Über die extrafloralen Nectarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen.

Von **M. Koernicke**, Bonn.

(Mit Tafel VII und 4 Abbildungen im Text.)

Die interessanten Studien E. Stahl's über „Regenfall und Blattgestalt"[1]) veranlaßten mich, bei meinem Aufenthalt auf Java den morphologischen Eigentümlichkeiten der Blätter dortiger Gewächse meine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Dabei fiel mir schon nach kurzer Zeit an einem fast freistehenden Exemplar von Hibiscus tiliaceus im botanischen Garten von Buitenzorg auf, daß sich an den großen Blättern schwarze, wie mit Tusche gezeichnete, den stärksten Blattrippen folgende Striche abhoben, was ganz besonders auffällig in die Erscheinung trat, wenn die Blätter von der Sonne durchleuchtet waren. Bei näherem Zusehen stellte sich heraus, daß die dunkle Färbung von einem Pilzmycel herrührte, das die extrafloralen, auf einzelnen Teilen der Blattrippen sitzenden Nectarien besiedelt hatte. Ein fleißiger Besuch von Ameisen war dabei zu konstatieren.

Die extrafloralen Nectarien, die Pilzbesiedelung, schließlich der Ameisenbesuch schienen mir mit ihren möglichen Beziehungen zueinander einer eingehenden Untersuchung wert. Leider reichte meine Zeit auf Java nicht aus, die notwendigen Einzelbeobachtungen an Ort und Stelle auszuführen. Doch tröstete ich mich mit dem Gedanken, daß die Lücken leicht durch die Buitenzorger Herren Kollegen, deren vorbildliche Hilfsbereitschaft ich so oft zu erfahren das Glück hatte, hätten ausgefüllt werden können. Durch den Krieg wurde leider dieser Weg ungangbar gemacht, und da nicht zu übersehen ist, wie lange die Kommunikation mit dem Malaiischen Archipel noch unterbrochen bleiben wird, wollte ich nicht unterlassen, das, was ich in der Lage war, an der Hand meines Sammlungsmaterials und der Literatur hier festzustellen, zur Veröffentlichung zu bringen, annehmend, daß die Angaben ein gewisses Interesse beanspruchen und zu näherer Untersuchung anregen könnten. Es kann der Inhalt dieser Zeilen also vielfach nur Unterlagen zu späteren eingehenderen Studien bieten und Hinweise für solche geben.

---

1) 1893, pag. 98 ff.

Verbreitung, Lokalisation und äußere Form der Nectarien auf den Laubblättern der Hibisceen.

Extraflorale Nectarien auf den Laubblättern scheinen bei den Hibisceen allgemein verbreitet zu sein. Wenigstens konnte ich ihr Vorhandensein bei allen von mir untersuchten Arten feststellen und für eine Anzahl anderer Arten, die ich nicht vor Augen hatte, liegen entsprechende Angaben verschiedener älterer Autoren, wie F. Delpino[1]) und M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt[2]) vor.

Die Arten, die mir zur Verfügung standen, stammten bis auf Hibiscus syriacus L.[3]), Hibiscus Cooperi Hort.[4]) und einigen in Telok-Betong (Süd-Sumatra) gesammelten Blättern eines Exemplars von Hibiscus tiliaceus L. aus dem botanischen Garten von Buitenzorg, wo ich sie bei meinem dortigen Aufenthalt im Winter 1906/07, den ich immer in dankbarer Erinnerung behalten werde, sammeln konnte. Es waren: Hibiscus macrophyllus Roxb., Hib. tiliaceus L., Hib. tiliaceus var. genuinus Hochr. und var. hirsutus Hochr., Hibiscus Rosa sinensis L., Hib. schizopetalus Hook f., Hib. Cooperi Hort., Hib. syriacus L., Thespesia Lampas Dalz. et Gibs. = Hib. Lampas Cav., Thespesia trilobata Bak., Th. populnea Soland., Th. macrophylla Bl. Bei diesen Benennungen hielt ich mich an die im Buitenzorger Garten angegebenen Bestimmungen[5]).

Die Nectarien fanden sich immer auf der Unterseite der Blätter und zwar auf den Blattrippen. Zahl und Ort hing anscheinend mit der Größe und Form des Blattes der jeweiligen Art zusammen. Die großen, herzförmigen, in eine mehr oder minder lange Spitze auslaufenden Blätter von Hibiscus macrophyllus, Hibiscus tiliaceus und seinen Varietäten führten auf jeder der größeren Rippen ein Nectarium, auf der mittleren, stärksten Rippe vielfach auch zwei (Fig. 1). Die Länge schwankte zwischen $1^1/_2$ cm und $^1/_2$ cm. Außer bei Hibiscus macrophyllus waren die Nectarien der Ausgangsstelle der Blattrippen am Beginn der Spreite ein wenig genähert, bei der Varietät genuinus be-

---

1) 1886, pag. 231 ff.

2) 1907, pag. 306.

3) Aus dem ökonom.-bot. Garten der Landw. Akademie in Bonn.

4) Aus dem bot. Garten der Universität Bonn.

5) Herr Privatdozent Dr. B. P. G. Hochreutiner, Genf, der den tropischen Malvaceen seine besondere Aufmerksamkeit zugewendet hatte, war so freundlich, diese Bestimmungen zu revidieren und konnte, soweit es an der Hand einzelner Blätter sich ermöglichen ließ, sie bestätigen. Ich möchte nicht verfehlen, ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank für seine Mühe auszudrücken.

fanden sie sich dicht bei dieser Stelle. Bei den viel kleineren, schwach gelappten, herzförmigen Blättern von Thespesia trilobata fand sich meist nur ein verhältnismäßig kleines Nectarium und zwar auf der mittleren Rippe etwas dem Blattrande genähert; selten zeigte sich auch noch ein viel kleineres, dem Blattstiel genähertes an einer der benachbarten Rippen (vgl. Fig. 2). An den herzförmigen, weniger gelappten Blättern von Thespesia (Hibiscus) Lampas, ferner von Thespesia populnea und Thespesia macrophylla, dann den länglich-eiförmigen Blättern mit ausgezogener Spitze von Hibiscus Rosa sinensis, Hib. schizopetalus, Hib. Cooperi, Hib. syriacus fand sich je ein kleines Nectarium an der Hauptrippe dicht über der Mündung des Blattstiels in die Spreite (Fig. 3). So zeigten sich denn bei den Hibisceen drei Arten der Nectarienverteilung auf den Laubblättern, wie sie in den Fig. 1—3 zur Darstellung gelangten. Die Intensität der Ausbildung dieser Nectarien auf den verschiedenen Blättern derselben Pflanze und auch auf den Blättern verschiedener Individuen derselben Art konnte oft stark schwanken. So waren die Nectarien manchmal nur mit Hilfe

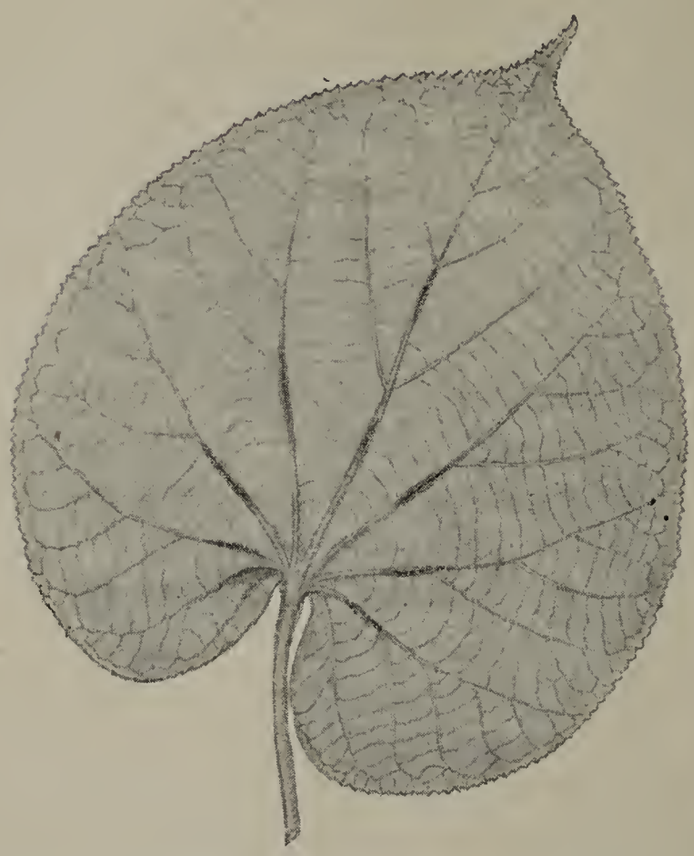

Fig. 1. Unterseite eines Blattes von Hibiscus tiliaceus mit den vom Pilz befallenen und dadurch schwärzlich erscheinenden Nectarien auf den Blattrippen. $^1/_3$ nat. Gr.

Fig. 2. Thespesia (Hibiscus) Lampas. Blattunterseite mit zwei durch Pilzbefall dunkel hervortretenden Nektarien. $^3/_5$ nat. Gr.

Fig. 3. Hibiscus Rosa sinensis. Blattunterseite mit einem am unteren Teil der Hauptrippe befindlichen, durch Pilzbesiedelung dunkel hervortretenden Nectarium. $^3/_5$ nat. Gr.

der Lupe festzustellen, während sie bei anderen Blättern desselben Individuums bzw. den Blättern von verschiedenen Exemplaren der betreffenden Art mit dem bloßen Auge ohne weiteres sich erkennen ließen. In dem Alter und vielfach auch der Ernährung der Blätter bzw. Pflanzen wird wohl die Ursache dafür zu suchen sein. Das erstere läßt sich ja leicht durch den Vergleich jüngerer und älterer Blätter derselben Pflanze feststellen, für das letztere gibt nicht nur der Vergleich der Blätter schwächerer und stärkerer Individuen Anhaltspunkte genug, sondern auch das Ergebnis von Pfropfungsversuchen, die ich früher einmal mit Kirsch- und Aprikosensorten anstellte, von welchen Edelreiser auf eine besonders starkwüchsige Unterlage gebracht wurden. Dabei zeigte sich, daß an den stark ernährten, großen Blättern, die sich im Laufe der Zeit an den Edelreisern entwickelten, die Nectarien im Gegensatz zu dem an den Blättern der Ursprungspflanze festzustellenden Verhalten, bei denen sie oft bis zum vollkommenen Schwund reduziert waren, in ganz auffälliger Weise zum Vorschein kamen und sich dabei in ihrer Ausbildung nicht nur auf die Blattstiele beschränkten, sondern auch auf die unteren Zähne der Blattspreite übergingen.

Anatomisches.

Die nähere inner-morphologische Untersuchung der Nectarien ergab folgendes: Sie befanden sich entweder einfach auf der Vorwölbung der von ihnen besetzt gehaltenen Stellen der Unterseite der Blattrippe, die sich dann im wesentlichen nur durch das Vorhandensein der Sekretionsorgane von den anschließenden Blattrippenteilen unterschieden, oder sie waren mehr oder minder in das Blattrippengewebe eingesenkt. Ein Blick auf die beigegebenen schematischen Figuren (Fig. 4, *1—6*) führt diese Verhältnisse am besten vor Augen. Typ *1* fand sich an den verhältnismäßig kleinen, länglich-eiförmigen, in eine lange Spitze auslaufenden Blättern von Hibiscus Rosa sinensis, Hib. schizopetalus und Hib. Cooperi (vgl. Fig. 4, *1* und Taf. VII, Fig. 1). Schwache Einsenkung der hervorragendsten Partien der Blattrippe an der Stelle, wo die sezernierenden Organe lokalisiert waren, zeigte sich bei den im Verhältnis zu den der vorigen Arten größeren, in eine mehr oder minder lange Spitze ausgezogenen Blättern von Thespesia populnea (Fig. 4, *2*) und Hibiscus (Thespesia) Lampas (Fig. 4, *3*). Die Einsenkung erschien weiter vorgeschritten bei den wiederum im Verhältnis zu jenen der letztgenannten Arten kleineren, länglichen Blättern von Hibiscus syriacus und einer nicht näher bestimmter Thespesia-Art (vgl. Fig. 4, *4*). An

den großen Thespesia macrophylla-, ferner Hibiscus tiliaceus- und Hib. macrophyllus-Blättern waren die stärksten Einsenkungstypen der Nectarien zu finden (vgl. Fig. 4, *5* und *6*, ferner Taf. VII, Fig. 2). Bei den einzelnen Individuen der genannten Arten konnte die Gestalt der einzelnen Nectarien ziemlich variieren, wenn auch nicht in dem Maße, wie es Ed. Schwendt für die von ihm untersuchten Gossypium-Arten

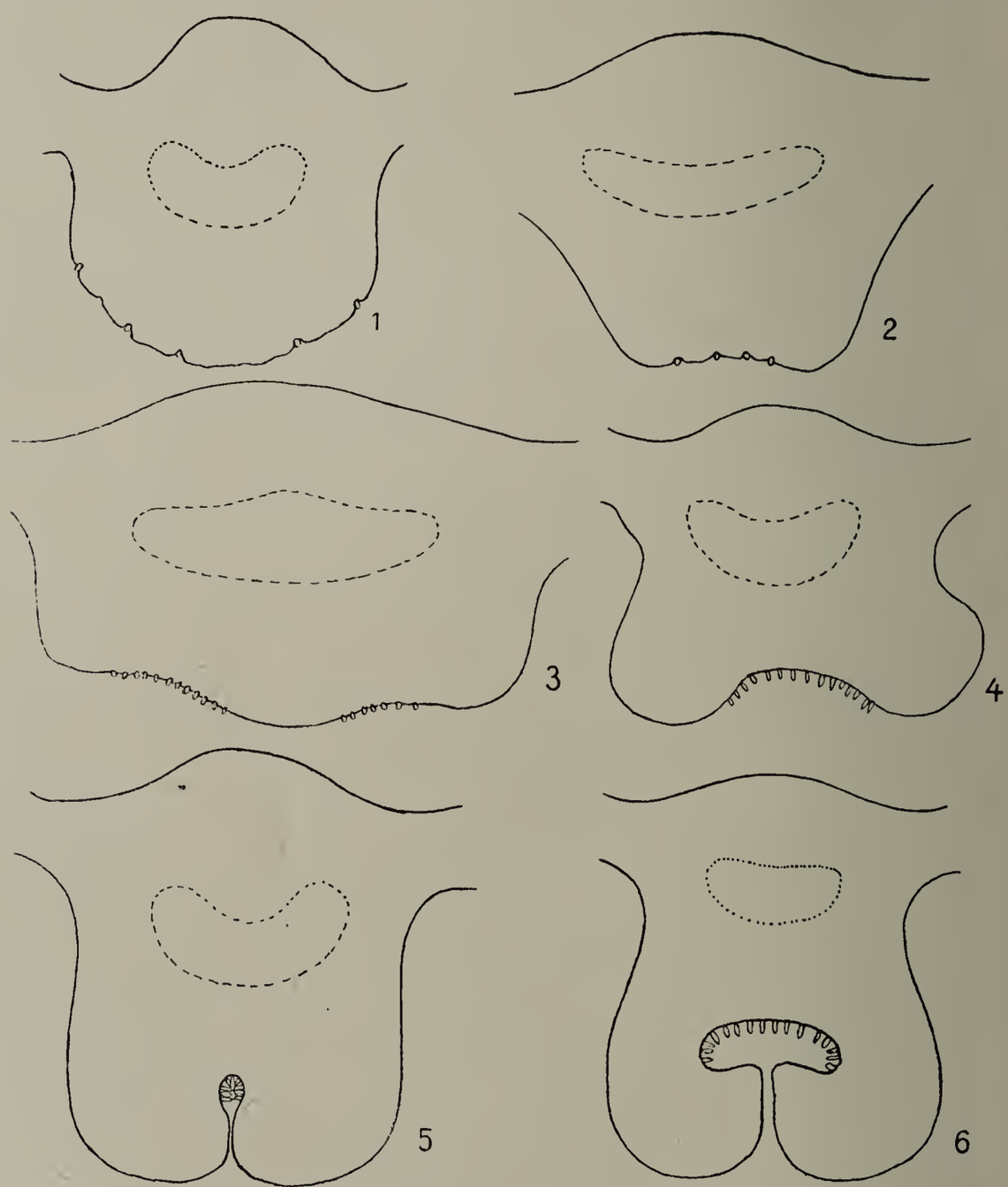

Fig. 4. Verschiedene Ausbildungsformen der Nectarien auf den Blättern von Hibisceen.

angibt[1]). Jedenfalls war der für die betreffende Art charakteristische Typ immer als solcher ungezwungen zu erkennen. Die sezernierenden Organe stellten entweder Trichome mit Fußzelle, Stielzelle und kugel-

1) 1907, pag. 254 ff.

bzw. quer-eiförmigen, 8- bis 10-, auch wohl mehrzelligem Köpfchen dar (vgl. Taf. VII, Fig. 1), oder solche in Gestalt mehrzelliger, keulenförmig-gestreckter Gebilde mit ebenfalls einer Fuß- und Stielzelle (vgl. Taf. VII, Fig. 2). Die erste Form fand sich bei den in Fig. 4, *1, 2, 3* wiedergegebenen Nectarientypen, die zweite bei den in Fig. 4, *4, 5, 6* dargestellten[1]). Aus dem Umstande, daß verschiedene der in Fig. 4 wiedergegebenen Ausbildungstypen der Nectarien sowohl bei Hibiscus- wie bei Thespesia-Arten sich fanden, ferner auch die beiden geschilderten Trichomformen in den Nectarien beider Gattungen sich konstatieren ließen, ist zu entnehmen, daß diesen extrafloralen Nectarien kein Wert für Zwecke feinerer systematischer Unterscheidung bei den Hibisceen zukommt, wie man in Rücksicht auf die Eigenart dieser Gebilde vielleicht hätte vermuten können.

Physiologisches.

Die Sekretion erfolgte durch Diffusion. Ob sie ständig sich vollzog, konnte ich leider von hier aus nicht feststellen. Die für andere Pflanzen gemachten Angaben, daß vielfach die Nectarien nicht sezernieren, werden wohl in vielen Fällen sich darauf zurückführen lassen, daß gerade im Moment der Untersuchung keine Sekretion stattfand und das Sekret an nicht besonders dagegen geschützten Nectarien durch Regen weggewaschen oder durch nectarliebende Tiere entfernt worden war. Möglicherweise besteht ein mit den Stoffwechselprozessen der Pflanze zusammenhängender Rhythmus in der Sekretion. Da die Nectarien der meisten von mir untersuchten Hibiscus-Arten mit einem, wie sich herausstellte, zu den Rußtau-Arten gehörigen Pilz besiedelt waren, Pilzen, die sich bekanntermaßen epiphytisch, und zwar nur auf organischen, wohl immer zuckerhaltigen Sekreten entwickeln, zudem der Pilz bei den Hibisceen trotz der in den meisten Fällen vorhandenen günstigen Luft-

---

1) Dazwischen hervortretende Emergenzen, wie sie F. Morini, 1886, für die von ihm eingehend untersuchten Nectarien an den Blättern von Hibiscus tiliaceus angibt, fand ich selbst bei den älteren Blättern nicht vor. Es konnten solche allerdings durch tieferstehende, beim Schneiden schräggetroffene Trichome vorgetäuscht werden, wie eins im rechts gelegenen Winkel des in Taf. VII, Fig. 2 dargestellten Nectariums zu erkennen ist.

Es sei hier noch bemerkt, daß auch die Nectarien, welche sich auf den Kelchblättern der Hibisceen befinden, den in Fig. 4, *6* wiedergegebenen höchsten Ausbildungstyp aufweisen können, wie die von V. Poulsen, 1875, für Hibiscus cannabinus gemachten Angaben zeigen. — Ob bei ein und derselben Art die Nectarien an den Laub-, Kelch- und Blütenblättern demselben Bautyp folgen, kann ich mangels entsprechenden Materials nicht entscheiden.

feuchtigkeitsverhältnisse nie das Nectarium und seine nächste Umgebung verließ und sich etwa seitlich auf der Blattfläche ausbreitete, nehme ich an, daß alle diese Nectarien zur Sekretion befähigt waren und sie ausgeübt hatten. Ob durch den Pilzbefall die weitere Sekretion verhindert wurde, wie das M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt annimmt[1]), ist eine Frage, der noch näher zu treten wäre.

Sehr auffallend war in manchen Fällen die Verteilung des Kalziumoxalats im Gewebe des die Nectarien tragenden Blatteils. Bei allen von mir untersuchten Hibisceen war das Kalziumoxalat ausschließlich in Form von Kristalldrusen in den Zellen abgelagert. Diese Drusen zeigten sich bei den Querschnittbildern durch den das Nectarium tragenden Blattrippenteil vor allem in und dicht bei den Gefäßbündeln gelagert. In den Parenchymzellen der Blattrippen erschienen sie seltener und regellos verstreut (vgl. Taf. VII, Fig. 2). Doch ließ sich in einzelnen Fällen feststellen, daß in den zwischen Gefäßbündel und Nectarium befindlichen Parenchympartien sie im Gegensatz zu den übrigen parenchymatischen Teilen in auffallend großer Zahl vorhanden waren. Besonders eigenartig erschien das Verteilungsbild bei Hibiscus schizopetalus. Da waren außer den in dem Gefäßbündel und dessen näherer Umgebung zahlreich abgelagerten Kristalldrusen nur wenige in dem nach dem Nectarium zu gelegenen Parenchym zu finden. Die subepidermale Schicht des Nectariums wies jedoch in auffälliger Regelmäßigkeit in jeder Zelle eine Druse auf, jedoch meist mit Ausnahme der unter dem Fuß der Nectarialtrichome befindlichen Zellen. Die Trichome samt den benachbarten Epidermiszellen waren stets frei von Drusen (vgl. Taf. VII, Fig. 1). Das Verhalten von Hibiscus schizopetalus würde somit übereinstimmen mit dem kürzlich von H. Böhmker[2]) für Banisteria chrysophylla, eine Malpighiacee, angegebenen.

Es drängt sich bei dieser Feststellung unwillkürlich die Frage auf, ob diese eigenartige Gruppierung, die in der geschilderten auffälligen Ansammlung des Kalziumoxalats in direkter Nähe des sezernierenden Nectariumteils in die Erscheinung tritt, in Beziehung zur Nectarausscheidung steht, ob nicht auch bei den übrigen Hibisceen und weiter bei sonstigen Pflanzenarten mit extrafloralen Nectarien zu gewissen Zeiten der Nectarbildung oder -ausscheidung eine ähnliche Lagerung des Kalziumoxalats sich feststellen läßt. Ich kann hier nur auf diese Frage hinweisen.

---

1) 1907, pag. 242, 305.
2) 1917, pag. 190.

Die Pilzansiedelung auf den Nectarien.

Wie schon verschiedentlich erwähnt, zeigten sich die Nectarien auf den Blättern der von mir untersuchten Hibisceen in den weitaus meisten Fällen mit schwärzlichen Pilzmyzelien besiedelt, wodurch die Stellen, an denen die Nectarien sich befanden, scharf hervorgehoben wurden. Die starke Verbreitung dieser Erscheinung sei durch die Mitteilung illustriert, daß ich z. B. bei Hibiscus tiliaceus nicht nur auf den Exemplaren in und bei Buitenzorg, sondern auch bei Telok-Betong, einem Hafenplatz Süd-Sumatras, ferner an den Bonner Exemplaren von Hibiscus syriacus (Freiland) und Hibiscus Cooperi (Gewächshaus) Pilzbesiedelung feststellen konnte. Auf dieses Verhalten hat unterdes M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt in der Arbeit über „Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz" hingewiesen[1]), die mir infolge einer eigentümlichen Verkettung ungünstiger Umstände erst lange nach meiner Rückkunft nach Europa zu Gesicht kam. Verf. fand es bei Hibiscus Rosa sinensis und dessen Hybriden, ferner bei Hibiscus tiliaceus, während Hibiscus Geroldianus, Hibiscus vulpinus und einige Gossypium-Arten keine Pilzbesiedelung erkennen ließen.

Leider läßt sich aus meinem Sammlungsmaterial und meinen Aufzeichnungen nicht entnehmen, in welchem Alterszustand der Blätter die Nectarien vom Pilze befallen werden. Meiner Erinnerung nach zeigten aber alle entfalteten Blätter des Exemplars von Hibiscus tiliaceus, dessen ich eingangs Erwähnung tat, die durch die Pilzbesiedelung veranlaßte Schwärzung, sodaß wohl anzunehmen ist, daß der Pilz sich schon auf jungen, eben ausgebreiteten Blättern, die dann vielleicht gerade mit der Nectarausscheidung beginnen, wohnlich einrichtet.

Was den Pilz angeht, so brachte mir die mikroskopische Untersuchung an dem javanischen Material die Bestätigung meiner durch den makroskopischen Befund veranlaßten Annahme, daß es sich in der Hauptsache um eine Rußtau-Art handele. Die genauere Bestimmung stieß auf Schwierigkeiten, die ich dadurch zu beseitigen hoffte, daß ich mir frisches Material aus Buitenzorg verschrieb. Da das in dieser Zeit wenig Aussicht auf Erfolg bot, ferner kulturfähiges Material nicht vorlag, weil ich meine Herbarpflanzen zur Sicherung gegen Tierfraß u. ä. mit Sublimatalkohol vergiftet hatte, so muß ich mich darauf beschränken, das mitzuteilen, was der mikroskopische Fund mich lehrte. Das in der Hauptmasse borstige Myzel und die ebenfalls borstenförmig erscheinenden Pykniden (vgl. Taf. VII, Fig. 2*p*) deuten darauf hin, daß

1) M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt, 1907, pag. 305, 306.

es sich vornehmlich um einen Rußtau handelt, der in die Nähe von Capnodium Footii Berk. et Desm. zu stellen ist[1]). Paul Magnus, den ich s. Zt. um seinen wertvollen Rat anging, bestärkte mich in meiner Annahme. Möglich ist, daß der Pilz, wie F. W. Neger mir in dankenswerter Weise auf eine dahingehende Anfrage mitteilte, mit dem Zopf-schen Fumago[2]) identisch ist, worauf die charakteristische Form der Pykniden hinweist. Ob der an den Bonner Hibiscus-Exemplaren gefundene Pilz ebenfalls den Zopf'schen Fumago und diesen allein darstellt, müssen weitere mit Kulturen verknüpfte Untersuchungen klären. Nach Neger's für die fernere Entwicklung der Rußtauforschung außerordentlich wertvollen „Experimentellen Untersuchungen über Rußtaupilze"[3]) wird man wohl annehmen müssen, daß es nicht eine Pilzart allein ist, welche sich auf den Nectarien vorfindet. Auch zur Entscheidung dieser Frage wären Kulturversuche von hohem Wert.

Der Pilz fand sich besonders stark an den Buitenzorger Exemplaren von Hibiscus-Arten mit eingesenkten Nectarien, vor allem an Hibiscus tiliaceus und seinen Varietäten. Er erfüllte dann mit seinem Myzel die innere Höhlung, soweit sie nicht von den Trichomen eingenommen war, und trat aus dem Spalt heraus, um sich noch über den an den Nectarialspalt grenzenden Teil der Blattrippe hin auszudehnen, wobei vielfach die Blatthaare umwunden und überwuchert wurden (Taf. VII, Fig. 2). An der Außenseite des aus dem Spalt hervorgewachsenen Myzels traten auffällig die borstenförmigen Pykniden hervor (Taf. VII, Fig. 2*p*). Die Trichome der Nectarien erschienen selbst bei alten Blättern noch intakt. Sie schienen durch die Anwesenheit des Pilzes nicht gelitten zu haben. Ein Eindringen der Pilzhyphen in diese Trichome und das darunter liegende Blattgewebe war nirgends festzustellen. Der Pilz blieb also epiphytisch und wurde nicht parasitisch. Die Angabe Hubert Winkler's, der ihn gelegentlich einer Besprechung der M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt'schen Angaben als parasitischen[4]) Pilz bezeichnet, ist demnach zu korrigieren.

Von Interesse mag in diesem Zusammenhang der Hinweis sein, daß H. Miehe in den Kammern der von ihm untersuchten, von Ameisen bewohnten Myrmecodia-Knollen ebenfalls einen Rußtau-artigen

---

1) Wie ich erst später sah, erwähnt auch M. Raciborski in seinen „Parasitischen Algen und Pilzen Javas", III. Teil, 1900, pag. 4 diesen Pilz, den er ebenfalls zu Capnodium stellt.

2) W. Zopf, 1878, pag. 257 ff.

3) F. W. Neger, 1917, pag. 67 ff. und 1918, pag. 30 ff.

4) Hub. Winkler, 1913, pag. 396. Von H. Winkler gesperrt.

Pilz von rauchgrauer Färbung antraf. Er fand ihn dort an den warzigen Kammerwänden, an welchen die Ameisen ihre Exkremente ablagerten, und spricht die Vermutung aus, daß er vielleicht in die Verwandtschaft von Cladosporium oder Cladotrichum gehöre[1]).

Die extrafloralen Nectarien und Ameisen bei den Hibisceen[2]).

„Die floralen Nectarien werden mit gutem Recht als Anpassungen aufgefaßt, die den Insektenbesuch begünstigen sollen“[3]). „Offenbar unter dem Eindruck der allgemein akzeptierten Theorie von dem Zusammenhang zwischen honigsaugenden Insekten und der Sicherung der Fremdbestäubung, hat man den Versuch gemacht, eine ähnliche Beziehung zwischen den extrafloralen Nectarien und den Ameisen zu konstruieren. Die Ameisen sollten den Nectar schlürfen, sich so an die Pflanze gewöhnen und diese nun gleich einer Schutztruppe gegen Feinde verschiedenster Art verteidigen. Diese Ansicht wies in höchst erwünschter Weise den extrafloralen Nectarien, für deren Funktion man keine andere, irgendwie plausible Erklärung finden konnte, eine wichtige biologische Rolle zu. Eine Reihe von Umständen sprach sehr für diese (vor allem von Belt und Delpino vertretene)[2]) Ansicht, das allgemeine Schutzbedürfnis der Pflanzen gegen Raupen- und Käferfraß, gegen unberufene Pollenräuber usw., die vorwiegende Funktionstüchtigkeit der extrafloralen Nectarien an den jungen Teilen der Pflanzen und nicht zum wenigsten die große Verbreitung dieser Organe in den Tropen, wo auch die Ameisen eine größere Rolle spielen als anderswo.“ Wenn auch R. v. Wettstein[5]) experimentell festgestellt hatte, daß einige einheimische, an den Hüllblättern der Blütenköpfchen vermittels Nectarien Honig ausscheidende Kompositen durch die vom Honig angezogenen Ameisen vor Käferfraß geschützt wurden, so sprachen doch gewichtige Gründe zum mindesten gegen die Allgemeingültigkeit dieser Hypothese[6]). So die Ergebnisse der schon mehrfach herangezogenen Untersuchungen

---

1) H. Miehe, 1911, pag. 321 ff. Ferner derselbe, 1912, pag. 261.

2) Sehr gute zusammenfassende Darstellungen über die Frage nach den Beziehungen zwischen den Pflanzen mit extrafloralen Nektarien und den Ameisen finden sich bei H. Miehe, 1912, pag. 262; Hub. Winkler, 1913, pag. 395; K. Escherich, Die Ameise, II. Aufl., 1917, pag. 261. Auf das letztgenannte Werk, welches in anschaulichster Weise die bisher gewonnenen Kenntnisse über dieses interessante Insekt kritisch darstellt, sei der Botaniker ganz besonders hingewiesen.

3) Dies und das zunächst Folgende nach H. Miehe, 1912, pag. 262.

4) Das Eingeklammerte von mir eingefügt. M. K.

5) R. v. Wettstein, 1889.

6) Vgl. dazu Hub. Winkler, 1913, pag. 395.

von M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt. Diese Forscherin fand gelegentlich ihrer Studien über „Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz", „daß, wie die Verhältnisse gegenwärtig für die Pflanzen im Indischen Archipel liegen, eine extraflorale Zuckerausscheidung für sie in den günstigsten Fällen nutzlos, in anderen sogar äußerst nachteilig ist"[1]). Sie zog bei ihren Studien neben vielen anderen eine Anzahl Hibiscus-Arten in den Kreis der Untersuchungen und gab darüber folgendes[2]) an: „Sehr charakteristische Verhältnisse in bezug auf Ameisenschutz zeigten auch einige im Buitenzorger Garten und außerhalb desselben vorkommende Malvaceenbäume und Sträucher. Einige besaßen nur auf den Blättern Nectarien, andere zugleich auch auf den Deckblättern und Kelchen. Während nun einige so gut wie gar nicht von Schädlingen zu leiden hatten, wurden andere stark von Wanzen und Käfern heimgesucht, welche mit dem Honig zugleich auch die Nectarien aus den Blättern und Kelchen herausfraßen. Die Ameisen waren auf diesen Bäumen sehr zurückgedrängt, bisweilen fand man sie nur an den allerjüngsten Blättern und Blütenknospen, deren Honigdrüsen noch nicht zu stark gelitten hatten. Dabei bieten einige dieser Malvaceen den Ameisen vorzügliche Wohnungen in Gestalt großer Nebenblätter, welche zu je zweien einander zuneigen. Die Nebenblätter werden auch in der Tat von Ameisen bewohnt, jedoch nicht in dem Maße, als man erwarten sollte, vermutlich, weil die Ameisen auch hier nicht gegen die Wanzen aufkommen, die ihnen durch die Zerstörung der Nectarien auch den Honig rauben."

M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt gibt dann an, daß diejenigen Pflanzen, deren Nectarien in sehr jungem Zustand von dem vorher von mir geschilderten Pilz befallen sind, der nach ihrer Annahme die Sekretion hindern soll, nicht mehr von so vielen Schädlingen aufgesucht wird, da die Honigausscheidung fehle. Der Pilz sollte somit als Schutzmittel wirken. Sie beobachtete im übrigen auf solchen Pflanzen, die durch ihr unverletztes Aussehen von vielen anderen Malvaceen vorteilhaft abstachen, nur selten Ameisen.

In bezug auf die vorliegende Frage kann ich nach meinen Beobachtungen an den verschiedenen Hibisceen nur folgendes bemerken: Ich fand auf allen Hibisceen im Buitenzorger botanischen Garten (es war in den Monaten Januar-Februar 1907) ausnahmslos eine Menge Ameisen vor, die mir beim Einsammeln der Blätter oft in unan-

1) 1907, pag. 308.
2) l. c. 1907, pag. 304 ff.

genehmster Weise lästig fielen. Als besonders stark mit Ameisen besetzt, ist mir in Erinnerung der eingangs erwähnte Baum von Hibiscus tiliaceus geblieben, an dessen Nectarien die Pilzbesiedelung mir zuerst aufgefallen war. Ich nehme an, daß die Ameisen dort noch genügend Anlockungsmittel fanden, wobei mir zunächst nicht ausgeschlossen erscheint, daß die Nektarien trotz der Pilzbesiedelung noch weiter sezernieren, und Überschüsse des Sekrets den Hyphen entlang nach außen gelangen können.

Es ist allerdings die Frage, ob derart geringe Mengen von Zuckerausscheidung auf die schädigenden Insekten, wie Käfer, Wanzen u. ä. noch anlockend wirken. Bei den Ameisen könnte man das wohl annehmen. Ich weise da nur auf das außerordentlich feine Empfindungsvermögen dieser Insekten für solche Stoffe hin, wie es sich aus der Erfahrung schließen läßt, die sicher ein Jeder in den Tropen gemacht hat, wonach diese Insekten selbst ganz geringe Zuckermengen von weitem her aufzuspüren imstande sind. Ferner können, wenn auch die dickumhäuteten Hyphen und Gemmen des Pilzes schon ihrer derben Struktur wegen von den Ameisen verschmäht werden sollten, die reichlich gebildeten, zarteren Pyknosporen von diesen Tierchen als Nahrungsmittel geschätzt werden und so anlockend wirken[1] [2]). Vielleicht wirkt beides zusammen, um den zahlreichen Ameisenbesuch auch auf den Pilz-besiedelten Pflanzen zu erklären. Vielleicht werden aber auch die schädigenden Insekten dadurch angelockt, wenn das nicht schon allein durch das ihnen als Nahrungsmittel sehr zusagende, zartere Blattgewebe geschieht. Wie dem aber auch sei, ob Anlockungsmittel für die schädigenden Insekten an den Blättern der Hibisceen bestehen, oder nicht, mein Sammlungsmaterial zeigte mir, daß bei den mit Pilz besiedelten Blättern von verschiedensten Altersstadien neben vollkommen intakten

---

1) Miehe, l. c. 1911, pag. 331 ff; 1912, pag. 261 bezweifelt, daß der Rußtauartige Pilz, den er in den Kammern der Myrmecodia-Knollen fand, den dort hausenden Ameisen zur Nahrung diene. Die Ameisen halten ihn nur, wie ein zu üppig wucherndes Unkraut, durch Abbeißen vom weiteren Umsichgreifen, wobei er ein Verkehrshindernis werden könnte, zurück.

2) In Erinnerung an die Angaben von Möller, 1893, u. a. mag es verlockend erscheinen, einen Zusammenhang zwischen Ameisenbesuch und Pilzbesiedelung der Nectarien zu konstruieren. Ausgeschlossen ist es wohl nicht, daß Ameisen, meines Erachtens unabsichtlich, durch Verschleppung von Vermehrungsorganen der Pilze zu deren weiterer Verbreitung auf die noch nicht vom Pilz besiedelten Nectarien beitragen. Doch in der Hauptsache wird die Übertragung des Pilzes einfach, wie bei den Rußtaupilzen unserer Heimat, wo Ameisen in dem Maße als Überträger nicht in Frage kommen, durch die Atmosphaerilien erfolgen.

in überwiegend großer Zahl auch sehr stark zerfressene sich fanden. Man kann somit in dem vorliegenden Fall der Hibisceen nicht mit M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt behaupten, daß diese Pflanzen weniger von Schädlingen zu leiden haben, wenn die Zuckerausscheidung durch Besiedelung der Nectarien mit dem Pilz alteriert ist, als bei normal verlaufender Sekretion.

So scheinen mir denn die Befunde bei den Hibisceen keine einwandfreien Stützen für die Ansicht von M. Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt zu liefern, womit jedoch nicht gesagt sein soll, daß den mit so zahlreichen wertvollen Beobachtungen an Vertretern der verschiedensten Pflanzenfamilien belegten Schlußfolgerungen der Verfasserin, die auch meiner Ansicht nach viel für sich haben, der Boden entzogen sei.

Zusammenfassung.

Extraflorale Nectarien scheinen auf den Laubblättern der Hibisceen allgemein verbreitet zu sein. Sie finden sich auf der Unterseite der Blätter und zwar entweder an sämtlichen stärkeren Blattrippen und dann in etwa der Mitte ihres Längsverlaufs oder auf der Mittelrippe und dann meist an deren Grunde.

Es lassen sich verschiedene Bautypen bei ihnen unterscheiden. Die Sekretion geschieht entweder durch Trichome mit Fuß-, Stielzelle und Kugel- bzw. quer-eiförmigen, 8—10-, auch wohl mehrzelligen Köpfchen, oder durch solche in Gestalt mehrzelliger, keulenförmig gestreckter Gebilde mit ebenfalls einer Fuß- und Stielzelle. Aus dem Umstande, daß verschiedene der Ausbildungstypen der Nectarien sowohl bei Hibiscus- wie bei Thespesia-Arten sich fanden, ferner auch die beiden geschilderten Trichomformen in den Nectarien beider Gattungen sich konstatieren ließen, ist zu entnehmen, daß diesen extrafloralen Nectarien kein Wert für Zwecke feinerer systematischer Unterscheidung bei den Hibisceen zukommt, wie man in Rücksicht auf die Eigenart dieser Gebilde vielleicht hätte vermuten können.

Die Zuckerausscheidung erfolgt wahrscheinlich periodisch und zwar durch Diffusion. Eine eigentümliche Anhäufung von Drusen oxalsauren Kalks in direkter Nähe des sezernierenden Nectariums deutet auf die Möglichkeit eines Zusammenhangs dieser und der Nectarbildung oder -ausscheidung hin.

Die Nectarien waren meist mit schwärzlichen Pilzmyzelien besiedelt, die in der Hauptmenge zu einem Rußtau gehörten, der in die

Nähe von Capnodium Footti Berk. et Desm. zu stellen ist. Der Pilz blieb epiphytisch.

Auch auf den Hibisceen, deren Nectarien mit Pilz besiedelt waren, fanden sich zahlreiche Ameisen, trotzdem die Nectarausscheidung zum mindesten sehr herabgesetzt war. Die mit Pilz besiedelten Blätter der meisten Arten waren zum Teil intakt, zum Teil stark zerfressen. Somit wirkte der Pilz nicht immer als Schutzmittel für die Blätter.

Literaturübersicht.

Böhmker, H., Beiträge zur Kenntnis des floralen und extrafloralen Nectarien. Beih. z. bot. Zentralbl. 1917, Bd. XXXIII, 1. Abt., pag. 169 ff.

Delpino, F., Funzione Mirmecofila nel Regno vegetale. Mem. della R. Acc. delle Scienze dell' Istituto di Bologno 1886, 4. Ser., Tome VII, pag. 215 ff.

Escherich, K., Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise, 2. Aufl. Braunschweig 1917.

Miehe, H., Javanische Studien. Abh. d. Math.-Nat. Kl. der Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1911, Bd. XXXII, Nr. IV, pag. 299 ff.

Ders., Ameisenpflanzen im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" 1912, Bd. I, pag. 255.

Möller, A., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Botan. Mitteil. a. d. Tropen, Heft 6. Jena 1893.

Morini, F., Contributo all' Anatomia ed alla Fisiologia dei Nettari estranuziali. Mem. della R. Acc. delle Scienze dell' Istituto di Bologna 1886, 4. Ser., Tome VII, pag. 325 ff.

Neger, F., Experimentelle Untersuchungen über Rußtaupilze. Flora, Neue Folge, 1917, Bd. X, pag. 67 ff.

Ders., Die wahre Natur der Rußtaupilze. In „Die Naturwissenschaften" 1918, VI. Jahrg., pag. 30 ff.

Nieuwenhuis-von Üxküll-Güldenbandt, M., Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg 1907, 2. Ser., Vol. VI, pag. 195 ff.

Poulsen, V., Om nogle Trikomer og Nectarier. Vidensk. Medd. fra Naturhist. Forening. Kopenhagen 1875, pag. 242 ff.

Raciborski, M., Parasitische Algen und Pilze Javas. III. Teil. Herausg. v. botan. Institut zu Buitenzorg 1900.

Schwendt, E., Zur Kenntnis der extrafloralen Nectarien. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907, Bd. XXII., 1. Abt., pag. 245 ff.

Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Ann. du jard. Bot. de Buitenzorg 1893, Vol. XI, pag. 98 ff.

Wettstein, R. v., Über Kompositen der österr.-ungarischen Flora mit zuckerausscheidenden Hüllschuppen. Sitzber. d. K. Ak. d. Wissensch. Wien, 1889, Math.-Nat. Kl., Bd. XCVII, 1. Abt.

Winkler, Hub., Die Pflanzenwelt der Tropen im Bd. VI von „Das Leben der Pflanze", pag. 247 ff. Stuttgart 1913.

Zopf, W., Die Conidienfrüchte von Fumago. Nova Acta der Kaiserl. Leop.-Karol.-Deutschen Akademie der Naturforscher, 1878, Bd. XL, Nr. 7, pag. 257 ff.

Figurenerklärung zu Tafel VII.

Fig. 1. Querschnitt durch den das Nectarium führenden Teil der Hauptrippe eines Laubblattes von Hibiscus schizopetalus. Daneben links noch eine kleinere Rippe quer getroffen, die kein Nectarium führt. *t* sezernierende Trichome. Vergr. 70 mal.

Fig. 2. Querschnitt durch den das Nectarium führenden Teil der stärksten Rippe eines Laubblattes von Hibiscus tiliaceus. Im eingesenkten Teil sind die Trichome zu erkennen, umgeben von dem schwärzlichen Pilzmyzel, das durch den Nectariumspalt nach außen dringt, sich dort ausbreitet und eine Anzahl Pykniden *p* aufweist. Vergr. 85 mal.

Fig.1.

M.Koernicke d. C. Asen gez.

M.Koernicke

Verlag von Gus

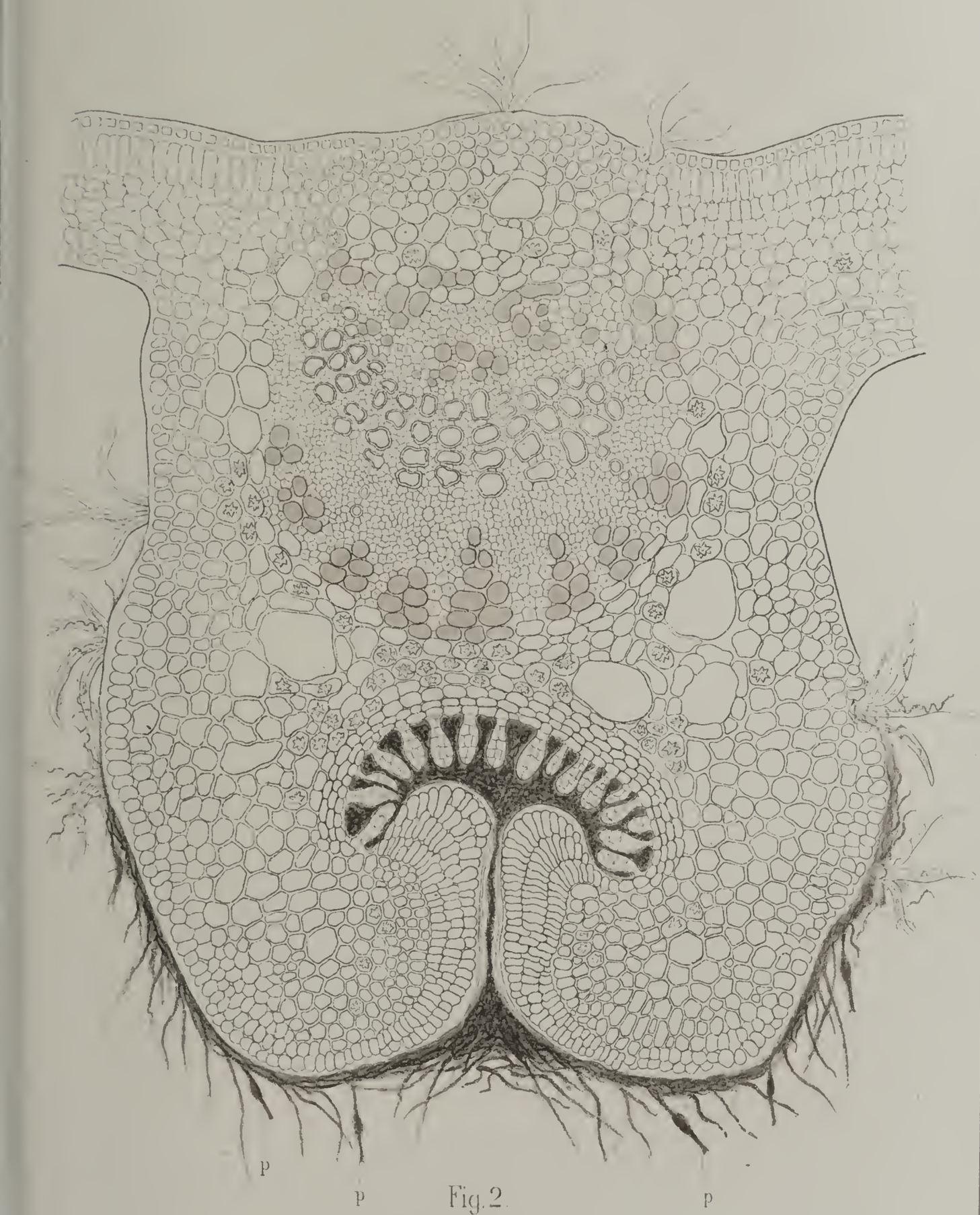

Fig. 2.

cher in Jena

H. Lange Lith. Inst. Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Koernicke Max

Artikel/Article: Über die extrafloralen Nectarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen 527-540