

## **Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien**

von

**M. NIEUWENHUIS—von UEXKÜLL-GÜLDENBAND,  
Leiden.**

Von der Zeit an, dass sich die Naturforscher eingehender mit dem Bau und Zweck der zuckerabscheidenden Drüsen beschäftigten, erhob sich auch die Frage, auf welchem Wege die süß schmeckende, sich klebrig anfühlende und oft angenehm riechende Flüssigkeit, die Ruellius bereits vor 400 Jahren als Nektar bezeichnet hat, die bisweilen sehr harte Oberhaut der Drüsen passiere. Je mehr und je gründlicher die Nektarien untersucht wurden, desto mehr gewann die Überzeugung Feld, dass ihre Struktur eine sehr mannigfaltige sei und der Sekretionsmodus daher auch nicht für alle Nektarien der gleiche sein könne. Man unterschied die zuckerabscheidenden Drüsen nicht nur ihrer Stellung an der Pflanze und ihrem Zwecke nach als florale und extraflorale resp. nuptiale und extranuptiale, eine übrigens recht willkürliche Einteilung, wie ich anderenorts<sup>1)</sup> bereits erörtert habe, sondern auch der Struktur der Drüsenoberhaut und somit dem Sekretionsmodus nach in folg. Hauptgruppen: a. Drüsen, die nur mit permeablen Zellulosemembranen bekleidet sind, bei denen also keine Cuticularisierung dem Austritt des Sekrets

<sup>1)</sup> Extrafl. Zuckerausscheidungen u. Ameisenschutz. *Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg*, 2e Serie Vol. VI.

im Wege steht; b. Drüsen, bei denen eine cuticularisierte Oberhaut zwar vorkommt, in der aber Stomata oder in „Saftventile“ metamorphosierte Stomata den Durchtritt ermöglichen; c. Drüsen, die mit einem sehr dünnen Cuticulahäutchen bedeckt sind, bei denen jedoch zwischen diesem und den unterliegenden Zellulosemembranen keine cuticularisierten Schichten vorhanden sind und bei denen nach den Einen eine Sekretion nur durch Zerreissung dieses Cuticulahäutchens, nach den Anderen aber Dank der Permeabilität desselben möglich ist.

Während nun über diese 3 Gruppen die Meinungen der Botaniker nie sehr weit auseinander gingen, herrscht über eine vierte Gruppe, bei der die sezernierenden Zellschichten nicht nur mit der eigentlichen, dünnen Cuticula, sondern auch noch mit darunter befindlichen, mehr oder weniger stark cuticularisierten Schichten bedeckt sind, noch heutzutage grosse Meinungsverschiedenheit. Es waren hauptsächlich Physiologen, die sich mit dem Sekretionsproblem der letzteren beschäftigten und die Botaniker, welche die verschiedenen Nektarien anatomisch und biologisch untersuchen, schliessen sich bald der einen, bald der anderen Sekretionstheorie an, wenn auch häufig ohne vollständige Befriedigung.

Da wir uns hier ausschliesslich mit dieser vierten Kategorie von Nektarien zu beschäftigen haben, mögen die wichtigsten dieser bis heute gültigen Theorien hier kurz erwähnt werden.

Die älteste ist wohl die der *Collagenbildung*, d. h. Verschleimung gewisser Teile der Drüsenepidermis, zum Zweck, die Cuticula zu sprengen und so den Austritt der Zuckerlösung aus den darunterliegenden sezernierenden Zellen zu ermöglichen. Diese Collagentheorie wurde bereits vor 40—50 Jahren von Hanstein<sup>1)</sup> und Behrens, später auch von

<sup>1)</sup> Botanische Zeitung, 1868, 20. Jahrg. p.p. 774 u. 775.

Delpino<sup>1)</sup>, Bonnier<sup>2)</sup> und vielen anderen als ein gebräuchlicher Modus der Sekretionsmechanik betrachtet.

Behrens<sup>3)</sup> unterschied an stark verdickten Aussenwänden der Nektarienepidermis 3 Schichten: 1) eine eigentliche Cuticula 2) eine quellungsfähige tangential gestreifte Schale und 3) eine jüngste, sehr zarte Verdickungshaut. Behrens und Hanstein sind nun der Meinung, dass zwar auch die kleinsten Schleimteile nicht durch die Cuticula hindurch zu diffundieren vermögen, dass dieser aber doch die Fähigkeit zukomme, Wasser einzusaugen. Hierdurch solle nun die Mittelschicht zur Quellung gebracht werden, verschleimen und schliesslich die Cuticula fortsprengen. In einigen Fällen behauptet Behrens auch eine Verschleimung der Cuticula selbst, an der Spitze sezernierender Trichomzellen, beobachtet zu haben, so beim Nektarium von *Abutilon*.

Pfeffer<sup>4)</sup> ist der erste gewesen, der die Sekretionsmechanik der Nektarien auf die osmotische Wirksamkeit der krystalloiden Substanzen zurückführte. Seine beiden Schüler Wilson<sup>5)</sup> und Haupt<sup>6)</sup> arbeiteten im Sinne der Pfefferschen Theorie weiter und gelangten zum Schluss, dass zur *Einleitung des Sekretionsprozesses* die Schaffung einer osmotisch wirksamen Substanz *ausserhalb* der Nektarienoberfläche, also *oberhalb* der Cuticula erforderlich sei. Dieser *erste* osmotische Vorgang muss von dem *zweiten*, der sich in den zuckerenthaltenden Drüsenzellen selbst

---

<sup>1)</sup> Memorie della R. Accademia delle Scienze Dell'Istituto di Bologna; Serie 4, Tomo VII, 1886.

<sup>2)</sup> Les nectaires. Annales des Sciences Naturelles; 1878, Tome VIII, p. 156.

<sup>3)</sup> Anat.-physiol. Untersuchungen der Blüten-Nektarien. Flora 1879; p. 233.

<sup>4)</sup> Pflanzenphysiologie Bd. I. 1897.

<sup>5)</sup> The cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen. 1 Bd. Leipzig 1884.

<sup>6)</sup> Zur Sekretionsmechanik der extrafl. Nektarien. Flora 1902, Bd. 90.

abspielt, völlig getrennt werden. Dass nun in letzteren osmotische Arbeit und Druck zustandekommen, ist ja leicht verständlich, da der in den Nektarienellen erwiesenermassen befindliche Zucker aus den unterliegenden Zellen Wasser anzieht, dessen Zufuhr ausserdem meist durch zum Nektarium hinführende Gefässe erleichtert wird; ganz anders verhält es sich jedoch mit dem ersten, einleitenden osmotischen Prozess, weil es einfach unerklärlich ist, wie und woher die osmotisch wirksame Substanz, sei sie nun Zucker oder etwas anderes, *ausserhalb* der das Nektarium umschliessenden, oft äusserst dicken Oberhaut beschafft werden könne. Dass auch Wilson <sup>1)</sup> über diesen schwierigen Punkt nicht im Klaren ist, geht aus folgenden Worten hervor: „ . . . the current from the interior to the exterior is the result of Osmose, caused by the existence of a solution on the surface of the membrane or nectary of a different quality from that existing in the interior. How this fluid takes its place on the surface of the nectary is not wholly clear in all cases.”

In manchen Fällen glaubt Wilson eine Desorganisation der obersten Schichten der Epidermiszellen annehmen zu müssen; diese Metamorphose verursacht einen Strom, der die aufliegende Cuticula schliesslich zum Platzen bringt „and gives the first impetus through osmotic action to the current which flows from the parenchyma of the nectary to its surface.”

Ähnlich, wenn auch weniger deutlich, äussert sich Haupt <sup>2)</sup> über diesen schwierigen Punkt. Nach ihm sind es das eine Mal „bestimmte Zellgruppen“ im Nektarium, welche die osmotisch wirksamen Substanzen absondern, resp. sich in solche umwandeln, das andere Mal findet eine Umwandlung der Cellulosewand (also an der Spitze

<sup>1)</sup> l. c. p. 5.

<sup>2)</sup> l. c. p. 14.

der sezernierenden Zelle) direkt in Zucker statt, oder auch nur eine Verschleimung dieser Wand; auch soll eine Degeneration der Cuticula selbst vorkommen können <sup>1)</sup>, „In einigen Fällen mag hierbei die Umwandlung der Cellulosewand direkt in Zucker erfolgen, in anderen verschleimt die Wand nur; jedenfalls dürfte die Bedeutung der Degeneration der Cuticula weniger in der Gewinnung des auch schon vorher stets im Nektariumgewebe nachweisbaren Zuckers liegen, als vielmehr in der Erleichterung der Sekretion, da wo sich die Cuticula als impermeabel erweist.“

In dem einen Punkt sind also Wilson und Haupt einig, dass die Schaffung der zur Einleitung der Sekretion notwendigen osmotisch wirksamen Substanzen auf Metamorphose oder Degeneration der das Nektarium bedeckenden Epidermisschichten beruht. In so weit weichen diese beiden Autoren jedoch von einander ab, als Wilson der Ansicht ist, dass der Nektar die Cuticula niemals ohne Zerreißung derselben passieren könne, während Haupt mit Pfeffer eine mehr oder weniger starke Permeabilität der Cuticula für Wasser und darin gelöste Substanzen annimmt.

Gegen obige Theorie der Pfefferschen Schule lassen sich sehr berechtigte Einwände erheben. Wenn die Schaffung der osmotisch wirksamen Substanzen in der Tat nur durch Desorganisation gewisser Oberhautzellen, ja sogar mechanische Vernichtung der das Nektarium deckenden Cuticula möglich ist, so ist ja der dem Austritt des Sekrets im Wege stehende Widerstand ohnedies gebrochen und der in den Drüsenzellen befindliche Nektar kann frei nach aussen sezernieren. Die Metamorphose der Cuticularschichten in osmotisch wirksame Substanzen würde dann also genau den gleichen Zweck wie die oben erwähnte Collagen-

<sup>1)</sup> l. c. p. 38.

bildung erfüllen. Ist die Cuticula einmal gesprengt, so wird die Zuckerlösung infolge der Osmose in den Drüsenzellen und des Turgors in der Pflanze eben dahin strömen, wo der Widerstand am geringsten ist, also nach aussen.

Gegen die Theorie spricht ferner, dass eine Metamorphose der Cuticularschichten, sei diese auch nur lokal, eine mehr oder weniger starke Zerstörung der oft sehr kompliziert gebauten Nektarien bedeutet; denn untersucht man z. B. in den Tropen extraflorale Nektarien mit Rissen in der Cuticula, so findet man meistens an den Wundstellen Bakterien oder Pilzkolonien, oder das ganze sezernierende Gewebe ist von Tieren angefressen, deren Mundwerkzeuge nicht kräftig genug sind, um eine normale unbeschädigte Cuticula zu durchbrechen. Die Lebensdauer eines Nektariums würde auch durch eine ganz lokale Desorganisation der Cuticularschichten schwer beeinträchtigt werden, was, welche biologische Funktion den Nektarien auch zukommen möge, sehr unzweckmässig wäre. Nun soll in manchen Fällen allerdings eine Regeneration der Oberhautschichten stattfinden, was ja wohl möglich ist, aber Regel ist sie nicht, auch müsste sie ja eine Unterbrechung der Zuckerabscheidung zur Folge haben, was meiner Beobachtung, dass dasselbe Nektarium viele Tage hintereinander ununterbrochen und gleichmässig sezerniert (abgesehen natürlich von Veränderungen der äusseren Umstände) durchaus nicht entspricht.

Während eines 8 Monate dauernden Aufenthalts in *Buitenzorg* auf Java hatte ich mir zur Aufgabe gestellt, bei meinen täglichen Besuchen im botanischen Garten stets auch das Verhalten desselben Stocks einer Art mit extrafloralen Nektarien zu beobachten; dabei behielt ich oft auch ein und dasselbe Nektarium, von einem frühen Entwicklungsstadium bis zu seinem völligen Verfall, im Auge. Sehr bald zeigte es sich, dass, wenigstens für die grosse Menge der Nektarien mit dicken Cuticularschichten, deren

Oberfläche oft dunkel mahagonifarbig und glänzend erscheint und sich sehr hart anfühlt, keine einzige der eingangs angeführten Arten der Sekretionsmechanik zutreffend war. Die Nektarien trugen keine Spaltöffnungen, die Cuticula wurde nicht abgesprengt, weder durch Nektaranhäufung noch durch Collagenbildung, und auch die Pfeffersche Theorie fand keine Bestätigung — sämtliche Cuticularschichten erwiesen sich sowohl makro- als mikroskopisch als unverletzt. Damals bereits kam die Vermutung in mir auf, dass sich vielleicht Poren, Kanäle oder Bahnen irgend welcher Art in den Cuticularschichten befinden könnten, zum Zwecke, den infolge der Turgorwirkung und osmotischen Arbeit in den sezernierenden Zellen angesammelten Wasserüberschuss schnell und gleichmässig durch die äusserst dicken, mit Cutin imprägnierten Schichten und die Cuticula selbst nach aussen zu befördern.

Anatomische Untersuchungen, die ich später in Europa an mitgebrachtem Alkoholmaterial vornahm, ergaben jedoch vorläufig kein Resultat; es glückte mir nicht, irgend welche Sekretionsbahnen zu entdecken. Wenn es mir jetzt, 12 Jahre später, doch noch gelungen ist, meine damalige Vermutung in so befriedigender Weise bestätigt zu sehen, so danke ich dies grösstenteils der vorzüglichen technischen Hilfe und reichen Kenntnis des Herrn Professors Dr. J. Boeke, in dessen ausgezeichnet ausgestattetem anatomischem Institut ich für meine Untersuchungen eine weitgehende Gastfreundschaft genossen habe. Ich bin ihm denn auch für letztere zu grossem Dank verpflichtet und fühle mich überdies zur Bemerkung gedrungen, dass an der Entdeckung der erwähnten Sekretionswege auch Prof. Boeke ein wesentlicher Anteil zukommt.

#### *Material und Methode.*

Anfangs benutzte ich Material, das ich, wie erwähnt, während meines Aufenthalts auf Java selbst gesammelt

und ohne vorhergehende Fixierung in Alkohol bewahrt hatte. Beim Schneiden in Paraffin erwies sich dieses Material allerdings als spröde, auch war es für Farbstoffe schwer durchdringbar, im ganzen war es aber trotz des langjährigen Liegens durchaus brauchbar und liessen sich die Sekretionswege an ihm deutlich genug konstatieren. Sicherheitshalber liess ich jedoch vor Abschluss der Untersuchung neues Material aus Indien kommen, das Dr. J. J. Smith in *Buitenzorg* in freundlichster Weise für mich gesammelt und fixiert hatte. In diesem neuen Material befanden sich nicht nur alle früher von mir untersuchten Arten, sondern auch verschiedene neue, von denen einige für die Lösung unserer Frage von besonderer Bedeutung waren. Für die grosse Sorgfalt, die Dr. J. J. Smith dieser Sammlung gewidmet hat, spreche ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

So weit möglich, habe ich auch frisches Material zur Untersuchung verwendet, z. B. von *Tecoma*-Arten, *Poinsettia* u. a.

Sämtliches Material wurde in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten; zur Kontrolle fertigte ich jedoch auch Handschnitte an, z. B. von frischen Nektarien oder solchen mit sehr dicken Cuticularschichten, wie man sie z. B. bei *Endospermum* findet.

Die Dicke der Mikrotomschnitte wechselte je nach Bedarf von 3–15  $\mu$ .

Nicht wenig Schwierigkeiten bereiteten die Färbmethoden.

Anfangs benutzte ich speziell für die Färbung der Cuticula geeignete Farbstoffe, wie Chlorzinkjod und Cyanin in 50 % Alkohol gelöst, in der Hoffnung, dass die Cuticularschichten und event. darin vorkommende Sekretionswege differenziert gefärbt werden würden. Meine Erwartung erfüllte sich jedoch nicht; die Cuticula färbte sich zwar leicht, aber gleichmässig, in dem Sinne, dass die oberste Schicht am dunkelsten gefärbt wurde, die darunter folgenden



stets heller, bis zur Cellulosemembran der sezernierenden Zellen; eine andere Differenzierung war jedoch nicht zu bemerken.

Auch eine grosse Anzahl von Farbstoffen, die sowohl Cuticula als Cellulosemembranen in gleicher Weise intensiv färben, wie Eosin, Methylblau, Säurefuchsin u. s. w. waren ungeeignet.

Den ersten Erfolg brachte Eisen-Haematoxylin, das gerade die Cuticularschichten farblos lässt, dagegen Cellulosemembranen und Protoplasma intensiv blau färbt. Es ist ratsam, die Schnitte 1—mehrere Tage im Farbstoff liegen zu lassen. Zu starke Färbung schadet nicht; durch Beitzung unter mikroskopischer Kontrolle können die Schnitte leicht entfärbt werden, bis die gewünschte Differenzierung erreicht worden ist. Für Dauerpräparate ist es ratsam, die Schnitte nach der Beitzung mindestens 2 Stunden lang in strömendem Wasser auszuwaschen.

Ein sehr gutes Resultat erzielte ich mit Hofmann's Violett, das gewöhnlich zur Färbung von Protoplasmaverbindungen gebraucht wird. Auch hier ist eine starke Überfärbung anzuraten, doch müssen die Schnitte dann 1—mehrere Tage in Glycerin liegen bleiben, bis eine Differentialfärbung eintritt, d. h. die dunkel violett gefärbten Kanäle sich scharf von der umgebenden hellen Cuticularschicht abheben. Auch für rasche Färbung von Handschnitten von frischem Material unter Deckglas ist Hofmann's Violett sehr geeignet. Die Schnitte können mit Wasser ausgewaschen werden.

Obgleich die Sekretionskanäle bei einigen *Euphorbiaceen* bereits mit schwacher Vergrösserung erkennbar sind, arbeitete ich doch stets mit Oel-Immersion und einer Vergrösserung von 1500—2500.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichenprismas ausgeführt.

Je dicker die Cuticularschichten sind, desto ausgeprägter ist auch das System der Sekretionskanäle oder -Bahnen und desto leichter können diese durch geeignete Färbemethoden sichtbar gemacht werden. Die schönsten Beispiele lieferten einige *Euphobiaceen*, die ich zufälligerweise erst später untersuchte, so dass ich gerade zuerst mit weit schwierigeren Objekten wie *Spathodea campanulata* und *Helicteres hirsuta* zu tun hatte. In der hier folgenden Beschreibung beginne ich deuthlichkeitshalber gerade mit den zuletzt untersuchten Arten.

### 1. *Endospermum moluccanum* Becc.

Die grossen halbkugeligen Nektarien befinden sich am äussersten Oberende des Blattstiels.

Das ganze Nektarium ist bekleidet mit langen, plasma-

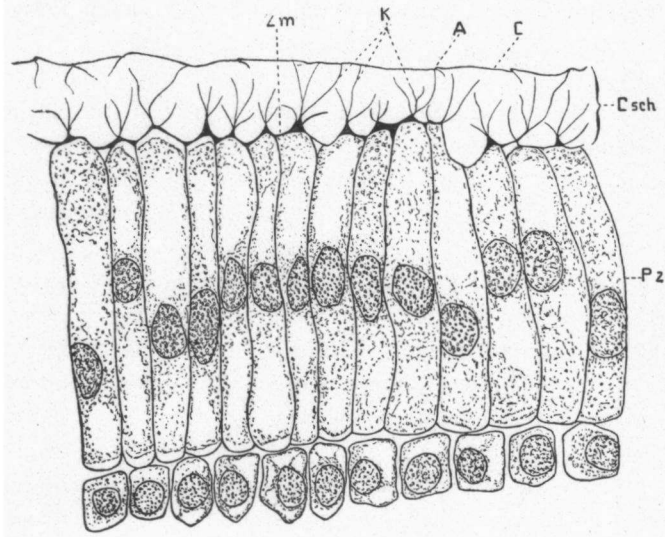


Fig. 1, Vergr. 1500.

reichen Palisadenzellen (Pz), welche die sezernierende Schicht bilden. Diese wiederum wird nach aussen umhüllt von

nicht weniger als 13—17  $\mu$  dicken Cuticularschichten (Csch). In diesen bemerkt man bereits an Handschnitten nach Färbung mit Hofmann's Violett bei schwacher Vergrößerung dunkel violett gefärbte Striche, die büschelweise von einer Centralstelle, dem Gipfel der Palisadenzellen, ausgehen. Vor allem an diesen Gipfeln bemerkt man Anhäufungen einer sich tief dunkel färbenden Masse. Ob diese Kanäle (K) nun hohl, also Ausflussröhren sind, oder Leitbahnen, die sich anders färben als ihre Umgebung, weil sie eine andere chemische Konstitution haben, lässt sich auch bei stärkster Vergrößerung nicht mit Sicherheit feststellen. Die Ausflussöffnungen, die man in dem obersten Cuticulahäutchen (C) deutlich wahrnimmt und in denen man häufig einen hervortretenden Pfropfen, vielleicht stecken gebliebenes Sekret, findet, lassen es allerdings wahrscheinlich erscheinen, dass wir es in der Tat mit hohlen Leitwegen zu tun haben.

Die Zahl der Kanäle ist in Wirklichkeit viel grösser als auf der Zeichnung zu sehen ist; da jedoch nur selten der ganze Kanal in der Schnittebene liegt, lässt sich auch in den Präparaten nur selten der ganze Lauf vollständig verfolgen. Meistens trifft man nur Bruchstücke von Kanälen an und zwar in grosser Menge.

Bei Fig. 1a sieht man vor allem den Oberlauf der

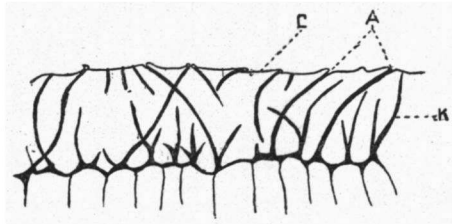


Fig. 1a, Vergr. 1650.

Kanäle mit den Ausgangsöffnungen (A) sehr deutlich. Diese sind nicht stets leicht zu finden. Bei einigen der

folgenden Arten ist mir dies überhaupt noch nicht oder nach vieler Mühe erst gelungen. Im vorliegenden Falle erhielt ich von ihnen ein sehr deutliches Bild, wenn ich den mit Eisen-Haematoxylin gefärbten Schnitten einen Tropfen Chlor-Zink-Jod zusetzte. Die blau-schwarzen Kanäle lagen dann eingebettet in einer durchsichtigen, hellgelben Masse und führten zu hafenförmigen Öffnungen in der braun gefärbten obersten Cuticulahaut.

Betrachtet man die Nektarienepidermis von oben, so sieht man bei hoher Einstellung eine Unmenge Höcker und Grübchen, bei tiefer Einstellung dagegen ein wirres Netz von dunklen Kanälen. Unter der Palisadenschicht findet man bei dieser Art keine Schutzscheide.

Die Struktur eines solchen Nektariums ist geradezu genial in ihrer Einfachheit und Zweckmässigkeit. Das Vorhandensein eines sehr entwickelten Kanalsystems, das die darunterliegende, Zucker produzierende Zellschicht mit der äusseren Umgebung des Nektariums verbindet, gibt eine restlose Antwort auf die viel umstrittene Frage, auf welchem Wege das Sekret aus dem Innern der Drüse durch die äusserst dicken Cuticularschichten nach aussen gelangt. Letztere sind in verschiedener Hinsicht zweckmässig; hauptsächlich bilden sie einen Schutzwall nach aussen gegen Tierfrass und andere mechanische Eingriffe, sie verhindern aber auch eine zu starke Verdunstung der Zuckerlösung. Die grosse Zahl der Kanäle macht es begreiflich, dass sich die Drüsenoberfläche nach dem Abwischen oft sogleich wieder äusserst gleichmässig mit einer Sekretschicht bedeckt.

## 2. *Aleurites moluccana* Willd.

zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie die vorige *Euphorbiacee*. Die kugeligen Nektarien auf den Blattstielen sind mit einer Schicht ganz ähnlicher inhaltsreicher Palisaden-

zellen (Pz) bedeckt. Die Cuticularschichten (Csch) sind bei dieser Art etwas weniger dick als bei der vorigen, aber doch immerhin noch mächtig entwickelt, 10,5—13,5  $\mu$ .

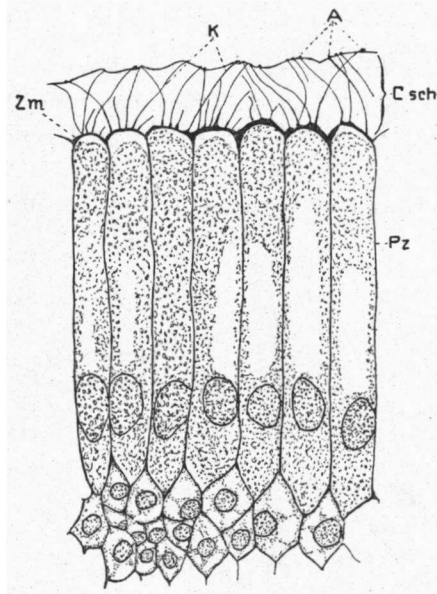


Fig. 2, Vergr. 1500.

In der Struktur des Kanalsystems ist jedoch ein Unterschied bemerkbar. Während bei *Endosp. moluccanum* die Kanäle büschelweise je vom Gipfelpunkt jeder Palisadenzelle entspringen, gehen sie hier einzeln und ziemlich gleichmässig verteilt von der ganzen Oberfläche der sezernierenden Zellen aus.

Mit Haematoxylin oder Hofmanns Violett erhält man auch hier wieder eine starke Dunkelfärbung an der Ursprungsstelle der Kanäle. Auch bei *Aleurites m.* glückte es mir, den Lauf der Kanäle vollständig, bis zu ihrem Austritt in die äusserste Cuticulahaut, zu verfolgen. Die Oberfläche ist hier viel weniger eben als bei der vorigen

*Euphorbiacee*; die Kanäle münden sowohl an den tiefsten als an den höchsten Stellen.

Auch bei *Aleurites* fehlt eine Schutzscheide.

### 3. *Poinsettia pulcherrima* R. Grah.

Diese dritte *Euphorbiacee* ist insofern ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt, als die Pflanze auch in Europa häufig gezogen wird und das Material auch lebend untersucht werden kann.

Die becherförmigen, grossen Nektarien an der Aussen-

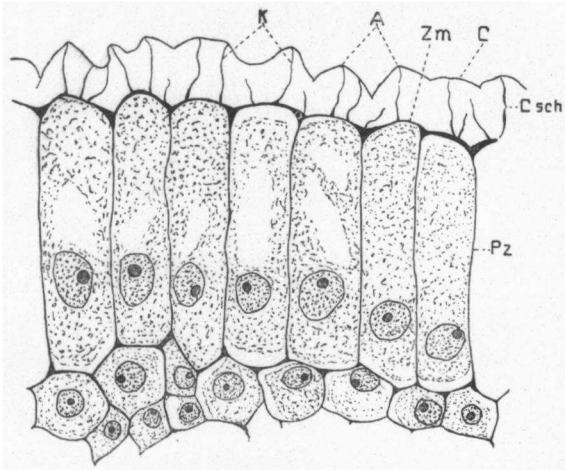


Fig. 3, Vergr. 1650.

seite der Cyathien sind von innen ganz mit einer Schicht von Palisadenzellen (Pz) ausgekleidet, deren Höhe zum Becherrande hin abnimmt. Die Schichten zeigen starke Faltung, doch wird diese zum Drüsengrunde zu immer schwächer. Durchschnittlich ist die Schicht an den einspringenden Stellen  $8\ \mu$  dick, an den höchsten  $10\ \mu$ .

An lebendem, mit Hofmanns Violett gefärbtem Material gelang es mir, den Lauf der Kanäle (K) vom Ursprung bis zur Mündung (A) zu verfolgen. Es gelang dies nicht an

dem mit Haematoxylin gefärbten Alkoholmaterial; bei diesem hoben sich die tief dunklen Kanäle allerdings scharf von den krystallklaren Cuticularschichten (Csch) ab, doch schienen die Kanäle in diese zu verlaufen. Augenscheinlich war der Farbstoff nicht imstande gewesen, bis zum äussersten Ende der Sekretionswege durchzudringen. Im Übrigen erhielt ich mit dem konservierten Material aus Java und dem lebenden aus Europa genau das gleiche Bild.

Wie bei der vorigen Art entspringen auch bei dieser die Kanäle in ziemlich gleichmässiger Verteilung auf der Gesamtoberfläche der sezernierenden Zellen. Die Zellmembranen sind wieder an der Grenzstelle sehr dunkel gefärbt. Die Kanäle münden meist an den Gipfeln der Cuticularfalten, aber nicht stets.

Wie bei den vorigen Arten fehlt auch bei dieser eine Schutzscheide.

#### 4. *Helicteres hirsuta* Lour. var. *purpurea*.

Die Drüsen dieses Strauchs sitzen einzeln oder zu mehreren auf den Infloreszenzachsen, am Grunde der Blütenstiele. Es sind dunkelrotbraune, stark glänzende Höcker von ausserordentlicher Härte. Letzterer Umstand brachte mich dazu, gerade bei dieser Species den Sekretionsmodus zuerst zu untersuchen. Leider war gerade dieses Objekt ungünstig, weil das Material sehr spröde war und die Kanäle äusserst fein, so dass anfangs die verschiedensten Färbmethoden scheiterten. Obgleich Spuren eines Kanalsystems gleich nach der ersten Behandlung mit Haematoxylin bemerkbar waren, so gelang es doch nicht, ein verständliches Bild zu erhalten. Leider ist mir dies auch nach Verbesserung der Technik noch nicht vollständig geglückt.

Bereits bei oberflächlicher Betrachtung von Fig. 4 sieht man, dass die Struktur der Cuticularschichten (Csch) bei dieser Art stark von derjenigen der vorigen abweicht.

Zwar sehen wir auch hier eine Schicht von Palisadenzellen (Pz), aber deren oberste, schmaler zulaufende Enden liegen eingebettet in der Cuticularmasse, greifen zahnförmig in diese hinein. Leider hat sich der Zellinhalt mehr oder weniger stark kontrahiert, so dass an den meisten Stellen die Zellmembranen (Zm) mit den Kanälen (K) allein stehen geblieben sind; die wirkliche Lage der Zellen zu einander lässt sich also nach diesem Präparat nicht beur-

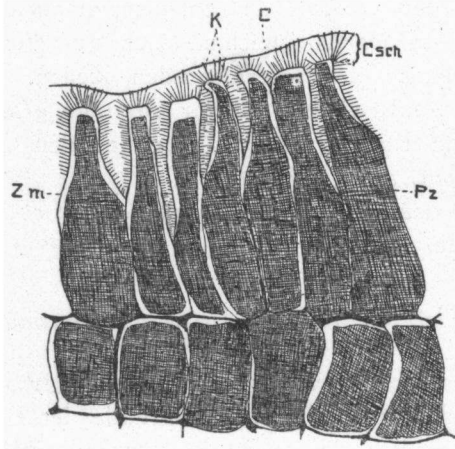


Fig. 4, Vergr. 1650.

teilen. Sicher ist dagegen, dass nicht nur vom Gipfel der Zellen zur Drüsenoberfläche, sondern auch von den Seitenwänden unzählige, äusserst feine Kanälchen ausgehen. Auf der Zeichnung sind diese noch viel zu grob wiedergegeben. Wegen der Schwierigkeit der Färbung liessen sich die Kanälchen nur selten in ihrem vollständigen Lauf verfolgen, meist endeten sie scheinbar kurz vor dem obersten Cuticulahäutchen in der darunterliegenden, durchsichtigen Masse. Es kommt mir sehr wahrscheinlich vor, dass die Kanälchen an den Seitenwänden der Zellen Verbindungen zwischen diesen darstellen. Die ausserordentliche Fein-



heit der Kanälchen hat wahrscheinlich ein völliges Durchdringen des Farbstoffs verhindert. Derartige Seitenverbindungen der Zellen kommen auch bei der folgenden Art vor.

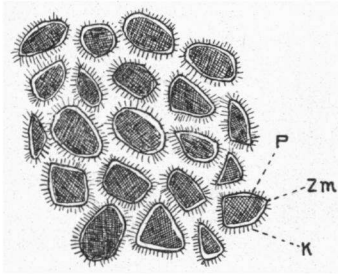


Fig. 4a, Vergr. 1650.

Ein Oberflächenschnitt ergibt das Bild von Fig. 4a. Die Zellen erscheinen umgeben von einem allerfeinsten Borsten- oder Haarkranz. Der beinahe

schwarz gefärbte Zellinhalt lässt keine Einzelheiten erkennen. Die Schnitte müssen bei dieser Art viel stärker gefärbt werden als bei den vorigen, bis der Zellinhalt zu einer nahezu einheitlichen dunklen Masse geworden ist; die besten Resultate liefert in diesem Fall das langsam aber sicher eindringende Eisen-Haematoxylin.

### *Spathodea campanulata* Beauv.

Die Drüsen befinden sich auf den Blättern, den Stipulae und etwa der Hälfte der Kelche. Makroskopisch sind es rundliche, vertiefte, stark glänzende Flecken.

Mit der vorigen Art gehört auch diese zu den ersten, die ich zur Untersuchung wählte. Auch bei *Spath. camp.* schliessen die Palisadenzellen (P.z.) oben nicht lückenlos aneinander, sondern bilden Spalten, in welche die cuticularisierte Schicht (Csch) mehr oder weniger tief hineingreift.

Das Kanalsystem (K) ist hier ebenfalls äusserst fein entwickelt, dazu ist seine Struktur komplizierter als bei den vorigen Arten. Die grössere oder geringere Feinheit der Leitungsbahnen scheint übrigens mit der grösseren oder geringeren Entwicklung der Cuticularschichten in Verband zu stehen, was ja sehr einleuchtend ist.

Nun beträgt die Dicke der Schichten über den Sekretionszellen bei *Spathodea camp.*  $4,4\ \mu$ , also 4 Mal weniger

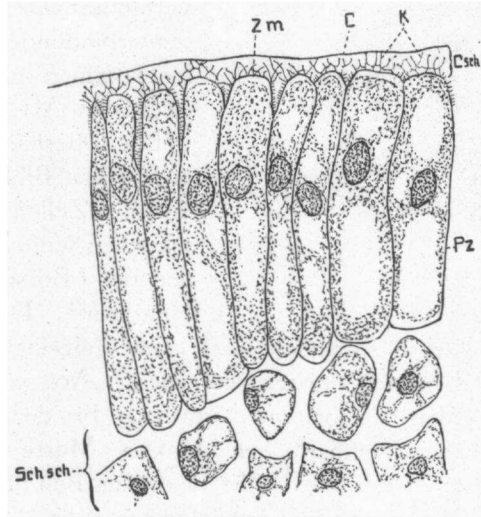


Fig. 5, Vergr. 1650.

als z. B. bei *Endospermum mōluccanum*; dementsprechend ist nun auch die Struktur der Kanäle eine viel feinere. Die Sekretionsbahnen haben hier eine viel kürzere Strecke zurückzulegen.

Eine Eigentümlichkeit des Kanalsystems ist, dass die von den Zellgipfeln ausgehenden Kanälchen nicht direkt nach oben verlaufen, sondern sich nach allen Richtungen winden und mit einander zu anastomosieren scheinen, wenigstens sieht man an Kreuzungsstellen deutlich dunkle Punkte. Die Zahl der Kanälchen ist so

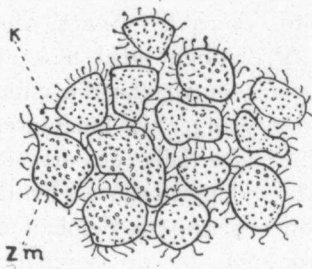


Fig. 5a, Vergr. 1650.

gross, dass die Cuticularschichten ein getrübbtes Bild zeigen.

Fig. 5a gibt nur den allgemeinen Eindruck wieder, den man bei Betrachtung der Epidermis von oben mit sehr starker Vergrösserung erhält. Zeichnerisch ist dieses unendlich feine Netz von Kanälen, das sich durch die ganze Dicke der Cuticularschichten, von den Zellmembranen bis zum obersten Cuticulahäutchen hinzieht, nicht wiederzugeben. Es gelang mir auch nicht, wie vor allem bei den *Euphorbiaceen*, Mündungsöffnungen an der Drüsenoberfläche zu unterscheiden.

Inbezug auf Färbmethode gilt das bei *Helicteres hirsuta* Gesagte.

Im Gegensatz mit den Nektarien der vorigen Arten, sind diese mit einer sehr dicken cuticularisierten Schutzscheide umgeben.

Ausser bei den obigen 5 Arten habe ich auch noch bei verschiedenen anderen Sekretionskanäle entdecken können; bei diesen waren jedoch die Cuticularschichten sehr schwach entwickelt und die Sekretionskanäle äusserst fein, so dass ich bei der Untersuchung auf technische Schwierigkeiten stiess. So scheinen mir die Sekretionswege bei den sehr kleinen Drüsen von *Euphorbia heterophylla* L. denen der grossen Becherdrüsen von *Poinsettia pulcherrima* ganz ähnlich zu sein, jedoch erhielt ich noch kein so deutliches Bild von ihnen.

In den Nektarien von *Tecoma grandiflora* Lois. suchte ich nach Analogie mit *Spathodea campanulata* lange vergeblich nach Kanälen; die Cuticularschichten sind bei ersterer noch viel dünner als bei letzterer. Schliesslich glückte es mir an einer Stelle, wo einige Palisadenzellen zufällig etwas kürzer waren als die anderen und die Cuticula dementsprechend etwas stärker als normal entwickelt, doch noch ein paar Kanäle zu unterscheiden. Zweifellos werden mir auch bei manchen anderen Arten mit äusserst dünnen Cuticularschichten die Sekretionswege noch entgangen sein,

die sich nach ständiger Verbesserung der Technik wohl werden finden lassen.

Berücksichtigt man, dass zuckersezernierende Drüsen bereits seit so langen Jahren von anatomischem, physiologischem und biologischem Standpunkt eingehend untersucht wurden, dass speziell die Frage, auf welchem Wege die in Wasser gelösten Stoffe die Cuticula oder cuticularisierten Membranen passieren, lebhaftes Interesse erregt hat, so wundert man sich, dass die so einfache Lösung dieser Frage durch Feststellung von Sekretionskanälen, nicht schon viel früher gefunden worden ist. Es kommt mir vor, dass nicht so sehr technische Schwierigkeiten als der lähmende Einfluss der Begriffe „Permeabilität“ vor allem aber „Osmose“ daran Schuld ist, dass die Anatomen das Sekretionsproblem von den Physiologen als bereits oder nahezu gelöst betrachteten und sich nicht durch Zweifel zu weiteren Untersuchungen gedrungen fühlten.

Eine Ausnahme macht Aufrecht<sup>1)</sup>, der in seinem „Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien“ mitteilt, dass er an der sezernierenden Oberfläche der Nektarien von *Acacia lophanta*, in vereinzelten Fällen bei starker Immersion, sehr feine Porenkanäle gefunden habe. Über diesen Fund lässt sich Aufrecht merkwürdigerweise nicht weiter aus, wohl fügt er später hinzu, dass andere eine blasige Absprengung der Cuticula wahrgenommen hätten und dass neue Untersuchungen diese widersprechenden Angaben klären müssten. Da Aufrecht leider seiner sonst so gründlichen Arbeit keinerlei Abbildungen beigegeben hat, ist es nicht möglich, festzustellen, was er in Wirklichkeit gesehen hat; seit 1891 haben denn auch die Untersuchungen ihren Fortgang genommen, ohne Aufrecht's Mitteilung zu berücksichtigen.

<sup>1)</sup> Inaugural Dissert. Zürich. 1891. p. 34.

Obgleich ich mir der Unvollständigkeit obiger Untersuchung vollständig bewusst bin, so glaube ich doch, dass durch Feststellung von Sekretionswegen in den Cuticularschichten das Sekretionsproblem für diese Kategorie von Drüsen in eine neue Phase eingetreten ist. Eine Untersuchung der Schleim, Harz, Gummi etc. abscheidenden Drüsen wird vielleicht eine gleiche oder ähnliche Lösung der Sekretionsfrage ergeben. Freilich wird diese Lösung erst vollständig, wenn physiologische Untersuchungen das anatomische Bild ergänzen. Einer der Wege, die hierzu führen, ist vielleicht die Vitalfärbung, auf die mich R. Höber aufmerksam gemacht hat und die ich auch bereits in Angriff genommen habe.