Zur Secretionsmechanik der extrafloralen Nektarien.

Von
Hugo Haupt.

Einleitung.

Die Secretionsthätigkeit der Nektarien ist wiederholt in den letzten Jahrzehnten Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Meine Aufgabe in der vorliegenden, im Leipziger Pflanzenphysiologischen Institut auf Veranlassung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. W. Pfeffer ausgeführten Arbeit war es nun, specieller an extrafloralen Nektarien die gesammten mit der Secretion in Verbindung stehenden Vorgänge zu studiren.

Bevor wir uns den inneren Factoren und äusseren Einflüssen, die bei der Secretion des Nektars in den extrafloralen Nektarien betheiligt sind, zuwenden, sei es gestattet, einen Blick auf die historische Entwickelung unserer Kenntnisse von den Nektarien zu werfen.

In der Litteratur finden sich die bei den Nektarien in Betracht kommenden Fragen von den verschiedensten Standpunkten aus untersucht. Einige ältere Autoren beschäftigen sich vorwiegend mit dem Nutzen, den der Nektar der Pflanze bietet. So betrachten Caspary[1]) und mit ihm Senebier[2]) und Kieser[3]) den Zucker als ein unnützes Excret, nicht als ein Secret, dem eine bestimmte Aufgabe zufällt. Die meisten anderen Autoren bis zu den Zeiten v. Mohl's, z. B. Kurr,[4]) leitete lediglich das Bestreben, durch anatomische Untersuchungen über den Bau und die Dicke der das Nektarium bedeckenden Cuticula einen Einblick in das Wesen der Secretion zu erlangen. Auch sie fassen fast ausnahmslos den Nektar als ein sauerstoffreiches Excret, entstanden bei der Bildung der sauerstoffarmen Pollen und Ovariumanlagen, auf.

Da der verdienstvolle Forscher G. Bonnier[5]) einen ausführlichen und kritischen Ueberblick über sämmtliche wichtigeren, vorher veröffent-

1) Caspary, De Nectariis. 1848. Elberfeld. Dissertat. pag. 44 u. 51.

2) Senebier, Physiologie végétable. 1800. II. pag. 390.

3) Kieser, Aphorismen aus der Pflanzenphysiologie 1808 pag. 80.

4) Kurr, Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien in den Blumen. 1833.

5) G. Bonnier, Les Nectaires. Ann. des sciences naturelles 1878. Sixième série VIII pag. 12—20.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0005-1

lichten Arbeiten über Nektarien gibt, unterlasse ich es, mit Hinweis auf diesen Autor, näher auf die ältere Litteratur einzugehen. Nur auf die neueren Arbeiten von Hanstein[1]) und Reinke[2]) möchte ich hier kurz zurückkommen. Letzterer beschäftigte sich auch mit den Secrete ausgebenden Blattzähnen und stellte fest, dass die Nektarien am petiolus von Prunusarten morphologisch mit den Blattzahnspitzen gleichwerthig sind, worauf ihre histologische Entwickelung sowie zahlreiche Uebergangsbildungen hinweisen.[3]) Behrens[4]) verfolgte alsdann zum ersten Male die Ausbildung des Nektariums von seiner Anlage im Meristem aus. Nach seiner Auffassung über den Austritt des Secretes dringen die zuckerhaltigen Substanzen durch Diffusion von ihrem Entstehungsorte aus in die Schleimpapillen des Nektariums ein, um nach Verschleimung derselben in Freiheit gesetzt zu werden; die Cuticula hält er für völlig undurchlässig für gelöste Stoffe.[5]) Grosse Verdienste um die Erforschung der Nektarien, auch in physiologischer Hinsicht, erwarb sich dann G. Bonnier in seiner schon erwähnten grösseren Abhandlung, indem er von den verschiedensten Gesichtspunkten aus und durch scharfsinnige Experimente die Lösung der auftauchenden Fragen förderte. Er gibt auch zuerst die Betheiligung des Zuckers als osmotisch wirkenden Körpers beim Verlauf der Nektarabsonderung zu[6]) und weist auf die Bedeutung der Gefässbündel hin, durch welche die Zufuhr des Wassers beschleunigt wird, da ihre Enden dicht bis unter das Nektariumgewebe reichen. Seine Ausführungen schliesst er mit dem bemerkenswerthen Satze, dessen Berechtigung wir noch später untersuchen wollen: „Die Nektarien stellen (ob florale oder extraflorale, ob wirklich activ ausscheidend oder nicht) ein specielles Reservenährmaterial dar, das zu dem Leben der Pflanze in directer Beziehung steht.“[7])

Aber weder Behrens noch selbst Bonnier erkannten klar die volle Bedeutung der osmotischen Wirksamkeit der krystalloiden Sub-

---

1) Hanstein, Botan. Ztg. 1868 pag. 700 u. Bot. Abhandlung Bd. II Heft 4, 1875.

2) Reinke, Pringsheim's Jahrbücher 1876 Bd. X pag. 117; Bot. Jahresbericht 1875 pag. 1013.

3) Reinke, Pringsheim's Jahrbücher 1876 Bd. X pag. 126 u. d. f.

4) Behrens, Flora 1876.

5) Behrens, l. c. pag. 81.

6) Bonnier, l. c. pag. 181: „La présence des sucres dans le tissu favorise évidemment cet appel de l'eau à cause du pouvoir osmotique de ces substances.“

7) Bonnier l. c. pag. 20.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0006-6

stanzen, wie sie von Pfeffer schon, als für die Nektarien in Betracht kommend, vorausgesagt war.[1]) Dieser wies zuerst auf die Nothwendigkeit eines rein mechanischen Geschehens der Absonderung hin, sobald man nur den osmotisch wirksamen Zucker als gegeben annimmt. Es folgten die Untersuchungen Wilsons am Tübinger Institut 1881,[2]) die diesen Verhältnissen Rechnung trugen und auf die ich in der folgenden Arbeit häufiger zurückkommen werde. Er zeigte, wie man es durch Entfernung des osmotisch wirksamen Körpers in gewissen Fällen in der Hand habe, beliebig die Secretion zu sistiren und sie durch Wiederaufbringen desselben von Neuem in Gang zu setzen. Eine zusammenfassende Darstellung der Blüthennektarien gab Stadler,[3]) der gleichzeitig die früher so häufig bestrittene Durchlässigkeit gewisser Cuticulaformen nach experimentellen Belegen zugibt.[4])

Mit einigen extrafloralen Nektarien beschäftigte sich Aufrecht,[5]) der seine Aufmerksamkeit dem anatomischen Bau und den Inhaltsstoffen ihrer Gewebe zuwandte. Es sei noch die abfällige Kritik, die Büsgen[6]) den Wilson'schen Versuchen zu Theil werden lässt, erwähnt, die schon in Pfeffer's „Studien zur Energetik" eine Widerlegung erfahren hat.[7]) Letzteres Werk enthält eine Klarlegung der für die Secretion in Betracht kommenden Verhältnisse, wobei gleichzeitig die Mechanik der Wasserversorgung im Nektarium von der Schaffung und Ausgabe des gelösten Zuckers scharf getrennt ist.[8]) Endlich hat Schniewind-Thies[9]) die Septalnektarien einer Untersuchung vom vergleichend-entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus unterzogen.

Nach diesem Ausblick auf die einschlägige Litteratur wollen wir kurz den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse über die bei der

---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877 pag. 223.

2) Wilson: „On the Cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries." Dissertat. Leipzig 1881 bei Engelmann.

3) Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und Biologie der Blüthen. Dissert. Zürich 1886.

4) Stadler l. c. pag. 73—77.

5) Aufrecht, Beiträge zur Kenntniss der extrafloralen Nektarien. Zürich 1891. Dissert.

6) Büsgen, Der Honigthau 1891 (bei Fischer in Jena) pag. 31—33.

7) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze 1892 pag. 267 Anm.

8) Pfeffer, l. c. pag. 265—267.

9) Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntniss der Septalnektarien (Jena 1897 bei Fischer).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0007-2

Nektarabsonderung in Betracht kommenden physiologischen Fragen zusammenfassen:

Was zunächst den Vorgang der Anhäufung des Zuckers im Nektariumgewebe betrifft, so wissen wir nur, dass nicht selten in der Nähe der floralen [1]) und extrafloralen Nektarien sich Stärke angehäuft vorfindet. Diese wird zu gegebener Zeit zum Theil in Glycose umgewandelt, also als Zucker nach aussen geschafft. [2]) In anderen Fällen wird der Zucker entweder durch Zertrümmerung anderer komplexer Moleküle gewonnen [3]) oder direct von den reichlich Chlorophyll führenden Geweben des Nektariums producirt und als solcher ausgegeben. [4]) Manchmal erfolgt diese Ausgabe durch Reissen der Cuticula, in den meisten Fällen durch Diosmose durch die Zellwände der Epidermis hindurch, also ohne Einreissen. Aeussere Einflüsse, besonders Feuchtigkeit, begünstigen die Zuckersecretion. Ist einmal Zucker nach aussen geschafft, so setzt sich die Secretion mechanischen Gesetzen folgend eine gewisse Zeit lang fort, wobei durch die bis dicht unter das Nektariumgewebe reichenden zahlreichen Gefässbündel die Zufuhr des Wassers beschleunigt wird. [5]) Es kommt also vor allem auf ungleiche Vertheilung des gelösten Stoffes an, der schon bei einem geringen wirksamen Concentrationsunterschied in der extracellularen Lösung ansehnliche Triebkraft schafft, da in 1 proc. Lösung Glycose einen osmotischen Druck von 1,3, Kalisalpeter einen solchen von 3,4 Atmosphären erzeugt. [6])

Ich richtete nun mein Augenmerk besonders auf die äusseren Einflüsse, denen die Absonderung unterliegt, sowie auf den Verbleib des Zuckers nach der Beendigung der Secretion. Für den Beginn der Secretion, also für die Ausgabe des Zuckers nach aussen, erwies sich allgemein der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die damit verbundene schwächere Transpiration als hochwichtig. Beschleunigend

---

1) Behrens, l. c. pag. 51. Stadler l. c. pag. 71.

2) Aufrecht, l. c. pag. 41.

3) Anm.: Dass, wie Stadler behauptet, auch aus Gerbstoff (Stadler, l. c. pag. 72, cf. dagegen Pfeffer, Physiol. II. Aufl. 1. Bd. pag. 302) der auszugebende Zucker entstehen kann, scheint mir noch ebenso des Beweises zu bedürfen, wie die von Aufrecht dem Calcium zugeschriebene Bedeutung als Transporteur der zum Secretionsprocess nöthigen Kohlehydrate (Aufrecht, l. c. pag. 43, cf. dagegen Pfeffer, l. c. pag. 427).

4) Pfeffer, Physiologie I. Aufl. pag. 190.

5) Bonnier, l. c. pag. 181.

6) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze 1892 pag. 266.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0008-8

wirkte auch auf den Beginn die Steigerung der Temperatur. Das Licht war bis auf wenige ganz bestimmte Fälle für den Anfang wie für die Fortsetzung der Secretion bedeutungslos. Befand sich der osmotisch wirksame Körper einmal ausserhalb, so setzte sich die Wassersecretion rein mechanisch fort, doch wurde auch hier durch Feuchtigkeit und Wärme erheblich die Secretion gefördert. In einigen Fällen scheint neben der osmotischen Wirkung des Zuckers eine Wasserversorgung durch actives Hervorpressen bei hoher Turgescenz in Frage zu kommen (Impatiens und Sambucus). Nach einer gewissen Zeit kam die Secretion bei jedem Nektarium zum Stillstand und es folgte zumeist eine von äusseren Einflüssen ziemlich unabhängige Resorption nach Innen.

Einfluss des Alters auf die Nektarabsonderung.

Betrachten wir im Freien irgend eine Pflanze mit extrafloralen Nektarien, so treffen wir unter günstigen Bedingungen eine Anzahl von Nektarien an derselben in Secretion begriffen, während wir an den Nektarien der noch unentfalteten Blätter ebenso vergeblich nach einer Absonderung suchen, wie an denen der älteren. Die Vorbildung der Nektarien erfolgt sehr früh, so sind z. B. in den Knospen von Sambucus racemosa Anfang März die Nektarien schon gross präformirt und zeigen in diesem Stadium eine rothe Farbe; activ werden sie erst Mitte April. Am stärksten fand ich die Absonderung fast allgemein zur Zeit nach der Laubentfaltung, sowie kurz vor Beginn, und bei einigen Pflanzen während der Blüthenperiode. In dieser Zeit, wo das kräftigste Wachsthum in der Pflanze stattfindet,[1]) zeigt sich die innere Disposition zur Nektarabsonderung am stärksten. An jeder Pflanze waren dann nicht nur der Zahl nach die meisten Nektarien activ, sondern auch die ausgegebene Nektarmenge pflegte am bedeutendsten zu sein. Mit dem Abblühen schwächt sich die Absonderung häufig schon beträchtlich ab, ja sie hört in vielen Fällen völlig auf. Als naturgemässe innere Ursachen für die Sistirung der Nektarsecretion, die selbst unter günstigsten Aussenbedingungen schliesslich eintritt, ist ein zu hohes Alter der einzelnen Organe und ihrer Blätter einerseits, oder der ganzen Pflanze anderseits — wenn nämlich alle Nektarien die Secretion einstellen — anzusehen. Meine zahlreichen Beobachtungen fasse ich dahin zusammen, dass also die Nektarien stets

1) Bonnier, l. c. pag. 194.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0009-6

nur eine gewisse Zeit lang in der Vegetationsperiode activ sind, mit höherem Alter übernehmen jüngere, später gebildete, ihre Function, während sie selbst degeneriren und vertrocknen. Es kommt der Zeitpunkt, wo die ganze Pflanze der Nektarien gleichsam nicht mehr zu bedürfen scheint. Vielleicht, dass die osmotisch wirksamen Zuckerarten anderwärts zur Bildung von Reservematerial in den Samen und Früchten oder in den Winterknospen für die nächstjährige Vegetationsperiode gebraucht werden; kurz im Juni, oder spätestens im Juli, stellen bei den heimischen Pflanzen die typischen, extrafloralen Nektarien ihre Thätigkeit mehr und mehr ein.

So zeigten Mitte Juni die Pflanzen eines blühenden Vicia-Faba-Feldes bei Kösen nur noch die Nektarien an den beiden oberen Stipularblättern secretionsthätig; bei allen mehr unterhalb gebildeten war diese Zone des Blattes vertrocknet. Als ein anderes Beispiel mögen die Beobachtungen an den Blattstielnektarien von Prunusarten dienen: Soeben noch in der Entfaltung begriffene Blätter sondern noch nicht ab, beginnen dann aber bald die Secretion. Bei der raschen Vegetation im Monat Mai sind dieselben Nektarien vierzehn Tage später, wo sie schon weit unterhalb des Sprossgipfels an nun älteren Blättern sich befinden, bereits weniger activ.[1]) Nach weiteren vier Wochen sondern sie im Freien überhaupt nicht mehr ab, und nach abermals vier Wochen sind sie völlig vertrocknet und selbst im Dampfraum nicht mehr zur Secretion zu bringen.

Als ein nicht ausser Acht zu lassender Factor will mir ferner erscheinen, dass in den Nektarien, wie ich wiederholt nachweisen konnte,[2]) gegen Ende der Absonderung hin die Menge der ausgegebenen Glycose über die Disacharide überwiegt, ja, dass schliesslich nur Glycose ausgegeben wird.[3]) Bei der Umsetzung von Rohrzucker in Glycose steigt der osmotische Wert der betreffenden Lösung auf das Doppelte.[4]) Es kann also ein beträchtlicher Theil der Spaltungsprodukte bereits von der Pflanze nach innen abgeführt werden, während noch immer die Absonderung in gleicher Weise andauert.

Die wenigen erwähnten Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie nur in einem ganz bestimmten Lebensalter das Nektarium activ thätig sein kann und wie die mit dem Alter wechselnde innere Veranlagung für die Secretion von grösster Bedeutung ist.

---

1) Bonnier, l. c. Analysen pag. 193.

2) cf. auch Bonnier, l. c. pag. 194—196.

3) Anm.: Wahrscheinlich wird ein Theil des Rohrzuckers gespalten; Acton (Annals of Botany 1888, II, pag. 62) bestreitet dies, doch entbehren die mikrochemischen Reactionen auf Dextrin der Zuverlässigkeit.

4) Pfeffer, Plasmahaut und Vacuolen 1890 pag. 325.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0010-7

Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Secretion.

Obschon sich extraflorale Nektarien an zahlreichen Pflanzen vorgebildet finden, ist die Zahl der Gewächse, wo diese Organe im Freien wirklich zur Function gelangen, schon geringer. Besonders aber ist die Anzahl der Tage, an denen die äusseren Umstände, die unbedingt nothwendig sind, um eine Secretion einzuleiten, alle günstig zusammentreffen, für viele Pflanzen eine nur beschränkte. Bei einem Blick auf diese allgemeinen Bedingungen, unter denen die Pflanzen die Nektarabscheidung aus den fertig vorgebildeten Organen beginnen, fiel alsbald in die Augen, dass für die meisten Pflanzen ein gewisser Feuchtigkeitsgehalt der Luft nothwendig ist, um eine sichtbare Nektarabsonderung hervorzubringen. Mit der Bedeutung, die diese Luftfeuchtigkeit für die Secretion hat, will ich mich zunächst etwas eingehender beschäftigen.

Im Freien konnte ich feststellen, dass solche Pflanzen, die an sich eine starke Tendenz zur Absonderung haben, wie Prunus Padus und Prunus avium, bei warmen, trockenem Wetter noch reichlich absondern, so lange sie in voller Entwickelung stehen, trotz der starken Transpiration, während gleichzeitig Prunus virginiana, Sambucus racemosa, Vicia Faba und viele andere sofort die Secretion einstellen. Die Art wie im Freien, stets unter der Voraussetzung mittlerer Feuchtigkeit, bei guter Temperatur und Belichtung die Absonderung erfolgt, stellt eine ununterbrochene Reihe mit allen Uebergängen dar, in der sich die individuellen Eigenthümlickeiten der betreffenden Pflanzen wiederspiegeln. Viburnum Opulus, Impatiens parviflora, wurden niemals secernirend gefunden, Prunus Amygdalus, P. virginiana, Catalpa syringaefolia, Populus balsamifera, Sambucus nigra nur in höchst seltenen Fällen, Prunus Padus und Sambucus racemosa häufiger, Prunus avium fast immer; zwischen ihnen liegt die grosse Zahl der übrigen beobachteten Pflanzen mit mehr oder minder grosser Secretionsfähigkeit. Dennoch kommt es bei den extrafloralen Nektarien nie zur Ausscheidung solcher Mengen von Zucker, wie ich sie bei einzelnen Blüthennektarien in der weit beschränkteren Zeit ihrer Thätigkeit beobachten konnte; z. B. ist bei Ribes rubrum der Blüthenkelch bei feuchtem Wetter bis zum Ueberlaufen voll Nektar, bei Iris Güldenstaedtiana sah ich sogar aus dem in den Septen herabgelaufenen Nektar Zucker auskrystallisirt. Den verhältnissmässig meisten Nektar sondert wohl von allen extrafloralen Nektarien unserer Klimata Prunus Padus ab. Trotz aller Unterschiede in der Schnelligkeit der Absonderung unter gleichen Bedingungen trat doch im Freien unver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0011-3

kennbar eine Vermehrung der absondernden Nektarien nach vorangegangenem Regen zu Tage, ebenso wie sich die Menge der Absonderung an heissen Tagen am frühen Morgen in der relativ feuchteren Luft am ergiebigsten zu gestalten pflegte, während sie gegen Mittag meist beträchtlich kleiner war.

Es galt nun, den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Absonderung der extrafloralen Nektarien, der durch die erwähnten Beobachtungen im Freien dargethan wurde, experimentell näher zu untersuchen und auch festzustellen, inwieweit der Nektar nach Entfernung vom Nektarium neu geschaffen wird.

Ich bediente mich nach dem Vorgange Bonnier's und Wilson's hierbei bis zur halben Höhe mit feuchtem Fliesspapier ausgelegter, grosser, tubulirter Glocken, die unten auf einem Teller standen, so dass der untere Rand mit Wasser gesperrt werden konnte, während durch den Wattepfropfen im Tubus genügend die Luft sich erneuerte. In diese Glocken, in denen die Luft nahezu dampfgesättigt war, wurden die abgeschnittenen Pflanzentheile in Wasser stehend, oder die ganzen Töpfe gebracht. — In anderen Fällen wurden, um die störenden Einflüsse des Wundreizes und des veränderten Stoffwechsels in abgeschnittenen Zweigen zu umgehen, im Freien junge Aeste von Sambucus racemosa, Prunus avium und Viburnum Opulus in oben und unten offene Glasröhren gebracht, die am hinteren Ende durch einen in zwei Hälften gespaltenen und durchbohrten Kork, vorn durch einen, behufs reichlicher Communikation mit der Luft, mit einer 1 dm langen Glasröhre versehenen Kork, geschlossen wurden.

Zum Nachweis des Zuckers, der theils als Sacharose, theils als Glycose auftritt, wandte ich das folgende Verfahren an: Die Zuckerlösung wurde direct vom Nektarium in ein Capillarröhrchen aufgesogen, das in der Mitte etwas aufgeblasen war. Es gelang so ohne Verlust selbst der geringsten Nektartröpfchen habhaft zu werden; das Aufsaugen erfolgt ohne Hilfsmittel durch die Capillarität des Röhrchens. In erwärmte, frisch bereitete Fehling'sche Lösung eingetaucht, saugten die Röhrchen eine gewünschte Menge von dieser nach, wurden beiderseits abgeschmolzen und durch Kochen im Wasserbade die Ausfüllung des Zuckers erreicht. In allen Fällen bediente ich mich dieses Verfahrens, um die An- oder Abwesenheit von Glycose festzustellen.

Bei sämmtlichen Pflanzen zeigte sich nun im feuchten Raum unter dem Einflusse der gehemmten Transpiration eine vermehrte Nektarabscheidung.

Eine wesentliche Vermehrung der Absonderung, die hier auch bei mässiger Luftfeuchtigkeit im Freien beginnt, trat z. B. ein bei fast sämmtlichen Prunusarten als: Prunus Padus, P. laurocerasus, P. acida, P. avium, bei Passiflora coerulea, Sambucus racemosa, Catalpa syringaefolia, Paeonia officinalis u. v. a.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0012-9

Wir wissen bereits aus den Untersuchungen von Bonnier,[1]) dass der grösseren Menge des Nektars in letzteren Fällen durchaus nicht immer eine Vermehrung des absoluten Zuckergehaltes im Nektar entspricht, was ich nach mehrfachen Versuchen bestätigen kann.

Es wurden im directen Sonnenlicht zwei Töpfe mit Vicia aufgestellt, der eine im dampfgesättigten Raume, der andere im Freien. Nach zwei Stunden verglich ich die Nektarmengen, die in gleich grossen Capillaren aufgefangen waren. Die Tropfen an den Nektarien der unter der Glocke befindlichen Pflanzen waren bedeutend grösser. Beide Capillaren mit Fehling'scher Lösung im Ueberschuss gekocht, zeigten annähernd die gleiche Niederschlagsmenge von Kupferoxydul. Von zwei eben die Absonderung beginnenden Zweigen von Prunus Padus wurde der eine an der Luft in Wasser gesteckt, der andere unter eine Glocke gebracht. Nach 24 Stunden war das Nektarvolum des letzteren ungefähr dreimal so gross wie das des ersteren, auch hier erwies sich aber der absolute Zuckergehalt als annähernd gleich. Analog bei Sambucus racemosa u. a.

Einerseits wurde die normale Verdampfung des Wassers an der Oberfläche der Nektarien durch den dampfgesättigten Raum verhindert und der Nektar daher verdünnter, also osmotisch weniger wirksam, während anderseits eine verstärkte Wasserzufuhr durch die Gefässbündel im gleichen Sinne wirkte. Setzte ich solche, mit verdünntem Nektar beladene Nektarien wieder gewöhnlicher Luft aus, so verdampfte ein Theil des Wassers anfangs schnell und mit zunehmender Concentration der Lösung immer langsamer, wobei sich naturgemäss die osmotische Kraft der aussen befindlichen Zuckerlösung steigern muss,[2]) während entgegenwirkend von innen durch die nun stärkere Transpiration der ganzen Pflanze eine saugende Wirkung eintritt. — Beide Kräfte halten sich schliesslich einmal das Gleichgewicht, indessen überwiegt die Absonderung, so lange die Zellen des Nektariums noch reich an osmotisch wirksamer Substanz sind. Wird diese ins Innere der Pflanze abgeführt, so tritt nicht selten sogar, wie ich später erörtern will, Resorption aufgebrachter Lösungen ein.

Während also bei herabgeminderter Transpiration die Menge des ausgeschiedenen Zuckers ziemlich dieselbe bleibt wie zuvor und nur die Wassermenge steigt, ist für die Einleitung der Absonderung, wie zahlreiche Fälle zeigen, ein möglichst hoher Wassergehalt in der Pflanze von grosser Bedeutung. Wo dieser fehlt, wie an gewelkten Zweigen, wo also jede Drucksecretion ausgeschlossen ist, konnte ich

1) Bonnier, l. c. pag. 187.
2) Pfeffer, Energetik pag. 266.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0013-5

selbst beim nachherigen Einbringen in den Dampfraum nie den Beginn der Secretion, wohl aber ihre schwache Fortdauer, wenn sie vorher begonnen hatte, constatiren, z. B. an Zweigen von Sambucus racemosa, Prunus Padus und Prunus avium. — Noch auffälliger war, dass viele Pflanzen, die im Freien gar nicht oder nur höchst mangelhaft Zucker ausgaben, in den Glocken alsbald zu lebhafter Secretion gebracht werden konnten. [1])

Es wurden von mir zum Beginn der Absonderung gebracht, lediglediglich unter dem Einfluss des nahezu dampfgesättigten Raumes: Impatiens parviflora, Impatiens Sultani, Prunus Amygdalus, Prunus virginiana, Sambucus nigra, Viburnum Opulus, Populus balsamifera, Serratula lycopifolia, Acacia Lophanta. Auch bei fast allen anderen überhaupt untersuchten Pflanzen habe ich stets dieselbe lebhaft beschleunigende Wirkung auf den Secretionsbeginn, der in sehr trockener Luft überhaupt nicht erfolgt, nachweisen können, nur bei Vicia Faba und Euphorbiaceen erfolgte selbst im Dampfraum die Absonderung nur im directen Sonnen- oder stark diffusen Licht.

In vielen Fällen war die Wirksamkeit des Dampfraumes auf vorher inactive Nektarien eine überraschend schnelle, so dass z. B. Prunus Padus und P. Amygdalus unter der Glocke binnen drei Stunden zu lebhafter Absonderung gebracht wurden. Ebenso wie durch den Dampfraum eine Auslösung des Secretionsvorganges bei jungen Nektarien in turgescenten Pflanzen erfolgt, blieben auch ältere Nektarien über die gewöhnliche Dauer der Absonderung hinaus in den erwähnten Röhren im Freien lebensthätig, ja es liessen sich auch bereits im Freien nicht mehr absondernde Nektarien von Prunus Padus durch Einbringen in die Glocken alsbald wieder activ machen. Die Nektarien unter den Glasröhren zeigten übrigens selbst dann eine Secretion, wenn die übrigen Organe derselben Pflanze, wegen zu grosser Trockenheit, im Freien nicht sichtbar absonderten.

Entfernt man den ausgeschiedenen Nektar von einem Nektarium, so erfolgen nach meinen Untersuchungen im Dampfraum so lange neue Ausscheidungen desselben, als osmotische Substanz im Nektariumgewebe oder dessen Umgebung noch vorhanden ist, oder sich neu bilden kann. So erhielt Wilson bei Prunus laurocerasus acht Tage hintereinander beim Entfernen des Nektars stets die gleiche Zuckermenge, [2]) weil der Zucker nach seiner Meinung durch Umbildung der Zellwände im Nektariumgewebe stets ersetzt wurde. [3]) Auch ich

1) cf. Bonnier pag. 178 für Floralnektarien.
2) Wilson, l. c. pag. 9 und pag. 16.
3) Wilson, l. c. pag. 9.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0014-0

konnte bei Vicia, als im Freien mehrere Tage kräftiger Absonderung einander folgten, bei täglicher Wegnahme des Nektars keine Abnahme im Zuckergehalt desselben constatiren. Beseitigt man dagegen in anderen Fällen die osmotische Substanz, die nicht immer so leicht regenerirbar ist, durch Waschen völlig, so bleibt die Absonderung aus.[1]) Ein solcher Fall liegt auch bei Aufrecht[2]) vor, der für die Nektarien von Impatiens glandulifera zwar noch eine mehrfache Wiederholung der Wasserausscheidung unter Mitwirkung der Transpirationshemmung erhielt, aber keinen Zucker mehr nach dem Entfernen des ersten Nektars in den folgenden Absonderungen nachweisen konnte. Auch bei Impatiens parviflora blieb mein Versuch, durch Waschen die Secretion zu sistiren, erfolglos. Wir haben es eben bei Impatiens der physiologischen Verrichtung nach mit Uebergangsformen zwischen typischen Nektarien und Hydathoden zu thun, und es erscheint deshalb wohl möglich, dass hier im Dampfraum auch nach Entfernung des osmotisch wirksamen Zuckers eine active Wasserauspressung an den Nektarien zu Stande kommt.

Umgekehrt habe ich an den untersten drei Blattzahnpaaren von Impatiens parviflora in der Wasserausscheidung wiederholt geringe Mengen reducirenden Zuckers nachgewiesen, auch äusserlich zeigen diese Blattzähne noch eine den Nektarien ähnliche Gestalt, aber es ist erfolglos, durch Waschen hier die Secretion sistiren zu wollen. — Als Beispiele dienen folgende Versuche:

1. Prunus laurocerasus.

1. Tag. Es wurden Zweige von Prunus laurocerasus in den feuchten Raum gebracht. Nach sechs Stunden waren zahlreiche Nektarien activ. Den Nektar entfernte ich mittelst Capillarröhrchen. Derselbe enthielt reichliche Mengen Zucker.

2. Tag. Zahlreiche Nektarien wiederum voll Nektar, der reichlich Zucker enthielt.

3. Tag. Dieselben Nektarien, deren Nektar entfernt war, sind mit zuckerhaltigem Nektar gefüllt. Das Nektarvolum ist zum Theil geringer.

5. Tag. Dasselbe.

2. Vicia Faba.

Zwei Töpfe mit Viciapflanzen in das helle Sonnenlicht gebracht. Nachmittags von sämmtlichen activen Nektarien den Nektar entfernt mittelst Capillare.

---

1) Wilson, l. c pag. 17, III.

2) Aufrecht, l. c. pag. 21.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0015-6

2. Tag. Die reichlich gegossenen Töpfe haben im Lichte ebenso wie gestern abgesondert. — Nektar stark zuckerhaltig, derselbe wird entfernt.

3. Tag. Dasselbe. Menge des Nektars etwas geringer.

4. Tag. Dasselbe. Zuckergehalt wie früher.

3. Sambucus racemosa.

1. Tag. Secretion lebhaft. Nektar stark zuckerhaltig; Nektarien sorgsam gewaschen.

2. Tag. Dieselben Nektarien wieder voll Nektar. Zuckergehalt desselben schwächer.

3. Tag. Nektarien mit weniger Nektar gefüllt, Zucker nur in Spuren vorhanden.

4. Acacia Lophantha.

1. Tag. Absonderung im Dampfraum; Nektar zuckerhaltig; Waschung.

2. Tag. Nektarien inactiv.

5. Viburnum Opulus.

1. Tag. Beginn der Secretion im Dampfraum. Nektar zuckerhaltig. Nektarien gewaschen.

2. Tag. Die gestern gewaschenen Nektarien gänzlich inactiv.

3. Tag. Ebenso.

6. Impatiens parviflora.

1. Tag. Im Dampfraum reichliche Nektarabscheidung. Zuckerhaltig. Sorgfältiges Abwaschen der Nektarien.

2. Tag. Absonderung stark, Zuckergehalt derselben sehr gering.

3. Tag. Absonderung reichlich an den gestern gewaschenen Nektarien; kein Zucker mehr nachweisbar. Entfernen des Nektars mittelst Fliesspapiers.

5. Tag. Secretion vorhanden, keinen Zucker enthaltend.

Anmerkung: Bei dem Schwinden des osmotisch wirksamen Zuckers, nach mehrmaligem Abnehmen des Nektars ohne Waschen des Nektariums, ist auch als Fehlerquelle bei den Versuchen zu beachten, dass viele Pflanzen bei längerem Aufenthalte im Dampfraum krank werden und deshalb wahrscheinlich den Zucker in Folge der veränderten Stoffwechselerscheinungen anderwärts verwerthen, statt ihn zu ersetzen und weiterhin auszugeben. So sistiren sehr viele Blüthen schon nach 48 Stunden unter der Glocke die Ausscheidung, auch einige Zweige, besonders Sambucus racemosa, werfen oft am dritten oder vierten Tage die Blätter ab.

Man hat eben bezüglich der Regenerationsfähigkeit des Zuckers nach seiner einmaligen Entfernung verschiedene Typen zu constatiren; so sondern z. B. Prunus laurocerasus und Cassia neglecta[1]) selbst nach häufigen Waschungen noch Zucker ab, besitzen also in hohem Grade die Fähigkeit, denselben zu regeneriren. Sambucus racemosa

1) Schimper, Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Bd. I Heft 1 pag. 72.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0016-2

und Vicia Faba erfordern nach meinen Versuchen eine bis drei Waschungen, während bei Prunus Padus, Acacia Lophantha und Viburnum Opulus, sowie bei den meisten Floralnektarien eine Waschung und Abtrocknung oft jede weitere Absonderung im Dampfraum sistirt, es sei denn, dass man sie künstlich durch Aufbringen einer schwachen osmotisch wirksamen Lösung, z. B. von Traubenzucker, zu erneuter Secretion bringt.

Die Versuche zeigen, dass auf die wiederholte Ausscheidung des Zuckers die Feuchtigkeit ohne wesentlichen Einfluss ist, vielmehr liegt es bei den extrafloralen Nektarien in der Eigenart der betreffenden Pflanze, ob der entfernte Zucker überhaupt ersetzt wird oder nicht.

Aus dem Umstand, dass selbst nicht mehr turgescente Pflanzen die Absonderung fortsetzten und durch die Möglichkeit mit Hilfe des Auswaschens die Secretion sistiren zu können, ging für viele, von mir soeben näher gekennzeichnete Pflanzen mit Sicherheit hervor, dass es sich bei der Wasserversorgung ihrer Nektarien, sobald die Secretion einmal eingeleitet war, um einen rein osmotischen Vorgang handelt. Dennoch versuchte ich auch den etwaigen Einfluss des Wurzeldruckes auf die Secretion dieser Pflanzen durch Einpressen von Wasser nachzuweisen. Die Resultate waren wie die Wilson's stets gänzlich negativ. — Als Object dienten frische Zweige von Sambucus racemosa, es trat im Dampfraum, in dem sich ein nicht unter Druck befindlicher Zweig zum Vergleich befand, selbst nach 40 Stunden keine stärkere als normale Absonderung ein!

Nicht unerwähnt sollen hier die Versuche Büsgen's[1]) bleiben, der für das eingedickte Excret der Blattläuse den Mangel der osmotischen Wirksamkeit desselben nachwies. Meine analogen Experimente mit Zuckerlösungen an den Blättern verschiedener Landpflanzen hatten insofern ein ähnliches Resultat, als es mir nicht gelang, durch die Cuticula weder der Blattober- noch der Blattunterseite eine Resorption verdünnter Zuckerlösungen zu constatiren. Um so lebhafter muss ich mich gegen seine Behauptung, die Wilson'schen Versuche mit floralen und extrafloralen Nektarien besässen keine Beweiskraft und seien bedeutungslos, wenden. Zunächst zeigt gerade das von Büsgen für seine Versuche gewählte Object, Prunus laurocerasus, die Vorgänge der Secretion besonders verwickelt, weil hier, wie Wilson[2]) selbst feststellte, eine dauernde Regeneration des Zuckers die Sistirbarkeit

1) Büsgen, Der Honigthau. Jena 1891, bei Fischer.
2) Wilson, l. c. pag. 9.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0017-8

der Secretion durch Waschen beeinflusst. Man kann aber bei anderen Objecten sehr wohl, wie meine zahlreichen Versuche bestätigen, mittelst verdünnter, d. h. 1—5 proc. Zuckerlösung, vorher gewaschene Nektarien zum Wiederbeginn der Secretion bringen, während in demselben Dampfraum gleichfalls gewaschene Controlexemplare trocken bleiben.[1]) Für so schwache Salszlösungen kommt aber die hygroskopische Anziehungskraft, durch die Wilson getäuscht worden sein soll, nicht in Frage.[2]) Büsgen hält nicht genügend den Beginn der Secretion[3]), d. h. die Schaffung und Ausgabe der osmotisch wirksamen Substanz und ihre spätere mechanische Wirkung aus einander.[4]) Ausserdem sprechen die schon erwähnten vielen Fälle, in denen es mir gelang, endgiltig durch Waschen und Abtrocknen die Secretion zum Stillstand zu bringen, auch gegen Büsgen.

Es wurde bisher gezeigt, dass in einem gewissen activen Zustand der Pflanze bestimmte Zellgruppen osmotisch wirksame Substanzen absondern, resp. sich in solche umwandeln. Nehmen wir diese Stoffe zunächst als gegeben hin, so erwies sich je nach dem grösseren oder geringeren Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Secretionsmenge verschieden, da bei gehemmter Transpiration der osmotische Widerstand derjenigen Zellen, denen Wasser entzogen wird, infolge des dann waltenden Wasserreichthums, sinkt und das Nektarvolumen steigt, während bei starker Transpiration das Nektarvolum gering ist, aber infolge der hohen Zuckerconcentration aussen der Nachstrom von Wasser erleichtert ist, trotzdem die inneren Zellen dann höhere osmotische Spannung aufweisen.

Zur Illustration diene noch folgende Beobachtung: Drei Töpfe mit gleichaltrigen Pflanzen von Vicia Faba wurden bei demselben starken, diffusen Licht, mit vereinzelten Sonnenblicken, auf die Terrasse des Gewächshauses gebracht. Topf *a* war sehr trocken gehalten und zeigte innerhalb drei Stunden keinerlei Nektarabsonderung. Topf *b* wurde schwach begossen — die obersten Nektarien begannen schwach zu secerniren. — Topf *c* endlich befand sich unter einer Dampfglocke, — seine sämmtlichen Nektarien waren lebhaft activ.

In diesem Sinne wirkt auch bei Trockenheit eine Verringerung der Transpirationsfläche, soweit dadurch nicht der Ernährungszustand

---

1) cf. dagegen Büsgen pag. 32 und 33 und Gardiner, Proceedings of the Cambridge philos. soc. 1885, V, pag. 35.

2) Pfeffer, Physiol. I. Bd. II. Aufl. pag. 144.

3) Büsgen, l. c. pag. 32.

4) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze pag. 267.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0018-4

der Pflanze direct beeinflusst wird, begünstigend auf die Absonderung des Nektars.

Als Object dienten Töpfe mit gesunden, 14 Tage alten Vicia Faba-Pflanzen. Bei einigen Exemplaren waren in früher Jugend die Hauptblätter entfernt worden, wodurch die Stipulae eine etwas über normale Grösse erreicht hatten. Beide sehr trocken gehaltenen Töpfe wurden der Sonne ausgesetzt, ohne Dampfraum. Nach zwei Stunden hatten nur die Nektarien an den der Hauptblätter beraubten Exemplaren abgesondert. Ganz analog sonderten bei feuchtem Wetter die Nektarien an denjenigen Zweigen von Sambucus racemosa und S. nigra, die man ihrer Blätter beraubt hatte, reichlicher und eher Flüssigkeit ab, als die übrigen.

Fassen wir die Resultate aller Beobachtungen und Versuche über den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Nektarabsonderung kurz zusammen, so ergibt sich, dass durch die gesteigerte Luftfeuchtigkeit und die mit ihr verbundene Transpirationshemmung die Wassersecretion wesentlich beschleunigt wird, während die ausgegebene Zuckermenge nicht erheblich schwankt. Für den Beginn der Nektarsecretion erwies sich die Luftfeuchtigkeit als unbedingt nöthig; nur in voll turgescenten Pflanzen beginnt die Secretion. — Im feuchten Raum kehrt in bestimmten Fällen nach dem Abwaschen des Zuckers die Secretion des letzteren wieder, wenn noch genügend davon in den angrenzenden Zellen des Nektariumgewebes zur Verfügung steht. — Häufig ist durch Abwaschen des osmotisch wirksamen Körpers die Secretion ganz sistirbar; die Wasserversorgung muss also bei diesen typischen Nektarien nur auf plasmolytischem Wege erfolgen. In anderen Fällen wird der ausgegebene Nektar zuckerärmer, ja es gibt Uebergänge zu echten Wasserspalten, die noch eine Wassersecretion nach dem Entfernen des osmotisch wirkenden Körpers zeigen (Impatiens), wo also normal neben der plasmolytischen Secretion eine Drucksecretion vorhanden sein muss.

Einfluss des Lichtes auf die Nektarabsonderung.

Nachdem wir die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit als generelle Bedingung für die Secretion des Nektars kennen gelernt haben, wollen wir die Wirkungen des Lichtes auf diesen Vorgang untersuchen.

Es kommt hierbei darauf an, zu entscheiden, ob wir es mit einer directen Beeinflussung durch das Licht oder mit einer indirecten, durch Störungen in der Ernährung infolge Lichtmangels hervorgerufenen, zu thun haben. Die Untersuchungen werden zeigen, dass beide Factoren, jeder für bestimmte Fälle, in Betracht kommen.

Bei einer Betrachtung der Nektarien im Freien unter dem Gesichtspunkte, ob die Unterschiede von Tag und Nacht sich auf die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0019-2

Absonderung geltend machen, wird man für die bei weitem meisten extrafloralen zu keinem bestimmten Resultate kommen. Allerdings hat Bonnier[1]) für florale Nektarien eine Steigerung des Nektarvolumens während der Nacht constatirt und eine beträchtliche Abnahme während des Tages festgestellt. Dieser im Freien angestellte Versuch sagt uns indessen, wegen der Menge der bei der Absonderung betheiligten Factoren, nichts über den directen Einfluss des Lichts, sondern man könnte ebensogut annehmen, dass in der Nacht ein Stillstand in der Secretion eintritt, der aber durch die herabgesetzte Transpiration infolge feuchterer Aussenluft ausgeglichen, ja sogar in das Gegentheil verwandelt wird. Es musste also auch hier hauptsächlich auf experimentellem Wege versucht werden, Klarheit über diese Verhältnisse zu erlangen. Was zunächst den Beginn der Secretion betrifft, so konnte ich, analog den Versuchen Wilson's[2]), bei den von mir untersuchten floralen und den meisten extrafloralen Nektarien keinen Unterschied zwischen hellem und dunklem Raum gewahren. Sind die Nektarien einmal in dem Stadium, wo sie gewöhnlich infolge innerer Disposition ihre Thätigkeit beginnen, so genügt eben der Anstoss der Feuchtigkeit unter der Glocke, um sofort den Zucker nach aussen gelangen zu lassen, womit die Vorbedingungen für eine dauernde Secretion erfüllt sind.

Zum Verdunkeln dienten mir bei meinen Versuchen lichtdichte, grosse Pappcylinder, in die die Pflanzen oder Zweige theils unter feuchter Glocke, theils ohne solche eingeführt wurden. Jedesmal befand sich ein möglichst ähnliches Controlexemplar am Licht unter sonst gleichen Bedingungen wie das verdunkelte. — Die Blüthennektarien von Fritillaria imperialis, Fritillaria Meleagris, Chionodoxa Luciliae, Ribes sanguineum, Rosa-Arten, Philadelphus coronarius, Helleborus-Arten und die extrafloralen Nektarien von Prunus Padus, Prunus laurocerasus, Sambucus racemosa, Paeonia officinalis, Serratula lycopifolia, Viburnum Opulus etc. beginnen die Absonderung genau so im Dunkeln wie im hellen Licht; sogar für Acacia Lophanta konnte ich, im Gegensatz zu Wilson, den Beginn der Absonderung unter verdunkelter, feuchter Glocke constatiren. — Lebhaft active Nektarien von Sambucus racemosa stellten, nach einer Waschung und Abtupfen mit Fliesspapier, im dunkeln Dampfraum ebenfalls nach 24 Stunden die Absonderung wieder her. — Nur für die Nektarien von Vicia Faba und die an den Cyathien der Euphorbiaceen zeigte sich helles Sonnenlicht als eine unerlässliche Bedingung für irgendwelche Absonderung, hier ist demnach eine directe Beeinflussung derselben durch das Licht als auslösender Reiz vorhanden. —

1) Bonnier, l. c. pag. 162.
2) Wilson, l. c. pag. 14.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0020-3

Es hatte also zunächst den Anschein, als ob das Licht überhaupt keinen Einfluss auf die meisten extrafloralen Nektarien habe. Eine fortgesetzte Beobachtung zeigte indessen, dass die Folgen der Verdunkelung sich naturgemäss alsbald für die gesammte Ernährung des Pflanzenkörpers bemerkbar machten und somit auch allmählich für die Nektarien. Nach vier- bis fünftägigem Aufenthalt im Dunkeln wurde fast allgemein die Secretion an den abgeschnittenen Zweigen eingestellt, wobei allerdings gewöhnlich die ganzen Zweige ein krankhaftes Aussehen zeigten und häufig die Blätter abwarfen. — Um nun näher festzustellen, ob und inwieweit es sich um eine rein locale Erscheinung bei der Absonderung der Nektarien handelt, die erst mit dem Tode der Pflanzen überhaupt aufhört oder ob der Ernährungszustand der ganzen Pflanze, respective der weiteren Umgebung des Nektariums massgebend ist, wurde eine Reihe alsbald näher zu besprechender Versuche mit Verdunkelungen von einzelnen Sprosstheilen unternommen, deren Resultat zeigte, dass allerdings in dem einmal vorgebildeten Nektarium local sich der Zucker anhäuft oder bildet und zunächst trotz der gehemmten Assimilationsthätigkeit nicht nach innen absorbirt werden kann, selbst bei ziemlichem Mangel in der Pflanze. Erst in einem viel späteren Entwickelungsstadium des Pflanzenlebens tritt hierin eine bemerkenswerthe Aenderung fast allgemein ein.

Wurden die jungen Nektarien allein verdunkelt, so ergab sich, dass bei allen Nektarien, die im Dunklen die Absonderung anfangen, durchaus unabhängig vom Licht die Anhäufung des Zuckers stattfindet und sie die Secretion beginnen, selbst wenn sie von früher Jugend an verdunkelt gewesen sind.

Es wurden ganz junge Nektarien von Prunus Padus und Sambucus racemosa sorgfältig mit Stanniol und schwarzem Papier darüber umhüllt, während ich den übrigen Sprosstheil unbedeckt liess; ich konnte, wenn ich nach etwa 14 Tagen die Hülle entfernte, entweder sofort eine normale Abscheidung des verdunkelt gewesenen Nektariums nachweisen, oder aber sie liess sich am abgeschnittenen Zweig alsbald im feuchten Raume hervorrufen.

Ebensowenig hinderte ein andauerndes Verdunkeln der gesammten Sprossgipfel oder der Blattorgane, an deren Basis die Nektarien stehen, den Beginn der Secretion an den entsprechenden Nektarien. Wir haben es hier anscheinend mit einer correlativen Wirkung zu thun, so dass die jungen noch unausgebildeten Nektarien trotz des Dunkelwachsthums und Nahrungsmangels in ihrer nächsten Umgebung zur Entwickelung und zum Secretionsbeginn gelangen, weil die übrigen Theile der Pflanze normal assimiliren. —

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0021-9

An Exemplaren von Prunus Padus, Prunus avium, Sambucus racemosa, wurden im Freien junge, wachsende Sprossgipfel ganz und gar verdunkelt, oder aber es wurden die einzelnen Blattflächen verdunkelt und die Nektarien allein dem Licht ausgesetzt. Dies geschah durch sorgfältiges Einpacken in doppelte Bogen Stanniolpapier und darauf folgendes Umhüllen mit schwarzem Papier. In anderen Fällen wurde der Spross sorgsam durch eine kleine Oeffnung in ein aus zwei dicht übereinander greifenden Hälften bestehendes Pappkästchen gebettet, das analog wie die früher beschriebenen Glascylinder mittelst Draht an dem nächsten Hauptast oder einer Stütze befestigt war, und dessen untere Oeffnung lichtdicht, mit Watte um den eingeführten Spross herum, verschlossen war. Die Sprosse wurden vierzehn Tage bis drei Wochen in diese Dunkelkästen hinein wachsen gelassen, dann abgeschnitten und unter verdunkelte Glocken gebracht. In allen diesen Fällen wurde alsbald an den verdunkelt gewesenen Objecten eine Absonderung der Nektarien, die bisweilen etwas schwächer als normal war, festgestellt. Dieselbe erwies sich stets als zuckerhaltig.

Eine andere Versuchsreihe bestand darin, dass ich an abgeschnittenen Zweigen von Viburnum Opulus und Prunus Padus die Blattflächen kurz über den Nektarien entfernte. Die Nektarien blieben, unter die Glocke gebracht, zwei Tage lang ebenso activ, wie an normalen Blättern, alsdann zeigte sich eine Differenz im Nektarvolum zu Gunsten der letzteren. Die gleiche Unabhängigkeit der Zuckersecretion von der Thätigkeit der benachbarten Blattorgane zeigt folgender Versuch: Es wurden an einem Sprossgipfel von Sambucus racemosa die Blätter abgeschnitten und die jüngeren Blätter in der Nähe des Vegetationspunktes sorgfältig herauspräparirt, dazu schliesslich auch die dann austreibenden achselständigen Knospen stets entfernt und von Zeit zu Zeit die Nektarien untersucht. Meist wurden sämmtliche Nektarien activ befunden. —

Es zeigte sich an diesen Zweigen sogar, ähnlich wie bei den früher beschriebenen Stipulis an Vicia Faba, selbst im Freien eine leichtere Secretionsfähigkeit, als bei Nektarien auf normalen Zweigen. Diese Erscheinung der stärkeren Secretion erklärt sich nur durch die Verminderung der Transpirationsfläche. Nicht als eine Wirkung des Sonnenlichts, sondern auch nur als indirect mit der Isolation zusammenhängend aufzufassen ist auch die öfter beobachtete Thatsache, dass bei starkem Sonnenschein Sambucus racemosa nur an den unteren beschatteten Aesten active Nektarien hat, während es in der Sonne, infolge zu starker Verdunstung, nicht zu einer sichtbaren Abscheidung kommt.

Alle diese Versuche sind auch geeignet, die Anschauung von dem rein mechanischen Geschehen der Wasserversorgung beim Secretionsvorgang, so lange man nur die im Nektarium selbst gebildete geringe Zuckermenge als zur Verfügung stehend annimmt, zu unterstützen, da sie eine gewisse Unabhängigkeit der Nektarien von den Nahrungs-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0022-5

verhältnissen in ihrer nächsten Nähe darthun. Noch schlagender geht dies jedoch aus dem Folgenden hervor, wo jede Zufuhr von Zucker aus der Ferne ausgeschlossen erscheint und einzig der im Nektarium angehäufte Zucker zur Verfügung steht:

Junge Nektarien von Prunus Padus, Prunus avium und Viburnum Opulus wurden der Blattflächen beraubt und mit dem Blattstiel, die von Sambucus racemosa, die am Stengel sitzen, mit einem etwa 2 cm langen Sprossstück, in eine Schale mit feuchtem Sand so eingestellt, dass die Nektarien etwa 1 cm über den Sand hervorragten. Diese Schale wurde unter eine feuchte Glocke gestellt. Es zeigte sich allgemein nach einigen Stunden, spätestens nach einem Tage, der Beginn der Secretion, die andauernder war, als bei den im Dampfraum leicht erkrankenden ganzen Zweigen, denn bei Sambucus konnte nach vier, bei Prunus Padus nach sieben Tagen noch zuckerhaltiger Nektar nachgewiesen werden. —

Aus dem Vorhergehenden liess sich in erster Linie eine gewisse Indifferenz gegen das Licht bei den meisten extrafloralen Nektarien entnehmen, jedenfalls trat eine schädigende Wirkung der Verdunkelung nur indirect und verhältnissmässig sehr langsam ein. Ganz anders verhält sich das mit den Nektarien einiger Arten, wo zum Erwecken der Secretionsthätigkeit das directe Licht als ein ganz bestimmter äusserer Reiz in Frage kommt. Darwin wies zuerst darauf hin,[1]) dass die Ausscheidung des Nektars in den Blüthen von Lobelia erinus und an den Nektarien von Vicia sativa nur im directen Sonnenlicht vor sich geht. Wilson[2]) zeigte dasselbe für die Blüthen von Eranthis hiemalis und die Stipularnektarien von Vicia Faba; nach meinen Beobachtungen erwies sich, selbst bei sonst hoher Temperatur, die directe Besonnung als unbedingt nöthig, um die Absonderung bei Vicia Faba und Ricinus communis, sowie auf den Cyathien unserer Euphorbien einzuleiten. In allen diesen Fällen ist dem Licht ein directer, nicht näher zu bestimmender Einfluss, als auslösender Factor, auf die Secretion zuzuschreiben. Es ist ferner gewiss, dass hier gar keine Beziehungen zur Assimilation bestehen, wie noch ein später zu erwähnender Versuch zeigen wird.

Die Versuche mit Vicia Faba nahm ich nicht an abgeschnittenen Stengeln, sondern stets an in Töpfen gezogenen ganzen Pflanzen vor. Wurden solche Töpfe aus dem hellen Licht ins Dunkle gebracht, so fand mit Ausnahme von etwa 1 % der Versuchspflanzen selbst im feuchten Raum nie eine Ausscheidung statt. Brachte ich kräftige,

---

1) Darwin, Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung (1877) pag. 388.
2) Wilson, l. c. pag. 14.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0023-0

14 Tage bis 3 Wochen alte Pflanzen in helles, aber diffuses Licht, so sonderten etwa 25 % der Nektarien ab, waren die Töpfe vorher trocken gehalten und wurden nun gegossen, so stieg die Zahl der absondernden Nektarien unter dem begünstigenden Einfluss der Feuchtigkeit auf ungefähr 50 %, im directen Sonnenlicht alsbald auf 90—100 %.

Im gewöhnlichen diffusen Licht, also z. B. an einem Tage ohne Sonnenschein, oder wenn Pflanzen in einer Entfernung von vielleicht 2 m oder mehr vom Fenster standen, fand nie eine Absonderung statt, ebenso wenig wie im Dunkeln. Wie erwähnt, kam es auch im Freien bei diffusem Licht niemals zu einer Absonderung, ebenso wenig konnte ich bei Euphorbien unter diesen Umständen den Beginn der Secretion constatiren.

So erwies sich selbst nach vorherigem Regen und bei warmer Temperatur auf einem üppig gedeihenden Viciafelde bei Kösen im diffusen Licht des bewölkten Himmels die Absonderung als äusserst geringfügig.

Brachte ich dagegen Töpfe mit kräftigen Viciapflanzen, die im diffusen Licht erwachsen waren, unter der Glocke in directes Sonnenlicht, so sonderten nach einer halben Stunde etwa ein Viertel, nach $1^1/_4$ Stunde etwa die Hälfte, nach drei Stunden fast alle Nektarien ab. Diese Absonderung trat nur etwas langsamer stets, auch ohne Glocke, im directen Licht ein, trotz der bei directer Beleuchtung erheblich gesteigerten Transpiration der Pflanzen.

Versuch.

Zwei Töpfe mit je fünf drei Wochen alten Vicia Faba-Pflanzen werden von der Hinterwand des Gewächshauses ins helle Sonnenlicht gebracht. Topf *a* unter feuchter Glocke, Topf *b* im Freien: — Nach 15 Minuten etwa sechs Nektariumpaare an Topf *a* activ, Topf *b* = 0. — Nach 75 Minuten: 10 Nektariumpaare am Topf *a*, zwei Paare an *b* activ. — Nach drei Stunden: alle Paare bis auf fünf an *a* und 14 Paare an Topf *b* (etwa 60 %) activ. —

Setzt man völlig erwachsene, etiolirte Pflanzen dem Licht aus, so dauert es einige Tage, ehe die Nektarien gleichzeitig mit dem Ergrünen der Blätter activ werden; häufig gehen dann diese Pflanzen zu Grunde. — Eine seltsame Ausnahme, die wahrscheinlich Wilson bei seinen Versuchen entgangen ist, die sich aber bei über 20 von mir angestellten Versuchen fast stets wiederfand, stellt die Nektarabsonderung an etiolirten Pflanzen von Vicia dar. Ich finde keine andere Erklärung für diese, in weit beschränkterem Maasse als unter normalen Verhältnissen auftretende Absonderung, als die, dass zeit-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0024-6

weilig die innere Disposition zur Secretion in der Pflanze so mächtig werden kann, dass sie die Secretion bewirkt, trotz des Mangels der sonst nöthigen äusseren begünstigenden Einflüsse.

Unteruchte ich 8—14 Tage nach der Aussaat solche etiolirt wachsende Pflanzen, so fand sich, auch wenn ich sie unter feuchter Glocke hielt, nie eine Secretion. Nach drei Wochen aber, wo die etiolirten Pflanzen ihre höchste mögliche Entwickelung erreicht zu haben scheinen, also vom 20.—25. Tage nach der Aussaat, sah ich fast auf jedem der Stipularnektarien, sicher aber wenigstens auf einem Paar der Stipulae bei jeder der ganz vergeilten Pflanzen ein kleines Nektartröpfchen. Die Nektarmenge überschritt nicht die Ausdehnung der durch einen matten Fleck oder ein rothes Saftmal gekennzeichneten Nektarien. Bei näherer Untersuchung erwies sich diese Absonderung stets als schwach zuckerhaltig. Diese Secretion wird wesentlich gefördert, wenn man den Topf um die angegebene Zeit feucht hält. — Acht Tage später sind die etiolirten Pflanzen gewöhnlich abgestorben. —

Wurden einige Nektarien an Vicia-Pflanzen verdunkelt, und die übrigen Nektarien dem Licht ausgesetzt, so fand alsbald eine Absonderung sämmtlicher Nektarien einschliesslich der verdunkelten statt, wie folgender, stets mit gleichem Resultate wiederholter Versuch zeigte:

Mehrere Töpfe mit kräftigen Pflanzen von Vicia Faba wurden in directes Licht gebracht. In jedem Topf war von einer oder mehreren Pflanzen ein Sprossstück, das zwei Blattpaare mit den entsprechenden Nebenblätterpaaren trug, sorgfältig in der früher beschriebenen Weise in ein Dunkelkästchen geleitet worden. Von den Töpfen wurden einige direct im Freien, andere unter feuchten Glocken dem hellen Sonnenschein ausgesetzt. In kurzer Zeit waren an allen Pflanzen sämmtliche Nektarien in Thätigkeit, auch die auf den verdunkelten Stipulis zeigten eine normal reichliche und zuckerhaltige Absonderung.

Es findet also eine deutliche Correlation zwischen dem durch das Licht auf die ganze Pflanze ausgeübten Reiz und den von ihm nicht getroffenen Nebenblattpaaren statt. Ueber die ganze Kette der Vorgänge von der Perception des Reizes an bis zur sichtbaren Absonderung an den unbelichteten Stipulis wissen wir nichts Näheres.

Wilson[1]) hatte festgestellt, dass bei Vicia Faba die Secretion der Nektarien im hellen Licht selbst dann erfolgt, wenn der Pflanze nicht die zur Assimilation nöthige Kohlensäure geboten wird. Bei meinen analogen Versuchen zeigte sich nun jedesmal, dass die Pflanzen trotz achttägigem und längerem Aufenthalt in dem kohlensäurefreien

1) Wilson, l. c. pag. 15.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0025-2

Raum, d. h. also in einem durch die Sistirung der Assimilation hochgradigen Hungerzustand — ans Licht gebracht — stets alsbald die Secretion begannen. Bei einem Verweilen von drei Wochen und länger ohne Kohlensäure zeigten die Pflanzen Krankheitserscheinungen und sonderten alsdann nicht mehr am Licht ab.[1]) Man sieht aus diesem Ausschalten des zur Ernährung nöthigsten Factors, dass, obschon bekanntlich die Zuckerproduktion von der Kohlensäurezersetzung abhängig ist,[2]) doch zu bestimmten Zeiten in den Viciapflanzen gewisse Mengen Reservestoffe sich vorfinden, die nicht immer gleich in Angriff genommen werden, so dass selbst noch nach einiger Zeit im kohlensäurefreien Raum die Zuckerausscheidung andauert oder sogar beginnt.

Ich brachte kräftige, 14 Tage alte Pflanzen unter tubulirte Glocken, deren tubus mit einem U-förmig gebogenen Rohr verschlossen war. Das Rohr wurde mit Bimssteinstücken, die eine starke Kalilauge absorbirt hatten, gefüllt, so dass alle durch das Rohr streichende Luft ihre Kohlensäure an jene porösen Bimssteinstücke abgeben musste. Um auch die bei der Athmung ausgegebene Kohlensäure möglichst zu entfernen, wurde der Topf mit den Viciapflanzen auf eine Schale gestellt, die ebenfalls eine Kohlensäure absorbirende Kalihydratlösung enthielt. Der ganze Apparat wurde acht Tage im schwachen Licht an der Hinterwand des Zimmers aufgestellt, am neunten Tage ins Sonnenlicht gebracht. Nach sechs Stunden erwiesen sich fast sämmtliche Nektarien activ; der Nektar war zuckerhaltig.

Nachdem so klargestellt war, dass es sich um einen von der Assimilation völlig unabhängigen Reiz der Lichtstrahlen bei der Secretion von Vicia handelt, kam es darauf an, festzustellen, welchem Theile des Spectrums die nach dieser Richtung wirkenden Strahlen der Hauptsache nach zuzuzählen sind. Die Versuche ergaben, dass lediglich die gelben und rothen Strahlen die Auslösung des Secretionsvorganges bewirkten, während die blauen und violetten Strahlen, wie Dunkelheit, unwirksam sind.

Es wurden wiederholt früh um 10 Uhr Töpfe mit gleichaltrigen Viciapflanzen, die noch nie abgesondert hatten, unter doppelwandige Glocken, deren Zwischenraum mit Kalibichromatlösung bei der einen, mit Kupferoxydammoniaklösung bei der anderen gefüllt war, gebracht und nun auf der Terrasse der directen Besonnung ausgesetzt. Unter der gelben Glocke, die den Strahlen von grosser Wellenlänge, roth, orange und gelb, fast allein den Durchtritt gewährt, welch letztere

---

1) Anm. Schimper konnte dagegen für Cassia neglecta in kohlensäurefreier Luft nach wenigen Tagen aus Nahrungsmangel die Secretion (cf. Schimper, Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen pag 75) sistiren sehen.

2) Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. I pag. 300.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0026-8

auch für die Assimilation der Landpflanzen besonders in Betracht kommen, war die Absonderung binnen einer Stunde fast an allen Nektarien so lebhaft, wie im freien Sonnenlicht. Hingegen zeigte sich unter der blauen Glocke, die vornehmlich die weniger brechbaren, photochemischen Strahlen des Spectrums passiren liess, fast wie im Dunkeln keine Ausscheidung der Nektarien, auch nicht bei längerer Dauer des Versuchs. Es wurden nun in einigen Fällen die Glocken am anderen Tage vertauscht; alsbald begannen die vorher trockenen Nektarien jetzt unter der gelben Glocke die Absonderung, während es fast eines ganzen Tages bedurfte, um den Nektar auf den jetzt unter der blauen Glocke befindlichen Stipulis zur Resorption zu bringen; die Umstimmung einer vorher activ gewesenen Pflanze erfolgt demnach verhältnissmässig langsamer. —

Ganz dieselben Experimente, die ich soeben für Vicia Faba geschildert habe, stellte ich mit fast ganz den gleichen Resultaten auch bei verschiedenen Euphorbiaceen, sämmtlich vom Typus unserer einheimischen Arten, an. Hierbei zeigte sich eine nicht ganz so grosse Empfindlichkeit gegen Lichtwirkungen und die Zahl der nur durch individuelle Differenzen erklärlichen Ausnahmen betrug 10 %, jedenfalls war aber auch hier der Beginn der Secretion, der auf den Cyathien gelegenen Nektarien stets von directer Beleuchtung abhängig. Man konnte in der Sonne die winzigen, einzelnen Tröpfchen mit der Lupe aus dem Gewebe hervorbrechen und zu einer einzigen, das ganze Cyathium bedeckenden Honigschicht zusammenfliessen sehen. Für Secretion der extrafloralen Nektarien von Ricinus neige ich mich derselben Ansicht von der Nothwendigkeit der Besonnung zu.

Während der Monate Mai bis Juli gelang es mir, mit Ausnahme eines kaum zu bemerkenden Falles an den Nektarien der Cotyledonen bei sehr zahlreichen cultivirten Exemplaren dieser Pflanze niemals, weder im Freien noch unter feuchter Glocke, eine Absonderung zu erzielen. Im Monat September endlich konnte ich zu Rovigno in Istrien, vielleicht unter dem Einfluss der stärkeren Besonnung, wiederholt an stark belichteten Ricinusexemplaren winzige Zuckertröpfchen auf den Nektarien sehen. Da am frühen Morgen diese Tröpfchen nicht sichtbar waren, ebenso wenig an einem trüben Tage, neige ich der Ansicht zu, dass sich Ricinus analog wie Euphorbia verhält. Von Herrn Geheimrath Pfeffer wurde mir freundlichst mitgetheilt, dass auch bei uns Ricinus endlich an schönen Septembertagen im Freien die Secretion begonnen hatte.

Alle diese zuletzt erwähnten Versuche thun wohl zur Genüge dar, dass das Licht bei Vicia Faba, bei Euphorbia und Ricinus unbedingt die Zuckerabsonderung veranlasst.

Fassen wir noch einmal die Resultate der vorliegenden Untersuchungen zusammen, so ergibt sich:

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0027-3

Bei den meisten extrafloralen Nektarien ist das Licht ohne Bedeutung für den Secretionsbeginn. Auch die Störungen in der Assimilation beim Verdunkeln, also indirecte Wirkungen des Lichtes, zeigen nur sehr langsamen Einfluss auf die Absonderung, denn die Secretion in den fertig vorgebildeten Nektarien erwies sich in den untersuchten Fällen als unabhängig von Ernährungsstörungen in ihrer nächsten Umgebung, der Zucker bleibt zunächst unversehrt, und somit setzt sich auch die Wassersecretion noch fort. Bei den Nektarien von Vicia Faba und Euphorbiaceen veranlasst das Licht die Secretion; im Dunkeln oder im diffusen Licht findet keine Absonderung statt. Werden bei Vicia einzelne Sprosstheile verdunkelt und die übrige Pflanze dem directen Lichte ausgesetzt, so sondern auch die verdunkelten Nektarien infolge correlativer Beeinflussung ab. Die Absonderung bei Vicia Faba erfolgt im Licht völlig unabhängig von der Assimilation. Den rothen und gelben Strahlen des Spectrums kommt allein die auslösende Wirkung bei der Secretion von Vicia und Euphorbiaceen zu.

Einfluss der Temperatur.

Als ein weiterer äusserer Factor für den Beginn der Secretion muss eine ausreichend hohe Temperatur angesehen werden. Wilson[1]) hat an Zweigen von Prunus laurocerasus gezeigt, dass bei + 4° C. die Secretion nur äusserst langsam und unregelmässig eintritt, während er im warmen Zimmer sämmtliche Nektarien die Absonderung alsbald beginnen sah. Ich konnte im Freien bei zu niedriger Temperatur niemals einen Beginn der Secretion beobachten, ebenso wird dann selbst an vorher activen Nektarien die Absonderung allgemein erheblich vermindert, was sich besonders auffällig bei einem Temperatursturz auf + 2° C. im Monat Mai zeigte. Individuell erwies sich die Temperaturgrenze, oberhalb derer die Abscheidung beginnt, naturgemäss als sehr verschieden.

So lag das Minimum für Prunus avium und Paeonia unter + 8° C., für Prunus Padus bei + 10° C. Für Sambucus racemosa etwa bei + 12° C., letztere Pflanze begann im Dampfraum schwach die Secretion bei + 8° C. Für Ricinus bei + 15° C., Prunus laurocerasus (Wilson pag. 14) bei + 12° C. — Unterhalb dieser Temperaturen konnte ich bei den besagten Pflanzen keinen Beginn der Absonderung wahrnehmen.

---

1) Wilson, l. c. pag. 23.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0028-9

Sind im Mai kalte Tage mit bedecktem Himmel, so arbeiten sofort Prunus Padus und Prunus virginiana schwächer, ein Beginn der Secretion an jungen Nektarien findet dann überhaupt nicht statt. Daher erscheint mir die Angabe von Wilson,[1]) der Vicia Faba bei + 3° C. die Secretion beginnen sah, einen individuellen Ausnahmefall zu betreffen. Ueberhaupt sind solche Ausnahmen, was auch Bonnier betont, auf dem Gebiete der Nektarsecretion recht häufig. — Ganz anders gestaltet sich das Bild von den Einflüssen der Temperatur, wenn wir Zweige oder Stöcke mit bereits activen Nektarien niedererer Temperatur aussetzen. In solchen Fällen ist zwar eine Verlangsamung der Secretion zu constatiren, aber niemals ein Stillstand; bis in die Nähe des Gefrierpunktes konnte ich an Prunus laurocerasus, Acacia Lophanta und vielen andern die verlangsamte Fortdauer der Absonderung feststellen. Es ist hieraus ersichtlich, dass zum Beginn der Absonderung, d. h. zur Schaffung der extracellularen Zuckermenge, eine gewisse höhere Temperatur erforderlich ist, wie ja überhaupt mit niederer Temperatur eine Verlangsamung der Arbeit im ganzen Organismus, ganz abgesehen von den chemischen Reactionen, eintritt. Ist dagegen der osmotisch wirkende Zucker aussen vorhanden, so sorgt derselbe für den ganz mechanischen Fortgang der Secretion, und es tritt nur eine Verlangsamung in ihrer Schnelligkeit ein. Dieser geringe Einfluss, den die Temperaturschwankung auf die Fortdauer der Secretion ausübt, ist leicht erklärlich, da, wie wir aus Pfeffer's osmotischen Untersuchungen wissen,[2]) die durch Zucker entstehende osmotische Druckhöhe mit der Temperatur nur wenig schwankt, wohl aber wird bei niederer Temperatur die Schnelligkeit der osmotischen Wirkung verlangsamt. Wir haben also auch in dem Verhalten bei Temperaturwechsel einen weiteren stichhaltigen Grund für die Anschauung, dass die Wasserversorgung bei der Nektarabsonderung schliesslich rein mechanischen Gesetzen unterworfen ist, zu erblicken. —

In einen Satz gefasst ergeben die Versuche und Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur: Die Secretion beginnt erst oberhalb einer bestimmten, für die einzelnen Pflanzen naturgemäss verschiedenen Minimaltemperatur; sind die Nektarien einmal in Thätigkeit, so setzt sich die Absonderung auch unterhalb dieser Grenze, obschon wesentlich verlangsamt, fort.

---

1) Wilson, l. c. pag. 22.
2) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen pag. 87.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0029-8

Einfluss chemischer und mechanischer Reize auf die Absonderung.

Da Chloroform, Alkohol, Aether etc. in manchen Fällen bei genügender Verdünnung beschleunigend auf verschiedene Functionen des Pflanzenkörpers wirken, so wurde auch der etwaige Einfluss dieser chemischen Agentien auf die Absonderungsfähigkeit der Nektarien geprüft, wobei sich ergab, dass schwache Verdünnungen von $2^1/_2$—5 % dieser Anästhetica meist beschleunigend auf die Absonderung einwirken, während höhere Concentrationen dieser Stoffe alsbald tödtlich auf die ganze Pflanze wirken.

Zweige von Sambucus racemosa, Prunus Padus und Viburnum Opulus wurden unter feuchte Glocken gebracht, unter denen sich gleichzeitig in einer Schale etwas Aether oder Chloroform befand. Es zeigte sich alsbald, dass die Zweige auf die volle Dampfspannung dieser Stoffe mit dem Tode antworteten. — Im Freien und unter der Glocke wurden Nektarien mit 20proc. Aether- oder Alkoholwasser betupft, wobei ich ebenfalls zumeist eine schädigende Wirkung auf die Nektarien feststellte. Es wurden nun noch stärkere Verdünnungen der anästhesirenden Körper mit Wasser geboten, indem ich unter die Glocken Schalen mit 5proc. Aetherwasser brachte. An den obengenannten Zweigen war nun eine deutliche Beschleunigung und Vermehrung der Secretion sichtbar. Fernerhin konnte ich z. B. schwach gewelkte Zweige schneller als im gewöhnlichen Dampfraum zur Wiederherstellung des Turgors und zum Beginn der Secretion bringen. Indessen gelang es mir nicht, einmal durch Waschen inactiv gemachte Nektarien von Viburnum Opulus zur Wiederaufnahme der Absonderung zu veranlassen, ebenso wenig wie Viciapflanzen zum Beginn derselben im diffusen Licht.

Ob es sich um eine Beschleunigung der gesammten Lebensthätigkeit der Pflanze bei dieser Aetherwirkung handelt, wie sie bei niederen Gaben von Giften allgemein verbreitet zu sein scheint, oder ob es sich um eine specifische Aetherwirkung auf die Nektarien handelt, was indessen sehr unwahrscheinlich erscheint, lasse ich unentschieden, da die ganze Wirkung auf die Absonderung nur als eine untergeordnete, secundäre erscheint.

Wieler[1]) hat ein Sistiren des Blutens bei verschiedenen in Wassercultur erwachsenen Pflanzen erhalten, wenn er osmotisch wirksame Substanzen, wie Kalisalpeter oder Glycerin, zur Nährlösung hinzufügte. Erst mit dem diosmotischen Ausgleich kehrte allmählich der normale Zustand in den Pflanzen wieder. Zu Wasserculturen von Vicia Faba wurde nun von mir gleichfalls 0,15—1,5proc. KNO^3 gefügt und die Pflanzen der Sonne ausgesetzt. Es zeigte sich ledig-

1) Wieler, Beiträge zur Biologie, herausgeg. von Cohn (1893) Bd. 6 pag. 52.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0030-9

lich eine gewisse Verlangsamung im Eintritt der Secretion gegenüber normalen Pflanzen in Töpfen, die ich indessen zum Theil auch dem schlechteren Ernährungszustand der Pflanzen, zum Theil nur der osmotischen Wirkung des Kalisalpeters zuschreiben zu müssen glaube. Auch hier erwies sich also die Secretion genau wie bei dem vorher erwähnten,[1]) tagelang fortgesetzten Einpressen von Wasser als ziemlich unabhängig von den Druckverhältnissen im Innern der Pflanze. „In der That erscheint denn auch unter den normalen Vegetationsbedingungen für die meisten Fälle eine Bethätigung der activen Drucksecretion ausgeschlossen, und es würden dann die Nektarien gerade in der Zeit austrocknen, in der sie ökologisch wichtig sind,[2]) während wiederum in Zeiten der Wasserfülle durch die als gleichzeitig mitwirkend gedachte Drucksecretion nur ein beschleunigtes Abtropfen und somit Zuckerverlust herbeigeführt werden würde.“

Fernerhin wurde von mir der Versuch einer Beeinflussung der Nektarsecretion durch mechanische Reize unternommen, ohne dass sich ein besonderer Erfolg gezeigt hätte.

Es wurden dicht unter den Nektarien Schnitte, die die zuleitenden obersten Gefässbündel trafen, geführt, oder es wurden in schon erwähnter Weise die Pflanzen der Blätter beraubt. Im letzteren Falle fand ein ruhiger Fortgang der Secretion statt, während im ersteren Falle entweder das betreffende Nektarium zu Grunde ging oder aber unter Vernarbung der Wunde seine Functionen anscheinend ungestört fortsetzte. — Im Freien bemerkte ich in Rovigno, wie die grosse Sandwespe, Pelopaeus spirifex, wiederholt die oberflächliche Schicht der Nektarien von Ricinus angebissen hatte; auch hier trat alsbald Vernarbung ein, wobei sich die verletzte Stelle nicht mehr secernirend zeigte. Ein besonderer Einfluss des Wundreizes war in keinem Falle bemerkbar. — Dass auch sonstige mechanische Reize wenig Wirkung auf die Nektarien haben, ergab sich daraus, dass die Secretion durch auf die Oberfläche gebrachte Fremdkörper, wie kleine Quarzkörnchen oder Erde, in keiner Weise beschleunigt wurde. Im Freien blieben solche Körper so lange auf den Nektarien, bis sie der nächste Regen abwusch, unter der Glocke dauerte es meist längere Zeit, bis es den reichlicheren Nektarmengen gelang, die Fremdkörper zu entfernen, bei Prunus avium, wo die Menge des Zuckersaftes meist nur gering ist, kam es oft überhaupt nicht so weit. — Ebenso wenig konnte das Streichen mit einem feinen Borstenpinsel einen Reiz auf die Nektarien ausüben. —

Dass die Sporen von Pilzen, besonders Ustilagineen und Uredineen, in der Nektarflüssigkeit keimten, konnte ich wiederholt unter der Glocke in dem verdünnteren Nektar beobachten, ob es auch in der

1) Wilson, l. c. pag. 11.

2) Pfeffer, Physiol. II. Aufl. I. Bd. pag. 263.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0031-4

Natur unter gewissen Bedingungen, wie z. B. bei andauernder Feuchtigkeit, zur Gonidienbildung und zum Keimen parasitischer Pilzsporen, und somit zu einer Gefahr für die Pflanze kommt, konnte nicht festgestellt werden, erscheint indessen nicht unwahrscheinlich, da Büsgen[1]) für den Honigthau das Auskeimen von Botrytis-Sporen beschreibt. Nach den Arbeiten von Miyoshi[2]) würde eine solche in Nährlösung gekeimte Botrytishyphe sehr wohl zu weiterem Eindringen in die Pflanze befähigt sein.[3]) — Im Allgemeinen erwiesen sich also die angewandten mechanischen und chemischen Reize als unwichtig für die Secretion der Pflanzen.

Die Resorption.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, wie, nachdem einmal durch die lebendige Thätigkeit der Pflanze Zucker nach aussen geschafft wurde, der weitere Gang der Nektarausscheidung vielfach die Folge der osmotischen Wirkung ist. Wurde der osmotisch wirksame Stoff durch Abwaschen entfernt, so war auch die Secretion beendet, wenn die Pflanze nicht von Neuem Zucker nach aussen spedirte, und ganz ebenso muss eine Resorption des Zuckers nach innen die Secretion sofort beenden. Es wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein, festzustellen, ob die Fähigheit zur Resorption jedem Nektarium von früher Jugend auf eigenthümlich war und nur durch das Ueberwiegen des secretorischen Factors zurückgedrängt wurde, oder ob sie durch eine völlige Umstimmung in der Pflanze eingeleitet wird. — Im letzteren Falle taucht die weitere Frage auf, ob irgend welche äusseren Umstände diese Aenderung in der Thätigkeit der Pflanze herbeiführen, oder ob, wie es sich in der That erweisen wird, hauptsächlich innere Factoren es bewirken, dass der vorher aplastisch sich verhaltende Zucker nun plötzlich wieder in den Stoffwechsel gerissen wird.

Abhängigkeit der Resorption vom Licht.

Wilson[4]) hat zuerst beobachtet, dass die in der Sonne activ gewordenen Nektarien auf den Stipulis von Vicia Faba im diffusen

---

1) Büsgen, l. c. pag. 70.

2) Manuba Miyoshi, Ueber Chemotropismus der Pilze. Bot. Ztg. 1894 pag. 1.

3) Anmerkung: Im Gewächshaus war von dem Nektar des Cyathiums aus, Botrytis in Euphorbia Wulfeni Hoppe eingedrungen und hatte einen Theil des gesammten Blüthenstandes vollständig zerstört.

4) Wilson, l. c. pag. 15.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0032-0

Licht ihren Nektar allmählich, d. h. innerhalb von drei Tagen, unter einer feuchten Glocke nach innen aufnehmen. Ich wandte mich demgemäss zuerst Vicia Faba zu und konnte im Freien beobachten, dass, wenn nach vorherigem Sonnenschein trübes Wetter eintrat, in wenigen Stunden ungefähr 50 % der Nektarien alsbald trocken wurden, ohne eine Spur erkennbaren Rückstand auf der Oberfläche des Nektariums zu zeigen. Beiläufig hatte ich schon erwähnt, dass dagegen am Licht Viciapflanzen oft selbst bei Nahrungsmangel ihren Nektar nicht resorbirten. — Bei den nun mit einer grossen Anzahl von Töpfen mit Viciapflanzen unternommenen Versuchen über den Einfluss des Lichtes auf die Nektarresorption ergab sich, dass die Nektarien von Vicia Faba und Euphorbiaceen unter dem Einfluss der Dunkelheit oder des diffusen Lichtes alsbald zur Resorption des nur im hellen Lichte ausgegebenen Nektars schreiten. Es stellte sich ferner heraus, dass nicht die Aenderung des Lichtes allein massgebend für die Resorption des Nektars sein kann, da ich im Dunkeln nach 6—12 Stunden ungefähr 20 %, im dunkeln Dampfraum etwa 40 % der Pflanzen nicht zur Resorption bringen konnte. — Vielleicht finden solche individuellen Differenzen darin ihre Erklärung, dass es sich bei Pflanzen, die nicht resorbiren wollten, meist um Exemplare handelte, die eben erst im Licht zum ersten Male abgesondert hatten, denen also ein bedeutender Vorrath an Zucker zur Verfügung stand. Ich sah dagegen stets ältere Exemplare, ins diffuse Licht gebracht, leichter zur Resorption neigen als die besagten jüngeren, wie sich auch das Alter der einzelnen Nektarien an ein und derselben Pflanze in der verschiedenen Schnelligkeit, mit der die Resorption erfolgte, wiedererkennen liess. Diese Unterschiede der einzelnen Pflanzen schwanden indessen bei längerem Aufenthalt im dunkeln Raum, nach zwei Tagen war fast allgemein ein völliges Verschwinden des Zuckers zu constatiren, wobei aber eine allzuhohe Feuchtigkeit der Absorption hinderlich zu sein schien.

Da die Pflanzen im Dunkeln an denselben Stellen den Zucker nach innen aufnahmen, an denen sie ihn im Licht nach aussen gegeben hatten, wurde versucht, ob sie auch künstlich ihnen gebotenen Zucker mitresorbiren würden. Es gelang in der That, unter dem fortgesetzten Einfluss des Lichtmangels die Viciapflanzen zur Resorption von 1—2 % Zuckerlösungen zu bringen. —

Aus der Fülle der Versuche, aus denen sich die vorstehenden Resultate ergaben, führe ich nur einige Beispiele an:

1. Viciapflanzen hatten im Freien stark am Vormittag abgesondert. Im diffusen Licht bei einer eintretenden partiellen Sonnen-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0033-6

finsterniss war die Nektarmenge nach fünf Viertelstunden nur noch sehr gering.

2. Ein Topf mit Viciapflanzen im Alter von 14 Tagen hatte im Freien schwach die Secretion begonnen, nach 24 Stunden hatte er im dunkeln Dampfraum noch nicht resorbirt, ebensowenig nach 48 Stunden, erst nach 72 Stunden war der Nektar verschwunden.

3. Viciapflanzen, die soeben zum ersten Male abgesondert hatten, verdunkelte ich. Nach 12 Stunden waren 50 % der Nektarien trocken, an den oberen Stipulis noch Nektar. Nach 36 Stunden waren 90 % der Nektarien trocken.

4. Ein Topf mit 14 Tage alten Viciapflanzen wies am Licht alle Nektarien activ auf. Im diffusen Licht hatten in 16 Stunden sämmtliche Nektarien ihren Nektar resorbirt. Nunmehr auf einige Nektarien gegebene Rohrzuckerlösung war in 12 Stunden resorbirt.

5. Viciapflanzen haben am Licht im Freien secernirt. — Unter feuchter Glocke und verdunkelt, haben nach 60 Stunden 50 % resorbirt, nach 72 Stunden 70 %. — Pflanzen erkrankten.

6. An mehreren stark welken Pflanzen von Vicia, mit syrupdickem Nektar, konnte im diffusen Licht keine Resorption bemerkt werden. Nach wiederholtem Aufbringen von kleinen Tropfen Wasser auf die Nektarien erfolgte sehr langsam die Resorption.

7. Viciapflanzen, drei Wochen alt, haben am Licht reichlich abgesondert. Nach zwanzigstündigem Aufenthalt unter dem Dunkelkasten, ohne feuchte Glocke, haben sämmtliche Nektarien absorbirt.

8. Die Cyathien von Euphorbia Esula wurden bei feuchter Luft nach einem Gewitter mit einem Dunkelkasten bedeckt; sie hatten nach 20 Stunden nicht den vorher reichlich ausgeschiedenen Nektar resorbirt. — Nach vier Tagen endlich Resorption.

Die ersten Versuche mit syrupdicken Rohrzuckerlösungen verliefen resultatlos, wie sich auch höhere Concentrationen des Nektars als ein starkes Hinderniss für die Resorption zeigten, vermuthlich wegen ihres zu hohen osmotischen Werthes, weil dann vielleicht die Protoplasten der tiefer gelegenen Zellen durch die hoch concentrirte Lösung geschädigt werden würden. — Als ich aber 2—3proc. Zuckerlösungen anwandte, zeigte sich eine geringe Resorption, die durch abermaliges Aufbringen von kleinen Wassertropfen auf den syrupartigen Rückstand, der auf der Oberfläche der Nektarien geblieben war, zu einer völligen gemacht werden konnte. Bei den nun folgenden Untersuchungen wurden im diffusen Licht erwachsene Viciapflanzen mittelst kleiner Pipetten mit Tropfen einer 1—2proc. Trauben- oder Rohrzuckerlösung versehen, die genau die Grösse der Nektarien hatten. Im diffusen Licht, ohne Dampfraum, erfolgte regelmässig innerhalb von 1—2 Tagen die völlige Resorption dieser Lösungen und ich konnte von Neuem Zuckerlösung auf dieselben Nektarien bringen, wo sie alsbald ebenso resorbirt wurde wie beim

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0034-2

ersten Male. Im Dampfraum erfolgte, wie schon erwähnt, die Resorption langsamer, jedoch hatten unter feuchtem Glase sämmtliche Nektarien, auf welche eine 2proc. Rohrzuckerlösung gegeben war, diese in drei Tagen resorbirt.

Bei längerem Verdunkeln und bei Anwendung schwacher Zuckerlösungen erwies sich also, selbst im feuchten Raum, bei Vicia Faba der Factor, der die Resorption veranlasst, also der Lichtmangel, stärker als die Neigung zur Secretion. Somit hat man es bei dieser Pflanze in der Hand, selbst Exemplare, die anfangs keine Resorption zeigen, zur Zurücknahme des Zuckers und sogar zur Aufnahme künstlich zugeführten Zuckers durch genügend langen Aufenthalt im Dunkeln zu zwingen. Bei Euphorbien erfolgt die Resorption unter dem Einfluss der Dunkelheit weit unregelmässiger. — Dass es sich hierbei um einen durch veränderte Verhältnisse hervorgerufenen Act osmotischer Saugung nach innen handelt, ohne dass für die aufzunehmenden Stoffe das Wahlvermögen der Pflanzen in Betracht zu kommen scheint, beweist zur Genüge die Resorption von 0,5—1proc. Kalinitratlösungen, die im diffusen Licht innerhalb 24 Stunden ohne Rückstand erfolgte. — Auch Nektarien an etiolirten Exemplaren von Vicia resorbirten zumeist eine 1proc. Rohrzuckerlösung. — Unter der bereits beschriebenen blauen Glocke trat, wie im Dunkeln, bei Vicia und Euphorbia Resorption ein, selbst wenn die Glocke im directen Sonnenlicht stand.

Euphorbia, die vorher reichlich abgesondert hat, 24 Stunden unter blauer Glocke gehalten, zeigte 80 % der Nektarien trocken; unter der gelben Glocke ist die Abscheidung noch bedeutend vermehrt. — Früh 10 Uhr ein Topf mit Viciapflanzen, deren sämmtliche Nektarien am Licht soeben abgesondert haben, mit blauer Glocke bedeckt: Nachmittag vier Uhr haben 80 % der Nektarien resorbirt. —

Für die Resorptionserscheinungen bei Vicia kommt demnach in erster Linie Lichtmangel, erst in zweiter eine gewisse, vom Alter abhängige innere Disposition in Frage, die in der Beeinflussung der Schnelligkeit, mit der die Resorption erfolgt, hervortritt.

Abhängigkeit der Resorption von inneren Factoren.

Einen anderen Typus in Bezug auf die Resorption stellen alle diejenigen Nektarien dar, die auch im Dunkeln die Absonderung beginnen. Wie erwähnt, gehören hierher auch die meisten floralen Nektarien, und an diesen gelang es mir zuerst, die Erscheinungen der Resorption mit grosser Entschiedenheit eintreten zu sehen.

Philadelphus coronarius zeigt, bei feuchtem Wetter im Freien, in den eben geöffneten Blüthen reichlich Nektar auf dem Blüthenboden. Bringt man die Pflanzen unter eine feuchte Glocke, so steigert

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0035-8

sich die Nektarproduktion noch ganz erheblich. Ich sah nun, dass in den Blüthen während des Abblühens der Nektar völlig resorbirt wird. — Soeben aufgeblühte Knospen dagegen konnte ich unter keinen Umständen, weder im Dunkeln, noch durch Welkenlassen, zur Resorption bringen. — An der Luft wurden 1—3proc. Zuckerlösungen mit Leichtigkeit nach dem Abblühen aufgenommen. Aehnlich verhalten sich Rosa-Arten und verschiedene andere Floralnektarien. —

Es wurde nun das Verhalten der extranuptialen Nektarien von Sambucus racemosa, Prunus Padus und Prunus avium zum Gegenstand der Untersuchung gemacht. Ich konnte in den Monaten Mai und Juni bei den Prunus-Arten niemals eine Resorption bemerken, trotz zahlreicher Versuche durch Verdunkeln einzelner Zweige. Im Monat Juli wurde in mehreren Fällen die Absonderung, nachdem ich sie künstlich durch Einbringen in feuchte Glocken hervorgerufen hatte, ohne Rückstand absorbirt, sobald ich die Zweige ohne Glocke an der Luft aufgestellt hatte. Bei Prunus avium, dessen Nektarien im Freien oft stark eingedickten Zuckersaft zeigten, war die Resorption häufig durch Hinzufügen eines Wassertröpfchens erreichbar. Im Dampfraum dauerte es meist 2—3 Tage, ehe eine auf die Nektarien gebrachte 1proc. Rohrzuckerlösung von den älteren Organen — die freilich noch nicht zu alt, also bereits geschrumpft sein durften — resorbirt wurde; die jüngsten zwei Nektarienpaare konnte ich unter der Glocke meist überhaupt nicht resorbiren sehen. Weit besser zeigte Sambucus racemosa die Resorptionserscheinungen; Nektarien, die am Licht ohne Glocke resorbirten, konnten dreimal hintereinander zum Aufsaugen einer 1proc. Zuckerlösung veranlasst werden, während dies bei Prunus-Arten, wenn überhaupt, doch nur einmal gelang.

Aus den Versuchen ging hervor, dass allein mit vorgerückter Jahreszeit, also im höheren Alter, wie die Versuche übereinstimmend lehrten, die Nektarien zur Resorption disponirt sind, niemals aber, so lange dieselben noch activ thätig sind. Ich erinnere nochmals an den früheren Versuch, dass in jungen Nektarien selbst bei Nahrungsmangel die Resorption erst sehr spät erfolgte. Es gewinnt den Anschein, dass in der Jugend wohl zur Resorption Befähigung bestehen mag, aber bei weitem durch die secretorische Thätigkeit übertroffen wird. Je wasserhaltiger hierbei die zu resorbirende Lösung ist, also je weniger sie osmotisch wirksam ist, um so leichter tritt ihre Resorption ein; ganz analog, wie ich das für Vicia-Nektarien früher gezeigt habe, verhielten sich hierin auch die letzterwähnten Nektarien. —

Die Aufnahme des Zuckers in die inneren Zellen ist vielleicht durch Nahrungsmangel oder eine sonstige anderweitige Inanspruchnahme des Zuckers, z. B. zur Bildung von Winterknospen, zu erklären. Bonnier,[1]) dessen Meinung ich hier nicht ganz zustimmen möchte,

1) Bonnier, l. c. pag. 197.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0036-3

meint, der Zucker werde zum definitiven Wachsthum des Blattes, an dem sich das Nektarium befindet, verbraucht. Wahrscheinlich wird zunächst aus den das Nektariumgewebe bildenden Zellen der Zucker abgeführt und schliesslich infolge der nun wirkenden osmotischen Saugung von innen auch der extracellular befindliche Zucker so weit als möglich wieder in den Stoffwechsel gerissen. Diese Abfuhr des Zuckers aus den Nektarien erscheint um so verständlicher, als mit dem Fortschreiten der Vegetationsperiode ein Vorhandensein der extrafloralen Nektarien nicht mehr nöthig zu sein scheint, was uns das Absterben dieser Organe deutlich ausspricht. Auch von der Resorption kann man mit Pfeffer[1]) sagen: „Diese Selbstregulation kommt schon darin allgemein zum Ausdruck, dass durch die Thätigkeit zugleich für die Continuität des Waltens und Schaffens gesorgt wird, dass also auch die Aufnahme und die Auswahl eines jeden einzelnen Nährstoffes durch das Bedürfniss und den Umsatz gelenkt wird.“ —

Es zeigt sich auch hier, dass die Pflanze mit den veränderten äusseren Vegetationsbedingungen und inneren Factoren ihre Thätigkeit modificirt; der Zucker wird an denselben Stellen, wo er früher nach aussen gegeben wurde, jetzt nach innen aufgenommen, um anderweitig vielleicht dem Stoffwechsel dienstbar gemacht zu werden; jedenfalls schützt sich die Pflanze vor seinem völligen Verluste.

Aus den Versuchen über die Resorption geht mit Deutlichkeit hervor, wie eng die Ausscheidung von Zuckersäften, d. h. nur ihr Beginn und ihr Ende, mit dem Betriebsstoffwechsel in der Pflanze im Zusammenhang steht; die mit dem Alter der Pflanze in letzterem eintretenden Aenderungen regeln die Ausgabe und Resorption des Zuckers, da diese Schwankungen sich den osmotischen Druckverhältnissen in der Zelle mittheilen.[2]) —

Die Frage, wodurch sich der Zucker in den Drüsenzellen des Nektariumgewebes erhält und nicht früher nach innen aufgesaugt wird, erfährt eine neue Beleuchtung durch obige Betrachtung. So lange die Nektarien jung sind, erhält die Pflanze den Zucker aussen und ist fortdauernd secretorisch thätig, die Möglichkeit zur Resorption beginnt erst mit dem Alter und ist bedingt durch die Störung des osmotischen Gleichgewichts. In der nun grösseren osmotischen Wirksamkeit der inneren Zellen und der Sistirung der weiteren activen Zuckerausgabe haben wir den Grund für die Resorption zu erblicken, genau wie

1) Pfeffer, Physiologie II. Aufl. I. Bd. pag. 517.
2) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877 pag. 185.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0037-9

vorher in der Anhäufung osmotisch wirksamer Stoffe im Nektariumgewebe und in ihrer Persistenz der Grund für die Secretion lag. Ein an anderer Stelle zu gebender kurzer Blick auf die hier in Betracht kommenden anatomischen Verhältnisse und die plasmolytischen Werthe einiger Nektariumzellen wird dies noch deutlicher zeigen.

Zum Schluss fassen wir noch einmal die thatsächlichen Ergebnisse aus den Versuchen über die Resorption zusammen: Bei den Nektarien, wo das Licht zum Beginn der Secretion nöthig ist (Vicia u. Euphorbiaceen), veranlasst sein Mangel die Resorption. Die Schnelligkeit, mit der dieselbe erfolgt, ist vom Alter der Nektarien abhängig. — In allen anderen Fällen ist es lediglich eine Summe unbekannter innerer Factoren, als deren Resultante wir im höheren Alter die Resorption eintreten sehen. — Ist einmal die Disposition zur Resorption vorhanden, so werden auch künstlich gelöste dünne Zuckerlösungen resorbiert. — Je verdünnter der Nektar ist, desto leichter erfolgt seine Aufnahme nach innen. — Transpirationshemmung beeinflusst die Resorption ungünstig.

Allgemeiner Theil.

Beziehungen der Nektarien zur Insektenwelt.

Nachdem wir so die Vorgänge bei der Secretion kennen gelernt haben, wollen wir noch die ökologische Bedeutung der Nectarien kurz betrachten.

Die Frage nach dem Nutzen, den die Nektarien für die Pflanze haben, wurde, wie in der Einleitung kurz erwähnt, dahin von den älteren Autoren entschieden, dass sie lediglich Excretionsorgane derselben darstellen sollten. Conrad Sprengel wies zuerst auf ihre Bedeutung als Honiglieferanten für die Insektenwelt hin [1]), wodurch zugleich der Pflanze die Kreuzbefruchtung ermöglicht würde. Sprengel's Ansichten wurden aber völlig von den späteren Gegnern unterdrückt und erst durch das Verdienst von Ch. Darwin, der richtig die Tragweite dieses Insektenbesuches für die Pflanzen erkannte und in seinem berühmten Werke „Die Befruchtung der Orchideen“ (1870) die Wirkung der Kreuzbefruchtung feststellte, wurde diese Anschauung von der Nützlichkeit der Nektarien Allgemeingut der modernen Forscher. An ernsten Gegnern fehlt es ihr indessen auch jetzt noch nicht, z. B. betrachtet Bonnier die Nektarien durchaus nur als Reservestoff-

1) Conrad Sprengel, „Das entdeckte Geheimniss im Bau und in der Befruchtung der Blumen“. 1793.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0038-5

behälter.[1]) Gegen diese Ansicht macht Pfeffer mit Recht geltend[2]), wie unpraktisch die Reservenahrung dann in der Pflanze untergebracht wäre.

Der Versuch, den ich an verschiedenen Pflanzen anstellte, indem ich an langen Sprossen sämmtliche Nektarien entfernte und die jungen am Sprossgipfel erscheinenden, stets sorgfältig abpräparirte, ohne dass am Ende der Vegetationsperiode irgend eine Schädigung oder mangelhafte Ausbildung an einem der Sprosse, Blätter oder Blüthen dieser Pflanzen beobachtet werden konnte, beweist gleichfalls, wie gering die Bedeutung der extrafloralen Nektarien als Reservestoffbehälter sein müsste.

Eine Reihe von verdienstvollen Forschern haben später ihr Augenmerk auf die Beziehungen zwischen der Insektenwelt und den extrafloralen Nektarien gelenkt. Delpino[3]) erblickt in ihnen lediglich Anpassungen an die Ameisen, die dafür den Schutz der Pflanzen gegen andere Feinde, besonders Raupen übernehmen. Schimper[4]) meint: Es bedürfe dazu des thatsächlichen Beweises, dass von Pflanzen, die ohne Ameisen aufwachsen, ein grösserer Procentsatz zu Grunde gehe oder in ihrer Blüthen- und Sonnenentwickelung geschädigt werde, um den Ameisen diese Beschützerrolle zuzuerkennen. Ferner müsste bewiesen werden, dass die extranuptialen Nektarien zu keinem anderen Zwecke in der Pflanze da sind. Unsere Klimate, wo die Myrmekophilie lange nicht so ausgebildet ist, wie in südlicheren Zonen, dürften sich wenig für diese Untersuchungen eignen. Umgekehrt erklärt Kerner[5]) die extrafloralen Nektarien für Schutzvorrichtungen der Blüthen, die dadurch, dass den Ameisen hier eine leicht zugängliche Nahrung geboten wird, von dem für sie keineswegs zuträglichen Besuche derselben verschont bleiben. Einen Schutz gegen feindliche Insekten übernehmen die Ameisen nach ihm nur in seltenen Fällen.[6]) Bei den Beobachtungen im botanischen Garten wandte ich nun mein Augenmerk auch gelegentlich den Thieren zu, die sich an den extrafloralen Nektarien zu schaffen machen. Es kamen bei uns von Ameisen hauptsächlich die mannigfaltigen Vertreter der Gattung Formica in Betracht. Die Prunusarten wurden zur Zeit der stärksten

---

1) Bonnier, l. c. pag. 199.

2) Pfeffer, Physiologie II. Aufl. I. Bd. pag. 265.

3) Delpino: „Sugli apparechi della fecondacione". Firenze 1867 und spätere Schriften.

4) Schimper: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen 1888.

5) Kerner, Pflanzenleben 2. Auflage II. Bd. 1898 pag. 212.

6) Kerner, l. c. pag. 223.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0039-3

Nektarabsonderung von grossen Mengen Ameisen besucht, die stets mit Sicherheit auf kürzestem Wege von einem Nektarium zum andern wanderten. Die von Ameisen besuchten Bäume schienen um diese Zeit von anderen Insekten verschont zu bleiben, ja vor der kleinen Formica rubra L. sah ich sogar an Prunus triloba eine Wespe fliehen, die sich des Nektars bemächtigen wollte. Ich konnte Ameisen an so ziemlich allen unsern einheimischen Pflanzen mit extrafloralen Nektarien beobachten, die selbst bei nassem Wetter an den reichlich ausscheidenden Kelchnektarien von Paeonia officinalis, den Anthodialschuppen der Knospen von Serratula lycopifolia in Gesellschaften von vier und mehr an den ihnen offenbar wohlbekannten Nektariumstellen sassen. Bei gutem Wetter war ihr Besuch zahlreicher; eine Art grauer Fliegen, die gern den Nektar von Paeonia officinalis mit ausbeuten wollte, wurde fast jedes Mal daran verhindert. Ein Sambucus nigra, der keine Nektarien trug, wurde auch nicht besucht von den Ameisen, um so häufiger ein anderer, der Blattstielnektarien besass, sowie Sambucus racemosa. Durch das dauernde Fortschleppen der winzigen, mit blossem Auge kaum zu erkennenden Nektartröpfchen wurden zum Theil die Beobachtungen erheblich erschwert. — Dass durch die Ameisen ein Reiz zur Anregung der Secretion, sei er mechanisch oder sei er ein chemisch wirkendes Secret, auf die noch nicht absondernden Nektarien ausgeübt werde, zeigte sich nach meinen Untersuchungen als sehr unwahrscheinlich. Sobald die Zeit der stärkeren Secretion vorüber war, verliessen die Ameisen zu Gunsten einer ergiebigeren Nektarquelle ihren bisherigen Wirkungskreis. In Rovigno in Istrien, wo ich endlich auch die Nektarien von Ricinus in lebhafter Thätigkeit antraf, wurden die Nektarien ausser von drei sehr verschieden grossen Ameisen, sämmtlich der Gattung Formica zugehörig, besonders von einer grossen Sandwespe, Pelopaeus spirifex L., häufig besucht. Diese Wespen sah ich daselbst im Garten der kaiserl. kgl. Tabakfabrik, der zahlreiche sehr kräftige Ricinuspflanzen enthielt, lediglich die Ricinusnektarien ausbeuten, wobei sie oft durch den ganzen Garten von einem Exemplar zum andern flogen. Auch zwei andere Wespenarten, Pollistea gallica L. und Vespa germanica L., waren hier Gäste der Ricinuspflanzen[1]). Hier möchte ich noch des häufigen Auftretens verschiedener Arten von Aphiden gerade auf den Pflanzen mit extrafloralen Nektarien, wie Sambucus nigra, Serratula

1) Anmerkung: Bemerkenswerth erschien mir in Rovigno der Besuch der Floralnectarien von Hedera Helix durch grosse Schaaren von Schwebfliegen (Scyrphiden) besonders des genus Helophilus.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0040-4

lycopifolia, Vicia Faba, Viburnum Opulus, Prunus Padus, gedenken. Es erscheint möglich, dass auch sie in Beziehung zu den extrafloralen Nektarien stehen, wenn auch kaum in einer für die Pflanzen vortheilhaften.[1]) Die Ameisen liessen diesen Blattläusen in bekannter Weise stets Schutz angedeihen. Der Einwand, der daraufhin gemacht werden könnte, dass die Ameisen hauptsächlich dieser Blattläuse wegen die Pflanzen mit extranuptialen Nektarien besuchen, erscheint hinfällig, weil die extrafloralen Nektarien zu einer Zeit von den Ameisen am meisten ausgebeutet werden, wo die Blattläuse noch nicht in grösserer Anzahl vorhanden sind.

In diesen Beobachtungen erblicke ich eine Stütze der Anschauung, dass der Vortheil, den Nektarien den Pflanzen bieten, in der That in erster Linie in dem Schutze der Blüthen vor den Ameisen und gleichzeitig in gewissem Grade in dem Schutze, den diese Thiere den Pflanzen vor Raupen etc. bieten, zu suchen ist. Wir haben also auch die extrafloralen Nektarien als zweckdienliche Anpassungen, im Sinne mechanischer Teleologie, an das grosse Ziel der Fortpflanzung und Arterhaltung anzusehen.

Anatomischer Bau und plasmolytische Werthe einiger Nectariumzellen.

Es erübrigt noch, einen kurzen Blick auf den anatomischen Bau der extrafloralen Nektarien zu werfen, wobei ich mich neben eignen Beobachtungen auf die Arbeiten von Bonnier und Aufrecht stützen und daher ganz kurz fassen kann.[2]) Correns zeigte für die Nektarien von Dioscoreaarten[3]), dass sich entwickelungsgeschichtlich die Nektarien auf eine Epidermiszelle zurückführen lassen. — Was das Vorkommen extrafloraler Nektarien anbetrifft, so finden sie sich, im Gegensatz zu den hauptsächlich auf die Monocotyledonen angewiesenen Septalnektarien[4]), ausschliesslich bei dicotylen Pflanzen, wobei mir die Familien der Amygdaleen, Caprifoliaceen und Euphorbien in unserer einheimischen Flora bevorzugt zu sein scheinen. —

---

1) cf. Büsgen, l. c. pag. 64.

2) Bonnier, l. c. — Aufrecht, Beitrag zur Kenntniss extrafloraler Nektarien. Diss. Zürich 1891.

3) C. E. Correns, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von Dioscoreaarten. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissenschaften zu Wien. 97. Bd. 1889.

4) cf. Schniewind-Thies, „Beiträge zur Kenntniss der Septalnektarien“ 1897 pag. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0041-0

In der Regel bilden die typischen Nektarien wie die von Ricinus[1]) ein lückenloses, aneinanderschliessendes, aus kleinzelligen chlorophyllreichen parenchymatischen Elementen gebildetes Gewebe, dem sich nach oben eine aus prismatischen Zellen gebildete Epidermis anschliesst, die eine häufig in der Mitte am stärksten ausgebildete Cuticula erzeugt. Letztere hebt sich beim Beginn der Secretion blasig ab und reisst schliesslich, z. B. bei sämmtlichen Prunusarten, bei Ricinus, bei Passiflora. Nicht selten ist diese Cuticula regenerationsfähig wie bei Prunus avium[2]), bei Prunus laurocerasus[3]), woraus sich die erwähnte Erneuerung der Secretion nach abermaligem Reissen der Epidermis erklärt. In einigen Fällen mag hierbei die Umwandlung der Cellulosewand direct in Zucker erfolgen[4]), in anderen verschleimt die Wand nur; jedenfalls dürfte die Bedeutung der Degeneration der Cuticula weniger in der Gewinnung des auch schon vorher stets im Nektariumgewebe nachweisbaren Zuckers liegen, als vielmehr in der Erleichterung der Secretion, da wo sich die Cuticula als impermeabel erweist.[5])

Die Gefässbündel weisen in dem Stadium, wo die Nektarien noch nicht activ sind, bisweilen Zucker auf, dienen also dann der Zufuhr und später der Abfuhr des osmotisch wirksamen Körpers, während dieser in anderen Fällen im chlorophyllreichen Nektariumgewebe selbst durch einen tiefer greifenden Stoffwechsel erzeugt zu werden pflegt, z. B. bei Vicia und in vielen Floralnektarien.[6]) Ferner entsteht der Zucker in den Nektarien von Ricinus nach Aufrecht[7]) aus fettem Oel, wobei eine erhebliche Menge chemischer wie osmotischer Energie zur Verfügung stehen würde[8]), also beim Umsatz gewonnen wird.

Statt der gewölbten Nektariumoberfläche der Prunusarten weisen eine Einsenkung auf der Oberfläche auf die gleichsam gestielten Nektarien von: Sambucus racemosa, Impatiensarten und Viburnum Opulus. Während die Cuticula in diesen Fällen meist äusserst

---

1) cf. Aufrecht, l. c. pag. 8.

2) Reinke, Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik 1876 pag. 125.

3) Wilson, l. c. pag. 9.

4) Wilson, pag. 9.

5) Pfeffer, Physiologie II, 1, pag. 265.

6) Acton, Annals of Botany 1888[II]: „On the formation of sugar in the septal glands of Narcissus“ pag. 63.

7) Aufrecht, l. c. pag. 41.

8) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze 1892 pag. 197.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0042-6

schwach, innerhalb der grubigen Vertiefung der Nektarien ganz besonders dünn entwickelt ist, unterscheidet sich ihr Bau im Uebrigen nicht wesentlich von dem vorerwähnten Typus. Es ist klar, dass die Secretion des Zuckers hier durch die Cuticula hindurch erfolgte.[1]) Einen dritten Typus bilden die Nektarien von Vicia Faba und Vicia sepium. Auch hier ist das Parenchym des Nektariumgewebes durch bedeutend kleinere Zellen von seiner Umgebung wohl zu unterscheiden; das am meisten Charakteristische sind jedoch hier eine grosse Anzahl zwei- bis dreizelliger dünnwandiger Papillen, die die ganze Oberfläche des Nektariums bedecken und durch deren dünne Membran die Ausgabe wie die Resorption erfolgt. Die oberste ovale Zelle dieser Papillen ist etwa vier Mal so gross wie die Epidermiszelle, der sie aufsitzt und häufig mit rotem Zellsaft gefüllt. Durch diese, wahrscheinlich von Anthocyan herrührende Farbe erhält das ganze Nektarium eine braunrothe Lockfarbe, während die zahlreichen, dicht aneinandergereihten Papillen, zwischen denen bisweilen noch dünne, trichomartige Gebilde herausragen, ihm vor der Absonderung ein mattes, sammetglänzendes Aeusseres verleihen. Die Papillen lassen sich äusserlich sehr wohl mit den Köpfchen von Drüsenhaaren vergleichen und ein gleicher Secretionsmodus schien hier naheliegend, ein Reissen der Epidermis wurde indessen hier niemals von mir beobachtet. Dagegen ist eine grosse Aehnlichkeit mit dem Secretionsbeginn bei Zucker secernirenden Drüsenhaaren in der Absonderung des zuerst erwähnten Typus, z. B. bei Prunus avium, sichtbar. — In beiden Fällen erfolgt ein Reissen der Cuticula, das sich in der Folge wiederholen kann, um neuen Massen des Secrets den Austritt zu ermöglichen.[2]) Im Allgemeinen kommt den anatomischen Verhältnissen ja nur beschränkter Einfluss auf den Beginn der Secretion zu, da es schliesslich unwesentlich ist, wie der die Secretion einleitende Zucker nach aussen gelangt, während allerdings im weiteren Verlaufe der Abscheidung der Bau der Nektarien wichtig ist für die Wasserzufuhr und somit für den mechanischen Fortgang der Secretion. Immerhin ist die Thatsache, dass wir es mit einem histologisch differenzirten, vom angrenzenden Parenchym verschiedenen, beson-

---

1) Stadler, l. c. pag. 45. — Aufrecht, l. c. pag. 22.

2) cf. auch W. Gardiner and Ito, Annals of Botany 1888. Nr. I: „Ueber den Bau von Gummi secernirenden Haaren bei Blechnum occidentale und Osmunda regalis“ pag. 50 und 51 und seine Bemerkungen über die Aehnlichkeit der Secretion in ihrer allgemeinen Gestalt, durch das thierische wie pflanzliche Protoplasma pag. 49.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0043-2

deren, fast stets lückenlos aneinander schliessenden Nektariumgewebe zu thun haben, beachtenswerth und legt den Gedanken nahe, dass besondere Eigenschaften dieses Gewebes und seiner Elemente den Grund für die ungleichmässige Vertheilung des osmotisch wirksamen Materials im Blattgrunde bieten, indem sich der Zucker, ohne nach Innen gleichmässig vertheilt zu werden, im Nektariumgewebe erhält. Als Resultante dieser Verhältnisse sehen wir den Zucker aussen persistiren und nicht nach innen zurückgelangen, während wir in der späteren Resorption das Resultat von Veränderungen im Nektariumgewebe erblicken dürfen.

Verwunderlich bleibt es ferner, dass die Protoplasten des Nektariumgewebes nicht selbst, bisweilen bei der häufig durch Verdunstung recht hohen Concentration des äusseren Nektars geschädigt werden. Mir scheint die Thatsache, dass diese Protoplasten selbst durch hohe osmotische Spannung ausgezeichnet und so in ganz vorzüglicher Weise den Druckverhältnissen im Nektarium angepasst sind, hierfür eine theilweise Erklärung zu bieten, während man andererseits im Auge behalten muss, dass ja auch niemals eine Resorption hoch concentrirter Lösungen stattfindet. In 3—4 proc. Kalisalpeterlösung gebracht, die einen Druck von 10,2—13,6 Atmosphären entspricht, beginnen regelmässig die Zellen der Stipulae von Vicia Faba innerhalb einer halben Stunde zu plasmolysiren. Auf eine aussergewöhnlich hohe Druckkraft sind dagegen die Zellen der Papillen gestimmt, die die obere Schicht des Nektariums bilden. Ueberträgt man diese in Kalisalpeterlösung und sucht zu ermitteln, bei welcher Concentration die Plasmolyse eintritt, so findet man bei 10 % KNO^3 den Beginn derselben; langsam und allmählich hebt sich dann die Plasmahaut von der Zellwand ab. Ein geringer Wasserzusatz zur Lösung ruft alsbald wieder die volle Turgescens der Zellen hervor. Der Innendruck in den Papillen von Vicia Faba beziffert sich also ungefähr auf 34 Atmosphären. In 15 % Kalisalpeterlösung übertragen, tritt dagegen sofort völlige Plasmolyse der Papillen ein. Man sieht bei diesen Vorgängen deutlich ein stark lichtbrechendes Protoplasma sich von der Zellhaut abheben, während die eingeschlossenen, grossen Vacuolen mit häufig rot gefärbtem Zellsaft gefüllt sind. Diesen Protoplasten kommt also die Eigenschaft zu, so lange der Plasmolyse Widerstand zu leisten. Eine Concentration des Nektars bis auf nahezu 30 % Glycose und bedeutend mehr Rohrzucker wird, wie diese Versuche zeigen, ohne Plasmolyse zu erzeugen, von der obersten dünnwandigen Zellschicht des Nektariums von Vicia Faba ertragen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0044-7

Resultate.

Zum Schluss sei es gestattet, noch einmal die hauptsächlichsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen zusammenzufassen:

Der Beginn der Absonderung in extrafloralen Nektarien ist von einem gewissen Alter der Secretionsorgane, sowie von ausreichender Feuchtigkeit abhängig. Gesteigerte Luftfeuchtigkeit beschleunigt dann wesentlich die Wassersecretion, während die ausgegebene Zuckermenge constant bleibt. In vielen Fällen kehrt die Zuckersecretion nach dem Entfernen des Zuckers wieder, in anderen, häufigeren Fällen hört sie alsdann völlig auf; die Wasserversorgung der Nektarien erfolgt hier demnach nur durch die osmotische Wirkung. Endlich kehrt in bestimmten Fällen nach dem Entfernen des Nektars zwar keine Zuckersecretion, wohl aber eine active Wasserauspressung wieder, wir haben es also hier mit Uebergängen zu Hydathoden zu thun und es kommt für die Wasserversorgung dieser Nektarien eine Drucksecretion neben der, durch osmotische Wirksamkeit in Frage. — Das Licht gewinnt nur in wenigen, ganz speciellen Fällen directen Einfluss auf die Nectarsecretion, nämlich bei Vicia und Euphorbien, wo, ganz unabhängig von der Assimilation, durch die schwächer brechbaren Strahlen des Spektrums, die Secretion veranlasst wird. Verdunkelte Nektarien dieser Pflanzen sondern infolge correlativer Beeinflussung ab, wenn die übrige Pflanze hell beleuchtet wird. Für den Secretionsbeginn bedarf es ferner einer, für die einzelnen Pflanzen verschiedene Minimaltemperatur. — Schon active Nektarien setzen die Secretion auch unterhalb dieser Grenze, obwohl verlangsamt, fort. — Die Sistirung der Secretion und die häufig mit ihr verbundene Resorption des Zuckers nach Innen wird durch den mit dem Alter sich ändernden Stoffwechsel beeinflusst. Sie unterliegt also, genau wie die Schaffung und locale Anhäufung des Zuckers im Nektariumgewebe, lediglich der Steuerung durch eine Summe innerer Factoren in der Pflanze; nur bei Vicia und Euphorbien bewirkt der äussere Einfluss des Lichtmangels die Resorption. Ist die Disposition zur Resorption einmal vorhanden, so nimmt die Pflanze durch die Nektarien auch schwache, ihr künstlich gebotene Zuckerlösung auf.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0045-3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Haupt Hugo

Artikel/Article: Zur Secretionsmechanik der extraflora!en Nektarien. 1-41