Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 124: 31-42, Berlin 1991

Zur Biologie neophytischer Reynoutria-Arten in Mitteleuropa I. Über Floral- und Extrafloralnektarien

Herbert Sukopp und Bodo Schick

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit untersucht die Floral- und Extrafloralnektarien von *Reynoutria japonica* HOUTT. und *R. sachalinensis* (F. SCHMIDT PETROP.) NAKAI:

1. Die Floralnektarien sind Diskusnektarien vom Typ der Epithelnektarien.
2. Die Extrafloralnektarien sind Bildungen des Blattgrundes und befinden sich auf der Außenseite der Blattkissen. Es sind Trichomnektarien und Grubennektarien.
3. Die Nektartrichome sind dreischichtig - Basalzellen, Stielzellen, Drüsenzellen. Sie gleichen im Aufbau den Blatttrichomen.
4. Pflanzen in früher Entwicklung scheiden sehr viel Nektar über ihre Trichome ab.
5. Die Diskusnektarien werden als Bildungen sui generis verstanden. Die enge histologische Verwandtschaft zwischen den Blatt- und Drüsentrichomen wird diskutiert, und die Drüsenhaare als Verbesserung eines vorgegebenen Trichommusters verstanden.
6. *Reynoutria*-Arten schalten in zweifacher Weise Insekten in ihr Leben ein. In Jugendstadien schützen Ameisen vor phytophagen Insekten; im reproduktiven Stadium übernehmen Blumeninsekten den Pollentransport.

Summary

The floral and extrafloral nectaries of *Reynoutria japonica* HOUTT. and *R. sachalinensis* (F. SCHMIDT PETROP.) NAKAI were investigated:

1. The floral nectaries are discus nectaries of the epithelium type.
2. The extrafloral nectaries originate from the leaf bases and are located at the outsides of the leaf cushions. They are of the trichome type and of the pit type.
3. The trichomes of the extrafloral nectaries consist of three layers - basal cells, stalk cells, glandular cells. They are morphologically similar to the leaf trichomes.
4. Young plants secrete a lot of nectar from the trichomes of their extrafloral nectaries.
5. The discus nectaries are interpreted as organs sui generis. The close histological relationship between the leaf trichomes and the glandular trichomes is discussed. The glandular trichomes are interpreted as an improved form of an already existing trichome type.

6. *Reynoutria* species let insects play an important role in their life in a twofold way. Ants protect young plants from phytophagous insects; in the reproduction stage insects pollinate the flowers.

1. Einleitung

Der Japanische Staudenknöterich, *Reynoutria japonica* HOUTT. (synom. *Polygonum cuspidatum* SIEBOLD & ZUCC.), ist in Japan, Taiwan und Nordchina (OHWI 1965) beheimatet. Er wurde 1823 als Zier- und Viehfutterpflanze von Ostasien nach Europa gebracht (BAKKER & BOEVE 1985). Auf Empfehlung von SIEBOLD pflanzte man ihn in Deutschland in der Mitte der vierziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts vielfach an (ENGLER & PRANTL 1893, S. 29). Er verwilderte bald und breitete sich zuerst längs von Bach- und Flußtälern aus (z. B. KOSMALE in WEINERT 1985). Die weithin kriechenden Rhizome fördern eine rasche Vermehrung. Dort, wo *R. japonica* Fuß fassen kann, bilden sich innerhalb kürzester Zeit ausgedehnte Polykormone, die andere Pflanzen verdrängen und nur wenigen eine Überlebenschance einräumen. Hierin gleichen sich die Bestände in den Auen und jene auf Ruderalstandorten (SUKOPP & SUKOPP 1988).

Zur Biologie des Neophyten in Europa ist wenig bekannt. Es fehlen natürliche Schädlinge, die Bestände reduzieren könnten. Gelegentlich lassen sich Fraßspuren von Schnecken an jungen Blättern nachweisen. Uns liegen Blätter mit Fraßgängen von Minierraupen vor.

Die folgende Arbeit soll zur Klärung der Biologie der floralen und extrafloralen Nektarien des Japanischen Staudenknöterichs beitragen. Die Untersuchungen wurden auf *Reynoutria sachalinensis* (F. SCHMIDT PETROP.) NAKAI, einen in Nordjapan und Südsachalin beheimateten und mittlerweile ebenfalls in Mitteleuropa weit verbreiteten, hochwüchsigen Staudenknöterich, ausgedehnt.

2. Material und Methoden

2.1 Material

Reynoutria japonica HOUTT. wächst auf dem Gelände des Instituts für Ökologie der TU Berlin in Steglitz. Es ist ein Polykormon, der sich aus einer von R. Bornkamm 1974 von einem natürlichen Standort in Japan eingeführten Pflanze entwickelte. Pflanzen aus dem System des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem standen ebenfalls zur Verfügung.

Reynoutria sachalinensis (F. SCHMIDT PETROP.) NAKAI wird ebenfalls im System des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem kultiviert. Freilanduntersu-

chungen wurden an Pflanzen auf dem Gelände des Britzer Gartens Berlin durchgeführt.

2.2 Methoden

a) Die Nektarsekretion und der Ameisenbesuch wurden im Freiland untersucht und mit einer Spiegelreflexkamera dokumentiert.

b) Die Histologie der Nektarien wurde anhand von Mikrotomdauerpräparaten und Handschnitten untersucht. Das Pflanzenmaterial wurde in einem Alkohol-Formalin-Eisessig-Gemisch (AFE-Fixiergemisch, GERLACH 1984) fixiert, über eine Alkoholreihe entwässert und nach Behandlung mit Methylbenzoat und Benzol in Paraffin eingebettet. Geschnitten wurde mit einem Jung-Rotationsmikrotom, gefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, die Schnitte in Kunstharz eingeschlossen.

c) Zur Untersuchung standen ein Lichtmikroskop (Leitz Aristoplan) und eine Lupe (Wild M 420) zur Verfügung. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichentubus gefertigt.

3. Ergebnisse und Diskussion der anatomischen Untersuchungen

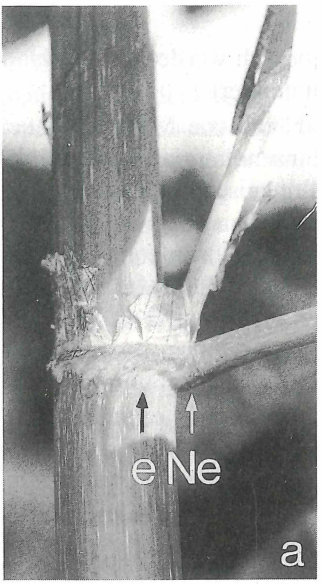
Reynoutria japonica und *Reynoutria sachalinensis* sind hohe und aufrecht stehende Pflanzen. Letztere soll bis zu 4 m aufragen. Die Blätter sind großflächig und stehen wechselständig. Im oberen Bereich tragen die Blätter Seitensprosse und im letzten Drittel reichblütige Blütenstände.

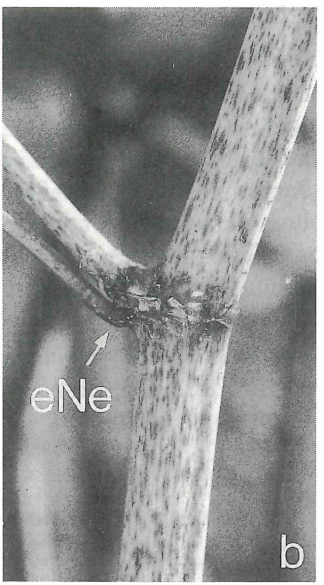
3.1 Floralnektarien

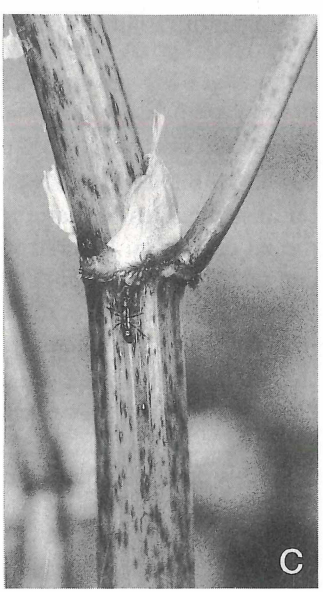
Die Floralnektarien sind Diskusnektarien. Die Blüten bilden kleine Achsenbecher, denen die Hüllblätter und die Staubblätter ansitzen. Das Nektariengewebe ist an fixiertem Material an der helleren Farbe zu erkennen. Es erstreckt sich als Ring an der Innenseite des Bechers; vor den staminalen Leitbündeln bilden sich Gewebeleisten. Mit bloßem Auge sind die Nektarien nicht zu erkennen und unter der Lupe erst nach geeigneter Präparation am Grund der Blüten.

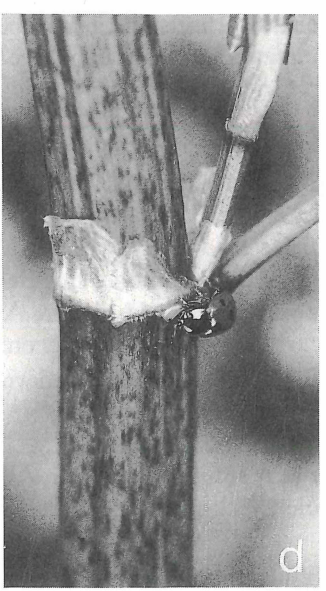
Andere Polygonaceen sondern ebenfalls über Diskusnektarien Nektar ab. Für *Fagopyrum esculentum* gibt KNUTH (1899, S. 347) acht zu einem Ring verbundene Nektardrüsen an. MÜLLER (1873, S. 175) beschreibt bei *Polygonum bistorta* acht rotgefärbte Anschwellungen an der Basis der Filamente und meint damit die Diskusnektarien.

Abb. 1a-d: Extrafloralnektarien von *Reynoutria sachalinensis* (a) und *R. japonica* (b), Nektarabsonderung und Nektaraufnahme von Ameisen (c) und Marienkäfer (d); eNe: Extrafloralnektarium.









Angaben zur Histologie der Floralnektarien liegen u. W. bislang nicht vor. Bei den beiden hier untersuchten Arten handelt es sich um Epithelnektarien. Die epidermalen und subepidermalen Zellen sind klein, isodiametrisch, plasmareich und mit großen Kernen ausgestattet. Sie liegen dicht zu 5-7 Schichten zusammen und schließen an das Phloem der staminalen Leitbündel an, die nicht in das Drüsengewebe vordringen.

PERCIVAL (1961) ermittelte die Nektarkomponenten von 889 Angiospermen-Arten. Aus den Polygonaceen liegen nur Angaben zum Nektar von *Muehlenbergia complexa* vor. Als Nektarkomponenten wurden Fructose und Glucose als Hauptbestandteile nachgewiesen, Saccharose war nur in geringerer Konzentration enthalten. PERCIVAL ordnete den Nektar dem sFG-Typ zu.

3.2 Extrafloralnektarien

Die extrafloralen Nektarien von *R. japonica* befinden sich auf der abaxialen Seite der Blattkissen eines jeden Laubblattes. Auch an den Blättern der Seitentriebe fehlen die Drüsen nicht. Als grubenförmige Vertiefungen sind sie schon mit bloßem Auge zu erkennen, ferner an ihrer hellen Farbe und ihrem Saftglanz (Abb. 1b).

Bei *R. sachalinensis* findet man ebenfalls Grubennektarien. In Form und Farbe gleichen sie weitgehend jenen von *R. japonica*. Neu kommen kleine, laterale Nektarien hinzu. Diese sind langgestreckt oder linsenförmig. Jederseits des Blattkissens können bis zu drei Drüsenareale das mediane Extrafloralnektarium ergänzen. Es könnte sich um Stipular-Nektarien handeln. In Abb. 1a, die Extrafloralnektarien und die Blattbasis einer sich entwickelnden Pflanze zeigt, sind noch die Stipeln zu erkennen.

Der Nektar wird von Pflanzenhaaren abgesondert. Sie sind rein epidermaler Herkunft und stehen einem kleinzelligen, hypodermalen Gewebe auf. Dieses Gewebe vermittelt zwischen den Trichomen und dem in der Nähe gelegenen Leitgewebe. Nach Hämatoxylin-Behandlung färben sich diese Zellen etwas intensiver an als die angrenzenden großen Zellen des Blattkissens. Aber im Vergleich mit den Drüsenzellen sind ihre Zellkerne wesentlich kleiner und das Cytoplasma nicht so dicht. Anhand der histologischen Befunde kann man annehmen, daß sich die Nektarabsonderung allein auf die Trichome begrenzt. Danach wären die Extrafloralnektarien Trichomnektarien.

Trichomnektarien kommen im floralen und extrafloralen Bereich vor. Florale Trichomnektarien wurden von SCHICK (1982) für *Periploca sepium* beschrieben. Im floralen Bereich dominieren jedoch Epithelnektarien.

ZIMMERMANN (1932) arbeitete über extraflorale Nektarien und untergliederte sie nach ihrer Histologie. Zu den Nektarien mit einfachem Drüsengewebe - Epithelnektarien - zählt er u. a. jene von *Ailanthus glandulosa*, *Marcgravia*

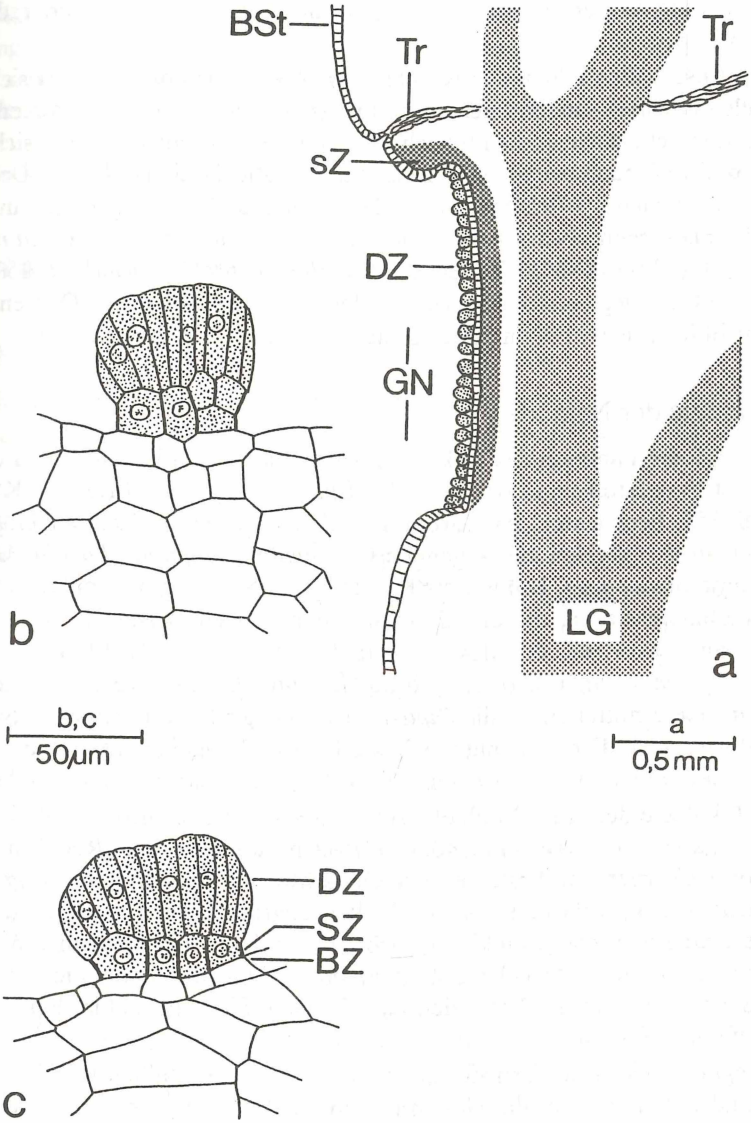
umbellata, *Acacia dealbata* und *Viburnum opulus*. Als Nektarien trichomatischer Natur führt er u. a. an *Erythrina*, *Ligustrum* und *Adansonia*. ZIMMERMANN (1932) unterscheidet auch zwischen Trichomnektarien und Schuppennektarien. Er schreibt (a. a. O., S. 142): "Die Schuppennektarien stehen immer einzeln in einer flachen Einsenkung der Organoberfläche. Sie finden sich nur bei den Sympetalen und zwar bei Scrophulariaceen, Acanthaceen, Bignoniaceen und Verbenaceen". Umfassendere Arbeiten zur Kenntnis der Morphologie und Histologie floraler und extrafloraler Nektarien liegen von DELPINO (1889), SCHWENDT (1907), BÖHMKER (1917) und CAMMERLOHER (1929) vor.

Angaben zur Histologie der Extrafloralnektarien einiger Polygonaceen findet man bei DELPINO (1889), SCHWENDT (1907), ONO (1907), SALISBURY (1909) und ZIMMERMANN (1932). Die Extrafloralnektarien wurden als Grubennektarien an der Außenseite der Blattpolster (Blattkissen) beschrieben und mehrzellige Trichome mit der Nektarsekretion in Verbindung gebracht. Unbekannt blieben bislang die lateralen Zusatznektarien bei *R. sachalinensis*. Ferner weichen Angaben und beigefügte Abbildungen von unseren Befunden ab, die hier zusammengefaßt werden.

In den abaxialen Grubennektarien (Abb. 2a) stehen Nektartrichome dicht zu einem Lager. Ohne optische Hilfsmittel sind die Einzelhaare nicht zu erkennen. Jedes Einzeltrichom ist dreigeteilt: Basalzellen, Stielzellen, Drüsenzellen. Die Trichome sind rein epidermaler Herkunft. SCHWENDT (1907) beschreibt die Ontogenese der extrafloralen Drüsenhaare von *Muehlenbeckia sagittifolia* MEISSN. und weist nach, daß jedes Drüsenhaar aus nur einer einzigen Epidermiszelle hervorgeht.

Auch die *Reynoutria*-Trichome lassen sich jeweils auf eine Epidermiszelle zurückführen. Eine andere Interpretation wäre wegen der vielzelligen Basalzelle möglich. Nach ZIMMERMANN (1932) sollen die Basalzellen von *Reynoutria japonica* tangential abgeplattet und 2-4-zellig sein. Leider fügt er seiner Beschreibung keine Abbildung bei. Nach SCHWENDT (1907) besteht der Basalteil des Trichoms von *Polygonum baldschuanicum* REGEL aus 3 bis 14 Zellen, und SALISBURY (1909) gibt 4 oder mehr an - nach seiner Abbildung eines Drüsenhaares von *P. compactum* müssen es immer nur wenige Basalzellen sein. Nach den uns vorliegenden Befunden geht aus der Epidermiszelle unter wiederholter antiklinaler Teilung ein vielzelliger aber einschichtiger Basalteil hervor (Abb. 2 b, c). Die Anzahl der Zellen ist nicht festgelegt. Proximal und im Zentrum des Grubennektariums bilden die Trichome in jeder Etage mehr Zellen aus als jene am Grubenrand und distal. Die Trichom-Basis kann nach dem uns vorliegenden Material 1-8 Zellen umfassen. Jede einzelne Basalzelle ist abgeplattet, plasmareich und stark vakuolisiert. Die Zellwände sind nicht verstärkt. Nach SCHWENDT (1907) soll der Basalteil eines Trichoms von *Muehlenbeckia sagittifolia* aus etwa 50-70 Zellen bestehen.

Abb. 2a-c: Übersicht über Extrafloralnektarien (a) von *Reynoutria japonica* und Histologie der Nektartrichome (b, c). BSt: Blattstiel; BZ: Basalzellen; DZ: Drüsenzellen; GN: Grubennektarium; LG: Leitgewebe; sZ: subepidermale Zellschicht; SZ: Stielzellen; Tr: Trenngewebe.



Dem Trichomfuß sitzen die Stielzellen auf. Sie sind radial gestreckt und plasmareich. Ausschließlich die Radialwände sind deutlich verdickt. Sekundäre Wandveränderungen in Drüsenzellen wurden wiederholt beschrieben, und histochemische und EM-optische Befunde weisen auf Zellulose, Suberin- und Cutinauflagerungen hin (vgl. z. B. SCHNEPF 1969). Diese Veränderungen finden ihre Erklärung in der Funktion der Stielzellen. Sie vermitteln den radialen Stofftransport.

Die Drüsenzellen bilden den Kopfteil der Nektartrichome. Er setzt sich aus sehr vielen ebenfalls langgestreckten und plasmareichen Zellen zusammen. Ein großer, wahrscheinlich endomitotisch polyploidisierter Nucleus läßt sich mit Hämatoxylin-Färbung nachweisen. Eine dünne Cuticula überzieht alle Drüsenzellen, subcuticulare Safträume fehlen. Nach unseren Untersuchungen umfaßt ein Drüsenköpfchen etwa 4 - 60 Zellen. Für *Polygonum baldschuanicum* gibt SCHWENDT (1907) etwa 30 Zellen an, für *Muehlenbeckia sagittifolia* 150-180. Andere Autoren legten sich hinsichtlich der Zahl der Zellen des Drüsenköpfchens nicht fest, sie schreiben nur allgemein von einer sehr großen Zahl.

3.3 Ökologie der Nektarien

Die ökologische Funktion des Nektars der Floralnektarien ist einfach zu erklären: Er ist Futterstoff und Lockspeise für Blüten besuchende Insekten. KNUTH (1899, S. 355) beobachtete im Garten der Oberrealschule in Kiel am 11.9.1897 an *R. japonica* Musciden aus folgenden Gattungen: *Calliphora*, *Lucilia*, *Musca*, *Sarcophaga*, *Scatophaga*. LOEW (aus KNUTH 1899, S. 356) gibt ebenfalls Musciden als Blütengäste an, die er im Botanischen Garten Berlin an *Reynoutria*-Blüten sah. SCHWABE & KRATOCHWIL (1991) geben als Blütenbesucher *Diptera*, *Hymenoptera*, *Coleoptera*, *Rhynchota* und *Lepidoptera* an. Als dominante Gruppe ermittelten sie die *Diptera*. Wir beobachteten regelmäßig Syrphiden und Musciden. Ferner konnten wir wiederholt Honigbienen (*Apis mellifera*) bei der Nektaraufnahme beobachten. Die Tiere werden sternotrib bestäubt.

Zur Ökologie der Extrafloralnektarien liegen aus Mitteleuropa u. W. bislang keine Angaben vor. An blühenden Pflanzen kann in der Regel nur an Extrafloralnektarien im Distalbereich ein schwacher Feuchtglanz festgestellt werden. Proximal verfärben sich die Nektariengruben etwas nach braungelb, manche sind sogar noch dunkler gefärbt. Ihnen fehlt der Saftglanz. Wurden Ameisen in diesem Entwicklungsstadium beobachtet, dann war nie eindeutig eine feste Bindung an die Nektarien zu erkennen. Sie begegneten den Drüsen mehr zufällig auf ihren Futterpatrouillen.

Dagegen sondern die Extrafloralnektarien in frühen Stadien reichlich Nektar ab und füllen mit ihm die Nektargruben. Wir nahmen ihn mit den Fingerkuppen auf und testeten geschmacklich den Zucker. Der Nektar ist dünnflüssig.

Unsere Beobachtungen an *R. japonica* und *R. sachalinensis* treffen wahrscheinlich für viele, vielleicht sogar für alle *Reynoutria*-Arten zu. Auch SCHWENDT (1907, S. 252) wies an *Polygonum baldschuanicum* REGEL. nur beim Austreiben im Mai und an warmen Tagen eine Flüssigkeit nach, die, "... wie die Reaktion mit Fehling'scher Lösung zeigte, eine reduzierende Zuckerart enthielt."

Nur in diesem frühen Entwicklungsstadium konnten wir eindeutig Ameisen in enger Bindung an die Extrafloralnektarien nachweisen. Einige leckten Nektar auf, andere liefen zwischen den Nodi auf und ab (Abb. 1c). Diese Beobachtung wiederholten wir an verschiedenen Sonnentagen. Der Nachweis von Honigbienen an Extrafloralnektarien ist uns noch nicht gelungen; dagegen konnten wir einen Marienkäfer bei der Nektraufnahme (Abb. 1d) beobachten.

4. Diskussion zur Funktion und Evolution der Nektarien

4.1 Funktion der Floral- und Extrafloralnektarien

Nach den uns vorliegenden Befunden erfüllen die Floralnektarien als Anpassungen an entomophile Bestäuber ihre Funktion. Sowohl die männlichen als auch die weiblichen Blüten sondern Nektar ab und locken damit Insekten. Es wurden Musciden, Syrphiden und Honigbienen als Blütengäste festgestellt. Erstere können den Pollen auch zur Eigenversorgung fressen, letztere ihn als Pollenfutter eintragen. Eine engere Bindung zwischen kleineren Apiden und den relativ kleinen Blüten konnte von uns nicht beobachtet werden und wurde für Europa noch nicht beschrieben. Angaben aus den Ursprungsländern Ostasiens liegen dazu ebenfalls nicht vor. Als wenig spezialisierte Blüten ordnen wir sie den allotropen Blumen zu und nehmen an, daß auch im Entwicklungszentrum der Gattung *Reynoutria* von einem weiten Kreis möglicher Blumeninsekten besucht und bestäubt wird. Als Geophyt mit Ruderal- und Pionierpflanzencharakter wäre eine engere Bindung und die damit einhergehende Abhängigkeit von wenigen oder sogar nur einer Tierart nachteilig.

Die funktionelle Interpretation der Extrafloralnektarien hat von jeher große Schwierigkeiten bereitet. Einer physiologischen stand von Anfang an eine biologische entgegen. Die biologische Erklärung geht auf DELPINO (1889) und BELT (1874) zurück, ist als Ameisenschutz-Theorie bekannt und wurde in jüngster Zeit u. a. von BENTLEY (1976, 1977) und MCKEY (1987) vertreten. Die physiologische Interpretation wurde zuerst von LIEBIG (1846) formuliert; sie wurde als Saftpumpen-Theorie bekannt. Frau NIEUWENHUIS-von ÜXKÜLL-GÜLDENBANDT (1907) diskutiert beide Ansichten in ihrer Arbeit "Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz". Unsere Befunde stützen beide Theorien.

Wir konnten eindeutig die Anlockung mehrerer Ameisen mittels extrafloralem Zuckersaft nachweisen. Der Erstautor konnte 1988 und 1990 während zweier Japan-Aufenthalte regelmäßig einen regen Ameisenbesuch auch an blühenden Pflanzen feststellen. Schriftliche und mündliche Mitteilungen von Dr. TAKAHASHI (Sapporo) und Prof. Dr. KAWANO bestätigen diese Beobachtungen. In Berlin ist die Anlockung offensichtlich zeitlich befristet. Der mögliche Ameisenschutz kommt jedoch sehr zarten und wenig differenzierten Jungpflanzen zugute. Allerdings muß hier der Mangel phytophager Schädlinge in Mitteleuropa berücksichtigt werden. Der eingangs erwähnte Fraßgang einer Minierraupe erscheint uns in diesem Zusammenhang von besonderem Interesse. Vielleicht handelt es sich um einen nachweisbaren Beginn einer Integration von *Reynoutria japonica* in die Lebensgemeinschaften Mitteleuropas. Mit zunehmender Zahl phytophager Raupen könnte auch eine engere wechselseitige Bindung zwischen Ameisen und der Pflanze einhergehen.

Die Saftpumpen-Theorie besagt, daß örtlich überschüssige Kohlenhydrate ausgeschieden werden. In dieser verkürzten Fassung ist sie mißverständlich. LIEBIG (1846) betonte, daß "... nur eine dem Stickstoffgehalt entsprechende Quantität der von den Blättern erzeugten Substanzen assimilierbar ist. Fehlt es an Stickstoff, so wird eine gewisse Menge stickstofffreier Substanzen in irgendeiner Form nicht verwendet und ausgeschieden werden." In diese Theorie fügt sich die Drüsenaktivität junger Pflanzen ein. Man kann einen Kohlenhydratmangel wegen der gespeicherten Reservestoffe ausschließen. Ferner umfaßt der Betriebsstoffwechsel nur einen Bruchteil des einer ausgewachsenen Pflanze. Die inaktiven Drüsenzellen an den Nieder- und Primärblättern ausgewachsener Pflanzen belegen ebenfalls die Saftpumpen-Theorie.

4.2 Entstehung der Nektarien

Zwischen den Floralnektarien und den Extrafloralnektarien vermitteln bei *Reynoutria* keine Übergänge. Man kann annehmen, daß sich die floralen Nektarien innerhalb des Genus unabhängig von den extrafloralen und in enger Koinzidenz mit Entomogamie entwickelt haben. Die Floralnektarien gleichen jenen anderer Polygonaceen, die von ENGLER und PRANTL (1893) und KNUTH (1899) beschrieben und abgebildet wurden. Die Diskusnektarien wären demnach Organe sui generis.

Die Extrafloralnektarien sind Trichomnektarien. Die mehrzelligen Haare gleichen in ihrem dreigliedrigen Aufbau ganz den Blatttrichomen. SALISBURY (1909, Fig. 2, S. 231) bildet ein Blatttrichom ab. Zwischen ihnen bestehen offensichtlich enge entwicklungsgeschichtliche Beziehungen, und sie sind wahrscheinlich gleichen Ursprungs. In jungen Entwicklungsstadien sondern die Blatttrichome in Knospenlage einen polysaccharidhaltigen Schleim ab. Die

extrafloralen Trichomnektarien können als Ergebnis eines Differenzierungsprozesses verstanden werden, wobei sich unter Drüsenkonzentration und Funktionswechsel Organe neuer ökologischer Funktion herausgebildet haben. Das vielzellige Drüsenköpfchen ist Ausdruck ihrer Spezialisierung und verbessert das im Blattbereich vorgegebene Drüsenmuster. Aus dieser Sicht lassen sich die lateralen Zusatznektarien bei *Reynoutria sachalinensis* als Konzentrationsprozeß in statu nascendi verstehen.

Reynoutria-Arten schalten in zweifacher Weise Insekten in ihren Lebensrhythmus ein: In Jugendstadien schützen Ameisen vor phytophagen Insekten - die Extrafloralnektarien locken die Schutzgarde mit dünnflüssigem Zuckersaft. In der reproduktiven Phase vermitteln Blumeninsekten die Fremdbestäubung - sie werden mit floralem Nektar geködert.

5. Literaturverzeichnis

BAKKER, P. und E. BOEVE 1985: Stinzenplanten. 168 S. Zutphen.

BELT, T. 1874: The naturalist in Nicaragua. London.

BENTLEY, B. L. 1976: Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. Ecol. 57, 815-820.

BENTLEY, B. L. 1977: Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Rev. Ecol. Syst. 8, 407-427.

BÖHMKER, H. 1917: Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beih. Bot. Centralbl. Kassel 33 I, 169-247.

CAMMERLOHER, H. 1929: Zur Kenntnis von Bau und Funktion extrafloraler Nektarien. Biol. Gen. 5, 281-302.

DELPINO, F. 1889: Funzione mirmecofila nel Regno vegetale. Mem. Acad. Sci. Bolog., Ser. IV Tom. 7, 8, 10, 1886, 1887, 1889.

ENGLER, A. und K. PRANTL 1893: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. III, 1a. Leipzig.

GERLACH, D. 1984: Botanische Mikrotechnik. Stuttgart, New York.

KNUTH, P. 1899: Handbuch der Blütenökologie, Bd. II, 2. Leipzig.

LIEBIG, J. 1846: Agriculturchemie, 6. Aufl.

MCKEY, D. 1987: Promising new directions in the study of antplant mutalisms. In: GREUTER, W. und B. ZIMMER (eds.): Proceedings of the XIV International Botanical Congress: 335-335. Königstein/Taunus.

MÜLLER, H. 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider. Leipzig.

NIEUWENHUIS-von ÜXKÜLL-GÜLDENBANDT, M. 1907: Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz. Annales du Jardin Botanique XXI, 195-328.

OHWI, J. 1965: The flora of Japan. Washington.

ONO, K. 1907: Studies on some extranuptial nectaries. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo XXIII.

PERCIVAL, M. S. 1961: Types of nectar in Angiosperms. New Phytol. 60/61, 235-281.

SALISBURY, E. J. 1909: The extra-floral nectaries of the genus *Polygonum*. Ann. Bot., London XXIII, 229-242.

SCHICK, B. 1982: Zur Morphologie, Entwicklung, Feinstruktur und Funktion des Translators von *Periploca* L. (Asclepiadaceae). Akad. Wiss. Lit. Mainz. Trop. und subtr. Pflanzenwelt 40, 54 S. Wiesbaden.

SCHNEPF, E. 1969: Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia VIII, 8. Wien, New York.

SCHWABE, A. und A. KRATOCHWIL 1991: Gewässer-begleitende Neophyten und ihre Beurteilung aus Naturschutz-Sicht unter besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands. NNA-Berichte 4/1: 14-27. Norddeutsche Naturschutzakademie. Schneverdingen.

SCHWENDT, E. 1907: Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. Beih. Bot. Centralbl. Kassel 22 I, 245-282.

SUKOPP, H. und U. SUKOPP 1988: *Reynoutria japonica* HOUTT. in Japan und Europa. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 98, 354-372.

WEINERT, E. 1985: Wirkung anthropogener Stressoren auf die Verbreitungsmuster von Pflanzen. 95-108. In: SCHUBERT, R. (Hrsg.), Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. VEB Fischer, Jena.

ZIMMERMANN, J. G. 1932: Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beih. Bot. Centralbl. Kassel 49 I, 99-196.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Herbert Sukopp
Institut für Ökologie der TU Berlin
Schmidt-Ott-Straße 1
D-1000 Berlin 41

PD Dr. Bodo Schick
Laboratorium für Organographie und Ökologie der Pflanzen Dr. rer. nat. habil. Bodo Schick
Wendelsteinweg 52a
D-1000 Berlin 42

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: 124

Autor(en)/Author(s): Sukopp Herbert, Schick Bodo

Artikel/Article: Zur Biologie neophytischer Reynoutria-Arten in Mitteleuropa I. Über Floral- und Extrafloralnektarien 31-42