

FLORA.

62. Jahrgang.

No. 10.

Regensburg, 1. April

1879.

Inhalt. W. J. Behrens: Die Nectarien der Blüten. (Fortsetzung.)
— E. Hackel: Agrostologische Mittheilungen. — O. Böckeler:
Mittheilungen über Cyperaceen.

Beilage. Tafel II.

Die Nectarien der Blüten.

Anatomisch-physiologische Untersuchungen.

Von

Dr. Wilhelm Julius Behrens.

(Fortsetzung.)

7. *Tropaeolum maius* L.

(Tafel III, Fig. 13–18.)

Secretion durch einzellige Epidermispapillen
vermittels Collagenbildung an der Spitze.

Diese Pflanze schliesst sich an die soeben besprochenen
Malvaceen unmittelbar an. Das Nectarium ist die Spitze des
etwa 26 mm. langen Kelchspornes, der auf der Rückseite des
oberen, der Abstammungssachse der Blüthe zugewendeten Sepalums
befindlich ist und an dessen Bildung sich die beiden benach-
barten Kelchblätter betheiligen. Der Sporn ist im Innern hohl,
an seinem Ende grünlich und hier zur Zeit der Secretion un-
gefähr 12 bis 14 mm. weit mit flüssigem, süssen und stark-
riechenden Nectar erfüllt.

Auf einem Querschnitt durch das untere Sporn Drittel sind
die verschiedenen Elemente des Gewebes folgendermassen an-
geordnet:

Aeusserlich ist der Sporn von einer dickwandigen, stark cuticularisirten Epidermis bedeckt (e' Fig. 13), deren Zellen ziemlich quadratisch sind. Einzelne der letzteren tragen längere oder kürzere, ein- bis dreizellige Trichome (t). Chlorzinkjod bräunt die Cuticula und die Wand der Trichome, während sich die übrigen Theile der Epidermiswände hell violett-blau färben. Anilinsolution färbt die Cuticula und die Trichomwand stark dunkelblau.

Das Grundgewebe ist ein gewöhnliches Parenchym von zartwandigen, rundlichen Zellen, die mit drei- oder vierseitigen Intercellularräumen an einander schliessen. Zumal die von der Epidermis entfernten enthalten grobkörniges, massiges Protoplasma, hier und dort auch ziemlich grosskörnige Stärke.

Sechs auf dem Querschnitt kreisförmige Fibrovasalstränge (f) durchziehen dieses Gewebe in der Längsrichtung des Spornes. Sie bestehen aus gruppenweis oder einzeln vertheilten Gefässen, um welche herum zunächst grössere, und näher der Peripherie des Stranges kleinere, eckige, zartwandige Cambiformzellen gelegen sind.

Um die innere Höhlung (h) des Spornes, concentrisch angeordnet, ist das Nectariumgewebe (n Fig. 13, 14) gelagert. Es unterscheidet sich von dem umgebenden Grundparenchym durch beträchtlichere Kleinheit der Zellen, die übrigens gleichfalls rundlich oder elliptisch sind und mit drei- oder vierseitigen Intercellulargängen aneinander stossen (Fig. 14). Es wird durch Chlorzinkjod nicht oder äusserst schwach bläulichviolett gefärbt. Dieses Gewebe ist mit Metaplasma überall erfüllt, welches sich von dem bis jetzt betrachteten dadurch unterscheidet, dass es aus groben, unregelmässigen und, wie es scheint, ziemlich starren Körnern gebildet wird (m Fig. 14). Es besitzt frisch eine gelbe Farbe und zertheilt sich nach längerem Liegen in absolutem Alkohol. Mit dem Metaplasma gemischt tritt zu gewissen Zeiten Stärke auf. Chlorzinkjodlösung und Jod-Jodkalium färben das Metaplasma tief gelbbraun und stellenweise gelb; mit Anilin behandelt wird es gesättigt purpurroth, welche Färbung nach einiger Zeit in Glycerin in mehr oder minder reines Blau übergeht.

Das Metaplasma-führende Nectariumgewebe wird auf seiner Oberfläche bedeckt von einer gleichmässigen Epidermisschicht (e Fig. 13, 14), auf der in gewissen Intervallen Zellen zu einzelligen Papillen (p Fig. 13, 14) ausgewachsen sind; diese letzteren bereiten an ihrer Spitze den zu secernirenden Schleim.

Die Zellen der Epidermis, welche gleichfalls grösstentheils Metaplasma führen, sind quadratisch, die Aussen- und Innenwände gebogen und etwas dicker, als die geraden Seitenwände (Fig. 17, 18). Die Aussenwände sind von einer continuirlichen Cuticula (c Fig. 14) bedeckt, darunter folgt die eigentliche Wand (w Fig. 17, 18), die auf dem Querschnitt eine tangentiale Streifung zeigt. Jod-Jodkaliumlösung färbt diese Wände der Epidermiszellen nicht, durch Chlorzinkjod werden sie hellviolettblau, bestehen also aus Cellulose oder einem dieser ähnlichen Stoffe. Eine dünnere, das Zellumen auskleidende Verdickungsschale (tertiäre Verdickungsschicht Dippel) ist nicht vorhanden.

Die der Epidermis aufgelagerte Cuticula gibt die folgenden Reactionen:

a. Chlorzinkjodlösung (verdünnt) färbt die Cuticula dunkelbraun, wobei sie stark gekräuselt wird (c Fig. 18).

b. Jod-Jodkaliumlösung lässt drei Cuticularschichten erkennen; eine äussere und innere (a u. d Fig. 17), welche gesättigt rothbraun gefärbt sind und eine innere, schwefelgelbe, die bedeutend schmaler ist (b).

c. Anilinsolution färbt die Cuticula entsprechend: a und d blau, während b vollständig farblos bleibt.

Aus den angeführten Reactionen geht hervor, dass wir eine typische Cuticula vor uns haben; die Angaben wurden gemacht, um zu zeigen, dass durch diese Epidermischicht hindurch keinerlei Secretion vermittels Diffusion stattfinden kann. Es ist zumal durch Hanstein's umfassende Untersuchungen unzweifelhaft geworden, dass die Cuticula wohl Wasser einzusaugen vermag, um eine Quellung der unter ihr liegenden Wandschicht zu bewerkstelligen, es ist aber bis jetzt nie nachgewiesen worden, dass irgend welche, auch noch so kleine Schleimtheile durch die Cuticula hindurch zu diffundiren im Stande wären.¹⁾

Den Heerd der Secretion haben wir vielmehr in den Epidermispapillen zu suchen.²⁾ Diese sind ziemlich kurz und kegel-

¹⁾ Hanstein: Bot. Zeitg. 1868 pag. 774, 775.

²⁾ Martinet (l. c. pag. 215) hat die Papillen bei der Untersuchung des Nectariums nicht gefunden: „La partie terminale de l'éperon du *Tropaeolum minus* est tapissée intérieurement d'une couche épaisse de tissu sécréteur. La structure a la plus grande analogie avec celle des glandes dont je viens de parler (l. e. *Ranunculus*, *Nigella*). Il s'étend de la pointe de l'éperon vers sa base, sur une longueur de plus d'un centimètre.“

förmig, an der Spitze etwas abgestumpft und unterhalb der Abstumpfung ganz wenig eingeschnürt (p Fig. 13, 14; Fig. 15, 16). Sie sind mit einer derben Wand (w Fig. 16) bedeckt, deren äusserste Schicht (c') mit Jod-Jodkalium und Chlorzinkjod dieselben Reactionen gibt, wie die Cuticula der benachbarten Epidermiszellen. An ihrer Spitze sind die Papillen auf der Oberfläche mit erhöhten, etwas hin und her gebogenen Längsstreifen (r Fig. 15) versehen, zwischen welchen stärker lichtbrechende Streifen bemerkbar werden. Zur Zeit der Secretion bemerkt man an der Papillenspitze eine Bildung, die der bei *Abutilon* beschriebenen nicht unähnlich ist. Zwischen der äusseren (w Fig. 16) und inneren (w') Partie bildet sich durch Verschleimung ein eingeschlossenes Bläschen (s), dessen Inhalt mit Chlorzinkjod ungefärbt bleibt, mit Anilin eine fleischrothe Färbung annimmt. Wie der hier eingeschlossene Schleim nach aussen dringt, liess sich nicht direct beobachten: eine Zerrei- sung der Wandpartie findet nicht statt, es dürfte also wohl angenommen werden, dass er sich in den Zwischenräumen der Cuticularleisten (r) einen Weg nach aussen bahnt (wahrscheinlich durch Diffusion).

Entwicklungsgeschichte des Nectariums von *Tropaeolum maius*.

Bei dieser Pflanze mögen einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte des Nectariums hier Platz finden, da dieselben uns lehren werden, welchen Ursprung der Nectar hat und welche Stoffe bei seiner Bildung theilhaftig sind.

Der Kelchsporn wächst erst verhältnissmässig spät aus; an Blüten, die bereits die Länge von fünf und mehr Millimeter erreicht haben, lässt sich äusserlich noch keine Spur jenes Gebildes erkennen. Später zeigt sich hier eine kleine Erhöhung, welche aber bald die im ausgewachsenen Zustande vorhandene Form annähernd annimmt.

Ich übergehe hier jene ersten Stadien, in denen das Gewebe des gesammten Organes, die Epidermis, Gefässtränge u. s. f. aus dem Urgewebe angelegt werden; in diesen Entwicklungsstufen ist das Nectarium noch nicht differenzirt, so dass die Betrachtung derselben nicht in unser Gebiet hineingehört.

Ist der Sporn bis zu einer Länge von etwa 1—2 mm. ausgewachsen, so ist die Gestalt seines Querschnittes von der des ausgewachsenen Organes wenig verschieden. Die Epidermis-

zellen der äusseren Peripherie sind bereits etwas cuticularisirt, einzelne derselben sind im Begriff zu ein- oder mehrzelligen Trichomen auszuwachsen, alle sind mit vielem, klumpenförmigen Protoplasma und darin eingebetteten Zellkernen versehen. In den Fibrovasalien ist die Differenzirung in Gefäss- und Cambiformzellen bereits vor sich gegangen. Die ersteren liegen einzeln in den letzteren zerstreut. Die Cambiformzellen, in reger Theilung begriffen, sind noch klein, die peripherischen mit vielem, stark eiweisshaltigen Plasma erfüllt. Das Grundgewebe besitzt jetzt noch den Character des Meristems (im Sinne Nägeli's); die Zellen desselben sind dünnwandig und schliessen eckig aneinander, während sie, wie wir sahen, später rundlich werden und Intercellularräume zwischen sich lassen. Junge, geradlinige Theilungswände sind in diesem Gewebe häufig zu bemerken. Von einer Sonderung von Grundgewebe und Nectariumsgewebe kann jetzt noch keine Rede sein: alle Zellen gleichen sich sowohl in der Form, als auch bezüglich ihres Inhaltes. Der letztere ist nämlich überall ein wahres Protoplasma, welches alle Zellen dicht erfüllt und welches mit Jod-Jodkalium, Chlorzinkjod und Salpetersäure mit Ammoniak die charakteristischen Reactionen gibt. Zellkerne sind wegen der Massigkeit des Protoplasmas ohne Weiteres nicht zu sehen, sie können aber durch Einwirkung von Essigsäure als regelmässiger Bestandtheil dieser jungen Zellen nachgewiesen werden. Man beachte hier, dass Jod auch nicht die geringste Menge von Stärke nachweist. Die Epidermis in der inneren Höhlung des Spornes ist gleichfalls noch wenig differenzirt. Sie wird gebildet von zartwandigen, etwa rechtwinkligen Zellen mit gebogener Aussenwand. Diese letztere, gleichfalls noch zart, bleibt bei Jodeinwirkung vollkommen ungefärbt, ein Zeichen, dass noch keine Cuticularisirung eingetreten ist. In gewissen ziemlich schwankenden Abständen machen sich einzelne Epidermiszellen bemerkbar, welche die andern an Grösse etwas übertreffen und beträchtlich mehr Inhaltsstoffe aufgespeichert haben: diese sind es, die später zu den Secretionspapillen auswachsen.

In einem etwas späteren Stadium sind die histologischen Verhältnisse wenig geändert. Es tritt jetzt aber der bemerkenswerthe Vorgang ein, dass Stärke (als flüssiges Kohlehydrat) aus der Blüthe in das Sporgewebe wandert. Diese letztere ist durch das Hauptcharacteristicum der transitorischen Stärke, durch beträchtliche Kleinkörnigkeit, ausgezeichnet. Die

*

Einwanderung der Stärke geschieht hauptsächlich an der Ober- und Unterseite des Kelchspornes, während die seitlichen Gegenden dieses Gebildes vorerst noch davon verschont bleiben. Die Zellen, durch welche die Stärkeinwanderung stattfindet, sind die unter der äusseren Spornepidermis gelagerte Subepidermidalschicht und die die Gefässtränge umgebenden Zellcomplexe, doch werden bald auch die anderen Zellgruppen davon in Mitleidenschaft gezogen. Wie weit nun jeweilig diese Stärkeeinlagerung Platz gegriffen hat, lässt sich mit Leichtigkeit constatiren, wenn man einen jungen Sporn in dem betreffenden Stadium vollständig im Querschnitte auflöst und dieselben der Reihe nach unter Zusatz von Jod-Jodkaliumlösung studirt. Man bemerkt alsdann, wie die Stärkeeinlagerung successive nach der Spornspitze vorrückt, hier am schwächsten, an der Basis des Gebildes am stärksten ist.

Bei zunehmendem Alter beobachtet man ein immer beträchtlicheres Auftreten der Stärke im Parenchym, und zwar wird zunächst der peripherische Theil desselben mit jenem Stoffe erfüllt, während die inneren Gewebetheile, welche in älteren Stadien das Nectariumparenchym darstellen, erst später Stärkekörnchen in ihrem Innern erscheinen lassen.

Jetzt sind auch einige weitere Differenzirungen des Gewebekörpers eingetreten. Die äussere Spornepidermis besitzt nun dickere, bei Einwirkung von Chlorzinkjod auf Cellulose reagirende Wände, welche von einer bei gleicher Reaction gebräunten, auf ihrer Oberfläche längsgestreiften Cuticula bedeckt ist. Die Zellwände des ganzen Gewebekörpers reagiren auf Zellstoff, doch wird die Reaction nach innen zu immer schwächer. Die Epidermis der inneren Höhlung des Spornes zeigt erst jetzt die ersten, schwachen Spuren beginnender Cuticula-Bildung.

In noch späteren Stadien der Entwicklung hat sich die Stärke in einer derartigen Mächtigkeit im ganzen Grund- wie Nectariumparenchym angehäuft, dass alsdann ein Querschnitt unter Jodreaction fast schwarz erscheint, mit Ausnahme der inneren und äusseren Epidermis und der Fibrovasalien, welche Theile niemals Stärke enthalten. Die Stärkeansammlung ist so massenhaft, dass beim Präpariren des Schnittes die Zusatzflüssigkeit vollständig mit Stärkekörnchen erfüllt wird. In diesem Stadium ist also auch das Gewebe des Nectariums dicht mit fester Stärke erfüllt.

Zu dieser Zeit erscheinen auf der Oberfläche des Nectariums die Schleim-absondernden Trichome. Die vorhin erwähnten, inhaltsreichen Epidermiszellen wachsen zunächst zu kleinen, stumpf kegelförmigen Emergenzen aus, die, wie die innere Cuticula, auf ihrer Oberfläche längsstreifig sind und unter Jod- oder Chlorzinkjod-Einwirkung dieselben Reactionen zeigen, wie die Cuticula der umgebenden Epidermiszellen. Diese Epidermiszellen bedecken sich nämlich wie die äusseren beim Auswachsen der Papillen mit einer dicken, längsstreifigen Cuticula, die wir bereits bei dem fertigen Gebilde besprochen haben. Binnen kurzer Zeit erreichen die Papillen ihre spätere Grösse und sehr frühe erscheint an ihrer Spitze das erwähnte Schleimbläschen. Die eigentlichen Wände der inneren Epidermisschicht reagiren nun auch sehr deutlich auf Zellstoff.

Im Verlauf des fortgesetzten Wachstums lässt sich alsdann eine allmähliche Abnahme der in das Gewebe eingelagerten Stärke wahrnehmen. Zuerst nämlich verschwindet dieselbe in dem Theile des parenchymatösen Gewebes, welcher nicht Nectariumgewebe ist. Der protoplasmatische Inhalt der Zellen dieses Gewebtheiles ist gleichfalls sehr decimirt worden, er besteht jetzt einzig und allein aus einem ziemlich durchsichtigen, wenig gefärbten, wässerigen Protoplasma. Zu dieser Zeit findet sich die Stärkeablagerung vorzüglich in dem Nectariumgewebe und in den um die Fibrovasalstränge herumliegenden Parenchymzellen. Aber auch hier ist das Verbleiben der Stärke nicht von längerer Dauer. Wenn nämlich das Nectarium etwa ausgewachsen ist, verschwindet dieselbe nach und nach, und zwar in den der Oberfläche des Nectariums zunächst gelegenen Zellen zuerst, im Innern des Nectariums zuletzt. An ihrer Stelle tritt alsdann das hoch goldgelbe Metaplasma auf, welches nicht mehr auf Stärke reagirt. Seinerseits verschwindet dieses Metaplasma nach und nach erst dann, wenn die Blüthe altert und die Secretion von Nectar längere Zeit stattgefunden hat.

Soweit das, was sich durch directe Beobachtung feststellen lässt. Die Erscheinung, dass unter gleichzeitigem Verschwinden der transitorischen Stärke das für die Nectarien typische Metaplasma sich bildet, ist von Wichtigkeit. Metaplasma ist nach Hanstein's eigenem Ausspruche: „Protoplasma mit darin eingebetteten, noch ungestalteten Bildstoffen, die zuerst das Material zu Zellwand und Zellinhalt ausmachen und später als im Zellraum aufgehäufte assimilirte Stoffe verschiedener

Art (Amyloidstoffe, Eiweiss etc.), vom Protoplasma mehr oder weniger unterscheidbar zu allerlei Verwendungen bestimmt sind und unter dem Einfluss des Protoplasma umgebildet werden.“¹⁾)

Fassen wir die im Vorstehenden beschriebenen Erscheinungen kurz zusammen, so ergibt sich für *Tropaeolum maius* der Vorgang der Nectarbildung in seinen verschiedenen Stadien folgendermassen:

1. Die meristematischen Zellen des Nectariums enthalten ursprünglich wahres Protoplasma, aus dem zunächst das Wandmaterial für neue Zellen beim Zelltheilungsprocess sich abscheidet. Es braucht wohl nicht besonders hinzugefügt zu werden, dass dieses Protoplasma flüssige Kohlehydrate, „Zellstoffbildner“ enthält, die ihren Ursprung der transitorischen Stärke entfernterer Theile der Pflanze verdanken, und aus denen die Zellwände entstehen. Das Protoplasma ist von dem im übrigen Spornmeristem nicht verschieden.

2. Später findet die Einwanderung eines flüssigen Kohlehydrates aus der Blüthe sowohl in das Nectarium- als auch das Sporgewebe statt.

3. Diese Substanz wird hier als fester, ruhender Reservestoff (transitorische Stärke) aufgespeichert, um später zur schnellen und ergiebigen Darstellung von Nectar verwendet werden zu können. Die Ablagerung der Stärke, also auch wohl die sub 2 genannte Einwanderung ist zuerst an gewisse Partien des Sporgewebes gebunden, später füllt sie dasselbe mit Ausnahme der Epidermis und der Fibrovasalien an.

4. Beim Aufblühen der Blüthe, zum grossen Theil auch schon vorher wird diese Stärke regressiv in ein flüssiges Kohlehydrat umgewandelt, welcher Vorgang nach und nach in allen Zellen stattfindet. Es beginnt das Schwinden der Stärke im Spornparenchym, dann findet es in den oberflächlichen Zellschichten des Nectariums selbst statt, schliesslich in den tieferen Schichten desselben.

5. Dieser nun entstandene Amyloidstoff mengt sich mit dem in den Nectariumzellen vorhandenen Plasma und bildet das hochgelbe Metaplasma. Ob dieses Kohlehydrat in dem Metaplasma mit der Stickstoffsubstanz nur ein mechanisches Gemenge oder eine physikalische Mischung bildet, ist schwer zu constatiren, vielleicht dürfte das erstere aus dem Umstande

¹⁾ Hanstein: I. c. pag. 710, Note.

folgern, dass beide Stoffe leicht wieder von einander getrennt werden können. Mit Anilintinctur nimmt nämlich das Metaplasma eine purpurne Farbe an. Diese Färbung resultirt aus der scharlachrothen Reaction des Amyloïd und aus der blauen des Proteins. Bringt man nun solche, mit Anilin gefärbte, dünne Schnitte in verdünntes Glycerin, so diffundirt nach einiger Zeit das flüssige Amyloïd in diese Zusatzflüssigkeit, während der blaugefärbte Proteinstoff allein zurückbleibt.

6. Gewisse Bestandtheile des Metaplasmas, hauptsächlich die stickstofffreien, dringen bei der Nectar-Absonderung auf dem Wege der Diffusion durch das Nectariumgewebe in die Schleimpapillen, lagern sich in die später verschleimende Wand ein und werden in der oben beschriebenen Weise als Nectar secernirt.

(Fortsetzung folgt.)

Agrostologische Mittheilungen

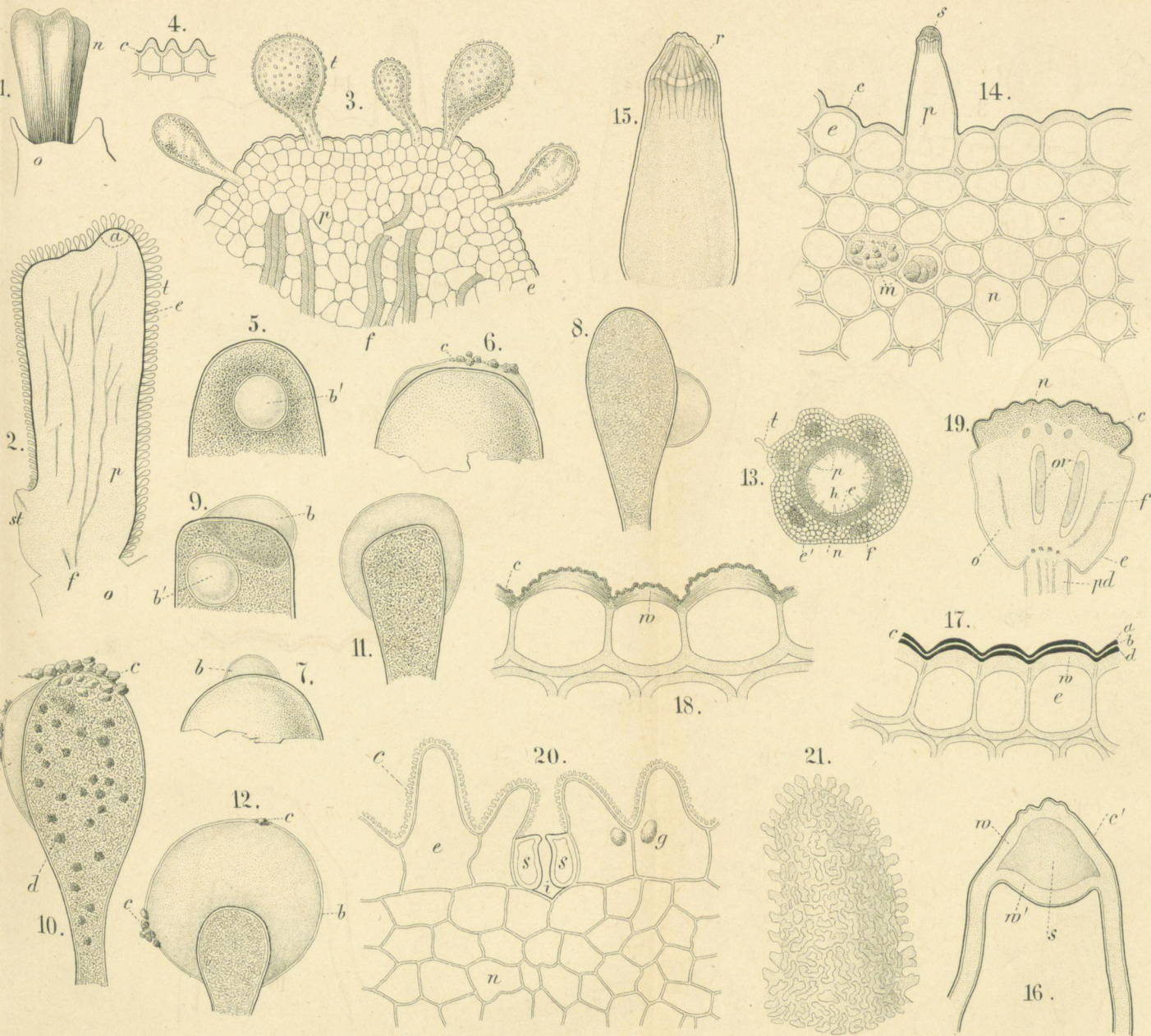
von

Prof. E. Hackel.

2. Ueber die Gattung *Trinisia* Steud.

In der Synopsis plantarum Graminearum von Steudel findet sich p. 328 eine Gattung *Trinisia* aufgestellt, von welcher zwei Arten beschrieben werden: *T. Danthoniae* und *T. flavescens*. Erstere wird in Persien und am Caucasus, letztere in Sicilien wachsend angegeben. Da von letzterer weder in den italienischen Floren, noch in Nyman's Sylloge eine Erwähnung gethan wird, so reizte mich diess zur näheren Untersuchung, die ich auch auf die erstgenannte Art ausdehnte, und deren Resultat ich hiemit wiedergebe.

Die beiden Arten der Steudel'schen Gattung *Trinisia* sind auf schon früher beschriebene *Bromus*-Arten gegründet, und zwar auf den *Br. Danthoniae* Trin. in Mey. Verz. 24 und auf den *Br. flavescens* Tausch in Flora 1837 p. 124. Sehen wir nun zu, was Steudel veranlasste, diese beiden von den übrigen *Bromus*-Arten zu trennen und zu einer eigenen Gattung zu erheben. Der Vergleich der Gattungs-Diagnosen von *Trinisia* und *Bromus* lehrt uns, dass ersterer eine *Palea inferior apice hyalino 4-dentata infra apicem triaristata, aristis (media longiore) valvulae longitudine zugeschrieben* wird, während sie bei *Bromus* einfach als *aristata, apici saepe ad originem aristae*



J. Behrens ad nat. del.

A. Rauschenbach's lith. Anst. Regensburg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Behrens Wilhelm Julius

Artikel/Article: [Die Nectarien der Blüten. Anatomisch - physiologische Untersuchungen 145-153](#)