Wie bei den Wasserspalten der Hydathoden (Neumann-Reichardt 1917) kommen alle Übergänge zwischen schließbaren Spaltöffnungen und starren, stets offenen Poren vor.

Vergleich mit den passiven Hydathoden

Bei näherem Zusehen stellt man eine weitgehende Analogie fest zwischen den Hydathoden, die überschüssigen Xylemsaft abgeben, und den Nektarien, die Bildungssaft aus dem Phloem ausscheiden. Den aktiven Hydathoden mit ihrem epithel- oder trichomartigen Ausscheidungsgewebe entsprechen die gestalteten Nektarien und den passiven Hydathoden mit ihrer offenen Verbindung zwischen dem Interzellularensystem und der Außenwelt die gestaltlosen Nektarien. Hier soll nur auf das zweite Vergleichspaar eingetreten werden.

Bei den passiven Hydathoden grenzen tracheidale Leitbündelendigungen direkt an die Wasserhöhle (z. B. Primärblätter der Gräser), oder es schaltet sich ein Epithem als Drüsengewebe zwischen dem Xylemende und der Wasserkammer unter der Wasserspalte ein (z. B. Blattzahn-

hydathode von *Saxifraga*, *Primula* und vielen anderen). Entsprechend gibt es bei den Nektarien von *Paeonia* eine offene Verbindung zwischen Phloem und Nektarspalte, während bei anderen gestaltlosen Nektarien das drüsige Nektargewebe eingeschoben wird. Ein Vergleich zwischen Hydathodenepithem und Nektargewebe der gestaltlosen Nektarien drängt sich auf. Haberlandt (1918, S. 461) legt zwar Wert darauf, daß er von Interzellularen durchzogene Epitheme entdeckt habe; wir möchten aber eher hervorheben, daß dieser Zellverband vielfach ein lückenloses, plasmareiches Drüsengewebe vorstellt (z. B. bei *Saxifraga lingulata*, Frey-Wyssling und von Rechenberg-Ernst 1943, S. 195, Abb. 2), das wie das Nektargewebe der gestaltlosen Nektarien als Ausscheidungsgewebe funktioniert und sein Produkt durch Druckfiltration in die Wasserhöhle und aus der Wasserspalte preßt.

Die angenommene Analogie braucht allerdings keine Homologie zu sein, denn bei *Saxifraga* ist die Wasser- bzw. Salzdrüse durch die Leitbündelscheide umgrenzt und daher eine Differenzierung des Leitgewebes, während die in dieser Arbeit beschriebenen Nektardrüsen aus dem Mesophyll hervorgehen. Funktionell sind die beiden Drüsengewebe jedoch analog. Weiterhin stimmen die gestaltlosen Nektarien mit den passiven Hydathoden darin überein, daß das Ausscheidungsgewebe im Inneren des Organes liegt, während die aktiven Hydathoden und gestalteten Nektarien in der Regel ein peripheres Ausscheidungsgewebe in Form von Drüsenepithelien oder Drüsenhaaren entwickeln, unter denen sich dann ein Zuleitungsgewebe befindet, das bei den Nektarien häufig deutlich drüsig (Plasmareichtum, Phosphatasereaktion) entwickelt ist.

Eine dritte Analogie betrifft die Spalten, aus denen das Guttationswasser oder der Nektar austritt. In beiden Fällen gibt es alle Übergänge von spaltöffnungsähnlichen Schlitzen bis zu großen runden Poren, die keine Beweglichkeit besitzen oder, wie es in der Literatur heißt, die Schließfähigkeit «verloren» haben (Haberlandt 1918, S. 462). Terminologisch kann man daher drei extreme Fälle unterscheiden:

Stomata (Spaltöffnungen)

Spalten	*Luftspalten*	*Wasserspalten*	*Nektarspalten*
Schließzellen	beweglich	oft unbeweglich	oft unbeweglich
Subepidermale Kammer	Atemhöhle	Wasserhöhle	Nektarhöhle
Beziehung zum	Mesophyll (Assimilationsgewebe)	Xylem (Wasserleitungsgewebe)	Phloem (Stoffleitungsgewebe)

Wir sind uns bewußt, daß eine solche Einteilung sehr schematisch ist und den tatsächlichen Verhältnissen nur in gewissen Idealfällen entspricht; denn im allgemeinen sind alle möglichen Übergänge und Funk-

tionswechsel denkbar und verwirklicht, wie dies schon durch die von Pfeffer (1897) verwendete zusammenfassende Bezeichnung Emissarien für Hydathoden, Salzdrüsen, Nektarien und Digestionsdrüsen zum Ausdruck kommt. Wie weit die Nektar- oder Saftspalten auch im Dienste des Gaswechsels stehen, müßte genauer untersucht werden. Während das Interzellularensystem der *Saxifraga*-Hydathoden durch eine Scheide von jenem des Mesophylls abgetrennt ist, haben wir bei den gestaltlosen Nektarien keine solche Abgrenzung der Lufträume festgestellt. Ob dies eventuell mit Unterschieden in der Benetzbarkeit oder mit der Größe des Druckes zusammenhängt, mit welchem das Wasser oder der Nektar ausgeschieden wird, wäre noch abzuklären.

Ähnlich schematisch ist die Einteilung in gestaltete und ungestaltete Nektarien; denn auch hier gibt es gleitende Übergänge zwischen den beiden typischen Ausbildungsformen. So sind die Blütennektarien der Compositen nach ihrer äußeren Form «gestaltet», aber die Nektarausscheidung erfolgt wie in den Blüten vieler anderer Familien nach dem Prinzip der gestaltlosen Nektarien durch unbewegliche Poren (Fig. 9).

Auch scheinen Hydathoden und Nektarien sich sogar gegenseitig vertreten oder gleichzeitig der Ausscheidung von Xylem- und Phloemsaft dienen zu können. Zum Beispiel ist der Nektar der *Ricinus*-Keimblätter so verdünnt und die Drüsen sind so stark mit Xylem innerviert (Frey-Wyssling und Agthe 1950), daß offenbar ein Gemisch von Xylem- und Phloemsaft zur Ausscheidung gelangt. Auch die Farnnektarien von *Pteridium* können wahrscheinlich als Hydathoden funktionieren, da wir entgegen den Angaben von Bonnier (1879, S. 95) und Figdor (1891) wiederholt zuckerfreie Flüssigkeitstropfen auf ihnen fanden.

Wenn die Parallelisierung gestaltlose Nektarien – passive Hydathoden
gestaltete Nektarien – aktive Hydathoden

richtig ist, erscheint die herrschende Terminologie wenig glücklich, weil die Nektarien nach morphologischen, die Hydathoden dagegen nach funktionellen (physiologischen) Kriterien in zwei Gruppen unterteilt werden. Es ist jedoch kaum möglich, hier eine annehmbare Vereinheitlichung vorzuschlagen, weil die gestaltlosen Nektarien ihren Nektar nur ausnahmsweise «passiv» als direkte Folge der Phloemtätigkeit ausscheiden (übrigens sind auch bei den passiven Hydathoden häufig Epitheme als Wasserdrüsengewebe zwischen Xylem und Wasserspalten eingeschaltet) und weil umgekehrt die aktiven Hydathoden im Vergleich zu den gestalteten Nektarien gewöhnlich morphologisch unscheinbar bleiben.

Diskussion

Die angedeutete Analogie der gestaltlosen Nektarien mit den passiven Hydathoden erlaubt die Frage zu entscheiden, welche Bewandtnis es mit

dem einfachen Bau einer solchen Honigdrüse hat. Von den passiven Wasserdrüsen ist bekannt, daß sie nur bei Kräutern und Gräsern vorkommen, nicht aber bei verholzenden, ausdauernden Pflanzen. Dies wird so gedeutet, daß bei den krautigen Einjährigen kaum je wesentliche negative Drucke im Xylem auftreten, wie sie für Bäume nach Abschluß des Triebwachstums zufolge des dann einsetzenden Transpirationsstromes kennzeichnend sind. Bei der oft mehrere Atmosphären betragenden Zugspannung im Wasserleitungssystem müßte durch die passiven Hydathoden, mit ihrer häufig offenen Verbindung zwischen Außenwelt und Xylem, Luft in die Gefäße eingesogen und dadurch das Saftsteigen beeinträchtigt werden. Wenn deshalb bei Holzgewächsen Hydathoden auftreten, erscheinen sie nach außen hermetisch durch ein Drüsenepithel abgeschlossen, das dann als «aktives» Ausscheidungsgewebe funktioniert.

Wie wir nun feststellen, sind die gestaltlosen Nektarien ebenfalls auf krautige Pflanzen beschränkt, so daß ihre einfache Organisation nicht der Ausdruck einer phylogenetischen Ursprünglichkeit, sondern offenbar physiologisch durch die Möglichkeit einer mehr oder weniger offenen Verbindung zwischen dem Leitgewebe und der Außenluft bedingt ist. Auf Grund dieser Überlegung scheint es nicht mehr erstaunlich, daß einerseits in den ursprünglichen Familien der Ranales, andererseits aber auch bei den Endformen der abgeleiteten Reihen wie bei den Compositen und Orchideen solche «primitive» Nektarien vorkommen; denn die hochentwickelten Familien haben sich ja im Zusammenhang mit dem Klima der gemäßigten Zonen besonders auf die Ausbildung von Kräutern mit kurzlebigen oberirdischen Sprossen verlegt.

Bei den passiven Hydathoden nimmt man den Wurzeldruck als treibende Kraft für die Wasserausscheidung in Anspruch. Es stellt sich daher die Frage, ob dies auch für die Sekretionstätigkeit der gestaltlosen Nektarien gilt. Es müßten sich dann wie im Xylem auch im Phloem während des Triebwachstums positive Drucke und später, wenn der Transspirationsstrom einsetzt, Zugspannungen geltend machen. Nach allem, was man über die Phloemtätigkeit weiß, scheint dies unwahrscheinlich. Vielmehr muß für die Ausscheidung von Phloemsaft eine aktive Drüsentätigkeit in Anspruch genommen werden. Dafür spricht vor allem die starke, jener der Geleitzellen vergleichbare Phosphataseaktivität der Nektargewebe. Ebenso wie man die Wasserausscheidungstätigkeit der aktiven Hydathoden mit dem Einpressen von Wasser in die Gefäße durch die Wurzelendodermis verglichen hat, muß man daher die Tätigkeit der Zellen des Nektargewebes mit jener der Geleitzellen parallelisieren.

Zusammenfassung

Die gestaltlosen Nektarien funktionieren hinsichtlich der Ausscheidung von Phloemsaft ähnlich wie die Xylemsaft abgebenden passiven Hydathoden. Das Vorkommen solcher primitiv gebauter Nektar- und Wasserdrüsen ist auf krautige Pflanzen beschränkt. Sie erweisen sich nicht immer als phylogenetisch ursprünglich, sondern ihre Ausbildung wird durch die viel geringere Beanspruchung ermöglicht, welcher die Leitgewebe kurzlebiger einjähriger Sprosse ausgesetzt sind.

Literatur

Agthe, C. Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. Diss. ETH, Zürich 1951. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **61,** 240 (1951).

Behrens, W. Die Nectarien der Blüten. Flora **62,** 2, 17 (1879).

Bonnier, G. Les nectaires. Diss. Paris 1879.

Brown, W. H. The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. Proc. Amer. Phil. Soc. **79,** 549 (1938).

Daumann, E. Über die «Scheinnektarien» von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Jahrb. wiss. Bot. **77,** 104 (1933).

Fahn, A. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetic trend. Phytomorphology **3,** 423 (1953).

Feldhofen, E. Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus der Reihe der Dikotylen. Beih. Bot. Cbl. **50,** 459 (1933).

Figdor, W. Über die extranuptialen Nectarien von *Pteridium aquilinum*. Oesterr. Bot. Z. **41,** 293 (1891).

Frei, Eva. Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. Diss. ETH, Zürich 1955. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **65,** 60 (1955).

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

Frey-Wyssling, A. The phloem supply to the nectaries. Acta Bot. Neerl. **4,** 358 (1955).

Frey-Wyssling, A., und Agthe, C. Nektar ist ausgeschiedener Phloemsaft. Verhdlgn. Schweiz. Naturf. Ges. **130,** 175 (1950).

Frey-Wyssling, A., und von Rechenberg-Ernst, V. Über die Wasserpermeabilität der Epithemzellen von Hydathoden. Flora **37,** 193 (1943).

Frey, G. Aktivität und Lokalisation von saurer Phosphatase in den vegetativen Teilen einiger Angiospermen und in einigen Samen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **64,** 390 (1954).

Glick, D. Techniques of Histo- and Cytochemistry. New York 1949.

Gomori, G. Microtechnical demonstration of phosphatase in tissus sections. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. **42,** 23 (1939).

Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. (W. Engelmann) Leipzig 1918.

Häusermann, E. Über die Benetzungsgröße der Mesophyllinterzellularen. Diss. ETH, Zürich 1944. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **54,** 541 (1944).

Mattei, G. E. Note sul genere *Sanseviera*. Boll. R. Orto Bot. Palermo **4,** 164 (1905).

Maurizio, A. Untersuchungen über Herkunft und Wirkung der invertierenden Fermente im Honig. IVth Int. Bee-Keeping Congress Copenhagen 1954, Res. 40.

Neger, F. W. Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **30,** 179 (1912).

Neger, F. W. Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. Flora **11,** 152 (1918).

Neumann-Reichardt, E. Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Wasserspalten. Beitr. Allg. Bot. (Haberlandt) **1,** 301 (1917).

Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. I, S. 235. (W. Engelmann) Leipzig 1897.
Radtke, F. Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennectarien. Planta **1**, 379 (1926).
Wanner, H. Phosphataseverteilung und Kohlehydratetransport in der Pflanze. Planta **41**, 190 (1952).
Ziegler, H. Phosphataseaktivität und Sauerstoffverbrauch des Nektariums von *Abutilon striatum* Dicks. Naturwiss. **42**, 259 (1955).
Ziegler, H. Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta **47** 447 (1956).
Zimmermann, J. G. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Diss. München 1932. Beih. Bot. Cbl. **49**, I, 99 (1932).
Zimmermann, M. Papierchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. Diss. ETH, Zürich 1953. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **63**, 402 (1953).
Zimmermann, M. Über die Sekretion saccharosespaltender Transglukosidasen im pflanzlichen Nektar. Experientia **10**, 145 (1954).