

# FLORA.

67. Jahrgang.

N<sup>o.</sup> 7.

Regensburg, 1. März

1884.

**Inhalt.** Dr. P. Grassmann: Die Septaldrüsen. Ihre Verbreitung, Entstehung und Verrichtung. (Mit Tafel I und II).

**Beilage.** Tafel I und II.

## Die Septaldrüsen.

Ihre Verbreitung, Entstehung und Verrichtung.

Von Dr. P. Grassmann.

(Mit Tafel I und II.)

### Einleitung.

Die Septaldrüsen sind Nektarien im Fruchtknoten von Monokotyledonenpflanzen. Sie liegen in den Septen, das ist in den durch Vereinigung je zweier Fruchtblätter entstandenen Scheidewänden, und stellen Drüsen dar, die den vom angrenzenden Nektargewebe ausgeschiedenen Nektar aufnehmen. A. d. Brongniart, der diese Organe entdeckte (*Mémoire sur les glandes nectarifères de l'ovaire dans diverses familles de plantes monocotylédones*; Ann. des sc. nat. 4<sup>e</sup> série 1855 T. II), nannte sie deshalb „glandes septales de l'ovaire“. Es bedarf somit die von mir als Uebertragung dieses Ausdrucks angewandte Bezeichnung „Septaldrüsen“ keiner Erklärung mehr.

Die Aufgabe der vorliegenden Abhandlung soll nun sein:

1. eine genaue Angabe der Verbreitung der Septaldrüsen zu geben, soweit dieselbe an den im Jahre 1883 im Königl. botanischen Garten zu Berlin zur Blüte gekommenen Arten und an dem Spiritusmateriale des botanischen Museums daselbst ermittelt werden konnte;
2. die Entstehung der Septaldrüsen nachzuweisen und
3. die Funktionen derselben, beziehungsweise die Art ihrer Verrichtung zu erläutern.

## Literatur.

Was die mit demselben Gegenstand sich befassenden Arbeiten anbetrifft, so untersuchte Ad. Brongniart die Septaldrüsen zuerst. Er beschränkt sich aber in der oben erwähnten Schrift darauf, die Familien und Gattungen anzuführen, in denen er ihr Vorkommen beobachtete, und gibt, da dieselben in einzelnen Familien verschieden sind, zu mehreren entsprechende Bilder. Da er jedoch wiederholt unsichere Angaben macht, wie: „elles me paraissaient manquer, en paraissent depourvus“, auch von Pflanzen, die wie *Smilacina racemosa* (*Liliaceae*) Septaldrüsen haben, da er ferner von *Scilla amoena* als Typus für die *Liliaceae* im Radialschnitt einen Ausmündungscanal zeichnet, der nicht nur unrichtig ist, sondern auch seinen eigenen Bildern im Querschnitt widerspricht, und da schliesslich, was er auch mit den Worten: „mes observations déjà anciennes étant assez incomplètes“ sagt, seine Untersuchungen nicht hinlänglich umfassend sind, so fand ich mich im Interesse genauerer und möglichst umfassender Angaben bewogen, betreffs der Verbreitung — für ganze Familien und innerhalb derselben — noch selbst Untersuchungen anzustellen, und sind deshalb die diesbezüglichen Mitteilungen auf eigene Beobachtung gegründet. Sodann hat H. Jürgens in der Abhandlung: „Ueber den Bau und die Verrichtung derjenigen Blütenteile, welche Honig und andere zur Befruchtung nötige Säfte liefern“ (Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn; den 3. III. 1873) ausser den Nektarien von *Ranunculus*, *Viola*, *Ribes* etc. auch die Septaldrüsen von *Ornithogalum umbellatum* L. einer anatomischen Untersuchung unterzogen. Er kommt zum Schluss, wie Hanstein a. a. O. kurz mitteilt, zu dem Resultat, dass die Ausscheidung des Nektars im Allgemeinen auf viererlei Weise vor sich gehe; es bezieht sich einer dieser Fälle, nämlich „Sekretion durch innere Spalten des Fruchtknotens“, auf die Septaldrüsen. Schliesslich führt W. J. Behrens in seinen physiologisch-anatomischen Untersuchungen: „Die Nektarien der Blüten“ (Flora 1879) die Septaldrüsen auch mehr als einen besonderen Fall von Nektarien an; er beschreibt anatomisch das „Innere Nektarium“ von *Agapanthus umbellatus* l'Hérit. und knüpft daran einige wesentlich physiologische Betrachtungen, sowie Beobachtungen über die Sekretion des Nektars.

Es besteht also die Literatur meines Gegenstandes aus den schon besprochenen Brongniart'schen Notizen über die Verbreitung, aus der anatomischen Beschreibung von W. J. Behrens und den angedeuteten physiologischen Angaben desselben; letztere werden zum Teile in dem betreffenden Abschnitt mitverwendet werden. Ueber Entstehung der Septaldrüsen liegt nichts vor. Wenn ich daher im Folgenden die Resultate meiner Untersuchungen über die Verbreitung, Entstehung und Verriehung der Septaldrüsen anführe, so hoffe ich damit das über die vorliegenden Nektarien bereits Bekannte vervollständigen zu können.

### A. Verbreitung.

Septaldrüsen sind nur in der Klasse der Monokotyledonen bekannt und zwar ist ihr Vorkommen hier auf die Familien aus den Reihen der *Liliiflorae* und *Scitamineae* beschränkt. Da diese Nektarien mit der Insektenbestäubung im engsten Zusammenhang stehen, so erklärt es sich, weshalb dieselben nicht bei den, teils im Wasser lebenden, teils windblütigen Pflanzen aus den Reihen der *Helobiae*, *Spadiciflorae* und *Glumiflorae* vorhanden sind. Ebenso kommen in den beiden noch übrigen Reihen der *Gynandrae* und *Enantioblastae* Septaldrüsen nicht vor. Bei den *Orchidaceae* (*Gynandrae*) bildet der saftthaltige Sporn eines Perigonblattes das Nektarium und bei den Pflanzen der nur aus wenigen ausländischen Familien bestehenden Reihe der *Enantioblastae*, von denen ich allerdings nur bei Gattungen der *Commelinaceae* das Fehlen der Septaldrüsen konstatiren konnte, scheint hiernach die Nekfarabsonderung auch auf andere Weise vor sich zu gehen. Ausserdem wird bei vielen Familien aus den oben angeführten Reihen das Vorkommen der Septaldrüsen von vornherein durch den Bau des Fruchtknotens ausgeschlossen, nämlich durch das Fehlen der Scheidewände. Die Familien nun, die mit Septaldrüsen versehen sind, sind von den *Liliiflorae*: die *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Amuryllidaceae*, *Haemodoraceae* und *Bromelicaceae* und von den *Scitamineae*: die *Musaceae*, *Zingiberaceae* und *Marantaceae*. Aber auch hier haben nicht alle Gattungen Septaldrüsen, sondern es erscheint, wie sich nachher ersehen lässt, die Verteilung derselben als zufällig und oft nicht im Verhältnis zur Anzahl der Gattungen, so dass es, um eine genaue Angabe der Verbreitung der Septaldrüsen

innerhalb dieser Familien geben zu können, specieller Untersuchungen der einzelnen Gattungen bedarf. Insofern liegt allerdings eine gewisse Regel in der Verteilung vor, als sich das Vorhandensein resp. Fehlen meist auf Gruppen von nahestehenden Gattungen erstreckt. Was das Vorkommen der Septaldrüsen in den einzelnen Gattungen anbetrifft, so kann ich, da in den betreffenden Familien von mehreren Gattungen oft 10—12 Species untersucht wurden, mit ziemlicher Sicherheit behaupten: Hat eine Species einer Gattung Septaldrüsen, so sind die anderen auch damit versehen.

Bevor wir nun zur Betrachtung der specielleren Verbreitung der Septaldrüsen übergehen, der sich eine kurze Besprechung der äusseren Verhältnisse dieser Nektarien anschliessen wird, muss noch folgendes Allgemeine hervorgehoben werden.

Der Fruchtknoten der Monokotyledonen besteht in der Regel aus 3 Fruchtblättern; da nun durch das Zusammenwachsen derselben 3 Septen entstehen, so haben wir auch in jedem Fruchtknoten der damit versehenen Art 3 Septaldrüsen; bei Pflanzen wie: *Majanthemum bifolium* Schmidt, deren Blüte nach der 2-Zahl gebaut ist, sind deren natürlich nur 2 vorhanden. Die Septaldrüsen bilden in den Septen einen oft mit blossen Auge wahrzunehmenden Spalt von verschiedener Gestalt und Grösse. Derselbe nimmt gewöhnlich den grössten Teil der Scheidewand ein und ist auf beiden Seiten mit einer 2 bis 3 Zelllagen starken Sekretions-Schicht bekleidet, die sich durch ihre Färbung deutlich vom andern Gewebe abhebt. Im allgemeinen sind die Septaldrüsen innerhalb einer Familie von derselben Gestalt und Proportion, so dass es bei der Beschreibung derselben genügen wird, an einer Species diese Verhältnisse für die ganze Familie klar zu legen. Innen ist die Septaldrüse mit Nektar angefüllt. Damit derselbe den bestäubenden Insekten zugänglich gemacht wird, führt ein schmaler Canal zum Blütenboden, und je nachdem der Fruchtknoten oberständig, halbhunterständig oder unterständig ist, haben wir auch 3 besondere Arten von Ausmündung der Septaldrüsen. Die oben angeführten 8 Familien können daher hiernach in 3 Gruppen zusammengestellt werden und zwar:

1. Fruchtknoten oberständig: *Liliaceae*,
2. Fruchtknoten halbhunterständig: *Bromeliaceae* zum grössten Teil,
3. Fruchtknoten unterständig: *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Haemodoraceae*, *Musaceae*, *Zingiberaceae* und *Marantaceae*.

Da nun in dieser Zusammenstellung eine Betrachtung der Septaldrüsen einfacher und übersichtlicher wird, und da sich hierbei den Familien die specielleren Angaben über die Verbreitung zweckmässig anschliessen lassen, so halte ich es für geboten, die einzelnen Familien in der eben angegebenen Reihenfolge und nach den vorliegenden Gesichtspunkten jetzt zu besprechen. Es werden erst die Gattungen angegeben werden, in denen ich Septaldrüsen vorfand resp. wo dieselben nach meinen Beobachtungen fehlen, und dann sollen, um eine jedesmalige, längere Beschreibung der Drüsen zu ersparen, die übrigen Verhältnisse an den Bildern einer Art angedeutet werden. Betreffs der Zeichnungen glaubte ich es sowol in diesem Teile als auch in dem folgenden — über die Entstehung der Septaldrüsen — bei schematischen Bildern bewenden lassen zu können; denn erstens kommt es in dieser morphologisch-physiologischen Abhandlung gar nicht auf die Wiedergabe der einzelnen Zellindividuen an, und dann geben derartige Zeichnungen im vorliegenden Falle eine bessere Anschauung als die mikroskopischen Bilder.

Betrachten wir nun 1. die *Liliaceae*. Die Verbreitung der Septaldrüsen erstreckt sich hauptsächlich auf die Gruppen der *Iliaceae* und *Smilacaceae*. Ich fand die Drüsen bei:

a. *Liliaceae*: *Adamsia* Willd. (*scilloides*), *Agapanthus* l'Hérit. (*praecox*, *umbellatus*), *Albuca* L. (*major*), *Allium* L. (*Moly*, *triquetrum*, *Cepa*, *victoriale*, *odorum*, *nigrum*, *Schoenoprasum*, *Porrum*, *rotundum*), *Alöe* Trn. (*ciliaris*, *glauca*, *lineata*, *flavescens*, *spinulosa*, *subtuberculata*, *nigricans*), *Anthericum* L. (*Liliago*, *graminifolium*, *ramosum*), *Asparagus* L. (*officinalis*, *scaber*, *tenuifolius*, *amarus*), *Asphodelus* L. (*albus*, *Villarsi*, *luteus*, *ramosus*), *Bowiea* Haw. (*volubilis*), *Camassia* Lindl. (*Fraseri*, *esculenta*), *Scilla* L. (*cornua*, *patula*, *campanulata*, *sibirica*, *amoena*, *peruviana*, *gallica*, *auctumnalis*), *Dracaena* Vaudell. (*fragans*), *Drimia* Jacq. (?), *Echeandia* Ortega. (*tenuiflora*, *eleutherandia*), *Eucomis* l'Hérit. (*punctata*), *Funkia* Spr. (*subcordata*, *ovata*, *Sieboldii*), *Gasteria* Duval (*verrucosa*, *parvipunctata*, *subnigricans*, *grandipunctata*), *Hosta* Tratt. (*caerulea*), *Hyacinthus* L. (*orientalis*, *candicans*, *serotinus*), *Kniphofia* Mnch. (*triangularis*, *Leichtlini*, *Uvaria*), *Lachenalia* Jacq. (*luteola*), *Lilium* Lk. (*paradisica*), *Muscari* Trn. (*botryoides*, *comosum*), *Myogalum* Lk. (*Bouchéanum*), *Nectaroscordum* Lindl. (*Bulgaricum*, *Siculum*), *Ornithogalum* Lk. (*nutans*, *lanceolatum*, *nanum*, *Kotschyianum*, *sulphureum*, *latifolium*, *arbonense*, *pyrenaicum*), *Phalangium* Juss. (*Nepalense*), *Tulbaghia* L. (*acutiloba*), *Urginea* Steinh. (?), *Yucca* L. (*pubercula*, *gloriosa*);

b. *Smilacaceae*: *Majanthemum* Mch. (*umbellatum*, *bifolium*), *Polygonatum* Trn. (*latifolium*, *roseum*, *vulgare*, *multiflorum*, *ambiguum*, *officinale*), *Smilacina* Desf. (*racemosa*).

Die Drüsen fehlen bei:

c. *Melanthieae*: *Bulbocodium* L. (*vernum*), *Colchicum* Trn. (*auctumnale*), *Veratrum* Trn. (*album*, *nigrum*), *Zygadenus* Rich. (*glaucus*).

Ferner fehlen sie bei *Fritillaria* L. (*imperialis*, *latifolia*, *Meleagris*), *Hemerocallis* L. (*flava*, *fulva*, *graminea*, *Dumortieri*, *Sinensis*), *Lilium* L. (*candidum*, *Martagon*, *bulbiferum*, *Szovitzianum*) aus der Gruppe der *Lilieae*, und *Convallaria* L. (*majalis*) und *Smilax* Trn. (*herbacea*) aus der Gruppe der *Smilacaceae*. Es ist eigentümlich, dass bei diesen eben angeführten Gattungen der beiden ersteren Gruppen die Septaldrüsen fehlen, während doch die am nächsten stehenden Genera damit versehen sind. Indessen hat *Fritillaria* L. am Grunde der Perigonblätter ein Grübchen als Nektarium und ebenso zeigen *Hemerocallis* L. und *Lilium* L. überall Saftmale daselbst, so dass sich andernteils das auffallende Fehlen der Septaldrüsen in diesen Hauptgattungen der *Lilieae* hierdurch erklärt. Die Gestalt der Septaldrüsen, der Ausmündungscanal derselben, ihre Grösse in Bezug auf den Fruchtknoten und ihre Ausmündung stimmen bis auf die *Allium*-Arten in den angeführten Gattungen überein. Die beigegebenen Figuren 1—3 von *Polygonatum multiflorum* All. können daher diese Verhältnisse für die ganze Familie veranschaulichen. Fig. 1: Querschnitt durch den mittleren Teil des Fruchtknotens, wo die Septaldrüsen den grössten Durchmesser besitzen. Fig. 2: Querschnitt durch den oberen Teil des Fruchtknotens, wo sich der Ausmündungscanal der Septaldrüsen befindet; die Drüsen gehen in die äusseren Furchen, die ebenfalls Nektar absondern, über. Fig. 3: Drüse mit Canal im Radialschnitt. Die Drüse vorongt sich nach oben zu einem schmalen Canal; der in derselben gebildete Nektar tritt durch den Canal aus, läuft in den Aussenfurchen hinunter und sammelt sich in dem von den Perigonblättern und Fruchtknoten gebildeten Blütenboden. Fig. 4, auf *Allium rotundum* L. bezüglich, zeigt im Radialschnitt die hiervon verschiedene Gestalt und Lage der Septaldrüsen der *Allium*-Arten; auch hier sind die Aussenfurchen erst von der Stelle an Nektarien, wo die Drüse von innen ausmündet.

2. *Bromeliaceae*, Fruchtknoten zum grösseren Teil halbunterständig, sonst unterständig. Meine Untersuchungen er-

strecken sich hier auf: *Acanthostachyum* Link et Otto (*strobilacea*), *Aechmea* R. et Pav. (*glomerata*), *Billbergia* Thunberg (*iridiflora*, *pyramidalis*, *horrida*, *laevis*, *Croyana*, *vittata*), *Cryptanthus* Kl. (*undulatus*), *Dyckia* Schult. fil. (*remotiflora*), *Hoplophytum* Morr. (*nudicaule*), *Lamprococcus* Beer. (*miniatus discolor*), *Macrochordium* De Vr. (*melananthus*), *Nidularium* Lemaire (*purpureum*, *Scheremetieffi*), *Pepinia* Brongn. (*punicea*), *Pitcairnia* LHérit. (*xanthocalyx*, *flavescens inodora*), *Vriesia* Lindl. (*guttata*, *brachystachys*).

Ich habe in allen diesen Arten Septaldrüsen gefunden, und liegt die Vermutung nahe, dass die Verbreitung derselben hier eine allgemeine ist. Die Septaldrüsen der *Bromeliaceae* unterscheiden sich in Gestalt und Ausdehnung wesentlich von denen der *Liliaceae*; erstens verlaufen sie in zickzackförmigen, verzweigten Windungen, sodann hat nicht jedes Septum eine besondere Drüse, sondern alle drei gehen in der Mitte in einander über, und schliesslich sind, da der Fruchtknoten durch diese Einrichtung an Festigkeit verliert und ein Zusammendrücken der Drüsen leicht vorkommen könnte, dieselben auf beiden Seiten mit dichten Gruppen von Schutzzellen umgeben. Ferner sind die Septaldrüsen beim halbunterständigen Fruchtknoten nur in der unteren Hälfte desselben bis zum Blütenboden vorhanden, oberhalb des letzteren verschwindet das Sekretionsgewebe, und was die Ausmündung hier anbetrifft, so fehlt ein Canal gänzlich, die Drüsen gehen vielmehr in ihrer ganzen Ausdehnung direkt in den Blütenboden über. Die Figuren 5 und 6 von *Pitcairnia xanthocalyx* erläutern dies. 5: Drüsen im Querschnitt in der unteren Hälfte des Fruchtknotens; 6: Ausmündung der Drüse in den Blütenboden; Querschnitt in der Mitte des Fruchtknotens. Da, wie Fig. 5 zeigt, die Drüsen im Querschnitt keine gerade Linie darstellen, so lässt sich von denselben auch keine Flächenansicht im Radialschnitt geben. Die Septaldrüsen der Gattungen: *Acanthostachyum*, *Billbergia*, *Lamprococcus* und *Nidularium* mit unterständigem Fruchtknoten weichen von den eben beschriebenen ab; da sie indes mit denen der *Musaceae* vollständig übereinstimmen, so werden dieselben, um Wiederholungen in der Beschreibung zu vermeiden, dort mitbesprochen werden.

Dritte Gruppe: Familien mit unterständigem Fruchtknoten, nämlich *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Haemodoraceae*, *Musaceae*, *Zingiberaceae* und *Marantaceae*. Da die Septaldrüsen hier unter dem Blütenboden liegen, so führt der Canal in die Höhe. Betreffs der Ausmün-

dung dieses Canals habe ich 2 Fälle beobachtet; entweder steigt der Canal eine Strecke in dem Griffel in die Höhe und läßt dann durch einen Spalt in demselben von oben das Sekret ausfließen, wie dies bei den *Iridaceae* und *Agaveae*, einer Gruppe der *Amaryllidaceae*, geschieht; oder er verbindet, ohne die Gewebe des Griffels zu berühren, die Drüse direkt mit der Basis des Blütenbodens, so bei den noch übrigen Gruppen der *Amaryllidaceae* und bei den *Haemodoraceae*, *Musaceae*, *Zingiberaceae* und *Marantaceae*. Betrachten wir nun die:

3. *Iridaceae*. Die Verbreitung der Septaldrüsen scheint sich hier nur auf die Minderzahl der Gattungen zu erstrecken; denn während ich bei *Anisanthus* Sweet. (*bicolor*), *Crocus* Trn. (*vernus*, *luteus*), *Gladiolus* Trn. (*imbricatus*, *tenuis*, *neglectus*, *commutatus*, *Saundersi*, *communis*, *paluster*), *Ixia* L. (*amalyntica*), *Montbretia* DC. (*Pottsii*) und *Tritonia* Ker. (*aurea*) das Vorhandensein derselben feststellen konnte, fehlen dieselben bei: *Aristaea* Soland. (*pusilla*), *Diels* Salisb. (*bicolor*), *Iris* L. (*florentina*, *chamaeiris*, *germanica*, *graminea*, *hybrida*, *odoratissima*, *pallida*, *pumila*, *sibirica*, *spuria*, *pseudacorus*), *Libertia* Spr. (*formosa*), *Pardanthus* Ker. (*dichotoma*), *Sisyrinchium* L. (*striatum*, *anceps*, *Bermudianum*) und *Vieusseuxia* Roche (*iridioides*). Die Drüsen, die an Gestalt denen der *Liliaceae* gleich sind, nehmen nur etwa den halben Radialdurchmesser des Septums ein und liegen mehr nach der Mitte des Fruchtknotens zu. Der Nektarerguss geschieht, indem der Nektar den Canal im Griffel in die Höhe steigt und dann an letzteren in den Blütenboden hinunterfließt. Die Bilder 7—10 von *Gladiolus neglectus* zeigen: Fig. 7: die Septaldrüse in ihrer ganzen Gestalt und Ausdehnung im Radialschnitt mit Canal und Ausmündung, Fig. 8: die Drüse im Querschnitt an ihrer breitesten Stelle, Fig. 9 und 10: Drüsen-Canäle und Ausmündungsstellen im Querschnitt.

4. *Amaryllidaceae*. Septaldrüsen kommen vor bei: *Alstroemeria* L. (*versicolor*), *Amaryllis* L. (*longifolia*, *cinnamomea*), *Beschorneria* Kunth. (*decosteriana*), *Bravoa* Llav. et Lex. (*gemini-flora*), *Clitanthus* Herb. (*luteus*), *Clivia* Lindl. (*nobilis*, *miniata*), *Crinum* L. (*asiaticum*, *Moorei*, *crassifolium*, *capense*), *Cuculigo* Gärtner. (*recurvata*), *Griffinia* Ker. (*Blumenavia*), *Habranthus* Herb. (*bifidus*), *Haemanthus* L. (*tenuiflorus*), *Himantophyllum* Spr. (*cyrtanthiflorum*), *Hymenocallis* Herb. (*caribaea*), *Ismene* Herb. (*Amanzas*, *undulata*), *Narcissus* L. (*colorus*, *triandrus*, *poëticus*, *Tazetta*, *pseudonarcissus*), *Pancreatum* L. (*illyricum*), *Sprekelia* Heist. (*glauca*), *Vallota* Herb.

(*purpurea*) und *Zephyranthes* Herb. (*candida*); sie fehlen bei: *Galanthus* L. (*nivalis*), *Hypoxis* L. (*stellipilis*, *Krebsii*, *microperma*) und *Leucojum* L. (*vernum*, *aestivum*). — Wie schon erwähnt, sind die Ausmündungscanäle der *Agaveae* (*Agave* L.: *Sartori*, *uncinata*, *yuccaefolia*) denen der *Iridaceae* gleich; im übrigen stimmen die Septaldrüsen dieser Gruppe mit denen der eben genannten *Narcisseae* und *Amarylleae* vollständig überein. Betreffs der schon angegebenen Ausmündung der Drüsen dieser beiden Gruppen sowie der Gestalt und Ausdehnung derselben vergleiche man Figur 11 bis 13 von *Crinum asiaticum*. Figur 11: Drüse im Querschnitt mitten durch den Fruchtknoten. Dieselbe nimmt den grössten Teil des Septums ein und ist teils gerade, teils gewunden. Zu beiden Seiten der Drüse sind kleinere Häufchen von mechanischen Zellen in einem nach aussen gewölbten Bogen zum Schutz gegen etwaiges Zusammengedrücktwerden des Drüsenspaltes angelegt. Figur 12: Die Canäle münden in dem Blütenboden aus; Querschnitt durch den Fruchtknoten an der Basis des Griffels; gilt zugleich für sämtliche noch folgende Familien. Figur 13: Septaldrüse, Canal und Ausmündung im Radialschnitt.

5. *Haemodoraceae*. Als Material von dieser weniger bekannten, ausländischen Familie lagen vor: *Anigosanthes* Labill. (*flavida*, *Manglesii*), *Wachendorfia* Burm. (*thyrsiflora*) und *Ophiopogon* Ait. (*Saburani*). — Sämtliche angeführte Species haben Septaldrüsen. Dieselben unterscheiden sich von denen der *Amaryllidaceae* insofern, als sie, wie Figur 14 von *Anigosanthes flavida* im Querschnitt durch die Drüse an ihrer breitesten Stelle zeigt, einen kleineren Teil des Septums einnehmen; auch fehlen die dort erwähnten Schutzzellengruppen. Dieselben sind allerdings hier nicht vonnöten; denn, da der Drüsenspalt in seiner Breite und Länge nur einen unbedeutenden Teil des Septums einnimmt und da ferner die Drüse schon durch ihre Lage geschützt ist, so ist die Gefahr, dass ein Zusammendrücken des sehr schmalen Spaltes vorkommen könnte, wol ausgeschlossen.

6. *Musaceae*. Septaldrüsen fanden sich bei: *Musa* Trn. (*Ensete*, *rosacea*), *Heliconia* L. (*biflora*, *metallica*, *Bihai*), und *Strelitzia* Banks (*ovata*, *reginae*). Da die Familie der *Musaceae* nur noch einige Nebengattungen umfasst, so lässt sich nach dem Vorkommen der Drüsen in den eben angeführten Hauptgattungen annehmen, dass die Verbreitung der Septaldrüsen hier allgemein ist. Dieselben sind zickzackförmig ge-

wunden und in der Mitte des Fruchtknotens vereinigt; erst nach oben, wo sich die Fächer schliessen, treten die Teile auseinander und bilden 3 einzelne Drüsen, von denen jede in einen schmalen Canal übergeht. Dieser mündet wie bei den *Amaryllidaceae* in dem Blütenboden. Die gleiche Beschreibung trifft auch für die *Bromeliaceae*-Gattungen mit unterständigem Fruchtknoten zu. Figur 15 stellt die Drüse im unteren Teile des Fruchtknotens von *Heliconia biflora* dar, während Figur 16 und 17 die beiden Stadien der ungewöhnlich entwickelten Drüsen der Gattung *Musa* Trn. (*Ensete* und *rosacea*) zeigen.

7. *Zingiberaceae*. Septaldrüsen kommen vereinzelt vor. Ich fand dieselben nur bei *Costus* L. (*C. Malortieanus* Wendl.). Die Gattungen *Alpinia* L., *Amomum* L., *Globba* L., *Hedychium* König und *Renealmia* L. zeigten dagegen ein sehr starkes Gefässbündel auf dem Septum, ungefähr von der Grösse einer Drüse. Figur 18 stellt ein solches von *Amomum Danielli* Hooker im Querschnitt durch die Mitte des Fruchtknotens dar, Figur 19 die Septaldrüsen von *Costus Malortieanus* Wendl. Dieselben haben die gleiche Ausdehnung wie bei *Musa Ensete*; betreffs ihrer Ausmündung vergleiche man Figur 12 von *Crinum asiaticum*.

8. *Marantaceae*. Das Vorkommen der Septaldrüsen erstreckt sich, soweit ich beobachten konnte, auf *Canna* L. (*glauca*, *gigantea*, *indica*, *sulphurea*, *citrina*, *straminea*, *Selloi*, *immaculata*, *affinis*, *coccinea*, *spectabilis*, *Warscewiczii*, *aurantiaca*), *Calathea* G. Meyer (*violacea*, *Prieuriana*, *Warscewiczii*, *Baraquiniana*, *nigrocostata*), *Maranta* Plum. (*bicolor*, *Massangeana*), *Marantopsis* Körn. (*lutea*), *Thalia* L. (*dealbata*) und *Stromanthe* Sond. (*sanguinea*). Da die angeführten Gattungen die Hauptgattungen dieser Familie sind, so scheinen die Septaldrüsen hiernach in den *Marantaceae* allgemein verbreitet zu sein. Die Drüsen stellen hier im Gegensatz zu denen der beiden vorhergehenden Familien dieser Reihe drei einzelne, kleinere Spalten dar, deren Form denen der *Iridaceae* und *Haemodoraceae* gleichkommt. Insofern unterscheiden sie sich jedoch von den Septaldrüsen sämtlicher andern Familien, als diejenigen Sekretionszellen, die den Nektar direkt in die Drüse austreten lassen, von langgestreckter, papillenartiger Form sind. Da nun diese Zellen, die sich nur bei starker Vergrösserung und an ganz dünnen Schnitten als solche erkennen lassen, in der Mitte der Drüse teils zusammenstossen, teils abwechselnd in einander übergreifen, so erscheinen in Folge dessen die Drüsen meist geschlossen und wie durch ein

dünnes Häutchen verwachsen. In Wirklichkeit aber lässt sich in der Mitte zwischen jenen Zellen ein schmaler Spalt verfolgen; auch treten, wenn die Sekretion ihren Höhepunkt erreicht, jedenfalls durch den Druck des ausgeschiedenen Nektars die Wände der Drüse weiter auseinander, so dass man dann auch mit unbewaffnetem Auge deutlich jenen Spalt erkennen kann. Ringsherum ist wie bei den *Amaryllidaceae* der Drüsen-spalt mit dichten Gruppen von Schutzzellen umgeben. Die Ausmündung erfolgt, wie schon a. a. O. angegeben, direkt in dem Blütenboden — man vergleiche Figur 12 und 13 von *Criminum asiaticum* —; aber die Ausmündungscanäle sind zum Teil von so geringer Oeffnung, dass sie nur mit den stärkeren Vergrößerungen zu sehen sind, und andernteils verlaufen sie meistens in den Gefässbündeln des oberen, geschlossenen Teiles des Fruchtknotens, so dass ihr Auffinden hierdurch bedeutend erschwert wird. Figur 20 zeigt die Septaldrüsen an ihren breitesten Stellen im Querschnitt mitten durch den Fruchtknoten und Figur 21 stellt einen Teil der oben besprochenen Sekretionszellen dar; beide Bilder sind Schnitten an *Canna straminea* entnommen.

## B. Entstehung der Septaldrüsen.

Resultat: Die Septaldrüsen entstehen durch teilweise Nichtverwachsung der Fruchtblätter in den Septen.

Bei dem Versuche nachzuweisen, wie Drüsen als Hohlräume inmitten des sonst dichten und verwachsenen Septengewebes entstehen konnten, ergab sich zunächst, dass die Septaldrüsen schon bei ziemlich jungen Stadien, z. B. wo sich erst Narben und Antheren bilden, vorhanden sind und zwar ohne zu secretiren. Dieser Umstand schloss von vornherein aus, dass die Drüsen auf lysigenem Wege durch Auflösung und Verschleimung von Zellen entstanden wären, führte aber zugleich darauf, dass dieselben schon bei der Entstehung des Fruchtknotens mitangelegt werden müssten. In der Tat bestätigten diesen Schluss diesbezügliche Untersuchungen an den allerjüngsten Entwicklungsstadien des Fruchtknotens und liessen die Entstehung der Drüsen in der oben angegebenen Weise erkennen. Von den verschiedenen Entwicklungsstadien, die die Drüse bis zu ihrer

Vollendung durchläuft, sind zum Beweise des obigen Resultates folgende vier möglichst verschieden ausgewählt: Figur 22—24 von *Alöe flavescens* und Figur 1 von *Polygonatum multiflorum*; die Entstehung der Drüsen soll an denselben jetzt erläutert werden als Typus für die Familie der *Liliaceae*.

Stadium I, Figur 22. Betrachtet man den Fruchtknoten in seiner jüngsten Anlage, so sind die drei Fruchtblätter desselben von dem Augenblick an, wo sie sich als wulstartige Höcker aus dem Zellenkomplex, der die Blüte bildet, herausheben, am äusseren Rande verwachsen; oben und in der Mitte ist der Fruchtknoten noch offen.

Stadium II, Figur 23. Je mehr sich dann die Carpelle entwickeln und nach oben zusammenwölben, desto mehr treffen sie innen im Fruchtknoten zusammen. Eine Fortsetzung der Verwachsung an den Seiten vom äusseren Rande nach der Mitte des Fruchtknotens zu findet jedoch nicht statt; die Seiten der Fruchtblätter legen sich lose an einander und lassen einen schmalen Spalt *c* zwischen sich. Der Zusammenhang der Fruchtblätter liegt also bis jetzt nur in der Verwachsung am äusseren Rande von dem Umfange, wie ihn Stadium I angibt.

Stadium III, Figur 24. Im weiteren Verlauf der Entwicklung beginnen die Carpelle in der Mitte des Fruchtknotens zu verwachsen; in den Septen tritt jetzt eine Verwachsung ein von der Mitte des Fruchtknotens nach dem äusseren Rande zu, also in einer Richtung, die der Verwachsungsrichtung der Fruchtblätter im Stadium I entgegengesetzt ist. Der im Stadium II angezeigte Spalt *c* ist also im Begriff zuzuwachsen. Diese Verwachsung nun in den Septen von der Mitte des Fruchtknotens nach dem äusseren Rande zu hört jedoch plötzlich auf, noch ehe sie den Endpunkt der Verwachsung vom äusseren Rande nach der Mitte zu erreicht hat; es bleibt somit auf den Septen der Spalt *c* als schmaler Hohlraum übrig, und dieser ist der Spalt der Septaldrüse. Die daran grenzenden Zelllagen nehmen dann den Charakter und das Aussehen eines Nektargewebes an, d. h. die einzelnen Zellen werden kleiner, ihr Inhalt verdichtet sich und wird dunkler gefärbt, und sie beginnen Nektar in diesen Spalt auszuschleiden. Verfolgt man hier die offene Zickzacklinie des Drüsenspaltes bis zur Mitte des Fruchtknotens, so bemerkt man auf dem verwachsenen Teile des Septums eine ebensolche Linie; dieselbe stellt die Verwachsungsnaht der Fruchtblätter dar und wird gekennzeichnet

durch 2 Reihen grösserer, viereckiger Zellen, von denen die einzelnen Fruchtblätter ringsum umgeben sind.

Stadium IV, Figur 1. Der Fruchtknoten ist fertig gebildet, die Blüte hat sich geöffnet und ist bestäubungsfähig. In den Septen zeigt sich an Stelle des Spaltes c im Stadium II und III die Septaldrüse im vollendeten Zustande. Das Sekretionsgewebe ist ausgebildet, die Verwachsungsnahte der Carpelle sind verschwunden, in der Mitte des Fruchtknotens befindet sich homogenes Parenchym und der Nektarerguss findet in reichlichem Maasse statt.

Die Septaldrüsen sind also entstanden durch teilweise Nichtverwachsung der Fruchtblätter in den Septen oder umschrieben: dadurch, dass die Fruchtblätter bei ihrer Verwachsung in den Septen einen schmalen Spalt zwischen sich offen lassen.

Dieselbe Entstehungsweise nun lässt sich an sämtlichen oben angeführten Gattungen und Spezies der *Liliaceae* beobachten. Wenden wir uns nun zu den anderen Familien. Wie bei dem I. Teile über die Verbreitung zu ersehen ist, haben ausser den *Liliaceae* auch die Gattungen der *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Haemodoraceae* und *Marantaceae* drei einzelne Septaldrüsen, d. h. in jedem Septum eine besondere Drüse — man vergleiche die Figuren 8, 11, 14 und 20 —, während bei den *Bromeliaceae* sowol mit halbunterständigem wie mit unterständigem Fruchtknoten, ferner bei den *Musaceae* und *Zingiberaceae* die Drüsenpalten in der Mitte des Fruchtknotens in einander übergehen, man vergleiche die Figuren 5, 15 und 18. Hiernach müssen zum Nachweis der Entstehung der Drüsen die 8 Familien in 2 Gruppen, wie eben angegeben, zusammengestellt werden. Von den *Zingiberaceae* fehlte mir zwar das zum Studium der Entwicklungsgeschichte notwendige Material; die Wahrscheinlichkeit jedoch, dass die Drüsen hier ebenso entstehen, wie bei den *Musaceae* etc., ist nach alledem, was sowol die Gattungen dieser Familie als ihre Drüsen mit denen der anderen *Scitamineae* gemein haben, sehr gross. Von den Septaldrüsen der *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Haemodoraceae* und *Marantaceae* lassen sich genau dieselben vier Entwicklungsstadien geben wie von den *Liliaceae*; ihre Entstehungsweise ist somit als durch teilweise Nichtverwachsung der Carpelle in den Septen nachgewiesen. Bei den *Bromeliaceae* und *Musaceae* der anderen Gruppe sind Stadium I und II gleichfalls dieselben, die Fruchtblätter assen also bei ihrem Zusammenwölben nach der Mitte des

Fruchtknotens zu auf jedem Septum einen schmalen Spalt zwischen sich; anstatt dass aber hier im ferneren Verlauf der Entwicklung die Fruchtblätter auch in der Mitte des Fruchtknotens zusammenwachsen, wie dies bei den eben angegebenen fünf Familien geschieht, unterbleibt hier diese Verwachsung — man vergleiche als Stadium III für die Drüsen dieser Gruppe Figur 25 von *Pilcainria xanthocalyx* — und der Spalt bleibt bis zur Mitte, wo die Drüsenspalten der drei Septen zusammenreffen, einfach offen. Oben gegen das Ende des Fruchtknotens, wo sich die Fächer geschlossen haben, tritt dann die Verwachsung in der Mitte wieder ein. Es erklärt sich hieraus, dass diese in der Mitte vereinigten Drüsen zum Teil — bei den *Musaceae* — nachher in drei einzelne Septaldrüsen übergehen, und dass ebendieselben doch drei einzelne Ausmündungscanäle haben. Stadium IV hierbei zeigt ebenfalls, wie die Figuren 5, 15 und 18 angeben, die fertige Septaldrüse an Stelle dieser vereinigten Spalten. Die Septaldrüsen entstehen also hier auch durch teilweise Nichtverwachsung der Fruchtblätter in den Septen, nur mit dem Unterschiede, dass eben diese Nichtverwachsung hier einfacher zu Stande kommt, als bei den Familien der ersteren Gruppe.

Das zu Anfang dieses II. Teiles über die Entstehung der Septaldrüsen vorausgeschickte Resultat ist also hiermit bewiesen.

Bevor wir nun zur Entstehung der Ausmündungscanäle der Septaldrüsen übergehen, bleibt noch zu erklären, wie bei den *Bromeliaceae*, *Musaceae* und *Zingiberaceae* aus den geraden Spalten im Stadium II die Windungen und Abzweigungen der Drüsen entstanden sind.

Wie schon im I. Teil bei den *Bromeliaceae* bemerkt wurde, sind, um den Septen mehr Festigkeit zu verleihen, und um die Drüsen vor dem Zusammendrücken zu bewahren, letztere ringsherum mit dichten Gruppen von Schutzzellen umgeben. Achtet man nun genauer auf die Lage und Anlage derselben, so ergibt sich, dass sie über den Spalt gesehen, meist schräg einander gegenüber liegen. Um eine jede dieser umfangreicheren Gruppen windet sich der Spalt herum und schlängelt sich so gewissermassen zwischen den einzelnen Complexen hindurch. Ferner ergibt die Untersuchung, dass, solange die Gruppen noch nicht angelegt sind, die Drüsen auch nicht gewunden sind, und dass immer da, wo eine grössere Gruppe angelegt wird, die Drüse beginnt, einen Bogen zu machen. Es lässt

sich demnach, wenn man auf ein jüngeres Stadium, wo die einzelnen Partien noch zarter sind, zurückgeht, leicht einsehen, dass durch die Anlage einer grösseren Partie derartiger mechanischer Zellen die dünnwandigen und nachgibigeren Zellen des Septenparenchyms aus dem Wege gedrängt werden, zumal wenn ein Spalt im Gewebe demselben einen grossen Teil der Widerstandsfähigkeit raubt, und der nötige Gegendruck durch Anlage eines ebensolchen Teiles auf der anderen Seite des Spaltes nicht vorhanden ist. Durch späteres Auftreten solcher mechanischer Zellgruppen zwischen den bereits angelegten kann zwar bei der fertigen Drüse die angegebene Ordnung der ursprünglichen Anlage verwischt werden, bei jüngeren Stadien jedoch ist dieselbe fast immer zu erkennen, und somit zu ersehen, dass die Windungen hierdurch veranlasst werden. Ferner können Windungen der Drüsen auch dadurch hervorgerufen werden, dass, wie dies bei einigen *Amaryllidaceae* geschieht, das ganze Septum durch den Druck der Ovula nach verschiedenen Richtungen ausgebuchtet wird — siehe Figur 11 von *Crinum asiaticum* — und die Drüse somit gezwungen ist, ihre Richtung mitzuverändern.

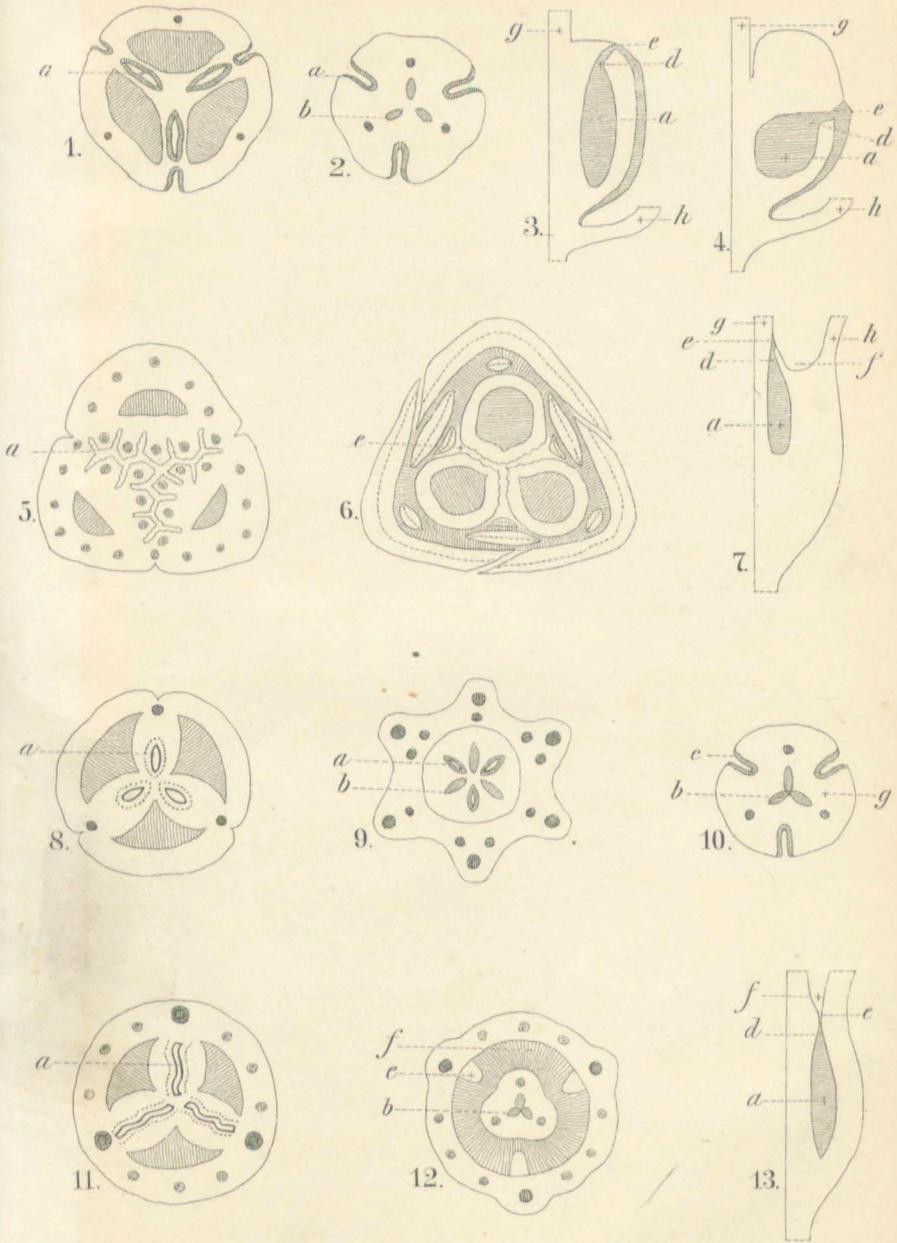
Zusammen mit diesen Windungen nun finden wir ebenfalls bei den Septaldrüsen der *Bromeliaceae*, *Musaceae* und *Zingiberaceae* eine vielfache Verzweigung des Drüsenspaltes durch eine oft bedeutende Anzahl verschieden gestalteter, grösserer und kleiner Nebendrüsen. Diese gehen von dem eigentlichen Septaldrüsenspalt aus, sind ihrer Beschaffenheit nach von demselben nicht unterschieden, und sind ebenfalls teils gerade, teils gewunden und zum Teil mit Schutzzellen umgeben; letztere verlassen hier aber weniger die eben angedeuteten Windungen; sondern entspringen diese wol anderen Ursachen, auch sind dieselben nicht Windungen von der Art der oben beschriebenen. Die Nebendrüsen nehmen ebenfalls den ausgeschiedenen Nektar auf, befördern ihn aber nicht direkt nach aussen, sondern lassen ihn in den Spalt der Hauptdrüse gelangen. Was die Entstehung dieser Seitencanäle anbetrifft, so zweigen sie sich meistens von den äusseren Punkten der Windungen ab und zwar erst dann, wenn das Nektargewebe der Septaldrüse bereits fertig ist und Nektar ausscheidet. Die Notwendigkeit der Seitencanäle ergibt sich daraus, dass das Nektargewebe in solchen Fällen das ganze Septum überwuchert, und dass der in den Zellen der hinteren Schichten reichlich vorhandene

Nektar sich einen bequemen Weg zum Drüsenspalt bahnt; durch Spannungen des Zellinhaltes runden sich die einzelnen Zellen ab und treten da, wo diese Spannungen am grössten sind, auseinander, das Nektargewebe reisst also einfach ein. Die dem so entstandenen Riss zunächst liegenden Zellen nehmen die viereckige Form der Austrittszellen an und die neuen Spalten bilden dann Zufuhrkanäle zur Hauptdrüse. Es unterscheiden sich dieselben nur durch ihre schmälere Oeffnungen von dem durch Nichtverwachsung entstandenen Haupt-Spalt; aber trotz aller Windungen und Nebenspalten lässt sich letzterer immer genau verfolgen. Mehr nach oben, wo das Sekretionsgewebe sich nur auf die umliegenden Zellschichten des Hauptspaltes zu beschränken beginnt, hören natürlich die Seitenspalten allmählich auf. — Auf diese Weise erklären sich die verschiedenen Formen der Septaldrüsen der *Bromeliaceae*. Bei den *Zingiberaceae* ist der Hauptspalt zwar nicht gewunden, dagegen finden sich in dem oberen, geschlossenen Teile des Fruchtknotens, wo das Nektargewebe im Querschnitt die ganze Oberfläche einnimmt, zallose solcher Seitenspalten, und von so unregelmässiger und vielfach verschlungener Gestalt, dass sich ihre Entstehung gar nicht anders erklären lassen könnte. Bei einigen Arten der *Musaceae*, besonders bei *Musa Ensete*, wo durch Zerreiſung des Nektargewebes förmliche Nebendrüsen entstanden sind, bilden sich ausserdem noch kleinere Seitenspalten dadurch, dass das Sekretionsgewebe in den hier sehr breiten Spalt der Haupt- und auch der Nebendrüsen stellenweis hineinwuchert; die Stellen, die übrig bleiben, wo also kein Nektargewebe hingewachsen ist, sind dann diese Seitenspalten. Diese beiden Fälle der Entstehung der Nebenspalten lassen sich jedoch nicht immer auseinander halten, da gewöhnlich alle beide dazu beitragen, der schon vielfach gewundenen Drüse ein möglichst unregelmässiges Aussehen zu geben. Immer aber lässt sich genau erkennen und verfolgen, welches die eigentliche Hauptdrüse ist, und immer auch lässt sich genau nachweisen, dass diese durch die eben angegebenen Arten erweiterte Drüse derselbe Spalt ist, der im Stadium II durch teilweise Nichtverwachsung der Fruchtblätter entstanden ist.

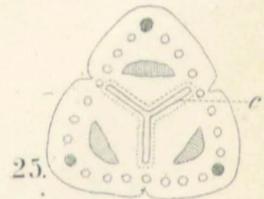
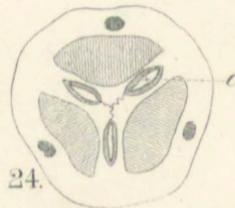
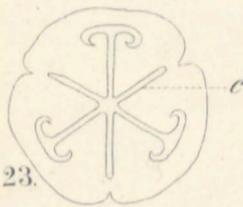
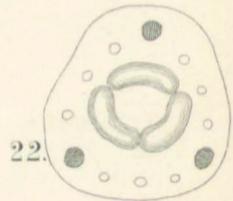
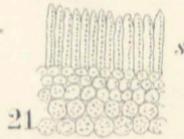
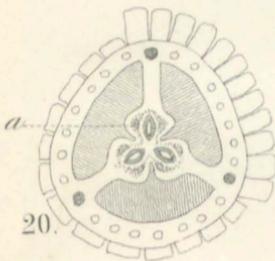
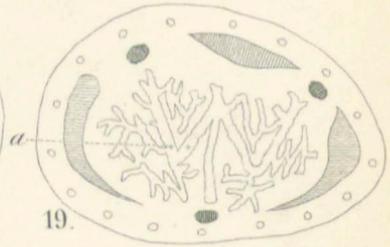
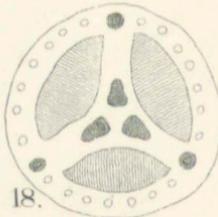
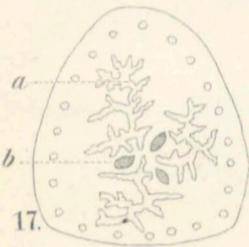
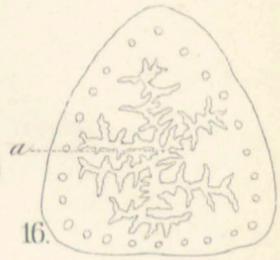
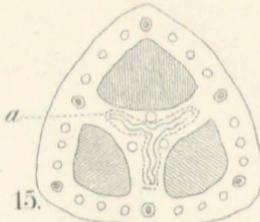
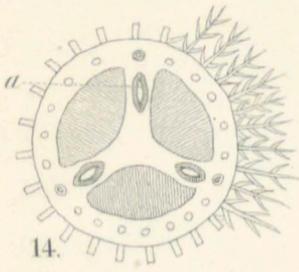
(Schluss folgt.)

---

Redacteur: Dr. Singer. Druck der F. Neubauer'schen Buchdruckerei (F. Huber) in Regensburg.



Gez. v. F. Oryzomania.



Gez. v. P. Griseb.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [67](#)

Autor(en)/Author(s): Grassmann P.

Artikel/Article: [Die Septaldrüsen. Ihre Verbreitung, Entstehung und Verrichtung 113-128](#)