

LIBRARY OF THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

A N N A L E S
DU
JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

(**Volume XXI.**)
DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME VI.

ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE
DE
BUITENZORG.

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,

Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.

Directeur du Jardin.

(Volume XXI.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME VI.



LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CL-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1907

XII
115613
2.21

TABLE DES MATIÈRES.

	Pag.
WEEVERS (TH.), Die Physiologische Bedeutung des Koffeins und des Theobromins	1
TREUB (M.), Nouvelles Recherches sur le Rôle de l'Acide Cyan- hydrique dans les plantes vertes	79
Explication des Planches I et II	106
TREUB (M.), Notice sur „l'Effet Protecteur” assigné à l'Acide Cyan- hydrique des plantes.	107
Explication des Planches III et IV	114
SCHOUTE (J. C.), Ueber die Verdickungsweise des Stammes von Pandanus	115
Erklärung der Tafeln V—VIII	137
CAMPBELL (D. H.), Studies on the Ophioglossaceac	138
Explanation of Figures IX—XIX	191
NIEUWENHUIS-ÜXKÜLL (M.). „Extraflorale Zuckerausscheidun- gen und Ameisenschutz”	195
Tafelerklärung XX—XXIX	325

ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE
DE
BUITENZORG.

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

(Volume XXI.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME VI.

1^e PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1907

DIE PHYSIOLOGISCHE BEDEUTUNG DES KOFFEINS UND DES THEOBROMINS.

VON

TH. WEEVERS.

KAPITTEL I.

Allgemeines, Methode und Literatur.

Die Bedeutung dieser beiden Xanthinbasen für den Stoffwechsel der Pflanzen ist noch wenig studiert worden; nur CLAUTRIAU und SUZUKI haben dem Koffein einige Untersuchungen gewidmet, das Theobromin blieb in dieser Hinsicht völlig unerforscht.

Während meines Aufenthaltes im botanischen Garten zu Buitenzorg im Jahre 1902—1903 hatte ich Gelegenheit makro- und mikrochemische Studien zu machen, welche nicht nur die Objekte Coffea und Thea sondern auch Theobroma Cacao L. und Cola acuminata HORSE et BENN umfaszten und deren Resultate zum Teil denen der genannten Autoren widersprechen.

In den Mitteilungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam wurde schon ein vorläufiger Bericht¹⁾ inbetreff der mikrochemischen Untersuchungen aufgenommen, welche über das physiologische Betragen bestimmte Schlüsse zu ziehen gestatteten.

Die Hauptfragen, um die es sich handelt, sind folgende: stehen Koffein und Theobromin im Zusammenhang mit dem Eiweiszstoffwechsel der Pflanzen oder nicht? Entstehen, wenn ersteres der Fall ist, beide Stoffe beim Eiweiszabbau oder bei der Eiweisz-

1) TH. WEEVERS u. C. J. WEEVERS-DE GRAAFF, Akad. van Wetenschappen Amsterdam, October 1903. Investigations of some xanthine derivatives in connection with the internal mutation of plants.

synthese und können sie zu der letzteren benutzt werden? In zweiter Linie kommt dann die Frage nach der ökologischen Funktion.

Sehen wir uns dazu an, wo beide Stoffe im Pflanzenreiche vorkommen und geben wir zugleich einen kurzen geschichtlichen Ueberblick über frühere Forschungen.

Die Jahreszahlen bedeuten die Zeit der Entdeckung des reinen Stoffes, dessen Identität mit Koffein oft erst später erkannt wurde.

Das Koffein wurde aufgefunden in:

Coffea spezies	1820	von RUNGE ¹⁾
Thea „	1827	» OUDRY ²⁾
Paullinia „	1837	» MARTIUS ³⁾
Ilex paraguaiensis St. Hil.	1843	» STENHOUSE ⁴⁾
Cola acuminata Horsf et Benn.	1865	» ATTFIELD ⁵⁾
Neea theifera Oerst.	1869	» SCHARLING ⁶⁾
Theobroma Cacao L.	1882	» JAMES BELL ⁷⁾
Ilex Cassine L.	1885	» VENABLE ⁸⁾
Sterculia platanifolia L.	1895	» SHIMOYAMA ⁹⁾

Das Theobromin wurde aufgefunden in:

Theobroma Cacao L.	1841	von WOSKRESSENSKY ¹⁰⁾
Thea species	1871	» ZÖLLER und LIEBIG ¹¹⁾
Cola acuminata Horsf et Benn.	1883	» E. HECKEL und SCHLAGDENHAUFFEN ¹²⁾

Betrachten wir nun zuerst das Koffein, so sehen wir, dass es

4) RUNGE, SCHWEIGGER's Journal Bd XXXI.

2) OUDRY, Mag. f. Pharm. Bd XIX.

3) MARTIUS, Lieb. Ann. Bd. XXXVI.

4) STENHOUSE, Lieb. Ann. Bd XLV.

5) ATTFIELD, Pharm. Journal T. VI. DANIELL hat zuerst das Koffein aus diesem Material bereitet.

6) OERSTED, Bot. Zeit. 1869.

7) JAMES BELL, Analyse und Verfälschung der Nahrungsmittel.

8) VENABLE, Journ. Am. Chem. Soc. T. VII.

9) Zitiert v. GAUCHER, De la caféine et de l'acide cafétannique dans le Caféier Montpellier 1895.

10) WOSKRESSENKY, Lieb. Ann. Bd XLI.

11) ZÖLLER und LIEBIG, Lieb. Ann. Bd. CLVIII. Später wurde dies von KOSSEL (Ber. Chem. Ges. Bd XXI) bestätigt. Die von ZÖLLER angewandte Reaktion mit AgNO₃ ist überdies genügend charakteristisch.

12) E. HECKEL u. SCHLAGDENHAUFFEN, Journ. Chim. Pharm. T. VIII.

in 8 Genera auftritt, welche ganz verschiedenen Familien und Ordnungen angehören: den Centrospermae (Neca), Sapindinae (Ilex und Paullinia), Columniferae (Theobroma, Cola, Sterculia), Cistiflorae (Thea) und den Rubiinae (Coffea).

Das Theobromin kommt nur in 3 Genera vor, welche den Columniferae und den Cistiflorae angehören.

Das bedeutet ein Auftreten in ganz verschiedenen Zweigen des Stammbaumes, also eine Mutation, welche sich wiederholt gezeigt hat und welche auch ebenso oft wieder rückgängig geworden ist, denn in fast allen genannten Genera giebt es Spezies mit diesem Stoffe und solche ohne denselben.

So wurde zum Beispiel von G. Bertrand¹⁾ in Coffea Humboldtiana Baillon und in drei neuen Kaffeearten von Madagaskar kein Koffein gefunden. Ebensowenig fand ich²⁾ es in Coffea bengalensis Roxb., und diese Arten bilden also eine Ausnahme, denn weitauß die meisten Coffea spezies sind koffeinhaltig. So fand ich auch Camellia japonica L., C. Sasangua Thb. und C. minahassae Koorders koffeinfrei, für erstere wurde dasselbe schon von Stenhouse³⁾ nachgewiesen. Ebenfalls sind einige Ilex Arten koffeinhaltig (s. oben), andere koffeinfrei z. B. I. aquifolium L.

Meiner Ansicht nach liegt es auf der Hand, dasz wir hier mit Retrogression zu tun haben, dasz also bei Arten wie Coffea Humboldtiana die Eigenschaft der Koffeinbildung wieder verloren gegangen oder latent geworden ist.

Dieses Auftreten in so verschiedenen Ordnungen ist dem Betragen sehr vieler Glykoside, Pyridin- und Chinolinderivate, welche einzelne, nahe verwandte Genera charakterisieren, völlig entgegengesetzt; es scheint, alsob das Koffein zwar durchaus nicht bei jedem Stoffwechsel entsteht, es aber verhältnismässig leicht möglich ist, dasz durch eine Mutation oder einen Mutationskomplex seine Entstehung zu stande kommt.

Dies führt uns zu der Betrachtung des chemischen Charakters beider Stoffe.

1) G. Bertrand, Compt. Rend. 1905 T. CXLI.

2) Akad. van Wetenschappen, Amsterdam, Octobor 1903.

3) Stenhouse, Lieb. Ann. Bd XLV.

Koffein und Theobromin gehören beide zu den Xanthinbasen, sie sind also Purinderivate.

Von dem anfangs von E. FISCHER als hypothetischer Stoff aufgestellten, später wirklich im Laboratorium bereiteten Purin, lassen sich eine grosze Anzahl Stoffe ableiten, welche als Spaltungsprodukte beim Eiweiszstoffwechsel sowohl im tierischen als im Pflanzenorganismus auftreten.

Im Pflanzenstoffwechsel sind kleine Mengen Xanthin, Hypoxanthin und Guanin in Keimlingen¹⁾, in der Rinde und den Laubsprossen²⁾, in unterirdischen Teilen³⁾, Pollenzellen⁴⁾, kurz fast überall nachgewiesen worden und der Gedanke lag nahe, sie auch hier als Spaltungsprodukte der Nukleoproteide aufzufassen, nachdem KOSSEL⁵⁾ ihr Entstehen bei künstlicher Spaltung als charakteristisch für diese Eiweiszstoffe erkannt hatte.

Beobachten wir nun die Purinbasen, welche man speziell in den Theeblättern gefunden hat.

BAGINSKY⁶⁾ und KOSSEL⁷⁾ wiesen auch hier sehr kleine Mengen Xanthin nach und Hypoxanthin ist ebenfalls aufgefunden worden, obschon KRÜGER⁸⁾ hervorhob, dasz es vielleicht bei dem Trennungsverfahren aus Adenin entstanden sein könnte. Aber noch andere Purinbasen sind im Theeblatte enthalten, freilich in so geringer Quantität, dasz sie nur aus der Mutterlauge, welche bei der Darstellung des Koffeins übrig bleibt, bereitet wurden. So gewann KRÜGER l.c. noch eine Doppelbindung des Theobromins und Adenins, KOSSEL l.c. Theophyllin und Albanese⁹⁾ 3-Monomethylxanthin.

Der Reihe nach also:

1) G. SALOMON, Bot. Jahresb. 1880, Schulze Landw. Versuchst. Bd XLVI.

2) SCHULZE u. BOSSHARD, Zeitschr. physiol. Chem. Bd XI.

3) SCHULZE u. BARBIERI, Landw. Versuchst. Bd XXVIII.

4) A. v. PLANTA, Landw. Versuchst. Bd XXXI.

K. KRESLING, Archiv Pharm. Bd CCXXIX.

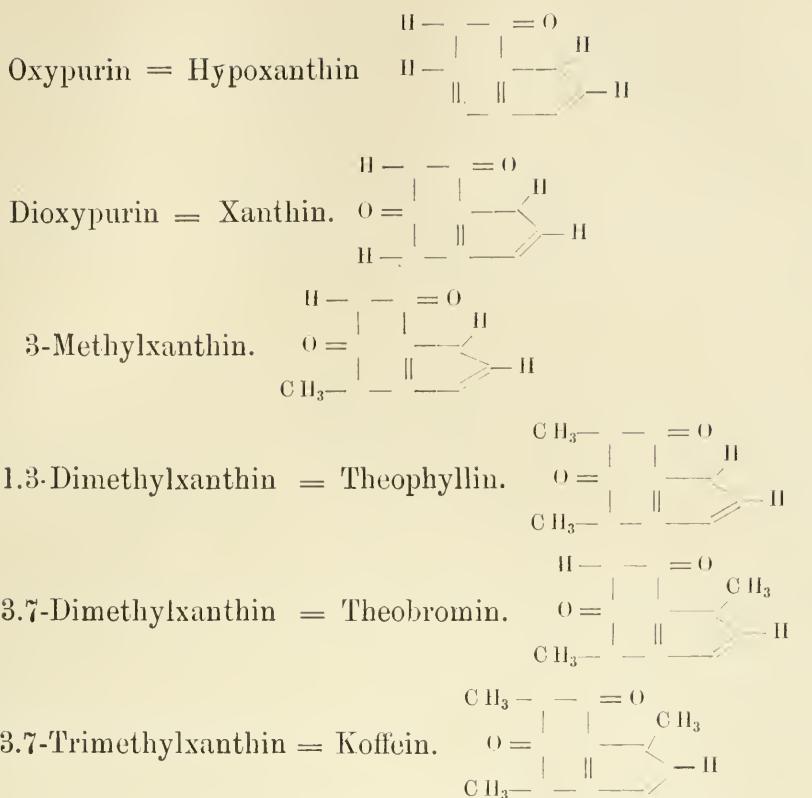
5) KOSSEL, Verh. physiol. Gesellsch. Berlin 1891. S.a. CZAPEK Biochemie der Pflanzen II S. 63.

6) BAGINSKY, Zeitschr. physiol. Chemie Bd VIII.

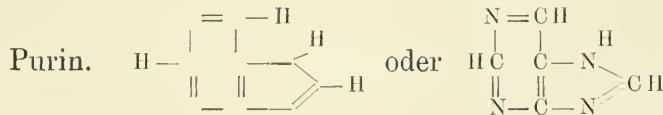
7) KOSSEL, » » » Bd XIII.

8) M. KRÜGER, » » » Bd XXI.

9) M. ALBANESE, Biochem. Centr. 1903.



Zum Vergleiche führe ich hier auch die Formel des Purin an.



In den Theeblättern wird also der Abstand zwischen den überall anwesenden Basen Xanthin und Hypoxanthin einerseits und dem hier in groszer Quantität vorkommenden Koffein andererseits von den in geringer Menge vorkommenden Basen 3-Methylxanthin, Theophyllin und Theobromin überbrückt.

Die Behauptung, dasz auf diesem Wege die Bildung von Koffein stattfinde, mit dem Xanthin und Hypoxanthin als Ausgangspunkt, ist also nicht sofort in Abrede zu stellen, umso mehr als aus dem Tierorganismus Enzyme bekannt wurden, welche z. B. Adenin in Hypoxanthin, Guanin in Xanthin¹⁾) überführen.

1) W. JONES, Zeitschr. physiol. Chem., Bd XLV.

A. SCHITTENHELM, Zeitschr. physiol. Chem. Bd XLII u. Bd XLV.

Cola, Theobroma und Coffea sind bis jetzt viel weniger erforscht, nur konnte Albanese l. c. auch dort mit Ausnahme des Kakao's überall 3-Methylxanthin als eventuelle Vorstufe nachweisen. Ich habe versucht, ob vielleicht im Kakao eins der anderen 1- oder 7-Methylxanthine zu finden wäre, leider war die Quantität des Materials, über welches ich verfügte (1000 ungekeimte Samen und 1000 junge Keimpflanzen), nicht genügend zu einer Entscheidung¹⁾.

Wie oben gesagt können also Koffein und Theobromin Sekundärprozessen ihren Ursprung verdanken, denn diese treten ja bei jedem Eiweiszabbau in der Pflanze auf; daher der Unterschied zwischen den Endprodukten dieser Spaltung und der künstlichen. Es gelang darum SUZUKI²⁾ nicht aus den Samenproteiden des Thees bei künstlicher Spaltung Koffein zu erhalten und ebensowenig gelang es mir bei künstlicher Spaltung des aus Coffea liberica- und Kakaosamen bereiteten Eiweisz. Das Eiweisz wurde in derselben Weise wie von SCHULZE und WINTERSTEIN³⁾ dargestellt und die Spaltung geschah durch Kochen mit konzentrierter Salzsäure. Nach dem Kochen wurde mit Chloroform ausgeschüttelt. Kontrollversuche mit zuvor hinzugefügtem Koffein zeigten, dasz die Base nicht zerstört wurde und in das Chloroform überging. Wenn also bei der künstlichen Spaltung Koffein gebildet wäre, so hätten wir es nachweisen können. Kochen mit Schwefelsäure zerstörte eventuell anwesendes Koffein; diese Methode war also zur Eiweiszspaltung nicht zu verwenden.

Dies alles bleibt jedoch Spekulation, nur das Experiment kann über die physiologische Bedeutung entscheiden. Wo und unter welchen Bedingungen Koffein und Theobromin in der Pflanze auftreten, ob Zusammenhang zwischen Zu- und Abnahme der Quantität des Eiweisz und der beiden Xanthinderivate besteht, das sind Fragen, die beantwortet werden müssen.

1) f. d. Methode s. M. KRÜGER, Zeitschr. Physiol. Chem. Bd XXI u. Bd. XXIV.

2) U. SUZUKI, Bull. Coll. of Agric. Tokyo Vol. IV.

3) E. SCHULZE u. E. WINTERSTEIN, Zeitschr. physiol. Chem. Bd XXXIII.

Dazu brauchen wir aber gute, zuverlässige Methoden der quantitativen und qualitativen Bestimmung. Die Behandlung dieser Methoden will ich absichtlich der Besprechung anderer Arbeiten auf diesem Gebiete vorangehen lassen, weil die Unzuverlässigkeit der Methode oft ihre Resultate beeinträchtigen, ja sogar ganz wertlos machen kann.

Der qualitative Nachweis des Koffeins geschah von mir immer nach der Methode BEHRENS³⁾), wenigstens in den Objekten Thea und Coffea. Die Pflanzenteile wurden mit gebranntem Kalk in einem Mörser sehr fein zerrieben, das Pulver an der Luft getrocknet und mit 96% Alkohol ausgezogen. Der Auszug wurde dann tropfenweise verdampft und der Rückstand sublimiert. Der Beschlag zeigt nach Anhauchen die charakteristischen Nadeln des wasserhaltigen Koffeins.

Mittels dieser sehr empfindlichen Methode ist aus minimalen Pflanzenmengen z. B. einigen Fruchtknoten oder Staubfäden das Koffein zu erhalten.

Diejenigen Pflanzenteile, welche wahrscheinlich beide Xanthinbasen Koffein und Theobromin enthielten, wurden mit von Essigsäure schwach angesäuertem Wasser ausgekocht. Der filtrierte, wässrige Extrakt wurde mit Bleiacetat behandelt und das Filtrat eingeengt, dann nach Uebersättigung mit Natriumkarbonat bis zur Trocknis abgedampft. In Abweichung von der Methode Behrens I. c. wurde die trockne Masse nicht sofort sublimiert, sondern mit Chloroform ausgezogen. Beide Xanthinbasen konnten dann nach Eintrocknen des Chloroforms entweder sofort oder nach Sublimation erkannt werden.

Die Beschläge von Koffein und Theobromingemengen sind nach Behrens Angaben leicht zu unterscheiden; ersterer Stoff befindet sich wegen seiner gröszeren Flüchtigkeit an der Peripherie und erscheint nach wiederholtem Anhauchen in kristallinischen Nadeln, letzterer befindet sich in der Mitte des Beschlagess und ist körnig, kristallinisch.

Der Unterschied zwischen beiden Basen tritt noch schärfer

1) H. BEHRENS, Anleitung zur mikrochemischen Analyse 4es Heft.

hervor, wenn man die Reaktion mit Silbernitrat benutzt, nur mussz diese ganz genau in der von Behrens angegeben Weise ausgeführt werden, dann giebt sie vorzügliche Resultate. Das Koftein giebt wollige Klümpchen, dünne Kristallfäden, das Theobromin rechtwinklige, farblose Stäbchen und Täfelchen mit starker negativer Doppelbrechung und einem Auslösungs-winkel von 20°.

Leider ist dieser qualitative Nachweis ungeeignet zum Studium der Lokalisation. Eine gute Methode dazu fehlt zur Zeit noch, denn ich finde die von Suzuki¹⁾ gegebene nicht im geringsten zuverlässig. Dieser Autor beobachtete, dasz in einer 0,5%. Koffeinlösung nur die Epidermiszellen der Schnitte der Theeblätter keine Bildung von Proteosomen zeigten und schloss daraus auf ein Vorkommen des Koffeins lediglich in diesen Zellen. Zur Bestätigung brachte er andere Schnitte zwei Tage lang in 3—4% Tanninlösung, wonach er in den Epidermiszellen ein voluminöses Präzipitat, in den übrigen Zellen des Durchschnittes eine leichte Trübung beobachtete. Der Autor sagt dann: „The prove that this *pcp* consisted of tannate of thein was furnished by the application of highly diluted H₃N, which dissolved it at once. This affords an easy way of distinguishing the *pcp* from minute proteosomes which latter solidify.”

Oefters habe ich diese Reaktionen versucht, fand jedoch immer in der Koffeinlösung keinen deutlichen Unterschied zwischen Epidermis- und übrigen Zellen, und in der Tanninlösung eine starke gleichmäszige Trübung, welche nach Hinzufügung des H₃N verschwand. Ganz dasselbe war jedoch zu beobachten in fast koffeinfreien Gewebeteilen.

Dies scheint mir auch selbstverständlich, denn in jedem Schnitt müssen eiweiszartige Körper von der Tanninlösung gefällt werden; unstreitig wird das Koffein die Fällung und also die nachträgliche Lösung deutlicher hervortreten lassen,

1) H. Suzuki, On the localisation of thein in the tea leaves. Bull. Coll. of Agric. Tokyo Vol. IV.

aber eine zur mikrochemischen Lokalisation geeignete Reaktion kann ich dieses Verfahren nicht nennen.

Wie gesagt fehlen also bis jetzt die Mittel, die beiden Xanthinbasen im Gewebe selbst nachzuweisen und sind die Hülsmittel zum Studium des Lokalisation beschränkt auf die Methode BEHRENS und die von MOLISCH¹⁾), der Schnitte in 3% A u Cl₃ Lösung legt, wobei sich am Rande des Tropfens, also nicht in den Zellen selbst, Kristalle des Koffeindoppelsalzes bilden.

Es besteht eine grosze Menge quantitativer Bestimmungsmethoden für Koffein, welche sich jedoch meistens mit den Drogen beschäftigen. NANNINGA²⁾ hat diese Methoden einer vergleichenden Prüfung unterzogen und gelangte zu dem überraschenden Ergebnis, dasz die Methode der Alkoholextraktion³⁾ zwar für schwarzen, fermentierten Thee gute Resultate ergebe, nicht aber für grünen, frisch getrockneten.

Das Koffein wird von der Gerbsäure und dem Gerbsäureniederschlag zurückgehalten, was die zu erhaltende Menge Koffein von dem Gerbsäuregehalt abhängig macht und weil im schwarzen Thee die Gerbsäure durch die Fermentation groszenteils verschwunden ist, sind die Resultate dabei genauer als beim grünen Thee. Als zuverlässige und nicht zu umständliche Methode gilt nach NANNINGA folgende.

Die Pflanzenteile werden fein gepulvert und feucht gemacht, so dasz der Wassergehalt 20 à 25% des Gewichtes beträgt (dazu stellte ich bei meinen Bestimmungen das Pulver in der Extraktionshülse 10 Tage bei Zimmertemperatur in einen dampfgesättigten Raum). Das Pulver (\pm 5 gr.) wurde dann 3 Stunden im Soxhlett-Apparat mit Chloroform extrahiert, vom Extrakt das Chloroform abdestilliert und der Rückstand mit kochendem Wasser aufgenommen, sodann abgekühlt, mit einigen Tropfen

1) MOLISCH, Histochem. der pflanz. Genussmittel. Jena 1891.

2) A. W. NANNINGA, Onderzoeken betreffende de bestanddeelen van het theeblad Med. 's Lands Plantentuin XLVI 1901.

3) P. VAN ROMBURGH e. LOHMAN, Verslag 's Lands Plantentuin 1896.

Bleiacetat versetzt und auf Volum (100 ccm) gebracht. Die Flüssigkeit wird filtriert und 50 ccm mit Chloroform ausgeschüttelt. Das praktisch alles Koffein enthaltende Chloroform wird filtriert und abdestilliert, das erhaltene Produkt ist weisz oder schwachgelb und schön kristallinisch. Ich habe diese Methode wiederholt nachgeprüft und betrachte sie als völlig zuverlässig; der Uebelstand der Alkoholextraktion besteht hier nicht und die Resultate stimmen ganz genau. Die erhaltene Kristallmenge habe ich immer nach Trocknen bei 95° gewogen und ausserdem nach Kjeldahl den Stickstoff darin bestimmt. Berechnet man diesen Stickstoff als Koffeinstickstoff, so bekommt man einen Koffeingehalt der Pflanzenteile, der zwar etwas niedriger aber genauer ist, weil kein anderer, von den in etwas bedeutender Quantität in unsren Objekten²⁾ vorkommenden stickstoffhaltigen Stoffen von Chloroform ausgezogen wird.

Zum Beweis des auffallenden Unterschiedes zwischen den Resultaten der Methode NANNINGA's und der Alkoholextraktion zitiere ich folgendes.

Material.	Alkoholextraktion.	Chloroformextraktion.
Frisch getrocknete Theeblätter	1,78%	2,69%
» » »	2,00%	3,16%
» » Blätter v. Coffea arabica	0,48%	0,66%
» » Samen v. » »	1,32%	1,55%
» » » v. » liberica	1,04%	1,36%

Auch der quantitativen Bestimmungsmethoden des Theobromins giebt es eine übergrosze Menge. DEKKER¹⁾ hat diese kritisch untersucht und mit Vermeidung der Fehler ein einfaches Verfahren empfohlen.

Die Ergebnisse seiner Methode stimmen ganz gut und in den ausgezogenen Teilen ist das Theobromin nicht mehr nachweisbar; überdies hat diese Methode den Vorzug, dasz eventuell anwesendes Koffein ebenfalls bestimmt werden kann. Die Bestimmung wurde in Bezug auf mein Versuchsmaterial in folgender, etwas abgeänderter Weise vorgenommen: 10 Gramm gepulverte

1) Mit Annahme der Kolasamen S. Kap. V.

2) J. DEKKER, Ueber einige Bestandteile des Cacao und ihre Bestimmung. Inaug. Diss. Bern,

Pflanzenteile wurden mit 5 gr Magnesiumoxyd gemischt und 300 ccm Wasser hinzugefügt. Die Masse wird drei Stunden am Rückfluszkühler erhitzt und heizt filtriert, der Rest noch dreimal mit 150 ccm Wasser eine Stunde gekocht und ebenfalls filtriert. Das gesamte Filtrat wird eingeeigt und mit Sand gemischt auf dem Wasserbade bis zur Trocknis eingedampft. Den pulverisierten Rückstand kocht man viermal mit 100 ccm Chloroform aus und filtriert das noch warme Chloroform, destilliert es ab und wiegt den Rückstand nach Trocknen bei 95°. Ausziehen und Kochen geschah länger als bei dem von DEKKER empfohlenen Verfahren, weil die Pflanzenteile nicht so fein gepulvert werden konnten.

Der Rückstand ist weisz oder schwachgelb, kristallinisch und enthält z. B. bei den Kakaosamen beide Xanthinbasen. Ein schon von E. SCHMIDT¹⁾ empfohlenes, später auch von DEKKER befolgtes, einfaches Trennungsverfahren beider Stoffe ist das Lösen des Koffeins in Benzol, weil Theobromin darin praktisch unlöslich ist (Nach DEKKER ist die Löslichkeit 1:100000). Die Benzollösung wird filtriert, das Benzol abdestilliert und der nach Trocknen bei 95° gewogene Rückstand als Koffein berechnet, während der in Benzol unlösliche Rest als Theobromin berechnet wird. Auch hier wurde für beide immer nach Kjeldahl der Stickstoff bestimmt und daraus die Quantität der reinen Xanthinbase berechnet.

L iteratur.

Den Xanthinbasen sind zwar vielfache Untersuchungen gewidmet worden, die physiologische Bedeutung ist aber wenig berücksichtigt.

KELLNER, MAKINO und OGASAWARA²⁾ beschäftigten sich zuerst damit. Sie wiesen nach, dass in jungen Theeblättern das Koffein relativ am reichsten vertreten war und der Gehalt fortwährend kleiner wurde, von 15 Mai bis 30 November 2,85%—1,00% (Die Untersuchungen wurden in Japan ausgeführt und die Werte beziehen sich auf die Thea sinensis). Während dieser Zeit nahm,

¹⁾ E. SCHMIDT, Lieb. Ann. Bd CCXVII.

²⁾ KELLNER, MAKINO und OGASAWARA, Landw. Versuchst. Bd XXXIII.

in Prozenten des Gesamtstickstoffs berechnet, der Eiweisz N zu von 70,1—85,5% und der Koffein N nahm erst zu von 16,5% bis 21,3%, dann ab bis 10,2%. Der Amidstickstoff war zuerst 13,4% und schlieszlich 5,7% vom Total N.

Die Meinung KELLNER's, dasz aus der prozentischen Abnahme des Koffeinstickstoffs und der gleichseitigen Zunahme des Eiweisz-stickstoffs auf eine Umwandlung des ersteren in letzteren zu schlieszen sei, kann man diesen Tatsachen nicht entnehmen, weil diese Meinung den zugeführten Stoffen keine Rechnung trägt und die Ergebnisse über die absoluten Quantitäten Eiweisz und Koffein nur sehr wenig aussagen.

HECKEL¹⁾ gab an, dasz bei der Keimung der Kolanusz das Koffein verschwinde. Der Koffeingehalt war vor der Keimung 2,37%, nach einem Jahr 1,07%, nach zwei Jahren 0,70%, nach drei Jahren 0,21%. Es ist aus seiner kurzen Notiz jedoch nicht ersichtlich, ob der Gehalt für die Kotyledonen oder für die ganze Keimpflanze berechnet wurde und ebensowenig sagt dieser Pro-zentgehalt viel, wenn wir nicht das Totalgewicht kennen. Auch kann Auswanderung in den Boden stattgefunden haben, so dasz die Folgerung, das Koffein werde bei der Keimung benutzt und vielleicht in KNO_3 übergeführt, nicht völlig berechtigt erscheint.

GAUCHER l. c. hat dasselbe, das Verschwinden des Koffeins bei der Keimung für die Kaffeebohne behauptet, jedoch nur daher, weil er die Xanthinbase in jungen Keimpflanzen nicht nachzuweisen vermochte, was bestimmt unrichtig ist, das Resultat einer fehlerhaften Methode.

CLAUTRIAU²⁾ war der erste, der sich in einer zusammenfassenden Arbeit mit dem Koffein beschäftigte; seine Untersuchungen betrafen Thea und Coffea species. Leider war die von ihm benutzte, quantitative Bestimmungsmethode mittels Alkoholextraktion fehlerhaft. Sie giebt wie oben erwähnt unzuverlässige

2) E. HECKEL, Compt. Rend. Tome CX.

1) G. CLAUTRIAU, Nature et signification des Alcaloïdes végétaux. Bruxelles 1900.

Resultate, weil der Gerbsäuregehalt bei seinen frisch getrockneten Pflanzenteilen den Koffein ertrag sehr beeinfluszt. Gesetzt dasz gekeimte Samen weniger Gerbsäure enthalten als ungekeimte, so ist schon deshalb ceteris paribus eine scheinbare Zunahme des Koffeins bei der Keimung zu konstatieren, während dies in Wirklichkeit ja gar nicht der Fall zu sein braucht. Nur unter dem groszen Vorbehalt einer gleichen Quantität Gerbsäure, ohne die alle Resultate völlig unvergleichbar sind, können sie verwertet werden und grosze Vorsicht ist deshalb geboten¹⁾.

CLAUTRIAU schlosz bei den Objekten *Coffea liberica* und *Thea sinensis* auf eine Zunahme des Koffeins während der Keimung im Lichte wie im Dunkel. In den Samen der letzteren Pflanze vermochte er kein Koffein nachzuweisen.

Wurden ganze *Liberiapflänzchen* ins Dunkel gestellt, so glaubte der Autor aus seinen Resultaten nicht auf eine Abnahme des Koffeins schlieszen zu können, die individuellen Schwankungen sind aber so grosz, dasz mir seine Schlusfolgerungen nicht berechtigt erscheinen. Dasselbe gilt auch zum Teil von seinen Ringelungsversuchen, deren er sehr viele ange stellt hat. Wenn CLAUTRIAU in den geringelten Zweigen 32,93% Trockensubstanz und 0,68% Koffein, in den normalen Zweigen 27,77% Trockensubstanz und 0,97% Koffein findet, so ist dies scheinbar ein sehr schlagendes Resultat, jedoch ist die prozentische Abnahme des Koffeins in den geringelten Zweigen eine logische Folge der Stärkeanhäufung oberhalb der Ringelwunde.

Eine Aenderung der absoluten Quantität ist aus seinen Daten nicht ersichtlich, schon deshalb nicht, weil es sich bei meinen Vorversuchen bald herausstellte, dasz die demselben Knoten entsprungenen Zweige durchaus nicht immer mit einander vergleichbar sind.

Seine Beobachtung, dasz im Dunkel in den geringelten Zweigen keine Abnahme sondern eine schwache Zunahme des Koffeins stattfindet, hat aus denselben Gründen wenig zu sagen. Ebenso-

¹⁾ Die Theablätter enthalten sehr viel Gerbsäure. Nach KELLNER, MAKINO und OGASAWARA I. e. nimmt der Gerbsäuregehalt mit dem Alter der Blätter zu, von 8,53%—12,16%.

wenig dasz eine starke prozentische Zunahme nachweisbar ist, wenn der geringelte Zweig im Lichte in einer CO₂ freien Atmosphäre gestellt wird, denn in diesem Falle ist Assimilation unmöglich und die Kohlenhydrate verschwinden durch die Atmungsprozesse. Wäre eine Aenderung der absoluten Menge zu konstatieren möglich gewesen, so hätte dies viel gröszeren Wert gehabt.

Im allgemeinen scheinen mir deshalb die Ringelungsversuche zum Studium dieses Objektes nicht sehr geeignet.

Dasselbe gilt auch für die Ringelungsversuche bei den Thea spezies, wo der Autor Aehnliches beobachtete. CLAUTRIAU stellte auch abgeschnittene Theazweige in Sachssche Nährlösung, mit oder ohne KNO₃, in der Absicht zu sehen ob ein Unterschied im Koffeingehalt sich zeigen würde. Die Blätter fielen jedoch so schnell ab, dasz dem Resultate kein Wert beizumessen ist.

Die Schlusfolgerung CLAUTRIAU's, dasz das Koffein bei Oxydation von Eiweisztstoffen als „Produit de dechet”, als Abbauprodukt entstehe, ist also aus seinen Versuchen auch in Bezug auf die Methode nicht mit Gewissheit zu entnehmen und ebensowenig, dasz die Bildung nur in den Vegetationspunkten, nicht in den Blättern stattfinde.

MIYOSHI ¹⁾) wies nach, dasz in alten, ins Dunkel gestellten Theeblättern das Koffein, das zuvor 11,15% des Totalstickstoffs betrug, zunimmt bis 13,74%.

SUZUKI ²⁾) hat sich nur mit Thea beschäftigt. Leider fand ich in seiner Mitteilung die befolgte Methode nicht erwähnt, welche wie gesagt bei diesem Objekte über den Wert der Resultate entscheidet. Seine Ergebnisse weichen in mehreren Punkten erheblich von den meinigen ab. In den Samen konnte er kein Koffein nachweisen, so dasz es seiner Meinung nach erst bei der Keimung auftrete und zwar, wenn ich seine Angaben gut

1) MIYOSHI, Bull. Coll. of Agric. Tokyo. Vol. II.

2) U. SUZUKI, Contribution to the physiological knowledge of the Tea plant. Bull. Coll. of Agric. Tokyo. Vol. IV.

verstehe, mehr im Lichte als im Dunkel; jedoch sagt der Autor selbst: „Light seems to have no direct influence, since etiolated shoots as well as the shoots grown to daylight contain it in nearly the same quantity.“

Auch von diesem Autor wurde keine Koffeinzunahme gefunden, wenn den Nährösungen Na NO_3 hinzugefügt wurde. Ueber den Wert dieser Versuche lässt sich jedoch schwerlich etwas Entscheidendes sagen, weil über die Versuchsanstellung nichts berichtet wird.

In den Sprossen, welche sich im Dunkel entwickelten, fand der Autor ein höheres Koffeinprozent, sowohl auf Trocken gewicht, als auf den Totalstickstoff berechnet. Die Folgerung SUZUKI's: „The processes of metabolism show more connection with their production than those of assimilation and synthesis“, lässt sich aus seinen Angaben nicht mit der nötigen Sicherheit ableiten und ist auch nicht scharf gefaszt. Indem er sich auf die Beobachtungen KELLNER's stützt und hervorhebt, dasz mehrere Stoffe im Herbste aus dem Blatte auswandern, nennt SUZUKI eine Abnahme in alten Blättern wahrscheinlich, und weil er in den Samen kein, in den Zweigen und Wurzeln nur Spuren Koffein fand, schlieszt der Autor auf eine Umwandlung in Eiweiszstoffe, vielleicht mit H_2N als Zwischenstufe. Diese Betrachtung gilt jedoch nicht für immergrüne Sträucher und ist überdies nicht streng belegt, so dasz es auch nach der Meinung des Autors unentschieden blieb, ob in Gegenwart einer Menge Kohlenhydrate und bei Abwesenheit einer anderen Stickstoffquelle Koffein zur Eiweiszbildung benutzt werden könne oder nicht.

Zum Schlusz noch einige Worte über die Frage der Koffein und Theobrominglykoside. Darüber ist eine ziemlich ausgedehnte Literatur entstanden: KNEBEL¹⁾, HILGER²⁾, LAZARUS³⁾ und

1) KNEBEL, Chem. Centr. Bd. I.

2) HILGER, Apoth. Ztg. Bd. VII.

3) W. LAZARUS, Bot. Centr. Bd. LVI.

SCHWEITZER¹⁾ behaupteten dasz in den Geweben der lebenden Pflanzen die Xanthinbasen wenigstens partiell in glykosidischer Form vorlägen, welche Glykoside sehr bald zerfielen und dabei u. a. Zucker und die freien Xanthinbasen lieferten. Unmöglich ist dies überhaupt nicht, aber es kommt mir doch vor, dasz der von KNOX, PRESCOTT u. a.²⁾ erhobene Einwand, dasz vielleicht Verbindungen mit wechselnden Mengen tanninartigen Körpern vorliegen, noch nicht widerlegt worden ist.

Ich habe frische ungekeimte Kola- und Kakaosamen in kochendem Alkohol getötet; dann wurde der Alkohol abdestilliert und der Rückstand mit Wasser aufgenommen. Die Lösung wurde wiederholt mit Chloroform ausgeschüttelt, bis ihr in dieser Weise absolut keine Xanthinbasen entzogen werden könnten und schlieszlich mit Salzsäure gekocht. Auch dann aber war der Lösung gar kein Koffein oder Theobromin zu entziehen, was gewisz nicht zu gunsten der Glykosidenexistenz spricht.

1) C. SCHWEITZER, Pharm. Ztg. Bd. XLIII.

2) J. W. F. KNOX u. A. B. PRESCOTT, Journ. Amer. Chem. Soc. Vol. XIX.

KAPITTEL II.

Untersuchungen über Thea spezies.

Die Objekte waren: *Thea assamica* Griff und *Thea sinensis* Sims¹⁾. Beide sind im botanischen Garten zu Buitenzorg immergrüne Sträucher, welche wie schon v. ROMBURGH und LOHMAN²⁾ konstatiert haben in fast allen Teilen Koffein enthalten; nur die Wurzeln sind immer koffeinfrei. Die Quantität ist in den übrigen Teilen sehr verschieden, auch in Bezug auf den Totalstickstoff. Das Resultat, zu dem SUZUKI l. c. gelangte ist folgendes: das Koffein bildet in den Zweigen junger Keimpflanzen 2,3—3%, in den Blättern 12,7—13,6% des Totalstickstoffs.

In den Stengeln mindert sich das Koffeinquantum mit dem Alter sehr schnell und sobald eine scharfe Trennung zwischen Holzkörper und Rinde gemacht werden kann, fand ich ersteren koffeinfrei, letztere einschließlich des Cambiums enthält jedoch fast immer sehr kleine Quantitäten; nur in sehr dicken Zweigen von *Thea sinensis* vermochte ich kein Koffein nachzuweisen. Die Blätter enthalten ebenfalls die Xanthinbase fast immer, zwar wie wir sehen werden in sehr wechselnder Quantität, die beim Blattfall verschwindend klein, oft auch Null ist.

Für das Studium des Blumen verfügte ich nur über *Thea assamica*, dort fand ich das Koffein in allen Teilen: Kelchblättern, Corolla, Staubfäden und Fruchtknoten, gerade wie v. ROMBURGH und LOHMANN für *Thea sinensis* berichtet haben.

In den unreifen Früchten konnte ich Koffein nachweisen:

- 1^o in den sehr jungen Kotyledonen, welche noch in Schleim eingebettet lagen.
- 2^o in diesem Schleimendosperm,
- 3^o in der Samenhaut,

1) *Camellia minahassae* KOORDERS, *C. Sasangna* Thb., *C. japonica* L. fand ich koffeinfrei.

2) P. v. ROMBURGH u. C. E. F. LOHMAN, Verslag 's Lands Plantentuin 4896.

Ann. Jard. bot. Buitenz. 2e Sér. Vol. VI.

4^o im Perikarp.

Völlig reife, gut gereinigte Samen ohne Perikarp enthielten ebenfalls deutlich Koffein. In dieser Hinsicht musz ich mich also völlig der Meinung BOORSMA's¹⁾ anschlieszen; ganz leicht ist auch hier das Koffein mit der Methode BREIRES nachzuweisen, wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung hervorhob. Nachher behauptete NESTLER²⁾, dasz das Koffein sich hier anders als in den übrigen Teilen der Theepflanze verhalte, weil es nicht durch Sublimation zu gewinnen sei. Wahrscheinlich wird dies jedoch der groszen Menge, der bei der trocknen Destillation entstandenen Nebenprodukte zuzuschreiben sein. Die entgegengesetzten Ergebnisse von CLAUTRIAU und SUZUKI, welche Autoren kein Koffein in den Samen nachzuweisen vermochten, sind anscheinend das Resultat einer fehlerhaften Methode; das Material CLAUTRIAU's stammte wenigstens aus demselben Orte, wie das meinige.

Das Koffein findet sich also am meisten in den jungen, sich entwickelnden Teilen, wo Zellteilung und Wachstum stattfinden; ist dieses Stadium vorüber, so mindert sich, wie wir bald auch für die Blätter erkennen werden, seine Quantität, ja es schwindet zuweilen völlig.

Auch in alten, fast ausgewachsenen Teilen kann man experimentell neue Koffeinbildung hervorrufen, wenn es gelingt neues Wachstum eintreten zu lassen z. B. durch Wundreiz. Ringelt man alte Aeste von *Thea assamica*, welche fast völlig koffeinfrei sind, so tritt in dem Kallus und auch nur dort, oberhalb und unterhalb des Ringelschnitts Koffeinbildung auf. Der Gehalt im Kallus ist 15 bis 20 mal so grosz wie in der übrigen Rinde, denn aus dem Kallus erhaltene Koffeinbeschläge waren eben so stark wie die aus einer 15 bis 20 mal so groszen Rindenmenge s. Methode Catechol Bestimmung³⁾.

Dieses Erscheinen im Kallus über und unter dem Ringelschnitt

1) BOORSMA, Chem. Centr. 1891.

2) NESTLER, Jahresber. der Vereinigung der Vertreter der angew. Botanik 1903.

3) TH. WEEVERS, Die physiol. Bedeutung einiger Glykoside. Jahrb. f. Wiss. Botanik. Bd XXXIX S. 253.

deutet auf ein Entstehen in den wachsenden Teilen, nicht auf einen gehemmten Koffeintransport in der Rinde.

Zum weiteren Studium der physiologischen Bedeutung schien es mir nun zuerst erforderlich eine ganz genaue Vorstellung zu bekommen von dem Betragen des Koffeins bei allmählichem Wachsen und Absterben des Theeblattes, besonders weil diese Blätter ein so ausgezeichnetes Versuchsmaterial darbieten.

Die Arbeit KELLNER's l.c. hatte schon gezeigt, dasz der Prozentgehalt allmählich abnimmt, sagte jedoch über die absolute Menge des Koffeins nur wenig aus. Das von mir benutzte Verfahren war folgendes. Von einer Anzahl Theepflanzen (*Thea assamica*) im Kulturgarten von Tjikemeuh wurden 100 Zweige ausgewählt, welche zugleich wachsende Spitzen mit jungen Blättern, ausgewachsene und gerade abfallende, gelbe Blätter trugen. Von jedem Zweig wurden nun sieben Blätter in auffolgenden Wachstumsstadien abgepflückt und das Koffein darin bestimmt, also in den 100 jüngsten Blättern, 100 etwas älteren Blättern u. s. w.

Die Ergebnisse sind folgende:

100 Blätter	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Total Koffein.
2,970 g.	4,41%	131 mg.	
5,200 »	3,85%	200 »	
12,030 »	2,73%	329 »	
21,830 »	2,15%	469 »	
31,000 »	1,03%	320 »	
31,000 »	0,60%	179 »	
29,400 »	0,02%	5 »	

Die graphische Vorstellung am Schlusz dieser Arbeit macht die Sachlage deutlicher⁴⁾.

Dies giebt uns nun zugleich eine Vorstellung von der Veränderung der Koffeinquantität in einem selben Blatte, bei fortgeschreitendem Alter, jedoch unter Berücksichtigung des notwendigen Fehlers, dassz die Blätter eines Zweiges gleich grosz werden. Die grosse Periode wird also einigermaßen die Kurven

4) Die Abscissenachse ist in sechs gleiche Teile geteilt und Trockengewicht, Koffeinprozent und Total Koffein in den auffolgenden Wachstumsstadien sind die Ordinaten. Der Maßstab konnte natürlich für Trockengewicht und Total Koffein nicht gleich grosz genommen werden, für ersteres ist er 50 mal so grosz.

beeinflussen, aber dieser Fehler kann in Bezug auf die scharf-gipflige Kurve des Totalkoffeins vernachlässigt werden.

Das Trockengewicht der Blätter steigt natürlich zuerst, bleibt dann fast konstant und sinkt beim allgemeinen Stofftransport aus dem Blatte kurz vor dem Blattfall. Die prozentische Koffeinquantität sinkt bekanntlich von dem jüngsten Stadium an, die absolute Quantität steigt bis zur Erreichung der definitiven Blattgrösze. Während das Blattgewicht dann durch Zellwandverdickung und Materialspeicherung zunimmt, sinkt wieder allmählich die Koffeinmenge und fast alles ist aus dem gelben Blatte verschwunden.

Bringen wir *Thea assamica* Blätter, worin ihrem Alter gemäsz Koffeinabnahme eingetreten ist, ins Dunkel so verändert die Abnahme in eine Zunahme. Der Versuch kann nicht geschehen, indem man die ganze Pflanze ins Dunkel stellt, denn da lässt sie die Blätter fallen, sondern indem man die Blätter mit Stanniol umwickelt.

Die Blätter wurden vor dem Versuch halbiert und zwar derart, dasz eine Blatthälfte entfernt, die andere mit Stanniol umwickelte, mit dem Mittelnerv an der Pflanze gelassen wurde, folglich wie gewöhnlich Stoffe ab- und zuführen konnte. Nach 14 Tagen wurde auch diese Hälfte vom Mittelnerv abgeschnitten und analysiert. Die beiden Blatthälften, welche wie Vorversuche lehrten, zuvor gleich grosze Mengen Koffein enthielten, konnten dann mit einander verglichen werden.

100 Blatthälften 1).	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Total Koffein.
Ehe sie ins Dunkel gestellt	5,860 g.	2,4%	131,5 mg.
Nachdem sie ins Dunkel gestellt waren	5,400 »	2,7%	158 »

Also eine Zunahme von 26,5 mg. = \pm 20% des Totalkoffeins. Der Versuch zeigt uns aufs deutlichste den Einfluss der Stanniolbedeckung, welche die Assimilation der CO₂ unmöglich macht.

Für sichere Folgerungen ist dieser Versuch jedoch noch nicht geeignet, weil auch Veränderung der eventuellen Zu- oder Abfuhr des Koffeins stattgefunden haben könnte.

1) Sehr kleinblättriges Exemplar.

Versuche mit abgeschnittenen Blättern.

Die Hälften bieten uns gut vergleichbare Objekte und sind, weil abgeschnittene, mit den Stielen in destilliertes Wasser gestellte Blätter, im feuchten Raume mehrere Wochen lebendig bleiben, ein Material, das zu verschiedenen Versuchen benutzt werden kann.

Ins Wasser tritt aus den Blättern kein Koffein über oder nur Spuren $< 0,5$ mg., fast ebensowenig andere stickstoffhaltige Stoffe; die Blatthälften bilden also ein abgeschlossenes Ganzes. Immer wurde wie oben, die eine Blatthälfte vor dem Versuch, die andere am Schlusz vom Mittelnerv abgeschnitten, welche Verwundung qua talis keinen Einflusz übte, der die Resultate beeinträchtigen konnte. Einige meiner Versuchsprotokolle, alle mit erwachsenen Blättern werde ich hier folgen lassen. Der Koffeinstickstoff wurde wie oben bestimmt, der Eiweiszstickstoff nach der Stutzer-Kjeldahl Methode.

Der Prozentgehalt des Koffeins ist beim Anfang der verschiedenen Versuche natürlich sehr ungleich, je nach dem Alter der Blätter. Wie Vorversuche lehrten, ändert sich die Koffeinquantität bei einem durch Austrocknen an der Luft verursachten Absterben fast gar nicht, so dasz dieses Absterben, welches zuweilen bei einzelnen Blättern vorkam, vernachlässigt werden konnte. Für diese Blätter dauerten nämlich die Versuche kürzer, als für die lebendig bleibenden, was zwar die Resultate etwas modifiziert aber so, dasz diese dadurch umso beweiskräftiger würden, weil sie sich auf etwas kürzere Versuchszeit beziehen. Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalquantität vor dem Versuch.

1^{er} Versuch.

100 Blatthälften 11 Tage im Lichte in einer
fast CO₂ freien Atmosphäre¹⁾.

Kontrollversuch.

Trockengewicht	45,370 g. (86,2%)	47,830 g.
Koffein	1,62%	248,3 mg.
Koffein N	0,47%	71,6 » (136,6%)
Eiweisz N	1,96%	301,3 » (84,8%)

1) Die Blätter standen in Wasser in einem abgeschlossenen Raume. Mittels starker Kalilauge wurde die Kohlensäure tunlichst gebunden.

Koffein	+	66,6 mg.	{	Zunahme	36,6%
Koffein N	+	19,2 "			
Eiweisz N	-	54 "		Abnahme	15,2%

2^{er} Versuch.

Blatthälften 9 Tage im Dunkel.				Kontrollversuch.	
Trockengewicht		15,025 g. (87,2%)		17,228	g.
Koffein	0,75%	112 mg.		0,51%	88 mg.
Koffein N	0,22%	32,3 " (127,2%)		0,45%	25,4 "
Eiweisz N	2,32%	348 " (94,3%)		2,14%	369 "
Koffein	+	24 mg.	{	Zunahme	27,2%
Koffein N	+	6,9 "			
Eiweisz N	-	21 "		Abnahme	5,7%

3^{er} Versuch.

100 Blatthälften 12 Tage in diffusem Lichte so schwach dasz die Kohlenhydrate menge um die Hälfte abnahm.				Kontrollversuch.	
Trockengewicht		12,740 g. (85,4%)		15,025	g.
Koffein	2,0 %	252 mg.		1,55%	232 mg.
Koffein N	0,58%	72,7 " (108,7%)		0,45%	66,9 "
Eiweisz N	2,25%	286,6 " (94,7%)		2,01%	302,6 "
Koffein	+	20 mg.	{	Zunahme	8,7%
Koffein N	+	5,8 "			
Eiweisz N	-	16 "		Abnahme	5,3%

4^{er} Versuch.

100 Blatthälften 12 Tage 7—12 V. M. in der Tropensonnen.				Kontrollversuch.	
Trockengewicht		10,070 g. (96,3%)		10,460	g.
Koffein	1,75%	176 mg.		2,05%	214 mg.
Koffein N	0,51%	50,8 " (82,2%)		0,59%	61,8 "
Eiweisz N	2,72%	273,2 " (104,5%)		2,50%	261,4 "
Rest N	0,09%	9,0 " (88,2%)		0,10%	10,2 "
Koffein	-	38 mg.	{	Abnahme	17,8%
Koffein N	-	11 "			
Eiweisz N	+	11,8 "		Zunahme	4,5%
Rest N	-	1,2 "		Abnahme	11,8%

Wenn wir die Resultate der drei ersten Versuche überblicken, so finden wir eine Zunahme des Koffeins, eine Abnahme des Eiweiszes. Hier überwiegt also der Eiweiszabbau die Eiweisssynthese und damit verknüpft sich eine Koffein-zunahme. Wenn also ein Zusammenhang zwischen beiden besteht, so ist die Folgerung, das Koffein entsteht beim Abbau.

Sehen wir uns nun den vierten Versuch an, so finden wir gerade das Entgegengesetzte, das Eiweisz nimmt zu, das Koffein ab. Hier überwiegt also die Eiweiszsynthese und damit verknüpft sich eine Koffeinabnahme.

Das Ueberwiegen der Eiweisdissimilation in den drei ersten Versuchen ist ganz klar. Entweder durch Entziehung der Kohlensäure oder durch teilweisen oder völligen Lichtmangel wurde die Assimilation der Kohlensäure geschwächt oder aufgehoben und dadurch das Material zur Eiweiszsynthese verringert. Diese Synthese wird demzufolge, ebenfalls durch den Lichtmangel qua talis, wie PFEFFER¹⁾ und GODEWSKI²⁾ betont haben, kleiner; die Eiweisdissimilation dagegen verringert sich nicht, nimmt vielmehr zu (S. PFEFFER I. c. S. 461). Das Resultat beider Prozesse ist die beobachtete Eiweiszabnahme, womit sich die Koffeinzunahme direkt oder indirekt verknüpft. Beim vierten Versuch hatten die Blätter im direkten Sonnenlicht Gelegenheit zur Assimilation, zwar nicht so, dasz eine Gewichtszunahme erfolgte, aber doch das Eiweiszquantum sich mehrte. Dies muszte geschehen auf Kosten der übrigen Stickstoffhaltigen Bestandteile der Blätter, am meisten des Koffeins, denn im allgemeinen ist in diesen erwachsenen Blättern die Quantität der übrigen Stickstoffverbindungen (Amidosäuren, Amide, Ammoniumsalze und Nitrate) sehr klein.

Das Koffein wird also bei der Eiweiszsynthese benutzt, in welcher Weise jedoch, direkt oder indirekt bleibt noch unentschieden. Natürlich musz man im Auge behalten, dasz die Blätter sich hier in anormalen Umständen befinden, und diese Versuche nur beweisen, dasz das Koffein zur Eiweisbildung benutzt werden kann, nicht dasz es immer dazu benutzt wird.

Bei den meisten Versuchen bestand eine konstante Beziehung zwischen Eiweiszabnahme und Koffeinzunahme. 30 à 40% des Eiweiszstickstoffs wurde nach den Versuchen als Koffein N zurückgefunden und dieser hohe Prozentwert, so ver-

1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie 1er Teil S. 402. Mon. Ber. Berl. Akad. 1873.

2) GODEWSKI, Anz. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau 1897.

schieden von den kleinen, fast immer entstehenden Mengen Xanthin u. w. (s. oben) zeugt nicht für ein Entstehen, lediglich aus Nukleoproteiden, deutet vielmehr auf eine Bildung als sekundäres Produkt. Wie oben gesagt, entsteht das Koffein ja auch nicht bei künstlicher Eiweiszspaltung, wenigstens nicht mit den mir zu Gebote stehenden Mitteln.

Die starke Methylierung des Koffeinmoleküls im Vergleich zu dem Purinkern und dem Xanthin weist darauf, dasz Reduktionsprozesse bei seiner Bildung eine Rolle gespielt haben, wobei wir vielleicht an bei der Atmung entstandene Produkte zu denken hätten. STOKLASA¹⁾ hat ja bekanntlich auf die Bedeutung des Wasserstoffs in Statu nascendi, Produkt der Enzymspaltung der Kohlenhydrate, gewiesen.

Nachdem also durch die vorangehenden Betrachtungen unsre Meinung über die Bedeutung des Koffeins präzisiert worden ist, wollen wir versuchen ob diese Meinung, das Koffein entstehe bei der Eiweisdissimilation und werde wo nötig wieder zur Eiweiszsynthese benutzt, mit den übrigen Tatsachen in Einklang steht.

Zuerst mit den an bunten Blättern beobachteten. Einige Sträucher von Thea assamica im botanischen Garten zu Tjikemeuh trugen eine grosze Anzahl bunte Blätter und zwar so, dasz die eine Hälfte gelbbunt, die Hälfte an der anderen Seite des Mittelnervs schön grün war. In beiden Hälften wurden nun bei erwachsenen Blättern die Quantitäten Eiweisz, Koffein, stickstoffhaltige Verbindungen und Kohlenhydrate bestimmt.

100 gelbbunte Hälften.		100 grüne Hälften.
Frisch Gewicht	38,400 g.	38,100 g.
Trockengewicht	10,230 »	13,245 »
Eiweisz N	241,8 mg. 2,36%	203,1 mg. 2,21%
Koffein N	82,8 » 0,81%	41,4 » 0,31%
Rest N	44,1 » 0,43%	11,1 » 0,08%
Kohlenhydrate	{ Glukose 49,5 Saccharose ²⁾ 328,5 Starke 627 } 975 mg. 9,53%	{ 192 384 1266 } 1842 mg. 13,91%

1) J. STOKLASA, Vortrag Int. Congresz f. angew. Chem. Rom. Chem Zeit N°. 36, 1906.

2) Dasz wir hier mit Saccharose zu tun haben, ist zwar nicht sicher, aber doch sehr wahrscheinlich. Das Kohlenhydrat reduzierte die Fehlingsche Lösung nicht sofort,

Also enthalten die gelbbunten Teile nur die Hälfte der Kohlenhydrate, bedeutend weniger Eiweisz, $\pm 2 \times$ soviel Koffein und $\pm 4 \times$ soviel übrige Stickstoffverbindungen.

Ersteres leuchtet sofort ein, denn wo das Chlorophyll fast oder ganz fehlt, kann nur günstigenfalls eine sehr schwache Kohlensäureassimilation stattfinden, nur auf Kosten der zugeführten Stoffe kann also Eiweiszsynthese geschehen und diese wird daher im Vergleich mit derjenigen in den grünen Teilen geringer sein und wahrscheinlich dem Eiweiszabbau nachstehen. Dort wo wir erwarten dürfen, dasz der Eiweiszabbau am grössten, die Eiweiszsynthese am kleinsten ist, in den gelbbunten Teilen nämlich, finden wir eine zweimal so grosse Koffeinquantität, was unsren Voraussetzungen völlig entspricht.

Jedenfalls müssen wir hier aber auch beim Transporte der stickstoffhaltigen Stoffe Rechnung tragen, der hier ungehindert geschehen kann; das ist, glaube ich, auch zum Teil die Erklärung der grossen Quantität der übrigen Stickstoffverbindungen (Amide und Amidosäuren). Die durch diese Stoffe im Stoffwechsel gespielte Rolle ist jedoch noch nicht so ganz klar, dasz eine Entscheidung in dieser Hinsicht möglich wäre.

Dieser Versuch ist deshalb nicht so beweiskräftig als oben-stehende mit den abgeschnittenen Blättern; das Koffein könnte auch den gelben Teilen zugeführt sein, was mir jedoch auch in Bezug auf andere Beobachtungen gar nicht wahrscheinlich vorkommt.

Jedenfalls kann man diesem Versuch nicht entnehmen, dasz die Anwesenheit des Chlorophylls einen fördernden Einfluss auf die Koffeinbildung übe, oder ein notwendiger Faktor dazu sei, zu welchem Gedanken das Fehlen des Koffeins im Holze und in den unterirdischen Teilen uns Anlass geben könnte.

Zweitens unser Versuch mit den mit Stanniol bedeckten Pflanzen:

sondern nur nach Inversion mittels verdünnter Säure oder Invertin; Emulsin und Diastase invertieren es nicht. Von SUZUKI S. LIPPMAN, Chemie der Zuckerarten S. 1044, wurde Saccharose in den Theesamen nachgewiesen.

Hier war in normalen Umständen eine Abnahme des Koffeins eingetreten, die durch die Bedeckung aufgehoben wurde um einer Zunahme Platz zu machen. Auch dies stimmt genau: Assimilation der Kohlensäure wird unmöglich gemacht, das Material zur Eiweiszbildung kann nur zugeführten Stoffen entstammen und diese Bildung wird kleiner sein als vor der Bedeckung, weil ja auch der Lichtmangel, qua talis, die Synthese hemmt. Der Abbau des Eiweises wird deshalb der Synthese überlegen sein und die Folge ist wiederum Koffeinzunahme.

Der Lichtmangel während 12 Stunden, in der Tropennacht, übte keinen deutlichen Einfluss aus; morgens und abends fand ich die Koffeinquantität der *Thea assamica* Blätter fast ganz gleich, jedoch ebenfalls die Eiweiszquantität.

100 Blätthälften. Abends 20 Febr. 6 U.		Morgens 21 Febr. 6 U.	
Trockengewicht	11,970 g.	11,860 g.	
Eiweissz N	244 mg. 2,04%	242 mg. 2,04%	
Koffein N	59 » 0,49%	60 » 0,50%	
Rest N	Spuren	4 » 0,03%	.

Diese Unterschiede liegen innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler, nur eine Zunahme des Reststickstoffs ist deutlich; dem Anschein nach dauert die Verdunklung zu kurz, als dasz bei diesem Falle sein Einfluss auf die Koffein- und Eiweiszquantität beobachtet werden konnte.

Viele Untersuchungen über die Änderung der Eiweiszquantität der Blätter mit dem Tageswechsel liegen nicht vor. KOSUTANY¹⁾ hat diesen Gegenstand für *Vitis Riparia* untersucht und seine Schlusfolgerung ist, dasz die Eiweiszquantität während der Nacht in den Blättern zunehme. Er berechnete diese Zunahme für gleiche Mengen des Trockengewichts, was fehlerhafte Resultate giebt, weil durch den Transport der Kohlenhydrate das Totaltrockengewicht abnimmt; JOST²⁾ hat daher versucht diese Resultate auf 100 k cm. Blattoberfläche umzurechnen. Indem letzterer dabei die Versuche SACHS's über Blattentleerung benutzt hat, welche mit anderen Objekten angestellt waren,

1) KOSUTANY. Landw. Versuchs. Bd. XLVIII.

2) L. JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie S. 402.

so haftete seinen Ergebnissen etwas Unsicheres an. Jost konkludiert zu einer schwachen Eiweiszabnahme während der Nacht.

SUZUKI¹⁾) hat die Hypothese aufgestellt, dassz in der Nacht die Eiweiszquantität der Blätter sich durch Spaltung verringere und die durch diese Spaltung gebildeten Aminosäuren aus den Blättern transportiert, an anderen Stellen wieder zur Eiweiszsynthese benutzt würden. Bei weitem die meisten seiner Versuche zeigen eine, zwar nicht immer starke Abnahme des Eiweiszquantums während der Nacht, die Resultate für die übrigen Stickstoffverbindungen (nl. Asparagin und Amidosäuren) sind sehr verschieden; die Allgemeingültigkeit dieser Hypothese SUZUKI's ist noch nicht bewiesen.

Zuletzt noch ein anderer Versuch über Koffeinverbrauch in den *Thea assamica* Blättern.

Werden erwachsene, halbierte Blätter in sehr schwachem Licht in tunlichst CO₂ freier Atmosphäre gebracht, jedoch mit den Stielen nicht in destilliertem Wasser, sondern in einer 1 à 2% Glukoselösung, so mindert sich das Koffein, während in denselben Umständen in destilliertem Wasser eine starke Zunahme stattfindet. Sehr wahrscheinlich ist im ersten Falle die Eiweiszsynthese ausgeführt mittels des Koffeins und der aufgenommenen Glukose, etwa in der Weise wie es bei den Versuchen ZALESKI's³⁾ und HANSTEEN's⁴⁾ der Fall war, die Eiweiszbildung auf Kosten aufgenommener Nitrate und Amidosäuren einerseits, Glukose oder andere Kohlenhydrate andererseits beobachteten.

Hier war der stickstoffhaltige Stoff schon vorhanden, brauchte nur Glukose hinzugeführt zu werden. Bemerkenswert ist auch das ganz verschiedene Betragen des Koffeins, verglichen mit dem der Blausäure, die TREUB⁴⁾ als spezielle Vorstufe zur Eiweisz-

1) U. SUZUKI, On an important function of leaves. Bull. Coll. of Agric. Tokyo Vol. IV.

2) W. ZALESKI, Bot. Centr. Bd LXXXVII.

3) B. HANSTEEN, Jahr. Wiss. Bot. Bd. XXXIII.

4) M. TREUB, Ann. Jard. Buitenzorg. 2e Serie. Vol. IV.

bildung betrachtet und die in Phaseolus lunatus Blättern in derartigen Umständen nicht ab zunimmt.

Leider konnte ich nur einen Versuch anstellen und zwar in Holland in einigen heiszen Tagen im August 1906. Die Pflanzen waren 1905 in einer Wardschen Kiste hierher geschickt, gut lebendig geblieben und hatten hier neue kleinere Blätter gebildet, welche erwachsen zu diesem Versuche benutzt wurden. Der Versuch ist daher unter etwas anormalen Umständen ausgeführt worden, mit weniger Material, daher nicht so einwandsfrei wie die übrigen.

60 Blatthälften erwachsener Blätter			
8 Tage im Halbdunkel in CO ₂			
freier Atmosphäre, Blattstiele in			
1 à 2% Glukoselösung.			Kontrollversuch.
Trockengewicht	1,660 g. (101,2%)		1,640 g.
Koffein	2,65% 44 mg.		3,23% 53 mg.
	Koffeinabnahme 9 mg. (17,0%).		

Nachdem wir oben festgestellt haben, dasz in speziellen Fällen das Koffein wieder verarbeitet wird, bleibt uns noch die wichtige Frage übrig, ob dies auch im normalen Stoffwechsel der Fall ist.

Bei weitem die grösste Quantität ist in den Blättern anwesend; was geschieht damit bei dem Blattfall? Wir sahen oben schon, dasz das Koffein allmählich aus den Blättern schwindet, sobald deren definitive Grösze erreicht worden ist. Wird nun die Base qua talis nach anderen Teilen transportiert oder nicht?

Ringelungsversuche, obschon denselben der Fehler anhaftet, dasz die Zweige nicht ganz gut zu vergleichen sind, schienen mir die einzigen, zur Lösung dieser Frage geeigneten. Die beiden Thea spezies sind immergrün, eine Betrachtung, wie SUZUKI (s. Einleitung) sie anstellte, ist daher nicht gut möglich. Wenn nämlich die Pflanzen niemals ohne Blätter sind, so liesze sich ein Transport von alten nach jungen Blättern denken, der in der Rinde so schnell geschehe, dasz immer nur sehr kleine Quantitäten da zu finden wären. Der sehr niedrige Koffeingehalt in den Zweigen an und für sich betrachtet, sagt also über eine eventuelle Wiederverarbeitung des Koffeins nichts aus.

Einige Zweige mit lediglich alten Blättern, ohne wachsende Spitzen wurden geringelt und alle Blätter in gewohnter Weise halbiert. Die abgeschnittenen Hälften dienten zur Bestimmung des Koffeinquantums beim Anfang des Versuchs. Nach zwei Monaten wurden die anderen Blatthälften vom Mittelnerv abgeschnitten und ebenfalls analysiert; das Koffeinquantum war 120 mg. kleiner als in den ersteren Hälften. Wenn also diese Quantität qua talis nach der Rinde transportiert worden ist, musz dort eine sehr deutliche Koffeinzunahme zu beobachten sein, denn im Holze wurde das Koffein niemals nachgewiesen, dem Ringelschnitt zufolge (noch nicht vom Kallus überbrückt) war der Transport durch die Rinde ebenfalls unmöglich und eine wachsende Spitze war nicht da.

Der Vergleich mit anderen, nicht geringelten Zweigen, desselben Alters, mit einer fast gleichen Anzahl, ebenfalls halbierten Blättern zeigte, dass vielleicht gar keine oder nur eine sehr schwache Zunahme stattgefunden hatte¹⁾. Das Koffein musz also in einen anderen Stoff übergeführt worden sein, es fragt sich jedoch, ob dieser andere Stoff nicht in den Blättern bleibt und so beim Blattfall verloren geht.

Diese letzte Frage musz verneinend beantwortet werden, wie aus folgendem hervorgeht.

Die Quantitäten des Koffeins, Eiweisz, der übrigen N-Verbindungen in alten (grünen) und in eben abfallenden Blättern wurden verglichen um zu erfahren, was mit diesen Stoffen vor dem Blattfall geschah.

100 Blätter von *Thea assamica* ²⁾.

	Alt, grün.	Eben abfallend, gelb.
Trockengewicht	24,560 g.	23,320 g.
Koffein N	38,4 mg.	2,6 mg. = — 35,8 mg.
Eiweisz N	429,8 "	233,3 " = — 196,5 "
Rest N	36,9 "	4,8 " = — 32,1 "

Vom Koffein ist also 93%, vom Eiweisz 46%, von den übrigen Stickstoffverbindungen 87% verschwunden.

1) Die Zunahme, 10—20 mg., lag innerhalb der individuellen Differenzen.

2) Aus gelben abfallenden *Thea sinensis* Blättern war das Koffein ebenfalls fast verschwunden.

Die unumgängliche Schlusfolgerung ist, dasz ersteres grosszenteils in andere Stoffe übergeführt und nach der Rinde transportiert worden ist.

Die groszen Koffeinquantitäten, welche in den Theeblättern nachgewiesen worden sind, treten also wieder in den Stoffwechsel und bilden das Material zur Eiweiszsynthese. Ein endgültige Verwandlung von all diesem Koffein in andere Stickstoffverbindungen ist ja nicht gut möglich, weil diese, wie wir oben nachgewiesen haben, in so kleinen Quantitäten in der Theepflanze vorkommen.

In den jungen Blättern, wo sovieles aus dem Protoplasma sich bildet, überwiegt die Eiweisdissimilation; später wenn die Zellen erwachsen sind, mehrt sich die Eiweiszsynthese, werden die Blätter die Bildungsstätten des Eiweizes und das vorher abgelagerte Koffein wird allmählich benutzt und in den Stoffwechsel gezogen. Diese Betrachtung scheint mir am besten den Tatsachen zu entsprechen.

Welche Umwandlungen das Koffein dabei erfährt, musz leider noch dahingestellt bleiben. Ich habe zur Lösung dieser Frage versucht, aus den Theeblättern Enzyme zu bereiten, welche die Umwandlungen herbeizuführen vermochten.

Die Teile (Blatt und Rinde) wurden mit Glaspulver in einem Mörser zerrieben und entweder mit 30% Alkohol oder mit chloroformhaltigem Wasser ausgezogen. Diese Extrakte übten bei 25° C. und bei 45° C. keinen Einflusz auf eine Koffeinlösung, die Quantität der hinzugefügten Base änderte sich nicht. Auch bei Autolyse eines Breis von wie oben pulverisierten *Thea assamica* Blättern¹⁾) war keine Aenderung der Koffeinquantität zu konstatieren, so dasz meine Versuche erfolglos blieben.

Gerne hätte ich auch noch die Wirkung eines nach BUCHNER's Methode bereiteten Presssaftes studiert, verfügte jedoch nicht über das Material dazu.

1) Die Versuche geschahen in Holland, mit aus den Tropen in einer Wardschen Kiste gesandten Pflanzen, die jedoch ganz gut lebendig waren mit frischen Blättern. Vielleicht ist in den Tropen ein besseres Resultat zu erzielen.

Fruchtreifung.

Es wurde schon erwähnt, dasz sowohl im Fruchtknoten, als in allen Teilen der sich bildenden Früchte und ebenfalls in den reifen Samen Koffein nachweisbar ist. Nach Analogie der Blätter kann man erwarten, dasz die Bildung in den jungen, sich entwickelnden Teilen vor sich geht, aber auch dasz die Koffeinqantität sich mit dem Annähern der völligen Reife verringert. Die Tatsachen entsprechen dieser Erwartung, wie aus dem folgenden ersichtlich ist.

Thea assamica.	Trockengewicht.	Diameter.	Koffein.
100 sehr junge Samen	9,250 g.	5—10 mm.	53 mg. 0,58%
100 halb erwachsene Samen	76,400 "	± 15 "	370 " 0,48%
100 reife Samen	108,170 "	52 "	0,05%

Die Keimung von Thea assamica.

300 fast gleich grosze Samen wurden zum Versuche benutzt und in drei Gruppen geteilt, deren Frischgewicht auf ein Prozent stimmte. Eine Gruppe wurde ungekeimt, die zweite nach der Keimung im Lichte, die dritte nach der Dunkelkeimung analysiert.

1^e Gruppe. 100 ungekeimte Samen.

Trockengewicht	108,17 g.	
Koffein	52 mg.	0,05%
Koffein N	45,0 "	0,01%
Eiweisz N	734 "	0,68%

2^e Gruppe. 100 Keimpflanzen, Während 2 Monate im Licht gekeimt in Gartenerde.

Stengel der Keimpflanze ± 10 cm.
 ± 5 gut entwickelte, grüne Blätter.

Total	Kotyledonen.	Rest Keimpflanze.
Trockengewicht 97,710 g.	82,500 g.	15,210 g.
Koffein 192 mg. 0,20%	Spuren	192 mg. 1,26%
Koffein N 54,4 " 0,06%	"	55,4 mg. 0,36%
Eiweisz N 565 " 0,58%	353 mg. 0,43%	212 " 1,39%

3^e Gruppe. 100 Keimpflanzen. Während 2 Monate im Dunkel gekeimt in Gartenerde.

Stengel der Keimpflanze \pm 20 cm.

einzelne, kleine gelbe Blättchen.

	Total.	Kotyledonen.	Rest Keimpflanze.
Trockengewicht	100,350 g.	86,030 g.	14,320 g.
Koffein	318 mg. 0,31%	Spuren	318 mg. 2,22%
Koffein N	91,8 " 0,09%	"	91,8 " 0,64%

Sowohl bei der Keimung im Lichte als im Dunkel, nimmt das Koffein in den Kotyledonen ab¹⁾), verschwindet fast ganz, nimmt jedoch in dem jungen Stengel und den Blättern stärker zu; die Wurzeln sind vom Anfang an koffeinfrei.

Das Resultat für die ganze Keimpflanze ist also in beiden Fällen eine starke Zunahme.

Wenn wir die Keimung unter beiden Umständen vergleichen, so finden wir im Dunkel eine Totalzunahme von 265 mg., im Lichte von 139 mg.

Dies stimmt also mit den Ergebnissen der Blätterversuche völlig überein; im Dunkel ist wieder Kohlensäureassimilation unmöglich und die Eiweisssynthese gehemmt, folglich überwiegt die Dissimilation mehr und das Resultat ist stärkere Koffein-zunahme.

Was die Ursache der Abnahme des Koffeins in den Kotyledonen ist, Transport oder Verbrauch, ist aus diesem Versuch nicht ersichtlich; im Zusammenhang mit Beobachtungen bei anderen Objekten kommt mir letzterer am wahrscheinlichsten vor²⁾). Hier in den Kotyledonen, in erwachsenen Geweben, wo stickstofffreies Material zur Eiweissbildung sich genügend befindet³⁾), ist nach Analogie mit den erwachsenen Blättern Verbrauch des Koffeins zu erwarten; in den stark wachsenden, jungen Blättern und im Stengel dagegen Dissimilation des Eiweisses mit Koffeimbildung verknüpft.

Die Ergebnisse dieser Versuche weichen von denen SUZUKI's erheblich ab; wie schon oben erwähnt fand dieser Autor eine

1) Die Samenkeime sind so klein, dass sie bei dieser Betrachtung zu vernachlässigen sind. Die Reservestoffe sind in den Kotyledonen enthalten.

2) Auswanderung in den Boden fand wie Vorversuche lehrten fast gar nicht statt.

3) *Thea sinensis* L. Samen enthalten 22,9% Fett. S. CZAPEK. Biochemie der Pflanzen S. 423.

etwas stärkere Zunahme im Lichte als im Dunkel und gar kein Koffein in den ungekeimten Samen.

Obschon SUZUKI's Versuche mit *Thea sinensis* angestellt wurden und eine Entscheidung also noch nicht möglich ist, scheint es mir sehr sonderbar, dassz so nahe verwandte Arten ein so verschiedenes Betragen bei der Keimung zeigen würden. Meiner Meinung nach sind SUZUKI's abweichende Ergebnisse die Folge einer fehlerhaften Bestimmungsmethode, denn für die ungekeimten Samen sind sie bestimmt unrichtig, wie ich oben schon dargestellt habe.

Zum Schlusz will ich auch an dieser Stelle Herrn Dr. A. W. NANNINGA¹⁾ meinen Dank abstellen für das mir gesandte Material.

1) Dr. A. W. Nanninga. Chef v. d. Afdeeling Theecultuur. Dep. v. Landbouw Buitenzorg.

KAPITEL III.

Untersuchungen über Coffea spezies.

Die Objekte waren *Coffea arabica* L., *C. liberica* BULL und *C. Stenophylla* G. DON¹⁾. Die Sachlage ist hier komplizierter als bei *Thea*, man kann nicht so einfach sagen, alle Teile sind koffeinhaltig, man musz jedes Objekt gesondert behandeln. Zwei wichtige Punkte sind jedoch allen gemeinsam; erstens: das Auftreten des Koffeins findet statt in den jugendlichen Geweben, nur die Wurzeln sind immer frei davon, beides gerade so wie bei *Thea*; zweitens: das Koffein ist im Gegensatz zu den *Thea* spezies in den Samen besonders reichlich vorhanden.

Coffea stenophylla enthält die Base in jungen Schößlingen und Blättern, beim weiteren Wachstum verringert sich die Quantität sehr bald, wie aus den folgenden Angaben hervorgeht.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Total Koffein.
100 sehr junge Blätter	5 g.	1,80%	90 mg.
100 fast erwachsene Blätter der- selben Zweige.	14,600 g.	0,04%	6 »

Von dem Koffein war also 93% verschwunden.

Alte Blätter enthalten die Base nicht, ebensowenig die Zweige und Wurzeln; wenn also die Sträucher keine Früchte tragen, ist in den Jahresperioden mit fast lediglich erwachsenen Blättern das Koffein beinahe verschwunden, das zuvor gebildete Koffein wieder in den Stoffwechsel getreten.

Fruchttragende Exemplare enthalten in den jungen und reifen Früchten ziemlich viel Koffein, hierfür ist also jene Schlusfolgerung nicht ohne Weiteres berechtigt.

Aehnlich verhält sich die Sache bei *Coffea liberica*, was ich etwas ausführlicher dartun will.

1) *Coffea bengalensis* ROXB. fand ich Kofeinfrei.

Auch hier enthalten die jungen Schöszlinge und Blätter das meiste Koffein. Ganz in derselben Weise wie bei *Thea assamica* wurde die Quantität in sehr jungen, in etwas älteren und in erwachsenen Blättern derselben Zweige bestimmt und auf diese Weise eine Vorstellung von dem Betragen des Koffeins in einem selben Blatte mit wachsendem Alter gewonnen.

100 Blätter.	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Total Koffein.
16,9 g.	0,75%	126 mg.	
41,1 "	0,60%	247 "	
55,0 "	0,18%	98 "	
72,4 "	0,11%	82 "	
92 "	0,01%	10 "	
91 "	—		Spuren.

Die graphische Vorstellung am Schlusz dieser Arbeit hat mit der Kurve für *Thea-assamica*-Blätter grosze Aehnlichkeit, die Maximalquantität des Koffeins wird jedoch viel früher erreicht; wenn die Blätter ihr Wachstum noch gar nicht eingestellt haben, fängt schon die Koffeinabnahme an und aus den erwachsenen Blättern ist fast alles verschwunden. Das geht auch aus Versuchen mit halbierten Blättern hervor, von denen eine Hälfte vom Mittelnerv abgeschnitten und analysiert wurde, die andere mit dem Nerv an der Pflanze belassen, später ebenfalls abgeschnitten und analysiert wurde.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Total Koffein.
25 Blatthälften, noch nicht erwachsen.	11,370 g.	0,57%	65 mg.
25 Blatthälften normale Grösze, schlaff ¹⁾ .	16,270 "	0,18%	30

Abfallende Blätter sind auch hier koffeinfrei.

So enthalten auch die Stengelspitzen ziemlich viel Koffein, grüne Zweige mit erwachsenen Blättern wenig in der Rinde, nichts im Holze, gelbbraune mit Kork versehene Zweige gar keines oder nur Spuren. Sehr wahrscheinlich tritt das Koffein also auch bei diesem Objekte bald wieder in den Stoffwechsel, viel eher noch als bei *Thea*²⁾.

1) Groszblättriges Exemplar.

2) Wenn Koffein bei den kambialen Wachstumsprozessen gebildet wird, so muss es deshalb sofort wieder in den Stoffwechsel treten.

Wenn derartige koffeinfreie Teile Blüten tragen oder schlafende Knospen sich entwickeln, so bildet sich im jugendlichen Gewebe und nur dort allein das Koffein.

Durch Verdunklung gelingt es bei diesem Objekte nicht in koffeinfreien, alten Blättern die Bildung der Xanthinbase hervorzurufen; bei dem Stoffwechsel musz also eine völlige Verwandlung stattgefunden haben, denn die Dissimilation überwiegt im Dunkel und dennoch beobachten wir keine Koffeinbildung.

Die Fruchtreifung und Keimung bei diesem Objekte werde ich später behandeln, hier aber noch erwähnen, dasz ich in den *C. liberica*-Blumen das Koffein nur im Fruchtknoten, nicht in der Corolla und den Staubfäden nachzuweisen vermochte¹⁾.

Coffea arabica L. Das Betragen des Koffeins in den Blättern dieser Art stimmt einigermaßen mit dem in den Theeblättern überein. Die Base bleibt sehr lange in den Blättern, völlig erwachsene enthalten das Koffein noch in groszer Quantität, daher wurde es auch in den Blättern dieser Art zuerst nachgewiesen²⁾. Im Kultergarten konnte ich sogar keine Blätter finden, worin eine deutliche Abnahme beim Altern stattgefunden hatte, wahrscheinlich weil die Blätter durch Hemileia-Infektion zu schnell abstarben³⁾. Später verdankte ich der Gefälligkeit des Herrn Dr. G. J. KRAMERS grüne, alte, Hemileiafreie Blätter, darin war zwar deutlich eine Abnahme des Koffeins zu erkennen, jedoch war noch gar nicht alles verschwunden. Ob dies denn auch bei *Coffea arabica* gerade so wie bei den übrigen Spezies der Fall ist, musz noch dahingestellt bleiben, gelbe, eben abfallende und nicht infizierte Blätter habe ich nicht bekommen können.

100 Blätter.	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Total Koffein
junge.	19,4 g.	1,13%	220 mg.
erwachsene	26,7	0,94%	250 »
grüne, alte, hemileiafreie	26	0,46%	120 »

1) Blumen der *C. arabica* und *C. stenophylla* standen mir nicht zur Verfügung.

2) STENHOUSE, Lieb. Ann. Bd LXXXIX.

3) Diese Tatsache aus der vorläufigen Mitteilung ist von CZAPEK. S. Biochemie der Pflanzen II S. 248 unrichtig verstanden worden.

Aus den Zweigen verschwindet das Koffein nicht ganz; junge wachsende Stengel enthalten es am meisten, einjährige Zweige viel weniger, so auch zweijährige und ältere. Stets war das Koffein nur in der Rinde, nicht im Holze zu finden, ganz wie für Thea berichtet wurde.

Bei diesem Objekte waren wieder Versuche mit abgeschnittenen Blättern möglich, was bei den zwei vorigen Arten nicht der Fall war, weil dort nur die jungen Blätter koffeinhaltig sind und zu schnell absterben als das sie zu den Versuchen verwendet werden konnten.

Ganz in derselben Weise wie oben bei Thea beschrieben, wurden abgeschnittene, erwachsene Blätter von *Coffea arabica* halbiert und mit den Stielen in destilliertes Wasser gestellt.

1^{er} Versuch.

100 Blatthälften	9 Tage im Lichte in einer fast CO ₂ freien Atmosphäre ¹⁾ .	Kontrollversuch.
Trockengewicht	12,100 g. (90,3%)	13,400 g.
Koffein	1,21% 146 mg. (142,6%)	0,97% 129,7 mg.
	Koffeinzunahme 16,3 mg. 12,6%	

2^{er} Versuch.

100 Blatthälften	9 Tage in ziemlich hellem, diffusem Lichte.	Kontrollversuch.
Trockengewicht	17,350 g. (97,5%)	17,800 g.
Koffein	1,00% 174,2 mg. (92,8%)	1,05% 187,7 mg.
	Koffeinabnahme 13,5 mg. 7,2%	

Wenn wir diese Versuche überblicken, so sehen wir folgendes.

Beim ersten Versuch wird durch Kohlensäuremangel die Assimilation sehr geschwächt, das Material zur Eiweiszsynthese verringert sich und Eiweisdissimilation bekommt die Oberhand: Koffeinbildung ist das Resultat.

Beim zweiten Versuch in diffusem Lichte (denn Kaffee ist eine Schattenpflanze) wo Assimilation stattfinden und sich das Material zur Eiweiszsynthese bilden kann, wird dagegen das

1) Versuch in einem abgeschlossenem Raum. Mittels starker Kalilauge wurde die Kohlensäure tunlichst gebunden.

Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalquantität vor dem Versuch.

Koffein benutzt und die Quantität nimmt ab. Die Resultate stimmen also völlig mit den bei *Thea assamica* erhaltenen überein und die Schlusfolgerung ist wieder dieselbe: das Koffein entsteht beim Eiweiszabbau und wird zur Eiweiszsynthese benutzt.

Das Studium der Samenreifung und Keimung war bei diesen *Coffea* Spezies am wichtigsten, weil wie schon oben gesagt, das Betragen hierbei am meisten von dem der *Thea* Spezies abwich. Ueberdies waren von CLAUTRIAU l.c. diesbezügliche Untersuchungen angestellt worden, deren Resultate mit unsrer Auffassung der Bedeutung des Koffeins gar nicht in Einklang zu bringen sind.

Das Koffein betrachtet er nicht als Reservestoff, weil seinen Versuchen nach, die Quantität dieser Base sich bei der Keimung nicht zu verringern, sondern zuzunehmen scheint.

Dies muszte also einer erneuten Prüfung unterzogen werden. Am meisten beschäftigte ich mich mit den Samen von *Coffea liberica*, führte nur vollständigkeitsshalber einige Untersuchungen mit *Coffea arabica* aus.

Einige allgemeine Betrachtungen über die Reservestoffe dieser Samen, will ich der Behandlung des Koffeins vorangehen lassen.

Die Reservestoffe der Samen sind in den Kotyledonen enthalten. Wie mikrochemisch leicht nachzuweisen ist, enthalten die Samen keine Stärke, ihre stickstofffreien Reservestoffe sind Fette, Rohrzucker und Reservecellulose¹⁾. Zur Bestimmung dieser Stoffe wurden die fein gepulverten Samen mit Aether extrahiert, der Rest des Aetherextraktes in Petroläther gelöst und mit Wasser ausgeschüttelt. Nach Abzug der unverseifbaren Stoffe²⁾ war die Gesamtmenge der Fette, Fettsäuren und Lecithine 10,3% des Trockengewichtes.

Der Wasserextrakt des entfetteten Pulvers enthielt keinen direkt reduzierenden Zucker. Wurde der Extrakt mit basischem Bleiacetat versetzt, dessen Uebermasz durch Dinatriumphosphat

1) Die Sachlage ist sehr verwickelt, denn nach den Angaben E. SCHULZE's Zeitschr. physiol. Chemie Bd. XIX S. 58 bestehen die Zellwände überdies aus einer Mannos cellulose neben Dextrosocellulose. Nach seinen Angaben werden die beiden letzteren durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren fast nicht angegriffen.

2) Die Verseifung wurde nach der Methode KÖNIGS ausgeführt. S. CZAPEK, Biochemie der Pflanze I S. 99.

entfernt wurde, so reduzierte es nur nach Inversion mittels Invertin oder verdünnter Säuren die Fehlingsche Lösung, enthielt also Saccharose¹⁾). Der Saccharosegehalt der Samen ist 7,1%.

Die Bestimmung der Reservecellulosen, welche nach den Angaben SCHULZE's²⁾ ein Gemenge von Mannan und Galaktan sind, kann nur approximativ geschehen. Das entfettete, zuvor mit Wasser extrahierte Pulver, wurde eine halbe Stunde³⁾ mit sehr verdünnter Salzsäure gekocht und die in Lösung gegangene Kohlenhydrate mittels Fehlingscher Lösung bestimmt⁴⁾. Ihr Gehalt ist 17,6%.

Der Eiweiszgehalt der Samen beträgt 11,25%.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung des Koffeins zurück.

Reifende Früchte enthalten in allen Teilen das Koffein und die Quantität der Base nimmt in den Samen fortwährend zu bis zur völligen Reife, ein Verhalten, das dem der reifenden Theesamen völlig entgegengesetzt ist. Wenn wir in die Bedeutung des Koffeins für den Stoffwechsel eine gute Einsicht gewinnen wollen, so musz dieser Widerspruch gelöst werden und müssen wir die Funktion dieser groszen Quantität in den reifen Samen erforschen.

Man kann es sich leicht machen, wenn man sagt, die Bedeutung liege auf ökologischem Gebiete, ein derartiger giftiger Stoff⁵⁾ gewährt Schutz gegen Feinde, aber man verkennt dann m. E. die Sachlage. Dieser ökologischen Bedeutung ist zwar ihr Wert durchaus nicht abzusprechen, aber sie ist nur in zweiter Linie zu betrachten, die primäre Funktion ist im Stoffwechsel selbst zu suchen. Ausserdem deutet die Lokalisation der Base

1) S. LIPPMAN, Chemie der Zuckerarten S. 1043.

2) E. SCHULZE, STEIGER und MAXWELL, Zeitschr. physiol. Chemie XIV S. 57.

3) Der Rest wurde noch 15 Minuten mit verdünnter Salzsäure gekocht. Der Extrakt enthielt nur Spuren reduzierenden Zuckers.

4) Da die Fehlingsche Lösung durch Galaktose etwas schwächer, durch Mannose stärker reduziert wird, als durch Dextrose, stimmt das Reduktionsvermögen des Gemisches ungefähr mit dem der Dextrose überein, denn nach SCHULZE's Angaben ist ungefähr die Hälfte Galaktose.

5) BOKORNY, Ueber die Abhängigkeit der Assimilation der Hefe von verschiedenen äusseren Einflüssen (Centr. f. Bakteriol. 1902) wies nach, dasz das Wachstum der Hefe schon von einer 0,1% Koffeinlösung stark gehemmt wird.

nicht entschieden auf Schutz gegen tierische und pflanzliche Feinde. Nicht nur die äuszeren Teile, das fleischige Perikarp und das aus Steinzellen bestehende Endokarp, sondern auch das Innere enthalten das Koffein und zwar letzteres am meisten. Das bietet also einen auffallenden Gegensatz zu dem Vorkommen mehrerer Pyridin- und Chinolinderivate (Alkaloide), welche bei anderen Pflanzen sich besonders in den äuszeren Fruchtteilen als eventueller Schutzstoff vorfinden. Nur durch das Studium der Keimung können wir deshalb vielleicht eine Einsicht in die Funktion des Koffeins gewinnen.

Um bei diesem Studium zuverlässige Resultate zu bekommen, musz mit einer groszen Anzahl Samen gearbeitet werden, denn der Koffeingehalt der Samen ist sehr verschieden. Von einigen Sträuchern wurden 800 Samen gesammelt und in 8 Gruppen von 100 geteilt, deren Frischgewicht dasselbe war. Drei dieser Gruppen wurden vorher analysiert.

1 ^{e.} Gruppe	Trockengewicht	26,730 g.	Koffein	1,73%
2 ^{e.} "	"	26,800 "	"	1,72%
3 ^{e.} "	"	26,790 "	"	1,71%

Die Unterschiede sind so klein, dasz man den Durchschnittswert dieser drei Gruppen auch für die anderen annehmen darf. Aus Vorversuchen ergab sich dann, dasz etwas Koffein bei der Keimung ausgelangt wurde, jedoch nur aus dem Endokarp, das gewöhnlich um den Samen gelassen wird ¹⁾. Entfernt man dieses Endokarp, was ohne Schaden für die Keimung geschehen kann, so tritt jedoch fast gar kein Koffein in den Keimboden über; dies erklärt sich durch das Absterben des Endokarps, während die übrigen Teile fortleben. Zur Kontrolle fand überdies ein Teil der Versuche zwischen mit Wasser getränktem Filterpapier statt, das später auf Koffein untersucht wurde und nie mehr als 1 mg. enthielt ²⁾.

Zuweilen keimten einzelne Samen nicht, ihr Koffeingehalt war jedoch ganz derselbe und die Behauptung CLAUTRIAU's dasz

1) Die Behauptung CLAUTRIAU's, dasz die Versuche HECKELS darum nicht beweiskräftig wären, trifft also in diesem Falle zu.

2) Fadenpilze stellten sich nicht, oder nur sehr wenig ein.

diese einen höheren Gehalt aufweisen (l. c. S. 67), ist mir ganz unverständlich.

Bei folgenden Versuchen wurden die Quantitäten Koffein, Eiweisz und übrige stickstoffhaltige Stoffe vor und nach der Keimung verglichen.

1^{er} Versuch.

a. 100 Samen, ohne Endokarp, ungekeimt.

Trockengewicht		26,790	g.
Koffein	1,72%	462	mg.
Koffein N	0,54%	133,4	"
Eiweisz N	1,83%	490	"
Rest N	0,02%	6,2	"

b. 100 Keimpflanzen, ohne Endokarp. 2 Monate gekeimt in Gartenerde im Licht. Einige Keimpflanzen hatten die ergründeten Kotyledonen ausgebreitet, die meisten noch nicht.

Trockengewicht		24,000	g.
Koffein	4,82%	437	mg. — 25 mg. ¹⁾
Koffein N	0,53%	126,4	" — 7,2 " (<— 5,4%)
Eiweisz N	1,99%	477	" — 13 " (<— 2,7%)
Rest N	0,41%	26	" + 19,8 "

c. 100 Keimpflanzen ohne Endokarp. 2 Monate gekeimt in Filtrierpapier im Dunkel.

Trockengewicht		19,360	g.
Koffein	2,52%	488	mg. + 26 mg.
Koffein N	0,73%	140,9	" + 7,5 " (+ 5,7%)
Eiweisz N	1,99%	385	" — 105 " (<— 21,4%)
Rest N	0,51%	99	" + 92,8 "

2^{er} Versuch. (Met Samen eines anderen Exemplars).

a. 100 Samen, ohne Endokarp, ungekeimt.

Trockengewicht		29,160	g.
Koffein	1,71%	499	mg.
Koffein N	0,49%	144	"
Eiweisz N	1,73%	504	"
Rest N	0,04%	42	"

1) Die Zahlen bedeuten die Differenzen mit den Quantitäten der ungekeimten Samen. Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalwerte vor der Keimung.

b. 100 Keimpflanzen ohne Endokarp, $2\frac{1}{2}$ Monat gekeimt im Lichte in Gartenerde. Mehr als die Hälfte der Keimpflanzen hatte ihre ergründeten Kotyledonen ausgebreitet. Hypocotyl Internodium \pm 5 cm.

Trockengewicht		20,040 g.		
Koffein	2,37%	474 mg.	- 25 mg.	
Koffein N	0,68%	136,8 "	- 7,2 "	(- 5,0%)
Eiweisz N	2,32%	465 "	- 39 "	(- 7,7%)
Rest N	0,29%	58 "	+ 46 "	

c. 100 Keimpflanzen ohne Endokarp 2 Monate gekeimt im Dunkel in Gartenerde. Fast die Hälfte der Keimpflanzen hatte ihre Kotyledonen ausgebreitet. Hypocotyles Internodium \pm 10 cm.

Trockengewicht		20,340 g.		
Koffein	2,62%	532 mg.	+ 33 mg.	
Koffein N	0,76%	153,6 "	+ 9,6 "	(+ 6,6%)
Eiweisz N	1,92%	390 "	- 114 "	(- 22,6%)
Rest N	0,58%	418 "	+ 106 "	

Wenn wir die Resultate dieser gut stimmenden Versuche überblicken, so finden wir:

bei der Keimung im *Lichte* eine *Totalabnahme* des Koffeins von 25 mg. (5% u. 5,4%), im *Dunkel* eine *Totalzunahme* von 26 mg. und 33 mg. (5,7% u. 6,6%), also ein ganz entgegengesetztes Verhalten.

Die Meinung CLAUTRIAU's, dasz das Koffein bei der Keimung, immer zunehme, musz ich also als falsch bezeichnen, das Resultat einer ungeeigneten Methode (s. Einleitung).

Das Eiweisz nimmt bei der Keimung ab und zwar sehr stark im Dunkel, sehr schwach im Lichte.

Die übrigen stickstoffhaltigen Verbindungen nehmen immer zu und zwar im Dunkel viel stärker als im Lichte. Die Aufnahme der Salze aus dem Boden ist in dieser Periode noch sehr klein, bei der Keimung in Gartenerde ändert sich das Quantum des Totalstickstoffs nicht, zwischen Filtrierpapier war eine schwache Abnahme des Total N zu konstatieren, die wahrscheinlich dem Verlust sehr feiner Würzelchen, welche am

Filtrerpapier hafteten, zuzuschreiben ist. Jedenfalls können wir schon konstatieren, dasz das Koffein bei der normalen Keimung, wieder in den Stoffwechsel tritt, sei es auch nur zum Teil. Bevor wir aber weitere Betrachtungen anstellen können, müssen wir wissen, wo und in welcher Quantität sich das Koffein in der Keimpflanze vorfindet.

Auch hier sind die Wurzeln ganz frei davon, nur hypocotyles Internodium und Kotyledonen (die jungen Blätter sind in diesem Stadium noch unentwickelt) enthalten es.

Versuch 1b. Keimung im Lichte. Koffein pro 100 Keimpflanzen.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Koffeintotal.	Differenz ¹⁾ .
Kotyledonen	19,200 g.	2,05%	394 mg.	— 68 mg. (14,7%)
Hyp. Internodium	2,850 »	1,51%	43 »	+ 43 » (9,3%)
Wurzeln	4,950 »	—	—	—
Total	24,000 »	1,82%	437 »	— 25 » (5,4%)

Versuch 1c. Keimung im Dunkel. Koffein pro 100 Keimpflanzen.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Koffeintotal.	Differenz.
Kotyledonen	16,360 g.	2,63%	430 mg.	— 32 mg. (6,9%)
Hyp. Internodium	3,000 »	—	58 »	+ 58 » (12,6%)
Wurzeln	—	—	—	—
Total	19,600 »	2,52%	488 »	+ 26 » (5,7%)

Im Lichte ist die Quantität Eiweisz N in den Kotyledonen 430 mg., in hypoc. Internodium + Wurzeln 47 mg.

Im Dunkel ist diese Quantität in den Kotyledonen 345 mg. in hypoc. Internodium + Wurzeln 40 mg.

In beiden Fällen nimmt also die Quantität des Koffeins in den Kotyledonen ab (14,7% u. 6,9%), aber dieser Abnahme steht auch immer eine Zunahme in den jungen, sich bildenden Teilen gegenüber (9,3% u. 12,6%). Es fragt sich, was ist stärker, die Ab- oder Zunahme?

1) Diese Zahlen bedeuten die Differenzen mit den Quantitäten der ungekeimten Samen. Die Samenkeime der letzteren sind so klein, dasz sie vernachlässigt werden können.

Das ist verschieden, je nachdem die Keimung im Lichte oder im Dunkel stattfindet.

Im Dunkel ist die *Zunahme im Hypocotyl gröszer* als im Lichte und ist die *Abnahme in den Kotyledonen kleiner* als im Lichte, das Resultat ist für die ganze Keimpflanze im *Dunkel ein Plus*, im *Licht ein Minus an Koffein*. Betrachten wir jetzt diese Tatsachen im Zusammenhang mit dem Eiweiszstoffwechsel.

Wir wissen, dasz bei der Keimung im Dunkel keine Vermehrung der Kohlenhydrate durch Assimilation stattfinden kann, in diesem Falle sind die Pflanzen bei der neuen Eiweiszbildung auf bereits vorhandenes Material angewiesen (s. oben). Durch die Verdunklung qua talis wird ebenfalls die Eiweiszsynthese gehemmt und diese wird deshalb viel kleiner als bei der Keimung im Lichte wo diese hemmende Einflüsse keine Rolle spielen.

Im Dunkel nimmt vielleicht auch (s. PFEFFER l. c.) die Eiweiszdissimilation zu.

Wo wir also erwarten dürfen, dasz die Eiweiszsynthese am kleinsten, die Dissimilation am grössten ist, im Dunkel nämlich, da beobachten wir eine Koffeinzunahme. Wo wir im Gegenteil voraussetzen können, dasz die Eiweiszsynthese am grössten, die Dissimilation am kleinsten ist, im Lichte, da beobachten wir eine Koffeinabnahme; dies entspricht unsrer Hypothese vom Verbrauch des Koffeins im ersten, von der Bildung im letzteren Stoffwechselprozesz.

Nur eine Schwierigkeit bleibt ubrig; es liegt auf der Hand zu denken, dasz dem Totalverbrauch des Koffeins bei der Lichtkeimung auch eine Totalzunahme des Eiweizes gegenüber stehen müszte und das ist nicht der Fall; bei beiden Versuchen, sowohl im Lichte als im Dunkel, verringerte sich das Eiweisz. Eine genauere Betrachtung lehrt jedoch, dasz die Voraussetzung nicht zutrifft.

Beim Eiweiszabbau wird eine grosze Menge stickstoffhaltiger Stoffe wie Amide u. s. w. gebildet (s. Versuche), nur ein Teil des Stickstoffs erscheint direkt oder indirekt in der Form des Kofeins. Gesetzt dasz das Koffein in diesem Falle vorzugsweise

zur Eiweiszbildung benutzt wird, so kann ganz gut ein weit gröszeres Quantum der Base, als bei der Eiweisdissimilation gebildet wurde, zur Eiweiszsynthese benutzt werden und dennoch die Synthese selbst kleiner sein als die Dissimilation.

An welchem Orte in der Keimpflanze geschehen nun die Prozesse?

In den Kotyledonen ist die Koffeinabnahme stark, im Lichte mehr als zweimal so stark als im Dunkel. Das ist auch selbstverständlich, denn hier ist aller Reservestoff aufgespeichert und bildet sich auch zuerst eine bedeutende Chlorophyllmenge zur direkten Assimilation, hier ist also das Material und die Gelegenheit zu neuer Eiweiszbildung und zwar im Lichte viel mehr als im Dunkel.

In dem wachsenden hypocotylen Internodium findet wie sonst Koffeinbildung bei den Dissimilationsprozessen statt, da mehrt sich die Xanthinbase, und zwar im Dunkel am meisten. Diese Betrachtung reicht zur Erklärung der Tatsachen völlig aus und die Voraussetzung eines Koffeintransports brauchen wir also nicht dazu. Die Möglichkeit jedoch, dasz ein Teil des Koffeins im Hypocotyl, aus den Kotyledonen dahin transportiert worden sei, lässt sich in Bezug auf dieses Objekt nicht entschieden verneinen, aber es wurden durchaus keine Beobachtungen gemacht, die darauf hinweisen und bei anderen Objekten ist die Annahme eines Transportes völlig in Abrede zu stellen. Dem Anschein nach dient das Koffein nicht zum Stickstofftransport, sondern zur ökonomischen Stickstoffspeicherung.

Bei *Coffea arabica* L. befindet sich das Koffein ebenfalls in allen Teilen der sich bildenden und der reifen Früchte, zwar ist wieder in den Kotyledonen die Quantität absolut und relativ am grössten und mehrt sich da bis zur völligen Reife. Dieselben Betrachtungen wie bei *C. liberica* gelten also auch hier.

Die Keimungsversuche geschahen in derselben Weise wie oben; das Endokarp wurde zuvor entfernt, weil sonst Koffein daraus in den Keimboden verschwinden konnte. Die Quantität in diesem Endokarp ist 0,21% auf Trockengewicht be-

rechnet und pro 100 Samen 11,2 mg. = 4,9% vom Total des Koffeins in den Samen, also ein Quantum, das nicht vernachlässigt werden darf.

Die Keimung geschah nur im Dunkel zwischen Filtrierpapier.

1^{er} Versuch.

a. 100 Samen ungekeimt.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Koffeintotal.
	17,590 g.	1,36%	240 mg.

b. 100 Keimpflanzen 1 Monat im Dunkel gekeimt¹⁾.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Koffeintotal.	Differenz.
Kotyledonen	14,360 g.	1,41%	203,3 mg.	- 36,7 mg.
Hyp. Int. + Wurzeln	1,410 »	3,90%	43,3 »	+ 43,3 »
Total Keimpflanze	15,470 » (87,9%)	1,59%	246,6 » (102,8%)	+ 6,6 »

c. 100 Keimpflanzen 2^{1/2} Monat im Dunkel gekeimt.

	Trockengewicht.	Koffeinprozent.	Koffeintotal.	Differenz.
Kotyledonen	10,940 g.	1,60%	175 mg.	- 65 mg.
Hyp. Int. + Wurzeln	2,400 »	4,17%	87,5 »	+ 87,5 »
Total Keimpflanze	13,000 » (73,9%)	2,04%	262,5 » (109,4%)	+ 22,5 »

Gerade sowie bei der Keimung im Dunkel von *C. liberica* beobachtet wurde, nimmt die Koffeinquantität in den Kotyledonen fortwährend ab, im Hypocotyl zu (die Wurzeln sind koffeinfrei). Das Resultat für die ganze Keimpflanze ist jedoch eine allmähliche Zunahme, weil im ganzen die Dissimulationsprozesse überwiegen.

1) Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalwerte vor der Keimung. Die Samenkeime sind so klein, dass sie vernachlässigt werden können.

KAPITEL IV.

Untersuchungen über Theobroma Cacao.

Auf physiologischem Gebiete ist diese Pflanze bis jetzt gar nicht zu einem Gegenstand eingehender Forschung gemacht worden, die Untersuchungen¹⁾ beschränkten sich auf den Nachweis wechselnder Quantitäten Koffeins und Theobromins in Früchten und Blättern.

Im allgemeinen fand ich auch hier die beiden Basen am meisten in den jungen Teilen, die Wurzeln enthalten sie nie. Ebenfalls ist der Gehalt besonders gross in den reifen Samen, gerade wie es bei den *Coffea* Spezies für das Koffein dargelegt wurde.

In derselben Weise wie bei *Thea assamica* wurde von dem Betragen der Xanthinbasen in den wachsenden und den erwachsenen Blättern eine Vorstellung gewonnen, indem von einigen Zweigen eine Anzahl Blätter in verschiedenen Stadien (vergleiche die Versuche mit *T. assamica*) analysiert wurden. Da stellte sich wieder heraus, in welcher Weise sich das Totalquantum der Basen in einem Blatte mit dem Wachstum ändert.

25 Blätter.	Trockengewicht.	Theobrominprozent.	Theobromin.
a. sehr jung, schlaff, rosafarbig	7,005 g.	0,30%	21 mg.
b. noch nicht normale Grösse,			
schlaff, rosa	9,040 »	0,48%	43,7 »
c. normale Grösse	» » 16,400 »	0,23%	37,5 »
d. » » » 17,900 »	0,20%	35 »	
e. » » » grün 24,400 »	0,14%	33,3 »	
f. » » steif » 29,620 »	0,01%	4 »	
g. » » » » 31,875 »	0,01%	2 »	
h. » » » » 33,500 »	—	Spuren.	

1) PECKOLT, Ber. Pharm. Ges. 1900.

DEKKER l. c. Letzterer fand auf Trockengewicht berechnet, einen Theobromingehalt der jungen Blätter von 0,55%, der mittelalten Blätter von 0,29%, in alten Blättern fand er Spuren Theobromin. Er schlieszt daraus, dasz ein Transport oder Verbrauch stattfinden müsse. Auch Spuren Koffein wurden nachgewiesen.

Abfallende Blätter enthalten kein Theobromin.

In den jungen Blättern ist eine Spur Koffein (sehr deutliche, mikroskopische Kristallnadeln) zu finden, später nicht mehr; die Quantitäten sind so klein, dasz sie nicht verglichen werden können.

Das Theobromin ist also in seinem Betragen dem Koffein in den *Coffea liberica* Blättern sehr ähnlich. Die Quantität nimmt schnell zu, aber lange bevor die Blätter ihre definitive Grösze erreicht haben, wieder ab. Dabei mindert sie langsam bis zu dem Stadium, in dem die normalgrossen Blätter nicht mehr rosafarbig und schlaff, sondern grün und steif geworden sind, die Zellwandverdickung also angefangen hat. Von dem Augenblick an schwindet das Theobromin schnell, nur Spuren bleiben fast bis zum Blattfall vorhanden. Ebenfalls ging dies hervor aus Versuchen mit halbierten Blättern, deren Hälften mit dem Mittelnerv an der Pflanze belassen und später analysiert wurden.

		Trockengewicht.	Theobromin.
25	Blätthälften unerwachsen, schlaff	5,425 g.	0,50% 27 mg.
25	» erwachsen, steif (5 Wochen später abgeschnitten)	15,975 »	Spuren.

In den jungen Schößlingen ist Theobromin und vielleicht auch sehr wenig Koffein zu finden¹⁾; bald schwindet es auch hier; die Zweige mit erwachsenen Blättern enthalten sowie die älteren die beiden Xanthinbasen nicht und ebenso wenig die Blattstiele. Wenn wir also noch nicht blühende Exemplare in einer Jahresperiode betrachten, in der sehr wenig wachsende Sprösslinge da sind, so ist es wie beim *Coffea stenophylla* leicht einzusehen, dasz die beiden Basen wieder in den Stoffwechsel getreten sein müssen. Für fruchttragende Exemplare ist diese Betrachtung natürlich nicht ohne weiteres gültig.

Auch hier gelingt es nicht durch Verdunklung eine erneute Bildung der Basen in alten Blättern hervorzurufen; wenn jedoch in alten Teilen Wachstum eintritt, schlafende Knospen auslaufen oder Blütencyme sich an dicken Aesten entwickeln, so

1) Unrichtig in der vorläufigen Mitteilung S. 2.

erscheinen sofort wieder die Xanthinbasen, zwar nur in den jugendlichen Geweben. Dies alles deutet auf ein Entstehen des Koffeins und Theobromins bei den Dissimilationsprozessen in den embryonalen Geweben¹⁾ und auf ein Zurücktreten in den Stoffwechsel, sobald die Prozesse der Synthese die Oberhand gewinnen, beweist aber zugleich, dasz im völlig erwachsenen Teilen z. B. Blättern der Stoffwechsel umgestimmt sein musz, weil überwiegende Dissimilation dann die Basebildung nicht mehr hervorruft.

Bei diesem Objekte bleibt in den vegetativen Teilen die Quantität des Koffeins immer bedeutend hinter der des Theobromins zurück.

Die Betrachtung der Keimung wird uns jetzt beschäftigen müssen, jedoch will ich zuvor noch das Betragen der Basen bei der Blüten- und Samenbildung kurz zusammenfassen. Die erwachsenen Blumen enthalten nur eine der Xanthinbasen nämlich Theobromin und ausschlieszlich im Fruchtknoten.

Bei der Entwicklung der beerenartigen Frucht ist das Verhalten beider Basen sehr eigenmächtig.

1^{es} Stadium. Fruchtlänge 5 cm.

Exokarp	Theobromin, kein Koffein.
Saftiges Mesokarp	Kein Theobromin, kein Koffein.
Samen	

2^{es} Stadium. Fruchtlänge 10 cm.

Exokarp	Theobromin, kein Koffein.
Saftiges Mesokarp	Wenig Theobromin, wenig Koffein.
Samen	" " "

3^{es} Stadium. Fruchtlänge 15—20 cm.

Exokarp	Kein Theobromin, kein Koffein.
Saftiges Mesokarp, Samenschale	Theobromin, Koffein.
2) Samen, ohne Samenschale	Sehr viel Theobromin, sehr viel Koffein.

Keimung.

Weil diese noch durchaus nicht erforscht wurde, müssen wir um

1) Es war nicht zu entscheiden, ob auch bei der cambialen Tätigkeit Xanthinbasen gebildet werden. Jedenfalls müssen sie dann sofort wieder in den Stoffwechsel treten, denn in alten Zweigen sind die Basen nie nachweisbar.

2) Eine Trennung von Mesokarp und äuszerer Samenschale war nicht gnt möglich.

eine gute Einsicht in die Stoffwechselprozesse zu bekommen, nicht nur das Eiweisz und die beiden Xanthinbasen, sondern auch die wichtigsten der stickstofffreien Reservestoffe in Betracht ziehen.

Bekanntlich sind die Samen sehr fettreich; ungefähr die Hälfte des Trockengewichts besteht aus Kakaobutter¹⁾), jedoch sind auch Kohlenhydrate in ziemlich groszer Quantität vorhanden und zwar nebst Stärke ein anderes Kohlenhydrat, das nur nach Inversion mittels verdünnter Säuren oder Invertin die Fehlingsche Lösung reduzierte. Der wässrige Extrakt ist vor Inversion rechts drehend, nach Inversion fast inaktiv; dasz Saccharose vorliegt²⁾), die neuerdings in so vielen Pflanzen nachgewiesen worden (s. LIPPMAN Chemie der Zuckerarten) ist also sehr gut möglich. Bequemlichkeitshalber werde ich diesen Stoff als Saccharose andeuten.

Diese verschiedenen Stoffe habe ich nun vor und nach der Keimung im Lichte und im Dunkel quantitativ bestimmt und zwar in demselben Material, von dem später die Ergebnisse der Bestimmungen von Eiweisz, Koffein und Theobromin besprochen werden sollen.

Die Stärkebestimmung geschah in folgender Weise: das zuvor mit Aether extrahierte Material wurde in einem Autoklave 4 Stunden bei 5 Atmosphären zersetzt, dann die warm filtrierte Flüssigkeit 3 Stunden mit Salzsäure gekocht, filtriert und auf Volum gebracht. Das Totalquantum reduzierenden Zuckers, um die von Saccharose und Glukose herrührende Quantität vermindert, wurde als aus Stärke hervorgegangen betrachtet. Die Zuckerbestimmung, geschah wie die obigen mittels Jodtitration nach der Methode von SCHOORL³⁾.

Zur Fettbestimmung wurde das Material mit Aether extrahiert

1) Nach J. KLIMONT, Mon. Chem. Bd. XXIII enthält Kakaobutter Tristearin, Oleostearopalmitin und Oleomyristopalmitin. Nach König Chem. d. Nahr. u. Genuszmittel enthält das Fett 78,01% C, 9,66% O, 42,33% H.

2) Der wässrige Extrakt wurde mit basischem Bleiacetat versetzt, dessen Uebermasz mit Dinatriumphosphat entfernt wurde.

Neben der Saccharose muszte dann noch ein anderer, rechtsdrehender Stoff sich in der Lösung vorfinden, der durch die Inversion nicht beeinfluszt wird; Glukose fehlt in ungekeimten Samen.

3) N. SCHOORL, Ned. Tijdschr. d. Pharmacie 1899.

und der Extrakt in Petroläther gelöst, dann mit Wasser ausgeschüttelt. Vom Reste wurde die Quantität der unverseifbaren Stoffe¹⁾ abgezogen und weil keine Harzsäuren da waren, hatte man so die Gesamtmenge der Fette, Fettsäuren und des Lecithins erhalten. Zur Bestimmung des Lecithins reichte das Material, über das ich verfügte, nicht aus.

a. 25 Samen ungekeimt (Herkunft dieser Samen s. unten).

Trockengewicht		21,160 g.
Fette, Fettsäuren, Lecithin	44,2%	9,350 "
Stärke	8,5%	1,800 "
Saccharose	2,5%	0,530 "
Glukose	—	—

b. Keimpflanzen 3 Wochen in der Erde gekeimt im Lichte.

Stengel 20 cm. 4 gut entwickelte Blätter.

Trockengewicht		20,850 g. (98,5%) ²⁾ — 0,310 g.
Fette, Fettsäuren, Lecithin	14,3%	2,980 " (31,9%) — 6,370 " ³⁾
Stärke	6,7%	1,395 " (77,5%) — 0,405 "
Saccharose	1,2%	0,250 " (47,2%) — 0,280 "
Glukose	0,2%	0,045 " + 0,045 "

c. 25 Keimpflanzen 3 Wochen in der Erde gekeimt im Dunkel.

Stengel 30 cm. 3 gelbe Blätter 2—3 mm. grosz.

Trockengewicht		20,470 g. (96,7%) — 0,700 g.
Fette, Fettsäuren, Lecithin	22,3%	4,570 " (48,9%) — 4,780 "
Stärke	5,6%	1,145 " (63 6%) — 0,650 "
Saccharose	0,1%	0,020 " (3,8%) — 0,510 "
Glukose	0,2%	0,240 " + 0,240 "

Gerade so wie bei anderen untersuchten fettreichen Samen, verringert sich das Totalgewicht bei der Keimung nur sehr wenig, im Licht um 1,6%, im Dunkel um 3,3%. In Bezug auf den sehr starken Fettkonsum darf daraus auch ohne Kenntnis des Atmungskoeffizienten wohl mit Recht geschlossen werden, dassz eine starke Sauerstoffaufnahme stattgefunden hat. Wie

1) Die Verseifung wurde nach der Methode Königs ausgeführt. s. CZAPEK Biochemie der Pflanzen I, S. 99.

2) Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalwerte vor der Keimung.

3) Dieser Wert ist wahrscheinlich für die Abnahme der Fette und Fettsäuren noch zu klein, weil das Lecithinquantum sich bei der Keimung im Lichte mehrt, s. CZAPEK l. c. S. 159.

oben erwähnt ist das Kakaofett sehr kohlenstoffreich (78,01%), viel reicher als die meisten bei der Keimung gebildeten Stoffe. Denken wir uns, dasz z. B. in unsrem Objekte, während der Keimung eine Umwandlung stattfindet bei der aus den Fetten celluloseartige Körper entstehen, so wäre pro 25 Samen, im Lichte eine Aufnahme von $\pm 3,5$ g Sauerstoff, im Dunkel von $\pm 2,5$ g Sauerstoff notwendig gewesen. Natürlich trifft diese Voraussetzung nicht zu, die Fette werden ja auch veratmet und zur Energiegewinnung benutzt; beide Prozesse jedoch, Atmung mit Gewichtsabnahme und Bildung von Kohlenstoffärmeren Produkten mit Sauerstoffbindung verknüpft, halten einander fast die Wage. Das Fett ist infolge des hohen Kohlenstoffgehalts also ein sehr ökonomischer Speicherungsstoff.

Auch ein Teil der Kohlenhydrate wird sowohl im Lichte, als im Dunkel benutzt, nur der direkt reduzierende Zucker (Glukose?) mehrt sich, obgleich nicht so stark, wie LECLERC DU SABLON¹⁾ bei den Ricinussamen beobachtete. Welche Umwandlungen die Fette bei den Oxydationsprozessen durchmachen, ist noch völlig unbekannt; die Angaben MAZÉS²⁾, der bei Autolyse von Ricinussamenbrei einen reduzierenden Zucker auffand, beweisen wie von Fürth darlegte, die Zuckerbildung aus Fett noch nicht.

Im Dunkel ist, wie zu erwarten war, die Abnahme der Kohlenhydrate stärker als im Lichte, die Saccharose nimmt dann besonders stark ab, hat also in dieser Hinsicht den Charakter eines Reservestoffs; ob dieses Kohlenhydrat jedoch noch eine andere Funktion erfüllt, ist aus diesen Versuchen nicht ersichtlich.

Die Fette und Fettsäuren nehmen im Dunkel weniger ab als im Lichte, was vielleicht dem Umstande zuzuschreiben ist, dasz im erstenen Falle die Keimungsschalen bedeckt waren, der erforderliche Sauerstoff daher nicht genügend zutreten konnte.

Kehren wir jetzt zu unsrem Thema, den Xanthinbasen zurück.

1) LECLERC DU SABLON. Compt. Rend. T. CXVII u. T. CXIX.

2) MAZÉ. Compt. Rend. T. CXXX u. T. CXXXIV.

Die groszen Samen sind zu Versuchen ganz gut geeignet, wenn man die äuszeren Samenschalen zuvor entfernt, so ist fast kein Verlust der beiden Xanthinbasen nachweisbar, sie treten nur aus den Schalen in den Keimboden über¹⁾. Vernachlässigt man dies, so sind die Resultate ungenau, weil nach GRESHOFF²⁾ diese Schalen 0,5% Theobromin und 0,02% Koffein enthalten.

Zu den Versuchen wurden nur die Samen eines selben Exemplars verwendet, weil die Samen nur dann gut vergleichbar sind. Der Theobromin- und Koffeingehalt ist nämlich sehr verschieden, sobald man die Samen mehrerer Exemplare untersucht, besonders wenn diese aus verschiedenen Orten stammen.

So gewann EMINER³⁾ aus verschiedenen Handelssorten 0,05—0,35% Koffein und 1,05—2,07% Theobromin. Die von diesem Autor benutzte Methode ist jedoch nach DEKKER l. c. nicht sehr genau.

Mit der Methode DEKKER's bekommt man aber ebenfalls eine sehr ungleiche Ausbeute, je nach dem Orte der Herkunft, während mehrere Bestimmungen einer selben Partie gut zu einander stimmen.

Samen von einem Baume des Kulturgartens Tijkemeh Buitenzorg.

Theobromin 0,87% Koffein 0,74%.

Samen von einem anderen Baume dieses Kulturgartens.

Theobromin 0,74%, Koffein 0,81%.

Samen in Surinam (S. Amerika) geerntet⁴⁾.

Theobromin 0,98%. Koffein 0,11%.

Bemerkenswert ist hierbei der hohe Koffeingehalt der beiden ersten Samen. GRESHOFF l. c. giebt als Durchschnittswert 1,7% Theobromin, 0,2% Koffein. Seine Bestimmungsmethode war die von DEKKER, dieselbe die von mir benutzt wurde.

Bevor ich zu der Besprechung der obigen Versuche schreite, wobei ich neben den genannten stickstofffreien Verbindungen

1) Vergleiche zum Beleg Versuch c. und d. 2^e Reihe Seite 56.

2) M. GRESHOFF, Pharm. Weekblad voor Nederland N°. 36, 1906.

3) EMINER, Chem. Centr. 1896, Bd. II.

4) Diese Samen verdanke ich der Gefälligkeit des Herrn Dr. C. J. J. VAN HALL Inspecteur van den Landbouw West-Indien.

und den Xanthinbasen auch Eiweisz N und Rest N bestimmte, will ich zuerst noch die Resultate eines anderen Versuches angeben, bei dem nur Theobromin und Koffein berücksichtigt wurden und zwar für die ganze Keimpflanze, was die Ergebnisse übersichtlicher macht. Die Samen aus fünf Früchten eines selben Exemplars wurden in drei Partien geteilt, so dasz jede Partie eine gleich grosze Anzahl Samen aus jeder Frucht bekam.

Frischgewicht 1^e Partie 36,000 g, 2^e 36,200 g, 3^e 36,400 g.

1^e Partie. 25 Samen, ungekeimt, ohne äuszere Samenschale.

Trockengewicht		23,400 g.	
Theobromin	0,74%	172	mg.
Koffein	0,81%	188	"
Theobromin N	0,23%	53,5	"
Koffein N	0,24%	54,3	"
Xanthinbasen N	0,47%	107,8	"

2^e Partie. 3 Wochen gekeimt in Gartenerde, im Lichte.

25 Keimpflanzen mit 4 gut entwickelten Blättern, Stengel ± 20 cm.

Trockengewicht		22,030 g. (95,4%) ¹⁾	
Theobromin	0,27%	59	mg.
Koffein	1,04%	223	"
Theobromin N	0,08%	18,4	" (34,3%)
Koffein N	0,29%	64,4	" (118,6%)
Xanthinbasen N	0,38%	82,8	" (76,8%)

3^e Partie. 3 Wochen gekeimt in Gartenerde im Dunkel.

25 Keimpflanzen mit drei mm groszen etiolierten Blättchen Stengel ± 30 cm.

Trockengewicht		20,830 g. (90,2%)	
Theobromin	0,50%	105	mg.
Koffein	1,25%	260	"
Theobromin N	0,16%	32,7	" (61,0%)
Koffein N	0,36%	75,4	" (138,3%)
Xanthinbasen N	0,52%	107,8	" (100%)

Aus diesen beiden Versuchen erkennen wir sofort, dasz im Lichte eine sehr deutliche Abnahme des Totals eintritt (23,2%), etwa ein Viertel des Xanthinbasenstickstoffs wieder in dem Stoffwechsel benutzt wird; bei der Keimung im Dunkel bleibt

1) Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalwerte vor der Keimung, die Differenzen im mg ebenfalls.

die Totalmenge gleich. Wo deshalb, wie für *Coffea liberica* dargelegt wurde, die Prozesse der Eiweiszsynthese am besten stattfinden können, bei der normalen Keimung im Lichte da verringert sich die Totalquantität der Basen sehr bedeutend.

Jedoch erkennt man aus diesen Versuchen auch sofort das ganz entgegengesetzte Betragen der Basen, jede für sich betrachtet.

Das Theobromin nimmt im Lichte und im Dunkel ab, im ersten Falle mit 65,7%, im zweiten mit 40%; das Koffein nimmt im Lichte und im Dunkel zu, im ersten Fall mit 18,6%, im zweiten mit 38,3%, gewiss ein sehr überraschendes Resultat.

Bei den folgenden Versuchen, bei denen auch Fette und Kohlenhydrate bestimmt wurden (s. oben), werde ich alle stickstoffhaltigen Produkte in Betracht ziehen.

Zwei der Keimungsversuche fanden statt in Gartenerde, der dritte in Filtrerpapier, das nur eine Spur der Xanthinbasen aufgenommen hatte. Auch diese Samen stammten aus einigen Früchten eines selben Exemplars (nicht dasselbe des vorigen Versuches), das Frischgewicht der vier Partien war 40 g, 39,7 g, 39,7 g, 39,6 g.

a. 1^e Partie. 25 Samen ungekeimt ohne äuszere Samenschalen.

Trockengewicht		21,160	g.
Total Stickstoff ¹⁾	2,295%	485,7	mg.
Eiweisz "	1,695%	358,7	"
Theobromin "	0,27 %	57,6	"
Koffein "	0,22 %	46,4	"
Rest "	0,12 %	24,4	"
			104,0 mg.

b. 2^e Partie. Gekeimt in Gartenerde, im Lichte.

25 Keimpflanzen mit 4 gut entwickelten Blättern, Stengel
± 20 cm.

Trockengewicht		20,850	g. (98,5%)
Total Stickstoff	2,36 %	492,2	mg. (101,3%) + 6,5 mg
Eiweisz "	1,725%	359,7	" (100,3%) + 4,0 "
Theobromin "	0,08 %	47,4	" (30,2%) - 40,2 "
Koffein "	0,37 %	77,0	" (165,9%) + 30,6 "
Rest "	0,18 %	38,1	" (156,1%) + 43,7 "
			- 9,6 mg.

1) Die Werte sind der Durchschnitt zweier Stickstoffbestimmungen, deren Ergebnisse nicht mehr als 0,01%, oder 0,02% von einander abweichen.

c. 3^e Partie. Gekeimt in Gartenerde im Dunkel.

25 Keimpflanzen mit sehr kleinen, etiolierten Blättchen,
Stengel \pm 30 cm.

Trockengewicht		20,470 g.	(96,7%)
Total Stickstoff	2,395%	490,3 mg.	(100,9%) + 4,6 mg.
Eiweisz	1,50 %	307,4 "	(85,6%) - 51,6 "
Theobromin	0,46 %	33,3 "	(57,8%) - 24,3 " }
Koffein	0,36 %	73,0 "	(157,3%) + 26,6 " } + 2,3 mg.
Rest	0,38 %	77,1 "	(316,0%) + 52,7 "

d. 4^e Partie. Gekeimt im Dunkel zwischen Filtrierpapier¹⁾.

25 Keimpflanzen, mit sehr kleinen, etiolierten Blättchen
Stengel \pm 20 cm.

Trockengewicht		18,400 g.	(87,0%)
Total Stickstoff	2,64%	485,5 mg.	(99,9%) - 0,2 mg.
Eiweisz	1,66%	305,9 "	(85,3%) - 52,8 "
Theobromin	0,19%	35,8 "	(62,2%) - 21,8 " }
Koffein	0,39%	71 "	(153,0%) + 24,6 " } + 2,8 mg.
Rest	0,40%	72,8 "	(298,3%) + 48,4 "

Die Ergebnisse stimmen ganz gut zu den vorigen Versuchen. Sie lehren uns, dasz auch hier im Lichte eine deutliche Abnahme des Gesamtstickstoffs beider Basen ($9,6$ mg. = $9,2\%$) auftritt und im Dunkel eine schwache Zunahme ($2,8$ mg. = $2,7\%$).

Ebenfalls lassen die Versuche das ganz entgegengesetzte Verhalten des Theobromins und des Koffeins, jedes für sich betrachtet, erkennen.

Bevor wir weitere Betrachtungen anstellen können, müssen wir jedoch auch hier unumgänglich zuerst konstatieren, wo und in welcher Quantität sich die Basen in der Keimpflanze vorfinden.

Die Wurzeln sind immer ohne Theobromin und Koffein; Stengel und Blätter enthalten kleine Quantitäten Theobromin, Spuren Koffein, letzteres nur mikrochemisch nachweisbar.

1) Dieser Versuch beweist deutlich, dasz kein Unterschied besteht zwischen Dunkelkeimung in der Erde und zwischen Papier, wenigstens in Bezug auf die Xanthinbasen. In beiden Fällen treten diese fast gar nicht in den Keimboden (0,4 mg.). Ebenfalls ist ganz klar, dasz die starke Zunahme des Reststickstoffs die Folge der Eiweisdissimilation, nicht der Salzaufnahme aus dem Boden ist. Auch in der Erde findet während dieser Keimungszeit die Aufnahme der Salze nur sehr wenig statt. Die Zunahme des Total N ist $\pm 1\%$.

Die Kotyledonen sind sehr koffein- und theobrominreich; bei der Keimung bleiben sie stark gefaltet, brüchig und erheben sich bald über die Erde; dann bildet sich ihren Geweben das Chlorophyll.

25 Keimpflanzen gekeimt in der Erde im Lichte (Versuch b.
der vorigen Reihe).

	Trockengewicht.	Theobromin N.	Koffein N.
Kotyledonen	41,455 g.	14 mg.	77 mg.
Stengel + Blätter	7,525 "	3,4 "	—
Wurzel	1,870 "	—	—
Total	20,850 "	17,4 "	77 "

Die Kotyledonen enthalten 171,8 mg. Eiweisz N und 21,3 mg. Rest N; Stengel, Wurzeln und Blätter zusammen 187,9 mg. Eiweisz N und 16,8 mg. Rest N.

Wenn wir nun diese Quantitäten mit denen der ungekeimten Samen vergleichen, so bekommen wir eine Vorstellung von Bildung und Verbrauch des Theobromins und des Koffeins in den verschiedenen Teilen der Keimpflanze.

Die Samenkeime (Hypokotyl und Würzelchen) sind klein, ihr Gewicht ist weniger als 1% vom Trockengewicht der Samen; die darin enthaltene Xanthinbasenquantität kann vernachlässigt werden. Nach den Angaben GRESHOFF's¹⁾ enthalten diese Keime 1,22% Theobromin, 0,08% Koffein.

Bequemlichkeitshalber deute ich den Theobrominstickstoff mit T. N., den Koffeinstickstoff mit K. N., den Xanthinbasenstickstoff mit X. N. an.

Kotyledonen	— 43,6 mg.	T. N.	+ 30,6 mg.	K. N.	= — 13,0 mg.	X. N.	(— 12,5%)
Stengel	+ 3,4 "	T. N.	—		= + 3,4 "	X. N.	(+ 3,2%)
Wurzel	—		—		—		
Total	— 40,2 "	T. N.	+ 30,6 "	K. N.	= — 9,6 "	X. N.	(— 9,2%)

1) Pharmaceutisch Weekblad voor Nederland №. 36 1906. .

Wenn man die Samenkeime in Betracht ziehen will, so musz man die Abnahme des Th. N in den Kotyledonen und die Zunahme in den jungen Teilen um einige Zehntel Milligramme vermindern, was auf unsre Betrachtungen durchans keinen Einflusz hat.

Also eine Abnahme des Xanthinbasenstickstoffs in den Kotyledonen, eine viel schwächere Zunahme in den übrigen Teilen.

Betrachten wir jetzt die Keimung im Dunkel.

25 Keimpflanzen, gekeimt in der Erde im Dunkel (Versuch c. der vorigen Reihe).

	Trockengewicht.	Theobromin N.	Koffein N.
Kotyledonen	13,730 g.	27,9 mg.	73 mg.
Stengel + Blätter	6,740 »	5,4 »	— »
Wurzel	—	— »	— »
Total	20,470 »	33,3 »	73 »

Vergleichen wir die Quantitäten mit denen der ungekeimten Samen, so finden wir folgendes.

Kotyledonen	— 29,7 mg. T. N. + 26,6 mg. K. N. = — 3,1 mg. X. N. (— 3,6%)
Stengel + Blätter	+ 5,4 » T. N. — = — 5,4 » X. N. (+ 5,2%)
Wurzel	—
Total	— 24,3 » T. N. + 26,6 mg. K. N. = + 2,3 » X. N. (+ 2,2%)

Also eine kleine Abnahme des Xanthinbasenstickstoffs in den Kotyledonen, eine stärkere Zunahme in den übrigen Teilen.

Betrachtung der Resultate der Keimungsversuche.

Selbstverständlich ist hier die Sachlage viel verwickelter als bei der Keimung des Coffea liberica, weil sich hier zwei Xanthinbasen vorfinden, deren Verhalten überdies einander entgegen gesetzt ist. Es empfiehlt sich daher, zuerst die beiden Basen nicht getrennt zu betrachten, sondern den Xanthinbasenstickstoff zusammengenommen. Dann lässt sich kurz sagen: der Stickstoff beider Xanthinbasen zusammen verhält sich ganz so wie der Koffeinstickstoff bei der Keimung von Coffea liberica. Jedenfalls nimmt bei der Keimung die Quantität in den Kotyledonen ab (12,5% u. 3,0%) und in den übrigen Teilen zu (3,2% u. 5,2%). Im Dunkel ist auch hier die *Zunahme in Blatt und Stengel gröszer als im Lichte*, ist die *Abnahme in den Kotyledonen kleiner als im Lichte* und das Resultat ist daher ein ähnliches wie bei C. liberica *im Dunkel ein Plus, im Licht ein Minus an Xanthinbasen*.

Dieses Verhalten stimmt auch zu der Hypothese betreffs der Beziehung des Xanthinbasenstickstoffs zu dem Eiweiszstoffwechsel. Wie nämlich aus obigen Versuchsprotokollen hervorgeht, findet im Licht eine sehr kleine Eiweiszszunahme statt, im Dunkel eine starke Abnahme. Im Lichte ist also die Eiweiszsynthese gröszer, die Eiweiszdissimilation kleiner als im Dunkel, wie auch für *Coffea liberica* dargelegt wurde.

Im Lichte, wo die Eiweiszsynthese überwiegt, verringert sich der Xanthinbasenstickstoff, im Dunkel dagegen mehrt er sich. Die Schluzfolgerung ist deshalb wieder ganz wie oben, die Xanthinbasen bilden sich bei den Dissimilationsprozessen und werden wieder zur Eiweiszsynthese verwendet.

Ein direkter Beleg für diese Verwendung ist auch hier den Versuchen nicht zu entnehmen, was zu denselben Betrachtungen wie bei *Coffea liberica*, über eine bevorzugte Benutzung der Basen zur Eiweiszsynthese Veranlassung gibt. Die Sachlage ist aber hier doch noch etwas verschieden.

Bei diesem Objekte nämlich bleibt das Eiweiszquantum in den ersten Keimungswochen fast gleich, während bei der groszen Mehrzahl der anderen Pflanzen Abnahme die Regel ist. Eiweisdissimilation und Synthese gehen auch bei den Kakaokeimpflanzen energisch vor sich, für erstere zeugt die starke Zunahme des Reststickstoffs, (s. Bemerkung S. 56) auf letztere weist der starke Fettkonsum hin; beide Prozesse halten sich jedoch die Wage und das ist eben etwas Ungewöhnliches, wovon später die Rede sein wird.

In den wachsenden Stengeln und Blättern der Keimpflanze ist die Quantität der Xanthinbasen durchaus nicht gröszer als in den wachsenden, aus xanthinbasenfreien Geweben entsprungenen Teilen der Kakaobäume und ebenfalls tritt das Koffein im Verhältnis zu dem Theobromin sehr in den Hintergrund; es sind nur Spuren vorhanden.

Diese Tatsache deutet auf eine Bildung bei den Dissimilationsprozessen in den wachsenden Teilen hin und die Annahme

eines Transportes der Xanthinbasen wird dadurch mindestens sehr unwahrscheinlich.

Die Umwandlung der Basen findet in den Kotyledonen statt; im Lichte werden sie ziemlich stark benutzt, weil Material zur Eiweiszsynthese vorhanden ist und die Umstände günstig sind; im Dunkel jedoch aus denselben Gründen, als den bei Coffea liberica klargelegten, viel schwächer. Im erstenen Falle wird 12,5%, im letzteren Falle 3% des Totalstickstoffs beider Basen zur Eiweiszbildung verwendet.

Ziehen wir jedoch jede Xanthinbase für sich in Betracht, so bekommen wir ganz andere Zahlen.

Im Lichte verringert sich das Theobromin um 75,7%, mehrt sich das Koffein um 65,9%.

Im Dunkel verringert sich das Theobromin um 51,6%, mehrt sich das Koffein um 57,3%.

Das ist das überraschende Resultat des entgegengesetzten Verhaltens beider Basen, wovon schon oben die Rede war und wofür meines Erachtens zwei Erklärungen auf der Hand liegen.

Erstens dasz alles gebildete Koffein das Produkt der Eiweisdissimilation ist und alles verbrauchte Theobromin Material zur Eiweiszsynthese.

Ein sehr schwerwiegender Einwand dagegen ist, dasz dann ein äusserst energischer Stoffwechsel hätte stattfinden müssen und zwar müsste dann im Lichte, weil mehr Koffein gebildet worden, die Eiweisdissimilation grösser sein als im Dunkel. Das ist jedoch mindestens unwahrscheinlich (s. PFEFFER. Pflanzenphysiologie S. 461), alles deutet auf das Entgegengesetzte hin; so ist zum Beispiel die viel schwächere Zunahme des Reststickstoffs¹⁾) im Lichte ganz gut aus einer schwächeren Dissimilation zu erklären.

Die zweite Erklärung, welche meiner Meinung entspricht, ist, dasz Theobromin nur zum geringen Teil zur Eiweiszsynthese benutzt wird, der weit gröszere Teil durch Methylierungs-

1) Vergleiche Versuch b mit den Versuchen c und d S. 55 und 56, im erstenen Falle ist die Zunahme viermal so klein.

prozesse, welche im Stoffwechsel des Kotyledonengewebes vorherrschen mögen in Koffein übergeführt wird.

In Bezug darauf ist auch die Tatsache bemerkenswert, dass in zwei Kakaoindividuen eines selben Ortes ein so ganz entgegengesetzter Koffein- und Theobromingehalt nachgewiesen wurde. Das eine Exemplar z. B. enthielt 0,87% Theobromin und 0,74% Koffein; das andere 0,74% Theobromin und 0,81% Koffein. Kleine individuelle Variationen müssen also zu derartigen Schwankungen Veranlassung geben können.

KAPITEL V.

Untersuchungen über **Kola acuminata**.

Dieses Objekt, ein stattlicher Baum aus dem tropischen Afrika, ist ebenso wie *Theobroma Cacao* in physiologischer Hinsicht noch nicht erforscht worden.

E. HECKEL und SCHLAGDENHAUFFEN¹⁾), die sich viel mit den Kolanüssen beschäftigten, wiesen bedeutende Quantitäten Koffein und sehr kleine Mengen Theobromin in den Samen nach, konnten diese Stoffe jedoch in den übrigen untersuchten Teilen nicht auffinden.

DEKKER l. c. wies beide Xanthinbasen auch in jungen Blättern nach, fand aber in alten Blättern nur Spuren. Das deutet also auf ein ähnliches Verhalten, wie bei den vorigen Objekten.

Wirklich stellte sich bei meinen Versuchen bald heraus, dasz das im allgemeinen für *Theobroma* und *Coffea* Gesagte auch hier Gültigkeit hat. Die beiden Xanthinbasen finden sich am meisten in den jungen, wachsenden Teilen vor, verschwinden während des weiteren Wachstums mehr oder weniger daraus und sind in besonders groszer Quantität in den reifen Samen enthalten.

Ebenfalls sind die Wurzeln der erwachsenen Pflanzen koffein- und theobrominfrei.

In derselben Weise wie oben wurde auch hier das Quantum beider Basen in jungen, älteren und erwachsenen Blättern derselben Zweige bestimmt.

1) E. HECKEL et FR. SCHLAGDENHAUFFEN. Des Kolas Africains Paris. 1880. Nur Samen, alte Blätter und Zweige wurden untersucht.

100 Blätter.

	Trockengewicht.	Koffein.	Theobromin.	Xanthinbasen.
a. sehr jung	1 Woche alt 4,300 g.	0,38% 16,4 mg.	0,07% 3,2 mg.	19,6 mg.
b. fast normale	4 Wochen alt 22,100 »	0,06% 14 »	0,01% 2,8 »	16,8 »
c. norm.	Grösze $4\frac{1}{2}$ »	» 23,500 » 0,05% 12 »	0,01% 2 »	14 »
	schlaff			
d. norm.	Grösze $7\frac{1}{2}$ »	» 40,100 » Spuren	—	—
	steif			
e. alte Blätter		67,000 » Spuren	—	—

In zwei Monaten verschwinden also die beiden Basen fast völlig aus den Blättern. Das Wachstum der Zweige geschieht bei diesem Objekte in sehr scharf getrennten Perioden, deshalb konnte das Alter der Blätter hier so genau bestimmt werden.

Leider ist mir ein Versuch (Blätter 2 Wochen alt) verloren gegangen, sonst wäre die Reihe vollständiger gewesen und hätte ich wahrscheinlich den Gipfel der Kurve, der jetzt beim fortwährenden Abnehmen fehlt, auch hier nachweisen können.

Die schnellste Abnahme geschieht auch hier, wenn die Blätter ihre normale Grösze erreicht haben und ihre Zellwände verdicken. Wurden in dieser Periode die Blätter halbiert und die eine Hälfte jedes Blattes mit dem Mittelnerv an der Pflanze belassen, so waren aus diesen Hälften, wenn sie drei Wochen später analysiert wurden, alle Xanthinbasen verschwunden.

Interessant ist es, dasz bei diesem Versuch das Koffein bei weitem die Oberhand hat, während DEKKER l. c., der mit derselben Methode arbeitete, in jungen Blättern ebenfalls aus Buitenzorg herrührend, viel mehr Theobromin (0,101%) als Koffein (0,049%) auffand, was vielleicht auf ähnliche individuelle Unterschiede wie bei den Kakaosamen hinweist.

Ich verfügte über eine grosze Menge junger Schöszlinge, die einander ganz gleich sahen und bestimmte die Quantität beider Basen in Stengel und Blattstielen der sehr jungen Schöszlinge, der etwas älteren Schöszlinge u. s. w.

100 Stengel mit zugehörigen Blattstielen (\pm 1000).

	Trockengewicht.	Koffein	Theobromin.	Xanthinbasen.
a. sehr jung	19,000 g.	0,37% 70 mg.	0,42% 80 mg.	150 mg.
b. älter	44,100 »	0,29% 430 »	0,10% 50 »	180 »
c. noch älter	91,500 »	0,09% 85 »	0,05% 45 »	135 »
d. fast erwachsen	(unbestimmt)	Spuren	—	Spuren.

Im allgemeinen ist der Gehalt auf Trockengewicht berechnet hier etwas gröszer als in den Blättern, das Totalquantum beider Basen nimmt auch hier erst zu, dann sehr schnell ab und aus erwachsenen Zweigen ist alles verschwunden.

Analysiert man die ganzen Schöszlinge mit Stengeln, Blattstielen und Blättern, so enthalten z. B.

100 Schöszlinge.

	Trockengewicht.	Koffein.	Theobromin.	Xanthinbosen.
sehr jung	53,37 g.	0,63% / 340 mg.	0,20% / 110 mg.	450 mg.
erwachsen ,	590,0 " Spuren	—	—	Spuren.

Transport der Xanthinbasen qua talis nach anderen Teilen, kann hier nicht stattgefunden haben, denn die Zweige, aus denen die Schöszlinge sich bilden, sind und bleiben ganz frei von den beiden Basen. Die ziemlich groszen Quantitäten müssen also bei den Dissimilationsprozessen in den jungen, wachsenden Geweben gebildet sein und notwendig später wieder in den Stoffwechsel treten.

Experimentell z. B. durch Verdunklung ist gar keine erneute Bildung der Xanthinbasen in alten Blättern hervorzurufen, was mit dem Verhalten bei *Coffea liberica* und *Theobroma* übereinstimmt, nur neues Wachstum verhindert die Bildung.

Zu Versuchen mit abgeschnittenen Blättern ist dieses Objekt also ebenfalls ungeeignet, weil die jungen, xanthinbasenhaltigen Blätter zu schnell absterben.

Wenn die Basen bei der Tätigkeit des Cambiums sich bilden, so müssen sie sofort wieder in den Stoffwechsel treten, denn in erwachsenen Zweigen und Aesten sind sie, wie schon oben gesagt, nie nachweisbar.

Bei der Entwicklung der generativen Organe scheinen die Umstände zur Entstehung der Basen günstig zu sein, günstiger als bei *Coffea* und *Theobroma*. Dort konnten sie nur im Fruchtknoten nachgewiesen werden, bei der Kola jedoch sowie bei *Thea assamica* in allen Teilen und zwar in sehr verschiedenem Gehalt.

Die Blüten sind meistens eingeschlechtlich, oft stehen viele

männliche Blüten und einige weibliche oder zwittrige in einem Blütenstande, oft auch nur männliche. Die Zahl der männlichen Blüten, über welche ich verfügte, war daher weit gröszer als die der weiblichen.

1000 Knospenstiele der männlichen Blüten.

Trockengewicht	2,930 g.	Koffein	0,34%	10 mg.
		Theobromin	0,20%	6 "

1000 Knospen der männlichen Blüten.

Trockengewicht	14,500 g.	Koffein	0,16%	24 mg.
		Theobromin	0,43%	62 "

1000 erwachsene, offene männliche Blüten.

Trockengewicht	19,860 g.	Koffein	0,21%	42 mg.
		Theobromin	0,27%	54 "

Gehalt und Quantität ändern sich in den männlichen Blüten mit der Entwicklung und zwar nimmt das Koffein zu, das Theobromin ab. Bei dem Wachstum der jungen Schößlinge (s. vorige Seite) war diese Tatsache, die uns sofort an das Betragen beider Basen bei der Kakaokeimung erinnert, ebenfalls zu beobachten.

Ob dieselbe Deutung auch hier zutrifft, wage ich jedoch nicht zu entscheiden.

In den erwachsenen Blumen konnte ich noch die Staubblätterröhren von dem farbigen Kelch trennen und in beiden Teilen den Gehalt bestimmen.

1000 Staubblätterröhren.

Trockengewicht	1,490 g.	Koffein	2,28%	34 mg.
		Theobromin	0,74%	11 "

1000 Reste der männlichen Blumen.

Trockengewicht	18,370 g.	Koffein	0,04%	8 mg.
		Theobromin	0,23%	43 "

Besonders fällt dabei der ausserordentlich hohe Koffeingehalt in den Staubfäden auf. Dieser ist 2,28%, also noch gröszer als in den reifen Samen. Im Zusammenhang mit dem energischen Stoffwechsel bei der Pollenbildung lässt sich dies einigermaßen verstehen.

Die weiblichen Blumen enthalten Theobromin und Koffein im Fruchtknoten und ebenfalls in den übrigen Teilen, zur quanti-

tativen Bestimmung reichte das Material nicht aus. Sehr junge Früchte 1 à 2 cm. grosz, waren jedoch genügend vorhanden.

100 Exemplare	Trockengewicht	125 g.
Koffein	0,48%	228 mg.
Theobromin	0,32%	394 "

In diesem Stadium übertrifft also die Quantität des Theobromins die des Koffeins, aber bald ändert sich das Verhalten beider Stoffe völlig, denn in reifen Samen fand ich 2,02% Koffein und 0,01% Theobromin.

Das Trockengewicht der reifen Samen ist \pm 10 g.; die Totalmenge pro 100 Samen also \pm 20,200 g. Koffein, \pm 0,100 g. Theobromin. Im Perikarp und Mesokarp der Früchte ist dann zwar das Theobromin in etwas gröszerer Quantität vorhanden (0,05%) und in diesen Teilen sind nur Spuren Koffein nachweisbar.

Das Quantum der Xanthinbasen in den Samen ist bei diesem Objekte also sehr bedeutend, der Gehalt ist sogar gröszer als bei Coffea und Theobroma; das Studium der Keimung ist wiederum unerlässlich zur Aufklärung der physiologischen Bedeutung.

Leider dauerte die Keimung so lange, dasz ich während meines Aufenthaltes in Buitenzorg keine Gelegenheit hatte, Keimpflanzen aus den von mir ausgesäten Samen zu gewinnen.

Ich muszte mich daher begnügen mit der Vergleichung der Quanta in einer groszen Anzahl eben abfallender Samen und in den Keimpflanzen, die im Freien erwachsen und unter denselben Bäumen gesammelt waren. Dieses Material ist deshalb durchaus nicht so gut vergleichbar als bei den Versuchen mit Thea, Coffea und Theobroma der Fall war, auch weil die Grösze der Samen sehr schwankt¹⁾.

Die Resultate sind in Bezug auf die Xanthinbasen jedoch so schlagend, dasz die Schlusfolgerungen durch diese Fehler nicht beeinträchtigt werden können.

1) Auslaugen in den Boden fand während der Keimung nur sehr wenig statt; die Samen, welche drei Monate im Boden verweilt hatten und noch ungekeimt waren, hatten denselben Gehalt wie die sofort analysierten.

25 Samen ungekeimt¹⁾.

Trockengewicht		256,5	g.
Koffein	2,02%	5,180	"
Theobromin	0,01%	0,025	"
			{ 5,205 g.
Total	Stickstoff	1,27%	3,250 "
Eiweisz	"	0,53%	1,360 "
Koffein	"	0,58%	1,495 "
Theobromin	"	0,003%	0,008 "
Rest	"	0,15%	0,387 "

**25 Keimpflanzen, gekeimt im Boden, im Lichte. Stengel
20 à 30 cm, 3 à 4 junge Blätter.**

Trockengewicht		147,0	g.	(57,3%)
Koffein	1,28%	1,880	"	{ 1,940 g.
Theobromin	0,04%	0,060	"	
Total	Stickstoff	2,11%	3,100	" (95,4%)
Eiweisz	"	0,81%	1,195	" (87,9%)
Koffein	"	0,37%	0,543	" { 0,562 g. (36,3%)
Theobromin	"	0,01%	0,019	" { 0,019 g. (240%)
Rest	"	0,91%	1,343	" (347%)

Aus diesen Daten sehen wir sofort, dasz bei dieser Keimung die Quantität der Xanthinbasen sehr bedeutend abgenommen hat, nicht weniger als ± 62,7% der Xanthinbasen sind verschwunden. Ganz genau ist dieser Wert nicht zu bestimmen, weil die Samen nur annähernd vergleichbar sind (S. dazu auch die Quantität des Totalstickstoffs).

Jedoch dürfen wir ruhig auf einen teilweisen Verbrauch schlieszen und aus denselben Gründen, die schon oben dargelegt wurden, auf einen Verbrauch bei den Prozessen der Eiweissynthese, obschon die totale Eiweissquantität etwas abnimmt²⁾.

Jetzt bleibt noch zu untersuchen übrig, in welchen Teilen der Keimpflanze sich die beiden Xanthinbasen vorfinden und in welcher Quantität.

Alle Teile, nicht nur der Stengel und die Blätter, sondern auch die jungen Keimwurzeln enthalten sie, jedoch in wech-

1) Nach E. HECKEL l. c. ist der Stärkegehalt der Samen 37%. Nach CHODAT u. CHUIT (Just. Jahresber. 1888) 46,7%.

2) Die Prozentzahlen zwischen Klammern beziehen sich auf die Totalwerte vor der Keimung.

selnder Menge. Das ist der einzige Fall, wo ich in den unterirdischen Teilen meiner Versuchsobjekte Xanthinbasen nachweisen konnte. Bald jedoch verschwinden sie aus den Wurzeln, viel früher als aus den übrigen Teilen. Die Gehaltsbestimmungen geschahen mit demselben Material.

25 Keimpflanzen (S. oben).

	Trockengewicht.	Koffein.	Theobromin..
Kotyledonen + Kotyledonarstiele	125 g.	1,46%	1831 mg.
Blätter	7,900 »	0,42%	33 »
Wurzel + Stengel + Blattstiele	14,100 »	0,41%	16 »
Total	<u>147</u> »	<u>1880</u> »	<u>60</u> »

Die Zunahme des Theobromins bei der Keimung ist also nur den jungen Teilen zu verdanken und der Gehalt beider Basen in diesen Teilen ist dem der jungen, aus basenfreien Teilen entsprungenen Schöszlinge fast gleich; in den Blättern ist der Gehalt etwas höher, im Rest niedriger. Das deutet auf eine Bildung bei den Dissimilationsprozessen in den wachsenden Geweben hin und macht die Annahme eines Transportes der Xanthinbasen aus den Kotyledonen sehr unwahrscheinlich.

Das Koffein der Samen betrachte ich also als einen zur ökonomischen Stickstoffspeicherung geeigneten Stoff.

Die Kotyledonen bleiben im Boden, sind noch ganz frisch und enthalten noch Reservestoffe, wenn die erste Entwicklungsperiode vorüber ist und das Wachstum der Keimpflanzen eingeht, was mit einem fast vollständigen Schwund der Xanthinbasen in Stengel, Blättern und Wurzel verknüpft ist. Dann treten diese Basen also dem Anscheine nach wieder in den Stoffwechsel, ganz wie bei den erwachsenen Pflanzen mit dem Theobromin und Koffein der Schöszlinge der Fall ist.

Die Kotyledonen haben in dieser ersten Ruheperiode noch einen bedeutenden Koffeingehalt, welcher, wenn die Angaben von E. HECKEL¹⁾ zutreffen, fortwährend kleiner wird, besonders wenn die zweite Wachstumsperiode eintritt.

Zum Schlusz will ich noch erwähnen, dasz in den Kolasamen

1) E. HECKEL. Comptes Rendus. Tome CX.

sehr wahrscheinlich noch ein anderes Purinderivat als Koffein und Theobromin, zwar in sehr kleiner Quantität vorhanden ist. Wurde nämlich nach der Methode Nanninga's das Koffein aus den Samen bereitet und die erhaltene Kristallmenge einige Male aus Wasser (30 mal so groszes Gewicht) umkristallisiert, so bekam ich einen weiszen, kristallinischen Stoff, den Reaktionen und dem mikroskopischen Betragen nach, fast reines Koffein, dessen Stickstoffgehalt jedoch für Koffein zu hoch war. Wasserfreies, reines Koffein enthält 28,87% Stickstoff, dieses Produkt enthielt 29,16% N.

Auch Nanninga l. c. hatte aus Kolasamen ein Produkt erhalten, das ein ähnliches Verhalten zeigte und glaubte dies dem beigemischten Theobromin zuschreiben zu müssen. Diese Meinung trifft hier jedoch nicht zu, denn unser Stoff enthielt verschwindend wenig Theobromin, wie das Lösen in Benzol zeigte.

Es muszte also eine andere stickstoffhaltige Verbindung neben dem Koffein vorliegen, dessen Stickstoffgehalt höher ist als der des Koffeins und derartige Stoffe gibt es fast nur in der Puringruppe¹⁾. Zum Beispiel würde eine Mischung von 100 Teilen Koffein und 4 Teilen Xanthin oder von 100 Teilen Koffein und 2,4 Teilen Hypoxanthin diesen Gehalt geben. Welcher Stoff neben dem Koffein vorhanden war, muszte jedoch dahingestellt bleiben, weil die Quantität über welche ich verfügte zu weiteren Untersuchungen nicht ausreichte.

1) $H_4N\text{NO}_3$ lag natürlich nicht vor, denn das Produkt war mittels Chloroformextraktion erhalten.

KAPITEL VI.

Zusammenfassung.

Bis jetzt haben wir jedes Genus an und für sich betrachtet, so dasz es erübrigt, die gesamten Objekte zu überblicken und zu prüfen, ob das für einzelne Fälle Dargestellte auch verallgemeinert werden kann.

Bei allen Objekten hat sich herausgestellt, dasz die Xanthinderivate sich bilden bei den Dissimilationsprozessen in den wachsenden Geweben, ausgenommen in denen der Wurzeln¹⁾. Nur kurze Zeit nimmt die Quantität der Basen in diesen wachsenden Geweben zu und bald tritt ein entgegengesetztes Verhalten ein; wann jedoch der Gipfel der Kurve erreicht wird und die Zunahme einer Abnahme Platz macht, ist je nach den Objekten verschieden. In den Blättern z. B. tritt die Abnahme bei Kola, Theobroma und Coffea liberica Bull. ein, wenn die Normalgrösze noch nicht erreicht ist; bei Thea assamica, wenn die Blätter zwar ihr Wachstum eingestellt haben, jedoch noch Gewichtszunahme durch Zellwandverdickung und Materialspeicherung erfolgt; bei Coffea arabica liegt der Gipfel der Kurve in den erwachsenen Blättern. Beim Blattfall sind die Xanthinbasen aus den Blättern verschwunden²⁾.

Versuche mit abgeschnittenen, halbierten Blättern von Thea assamica Griff. und Coffea arabica L., welche verschiedenen Bedingungen von Licht- oder Kohlensäuremangel u. s. w. unter-

1) Nur die Wurzeln der Kolakeimpflanzen enthalten Koffein und Theobromin. Ob auch bei der Tätigkeit des Cambiums die Xanthinbasen gebildet werden, musz dahingestellt bleiben; wenn dies der Fall ist, so müssen sie sofort wieder in den Stoffwechsel treten.

2) Siehe hierzu das über Coffea arabica L. gesagte, fur welches Objekt dieses völliche Verschwinden nicht nachgewiesen wurde.

worfen wurden, lieszen erkennen, dasz diese endgültige Abnahme von einem Ueberwiegen des Koffeinverbrauchs über die Koffeinbildung verursacht wird.

Diese Bildung dauert in den erwachsenen Teilen der Objekte, als Folge der Eiweisdissimilation noch fort, sie wird jedoch in normalen Umständen durch den stärkeren Koffeinverbrauch bei der Eiweiszsynthese unsichtbar.

Hatte also in den abgeschnittenen Blättern Eiweisbildung die Oberhand, so minderte sich die Xanthinbase, bekam Eiweiszersetzung das Uebergewicht, so mehrte die Base sich. Versuche mit bunten Blättern und mit verdunkelten an der Pflanze belassenen bestätigten diese Auffassung von der Bedeutung der Xanthinbasen für den Stoffwechselprozesz der Blätter, welche Erklärung sowohl für die anormalen Fälle als auch für den normalen Stoffwechsel zutrifft.

Für Objekte wie *Coffea stenophylla* G. Don., *Theobroma Cacao* L. und *Kola acuminata* HORSE. et BENN, die im jugendlichen Alter periodisch fast koffein- und theobrominfrei sind, ist ein derartiges Zurücktreten in den Stoffwechsel ohne weiteres klar, aber auch für Objekte wie *Thea assamica* ist die Richtigkeit dieses Zurücktretens zwar nicht so einfach, aber doch ganz gut nachweisbar, wie an Versuchen mit geringelten Zweigen gezeigt wurde; dasz Eiweisbildung der Endzweck des Xanthinverbranchs ist, tritt hier umso schärfer hervor.

Ebenso wie in ganz nahe verwandten Arten die Xanthinbasenbildung auftreten kann oder nicht und bei verschiedenen Individuen einer selben Art sich durchgreifende Unterschiede einstellen können (S. *Theobroma Cacao*), so kann sich auch in ein und denselben Objekte der Stoffwechsel mit dem Altern der Gewebe so modifizieren, dasz das Ueberwiegen der Dissimilation keine Xanthinbasenbildung mehr hervorruft, wie Versuche mit erwachsenen Blättern von *Coffea liberica*, *Theobroma* und *Kola* belegen.

In diesem Lichte wird es auch weniger befremdlich erscheinen, dasz in den Wurzeln mit Ausnahme von denen der Kolakeimpflanze niemals Theobromin- oder Koffeinbildung nachzuweisen

ist. Jedenfalls ist das Licht keine notwendige Bedingung zur Bildung der beiden Basen und ebenso wenig die Anwesenheit des Chlorophylls; ersteres geht aus Versuchen mit verdunkelten Blättern, letzteres aus denen mit bunten Blättern von *Thea assamica* hervor und wird überdies durch die starke Bildung in sehr jungen, roten, chlorophyllfreien Kakaoblättern bewiesen¹⁾). Auf diese äusseren Umstände ist also das Fehlen der Xanthinbasen in den Wurzeln nicht zurückzuführen, nur aus inneren Ursachen ist es zu erklären.

Auch im Holze fehlen Koffein und Theobromin bei allen Objekten.

Wenn die Gewebe, welche in ihrer Jugend die Basen enthielten, im Alter frei davon geworden sind, so rufen nur die Reize, welche neues Wachstum auslösen, indirekt als Folge der Dissimilation in den jungen Teilen die erneute Xanthinbasenbildung hervor, wie Versuche mit *Coffea liberica*, *Theobroma* und geringelten Theazweigen lehrten.

Welche Abänderungen des Stoffwechsels die zuerst auftretende Koffein- und Theobrominbildung später durchaus, auch wenn die Dissimilation überwiegt, eingehen lassen, musste dahingestellt bleiben und die Lösung dieser Frage wird wohl eine tiefere Kenntnis vom Wesen des Protoplasmas und vom Baue des Eiweissmoleküls voraussetzen.

Künstliche Spaltung der Eiweissstoffe dieser Objekte mittels Salzsäure liefert die beiden Xanthinderivate nicht, was zu erwarten war, denn primäre Produkte des Eiweiszabbaues sind sie ja sehr wahrscheinlich nicht.

Wie in der Einleitung dargelegt wurde, deutet das Vorkommen von kleinen Quantitäten Hypoxanthin, Xanthin, 3-Methylxanthin, Theophyllin und Theobromin neben viel Koffein in den Theablättern auf den Purinkern hin, ohne dasz jedoch in erster Linie an eine Spaltung der Nukleinproteide zu denken wäre, denn dazu ist das in abgeschnittenen Coffea- und Theablättern gebildete Koffeinquantum im Verhältnis zu

1) Spuren Chlorophylls können vielleicht vorhanden sein, ebenfalls Carotin; die Autoassimilation ist jedoch verschwindend klein.

dem verschwundenen Eiweisz viel zu grosz. Der hohe Methylgehalt des Koffeins und Theobromins im Gegensatze zu dem Xanthin und Hypoxanthin, welche bei jedem Pflanzenstoffwechsel aufzutreten scheinen, weist auf reduzierende Sekundärprozesse hin, bei denen der Wasserstoff in Statu nascendi, das Produkt der Enzymspaltung der Kohlenhydrate oder das Formaldehyd, das bekanntlich von verschiedenen Autoren neuerdings wieder als eine bedeutungsvolle Stufe im Assimilationsprozess betrachtet wird, eine Rolle spielen mögen. Ob diese Prozesse, sowie die, welche ein Zurücktreten in den Stoffwechsel verursachen enzymatische sind, muss dahingestellt bleiben, denn den Versuchen, die ich in dieser Hinsicht anstellen konnte, lässt sich dies nicht entnehmen. Jedoch ist diese Mitwirkung von Enzymen auch im Zusammenhang mit Beobachtungen im tierischen Stoffwechsel¹⁾), durchaus nicht in Abrede zu stellen, denn ich verfügte bei diesen Versuchen über wenig Material und arbeitete unter ungünstigen Umständen²⁾.

Die Keimungsversuche mit Kolasamen und der Versuch mit abgeschnittenen, in Zuckerlösung gestellten Theeblättern deuten darauf hin, dasz das Licht keine notwendige Bedingung zur Wiederverarbeitung der Xanthinbasen ist. Dem Anscheine nach übt aber das Licht einen fördernden Einflusz auf die Wiederverarbeitung, indem es die Eiweisssynthese begünstigt und jedenfalls ist eine grosse Quantität stickstofffreier Reservestoffe erforderlich.

Bei der Entwicklung der generativen Organe bilden sich ebenfalls immer die Xanthinbasen; zwar wechselt ihre Quantität sehr und sind sie auch nicht fortwährend überall nachweisbar. So fehlen sie z. B. in allen erwachsenen Blütenteilen von Coffea liberica und Theobroma mit Ausnahme der Fruchtknoten. Diese Fruchtknoten enthalten Koffein, Theobromin oder beide Basen in allen untersuchten Objekten und mit der Fruchtentwicklung wächst anfangs die Quantität immer. Später stellt

1) W. JONES. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. XLV.

A. SCHITTENHELM. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. XLII u. XLV.

2) Vergl. die Bemerkung Seite 30.

sich ein Unterschied ein zwischen Thea einerseits und den übrigen Objekten anderseits. Bei der ersten Pflanze nimmt das Koffein in den letzten Reifungsstadien ab, so dasz nur minimale Quanta in den reifen Samen vorhanden sind, bei den übrigen Objekten: Kola, Theobroma, Coffea nimmt die Quantität allmählich zu und enthalten die reifen Samen sehr grosse Mengen. Ein gewisser Widerspruch zu dem Betragen der übrigen erwachsenen Gewebe ist hierin nicht zu erkennen; das Studium der Keimung hat diesen Widerspruch wenigstens zum Teil gelöst. Betrachten wir dazu das Verhalten unsrer vier Objekte in Bezug auf die Eiweiszabnahme in der ganzen Keimpflanze bei normaler Keimung und vergleichen wir diesen Betragen mit dem einiger anderen Pflanzen¹⁾). Dazu wählte ich:

- 1º. *Cannabis sativa L.* mit fettreichen Samen wie *Theobroma Cacao*.
- 2º. *Pisum sativum L.* mit eiweiszreichen, fettarmen samen.
- 3º. *Aesculus Hippocastanum L.* mit groszen, lange lebendig bleibenden, stärkereichen, eiweiszarmen Samen wie *Kola*.
- 4º. *Triticum vulgare L.*
- 5º. *Tropaeolum majus L.*

Dabei wurde soviel wie möglich die grösste Abnahme beim normalen Stoffwechsel bestimmt, das heiszt die Abnahme bis zu dem Stadium wo Eiweiszsynthese und Dissimilation einander die Wage halten.

Objekt.	Wachstumstadium.	Eiweisz N.	Abnahme des der Samen.	Trockengewichts ²⁾ .	Eiweisz-abnahme ³⁾ .
<i>Pisum sativum L.</i>	Keimpflanze 4 Blätter.	3,41%	21%—24%	36—45%	
<i>Cannabis sativa L.</i>	ergrünte Kotyledonen.	3,90%	1%—3% ⁴⁾	14—20%	
<i>Triticum vulgare L.</i>	Keimpflanze 10 cm.	4,97%	20—22%	20—24%	
<i>Aesculus hippocasta-</i> <i>num L.</i>	Keimpflanze 4 Blätter. Stengel 10 cm.	1,30%	± 35%	50—60%	

1) Die Ergebnisse der Arbeiten SCHÜZE's, die sich am meisten auf die Keimung im Dunkel beziehen, sind hier deshalb ebensowenig wie die DETMER's zu benutzen.

2) Das Material bestand aus gleich groszen Samen und Vorversuche lehrten, wann das Minimum des Eiweiszquantums für die ganze Keimpflanze erreicht war.

3) Die Prozentzahlen beziehen sich auf Totaltrockengewicht und Totaleiweisz in den ungekeimten Samen.

4) Sowie für *Theobroma Cacao* dargelegt wurde, fand auch hier starke Sauerstoffbindung statt, daher blieb das Trockengewicht fast gleich.

Objekt.	Wachstumstadium.	Eiweisz N. der Samen.	Abnahme des Trockengewichts.	Eiweisz- abnahme.
<i>Tropaeolum majus</i> L.	Keimpflanze 2—4 Blätter	3,75%	20—25%	30—32%
<i>Thea assamica</i> Griff.	Keimpflanze 5 Blätter. Stengel 10 cm.	0,68%	± 10%	± 23%
<i>Coffea liberia</i> Bull.	ausgebreitete Kotyledonen.	1,80%	± 31%	± 7,7%
<i>Theobroma Cacao</i> L.	Keimpflanze 4 Blätter. Stengel 20 cm.	1,70%	1 ± 2% Zunahme 0,3%	
<i>Kola acuminata</i> HORSE et BENN.	Keimpflanze 4 Blätter. Stengel 25 cm.	0,53%	± 57% Abnahme 12%	

Selbstverständlich ist der Wert einer Vergleichung so heterogener¹⁾ Pflanzen einigermaßen problematisch, jedoch fällt es sofort ins Auge, dasz die letzten drei Objekte eine verhältnismässig schwächere Eiweiszabnahme zeigen. Vergleichen wir z. B. Kola mit *Aesculus hippocastanum*. Letzterer hat grösseren Eiweiszgehalt in den Samen, hat fast gleich groszen Stärkegehalt²⁾ und überdies Reserveglykoside und doch ist die Abnahme des Eiweiszquantums sehr viel grösser.

Dasselbe Resultat gibt uns die Vergleichung der Keimung von *Coffea liberica* mit der von *Tropaeolum majus*. Die verwendeten Samen der erstenen Pflanze enthielten 11,25% Eiweisz, 10,3% Rohfett, 7,1% Saccharose, ± 17,6% Reservecellulose; die Samen der letzteren 23,4% Eiweisz, 12% Rohfett, 4,3% Saccharose, ± 15% Reservecellulose. Obschon die stickstofffreien Reservestoffe ganz gut vergleichbar sind, vermindert also im ersten Falle das Eiweiszquantum um ± 7,7%, im letzteren Falle um 30—32%.

Obschon also eine derartige Vergleichung keine direkten Belege liefern kann, so deuten die Zahlen doch darauf hin, dasz die in den Samen der drei letzten Pflanzen vorkommenden Xanthinbasen neben dem Reserveeiweisz³⁾ zur Stickstoffspeiche-

1) Sehr gern hätte ich die Keimung von *Coffea liberica* mit der einer koffeinfreien *Coffea* Spezies verglichen; leider verfügte ich über die Samen einer derartigen Species nicht in hinreichender Quantität.

2) Für *Aesculus Hippocastanum* L. fand ich einen Stärkegehalt von ± 40%, für Kola S. oben.

3) Bekanntlich ist die Quantität der Amide und der Amidosäuren in den ungekeimten Samen sehr klein.

rung dienen und das Material zur Eiweiszsynthese bei der Keimung liefern können, so dasz diese Synthese weit weniger als in anderen Fällen von der Eiweisdissimilation übertroffen wird, ja sogar damit im Gleichgewicht bleiben kann (S. *Theobroma Cacao*).

Natürlich sind dabei genügende Quantitäten stickstofffreier Produkte und günstige Umstände zur Synthese die notwendigen Bedingungen, wodurch nur die Resultate der normalen Keimung im Lichte vergleichbar sind.

Fassen wir nun die bei der Keimung jedes Objektes erhaltenen Ergebnisse zusammen und sehen wir ob diese zu dem Vorhergesagten stimmen.

Ueberall bilden sich die Xanthinbasen in den jungen Blättern und Stengeln der Keimpflanzen, gerade so wie bei den Dissimilationsprozessen in den wachsenden Schößlingen.

Geschieht die Keimung im Dunkel, so wird in diesen Teilen die bereits schwache Eiweiszsynthese noch mehr von der Dissimilation überholt und die Xanthinbasenbildung ist viel stärker als im Lichte.

In den Kotyledonen findet im Gegenteil immer eine Abnahme des Totals der Xanthinbasen statt und zwar ist die Abnahme bei *Coffea liberica* und *Theobroma Cacao* im Lichte weit gröszer als im Dunkel, weil sich in den ergründen, oberirdisch sich entfaltenden Kotyledonen stickstofffreies Material zur Eiweiszsynthese besser bilden kann und das Licht die Eiweiszsynthese begünstigt. Bei *Kola acuminata* fehlte mir das Vergleichungsmaterial und bei *Thea assamica* verschwinden die kleinen Koffeinquantitäten der Kotyledonen sowohl im Lichte als im Dunkel völlig.

Welches Resultat in Bezug auf das Xanthinbasenquantum für die ganze Keimpflanze erhalten wird, hängt natürlich davon ab, was gröszer ist, die Zunahme in dem Stengel, hypokotylen Internodium und den Blättern oder die Abnahme in den Kotyledonen. Bei *Thea assamica* ist die Abnahme, obschon so grosz wie möglich, dennoch so klein, dasz sowohl bei Licht- als bei

Dunkelkeimung das Koffein sich mehrt; bei den übrigen Objekten überwiegt in normalen Fällen im Lichte jedenfalls die Abnahme, deren Grösze aber mit den Objekten sehr wechselt.

Wo der Eiweiszgehalt der Samen am kleinsten ist (Kola), ist die Xanthinbasenabnahme am grössten und umgekehrt.

Samen	Eiweisz N.	Xanthinbasenabnahme ¹⁾ .
Kola acuminata.	0,53%	62,7%
Theobroma Cacao ²⁾	4,70%	23,2%, 9,2% (Hier war die Abnahme in den Kotyledonen 12,5%, Zunahme im Rest 3,3%).
Coffea liberica.	± 1,80%	5%, 5,4% (Hier war die Abnahme in den Kotyledonen 14,7%, Zunahme im Rest 9,3%).

Die Tatsachen bestätigen also, dasz die Xanthinbasen der Samen, sowohl als die in den Blättern, Material zur künftigen Eiweiszsynthese bilden.

Wie oben insbesondere bei der Keimung von Theobroma und Kola dargelegt wurde und ebenfalls aus den Versuchen mit geringelten Theazweigen hervorging, deuten meine Beobachtungen durchaus nicht auf eine allgemeine Transportfunktion des Koffeins und Theobromins hin; geeignetes Material zur Stickstoffwanderung scheinen die beiden Xanthinbasen nicht zu sein und ebensowenig eine direkte Vorstufe zur Eiweiszbildung. Ihre Bedeutung für den Stoffwechsel liegt meines Erachtens auf dem Gebiete der Stickstoffspeicherung, wobei wir beachten müssen, dasz das Koffeinmolekül 28,86% N., das Theobrominmolekül 31,11% N. enthält, während in den groszen Molekülen der verschiedenen Sameneiweiszstoffe der Stickstoffgehalt nach den Angaben Chittenden's und Osborne's³⁾ zwischen 15,41%—19,32% schwankt, also fast nur die Hälfte beträgt.

Das Endergebnis ist deshalb, dass das Koffein und Theobromin infolge sekundärer Prozesse bei der Eiweisdissimilation gebildet werden, kürzer oder länger gespeichert bleiben und dann

1) Die Prozentzahlen beziehen sich auf die Totalwerte vor der Keimung.

2) Ueber das entgegengesetzte Verhalten des Theobromins und Koffeins, jedes für sich betrachtet s. das Kapitel über Theobroma Cacao.

3) S. CZAPEK. Biochemie der Pflanzen T. II, S. 40.

wieder zur Eiweiszsynthese benutzt werden. Aus dem Charakter einer ökonomischen Form der Stickstoffspeicherung lässt sich die starke Ansammlung in den Samen, als Gegenstück zu dem stickstofffreien Reservematerial erklären, wobei vielleicht daneben noch an eine Schutzfunktion zu denken wäre.

Amersfoort, 2 September 1906.

NOUVELLES RECHERCHES SUR LE RÔLE DE L'ACIDE CYANHYDRIQUE DANS LES PLANTES VERTES.

II¹).

PAR

M. TREUB.

—
A.

Il résulte des travaux publiés ici-même sur le *Pangium edule* et sur le *Phaseolus lunatus* que l'acide cyanhydrique diminue dans les feuilles de ces plantes avec l'âge, pour disparaître au moment de leur chute²). Il importait de savoir ce qui en est pour les feuilles de nos autres plantes à acide cyanhydrique; d'autant plus que M. GUIGNARD a trouvé, pour le Sureau, que le glucoside cyanhydrique reste dans les feuilles qui tombent³).

Nous avons examiné, chez une quarantaine d'espèces, d'une part, de très jeunes feuilles, et de l'autre, de vieilles feuilles, jaunes et sur le point de tomber, récoltées en même temps, sur les mêmes pieds⁴). Le tableau suivant donne les résultats obtenus :

TABLEAU I.

*Acide Cyanhydrique en % du poids
des Feuilles*

NOMS DES PLANTES:	très jeunes feuilles:	feuilles sur le point de tomber:
<i>Phaseolus lunatus</i>	0,232	0,009
<i>Pangium edule</i>	0,344	0,004

1) Voy. la première partie: Annales Vol. XIX (Deuxième Série V. 4).

2) Annales XIII, p. 61 et XIX, p. 103.

3) Compt. Rend., 26 Déc. 1905, p. 1201.

4) Les dosages pour ce travail ont été effectués, sur mes indications, par mon assistant, M. G. LONG.

*Acide Cyanhydrique en % du poids
des Feuilles*

NOMS DES PLANTES:	très jeunes feuilles:	feuilles sur le point de tomber:
<i>Trichadenia zeylanica</i>	0,164	0,010
<i>Gymnocardia odorata</i>	0,220	0, —
<i>Hydnocarpus venenata</i>	0,186	0,003
<i>Hydnocarpus alpina</i>	0,130	0,012
<i>Turaktogenos Blumei</i>	0,333	0,001
<i>Ryparosa caesia</i>	0,058	0,007
<i>Ryparosa javanica</i>	0,051	0,001
<i>Erythrospermum phytolaccoides</i>	0,214	0,007
<i>Plectranthus dicocca</i>	0,220	0,003
<i>Manihot utilissima</i>	0,080	0,003
<i>Manihot Glaziovii</i>	0,063	0,004
<i>Hevea brasiliensis</i>	0,138	0, —
<i>Hevea Spruceana</i>	0,040	0, —
<i>Bridelia ovata</i>	0,014	0,002
<i>Sorghum vulgare</i>	0,042	0, —
<i>Passiflora quadrangularis</i>	0,091	0,003
<i>Passiflora racemosa</i>	0,063	0,006
<i>Passiflora holosericea</i>	0,062	0, —
<i>Passiflora foetida</i>	0,085	0,006
<i>Passiflora ambigua</i>	0,025	0, —
<i>Passiflora amabilis</i>	0,047	0, —
<i>Passiflora minima</i>	0,087	0,002
<i>Passiflora lunata</i>	0,090	0, —
<i>Dieffenbachia</i> spec. 94	0,035	0,002
<i>Dieffenbachia</i> spec. 116	0,041	0,006
<i>Dieffenbachia</i> spec. 165	0,041	0,005
<i>Dracontium</i> spec. Kew	0,012	0, —
<i>Anthurium pedato-radiatum</i>	0,028	0, —
<i>Anthurium Harrisii</i>	0,028	0, —
<i>Alocasia crassifolia</i>	0,031	0, —
<i>Alocasia acuta</i>	0,076	0,004
<i>Alocasia porphyroneura</i>	0,026	0,002
<i>Alocasia macrorhiza</i>	0,018	0, —

*Acide Cyanhydrique en % du poids
des Feuilles*

NOMS DES PLANTES:	très jeunes feuilles:	feuilles sur le point de tomber:
<i>Alocasia</i> spec. 28	0,029	0, —
<i>Lasia aculeata</i>	0,113	0,003
<i>Lasia spinosa</i>	0,121	0,007
<i>Prunus javanica</i>	0,214	0,004
<i>Memecylon</i> spec. Banka	0,094	0,003
<i>Ipomoea dissecta</i>	0,144	0,001
<i>Indigofera galgooides</i>	0,154	0,107

Un simple coup-d'œil jeté sur les chiffres de ce tableau, suffit pour voir que, à une seule exception près, l'acide cyanhydrique disparaît de nos feuilles avant qu'elles tombent.

Il arrive, notamment dans les feuilles très riches en acide cyanhydrique, que de petits îlots verts dans de très vieilles feuilles, sont cause d'un faible dégagement de CAzH. C'est sans doute de cette manière qu'il faut expliquer la teneur relativement élevée de 0,012% qu'indique le tableau pour les vieilles feuilles de l'*Hydnocarpus alpinus*; ce chiffre ne repose d'ailleurs que sur le résultat d'une seule expérience, parce qu'il n'y avait à ce moment là presque pas de feuilles agées.

En tout cas le résultat n'est pas douteux. Il conduit à poser comme règle générale, du moins pour les plantes des pays chauds, que l'acide cyanhydrique disparaît, normalement, des feuilles avant leur chute.

Le manque de réaction chez les vieilles feuilles jaunes pourrait être dû aussi, toutefois, non à l'absence des principes qui contiennent l'acide cyanhydrique, mais à la disparition des enzymes, nécessaires à leur décomposition. Seulement, cette explication est fort peu plausible après tout ce que nous ont appris les nombreuses recherches de M. GUIGNARD¹⁾.

1) GUIGNARD: Sur l'existence, dans le Sureau noir, d'un composé fournissant de l'acide cyanhydrique, Compt. Rend. 3 Juillet 1905, p. 19 et 20; Sur l'existence, dans certains Groseilliers, d'un composé fournissant de l'acide cyanhydrique, Compt. Rend. 4 Sept. 1905, p. 451, 452; Quelques faits relatifs à l'histoire de l'émulsine Compt. Rend. 23 Oct. 1905; Nouvelles observations sur la formation et les variations quantitatives du principe cyanhydrique du Sureau noir, Compt. Rend. 26 Déc. 1905, p. 1194—1196.

Nous avons fait macérer des feuilles jaunes des: *Passiflora minima*, *Lasia spinosa*, *Phaseolus lunatus*, *Pangium edule* et *Ipomoea dissecta* avec et sans les enzymes. Les distillations faites après les temps nécessaires n'ont montré aucun effet de cette addition d'enzymes.

L'expérience inverse a été tout aussi concluante. Nous avons ajouté des fragments broyés de feuilles jaunes à de jeunes feuilles dont l'enzyme avait été tué par ébullition, dans les plantes suivantes: *Phaseolus lunatus*, *Pangium edule*, *Hevea brasiliensis*, *Manihot utilissima*, *Trichadenia Zeylanica*, *Lasia spinosa*, *Lasia aculeata*, *Passiflora minima* et *Alocasia acuta*. Les distillations, faites après un temps convenable, ont démontré que l'addition des fragments de feuilles jaunes avait eu un effet fort notable, parfois presqu'aussi grand que celui des enzymes purs.

On est certainement autorisé à admettre que les autres plantes du tableau I, à l'exception de l'*Indigofera galgooides*, se comportent de la même manière que celles soumises à un examen spécial. Dans un de ses travaux cités, M. GUIGNARD a dit¹⁾: „dans les plantes chez lesquelles on rencontre un glucoside dédoublable par une enzyme, c'est toujours celle-ci qui apparaît en premier lieu, et en quantité de beaucoup supérieure à celle qui suffit à opérer le dédoublement du glucoside quand ce dernier accompagne le ferment soluble”. Il semble qu'on puisse dire encore que ces enzymes disparaissent en dernier lieu. D'ailleurs une publication annoncée par M. GUIGNARD ne tardera sans doute pas à apporter d'intéressants renseignements à cet égard.

Ainsi, ce sont les composés renfermant l'acide cyanhydrique qui font défaut dans les feuilles qui tombent, et non les enzymes nécessaires à leur dédoublement.

Le deuxième tableau qui va suivre, donne une idée des rapports entre l'âge des feuilles et leur teneur en acide cyanhydrique, pour un certain nombre des plantes du tableau I.

1) Compt. Rend., 3 Juillet 1905, p. 20.

TABLEAU II.

NOMS DES PLANTES:	Description	Acide Cyanhydrique en % du poids des feuilles:
<i>Lasia aculeata</i>		
	très jeunes	0,156
	jeunes	0,118
	demi-adultes	0,060
	adultes	0,026
	très jeunes	0,171
	demi-adultes	0,107
	adultes	0,046
	demi-adultes	0,108
	adultes	0,044
	jaunissantes	0,013
	jaunes	0,005
<i>Alocasia porphyroneura</i>		
	jeunes	0,033
	âgées	0,003
	jaunissantes	0,002
<i>Passiflora lunata</i>		
	jeunes	0,090
	demi-adultes	0,058
	adultes	0,014
<i>Passiflora holosericea</i>		
	très jeunes	0,062
	jeunes	0,051
	demi-adultes	0,062
	adultes	0,060
	commençant à jaunir	0,022
<i>Passiflora Herbertiana</i>		
	très jeunes	0,143
	jeunes	0,142
	demi-adultes	0,068
	adultes	0,034

NOMS DES PLANTES:	Description	Acide Cyanhydrique en des Feuilles: % du poids des feuilles:
<i>Passiflora quadrangularis</i>		
	jeunes	0,080
	demi-adultes	0,035
	adultes	0,019
<i>Passiflora minima</i>		
	très jeunes	0,124
	jeunes	0,086
	adultes	0,034
	âgées	0,013
	âgées	0,007
<i>Hevea brasiliensis</i>		
	jeunes	0,126
	adultes	0,056
	âgées	0,018
	très vieilles	0,010
<i>Plectranthus dicocca</i>		
	très jeunes	0,216
	jeunes	{ 0,134 0,143 0,103
	demi-adultes	{ 0,051 0,046 0,025
	adultes	{ 0,018 0,015
	jaunissantes	0,005
<i>Erythrospermum phytolaccoides</i>		
	jeunes	0,187
	jeunes	0,144
	demi-adultes	0,092
	adultes	0,034
	jaunissantes	0,019

NOMS DES PLANTES:	Description	Acide Cyanhydrique en des Feuilles: % du poids des feuilles:
<i>Taraktogenos Blumei</i>		
	très jeunes	0,322
	jeunes	0,264
	demi-adultes	0,203
	demi-adultes	0,130
	adultes	0,125
	adultes	0,089
	âgées	0,051
<i>Hydnocarpus alpina</i>		
	très jeunes	0,130
	jeunes	0,049
	demi-adultes	0,036
	adultes	0,035
	âgées	0,027
<i>Hydnocarpus venenata</i>		
	très jeunes	0,186
	jeunes	0,146
	demi-adultes	0,150
	adultes	0,108
	adultes	0,100
	âgées	0,045
<i>Trichadenia Zeylonica</i>		
	très jeunes	{ 0,168 0,120
	jeunes	{ 0,115 0,114
	demi-adultes	{ 0,067 0,065
	adultes	0,031
<i>Manihot utilissima</i>		
	jeunes	0,074
	demi-adultes	0,065
	âgées	0,017

L'inspection des chiffres de ce tableau nous apprend que les différentes plantes se comportent un peu différemment. Le plus

souvent, la diminution des proportions de l'acide cyanhydrique est régulière, comme dans les *Plectronia*, *Erythrospermum*, *Trichadenia*, *Manihot*, *Lasia*, *Taraktogonos Blumei* et *Passiflora minima*. Quelquefois les transitions sont plus brusques; ou bien il y a une forte diminution dès que les feuilles commencent à bien se développer, comme dans l'*Hydnocarpus alpina*, ou bien la teneur en acide cyanhydrique reste sensiblement la même pendant presque toute la vie de la plante, pour descendre subitement dans les vieilles feuilles, ce dont l'*Hydnocarpus venenata* fournit un exemple. Mais on peut dire qu'en général dans chaque espèce les feuilles chez lesquelles la vie est la plus énergique renferment le plus d'acide cyanhydrique.

Ce résultat cadre tout-à-fait avec le rôle important qui revient, suivant moi, au principe.

La seule exception rencontrée parmi les nombreuses plantes examinées ici est constituée par l'*Indigofera galegoidea*.

Le tableau suivant contient les résultats d'une dizaine des nombreuses séries de dosages qui ont été faites.

TABLEAU III.

INDOGOFERA GALEGOIDES.

Description des feuilles:	Acide Cyanhydrique en % de leur poids:
jeunes	0,124
adultes	0,111
jeunes	0,134
adultes	0,115
deuxièmes	0,104
troisièmes et quatrièmes	0,097
adultes	0,097
adultes: les plus jeunes	0,118
adultes: les plus âgées	0,105
jeunes	0,101
adultes	0,115

Description des feuilles:	<i>Acide cyanhydrique en % de leur poids:</i>
jeunes	0,124
adultes	0,123
les plus jeunes (rougeâtres)	0,127
jeunes (vert clair)	0,129
jeunes (plus foncées)	0,166
agées	0,100
très jeunes	0,114
jeunes	0,115
adultes	0,145
jaunies	0,104
tombées	0,108
sur le point de tomber:	
jaunes	0,127
verdâtres	0,128

Bien qu'il y ait parfois des différences assez notables entre les proportions d'acide cyanhydrique se dégageant dans les distillations, il n'y a entre elles et l'âge des feuilles aucun rapport. Tout au plus on peut dire que le principe présente une faible diminution dans les vieilles feuilles. C'est exactement la même conclusion, à laquelle M. GUIGNARD est arrivé pour les feuilles du Sureau.

Il est évident que les cas exceptionnels présentés par le *Sambucus nigra* et l'*Indigofera galgooides* ne constituent aucun argument contre l'importance de l'acide cyanhydrique comme matière plastique; pas plus qu'elles n'informent les vues actuelles sur le rôle important du glucose dans les plantes¹⁾.

Pour le moment il n'est pas possible de donner une explication de ces exceptions.

M. GUIGNARD termine son dernier travail sur le Sureau par les mots suivants: „Toutefois, si, dans le cas actuel, ce gluco-

1) Mlle WILBRINK, qui s'est beaucoup occupée de la physiologie des Indigofera, a eu l'obligeance de me dire que dans ce genre les glucosides ne disparaissent nulle-part avec l'âge des feuilles.

side ne semble pas être une substance de réserve, au même titre que divers hydrates de carbone auxquels on aurait pu les comparer, il n'en est pas moins permis de supposer, par comparaison avec ce qui se passe chez d'autres plantes à acide cyanhydrique, que, dans le cours de la végétation, il subit une métamorphose de nature encore inconnue, au fur et à mesure qu'il est élaboré dans les tissus chlorophylliens."

Cette supposition s'applique à plus forte raison au cas de l'*Indigofera galgooides*, parce qu'il se trouve constituer une rare exception parmi les plantes à acide cyanhydrique si répandues dans les pays chauds.

B.

Dans la première partie de ces recherches j'ai indiqué comment furent faits la distillation et le dosage du CAzH dans les feuilles du *Phaseolus lunatus*¹⁾.

La planche I ci-jointe reproduit ce dispositif, auquel je reviens parce que le même *modus operandi* a été adopté pour les plantes dont il sera question dans ce paragraphe.

L'appareil se compose de quatre parties. A est un récipient dans lequel on fait bouillir de l'eau; le ballon B est destiné à recevoir les feuilles; C est un réfrigérant qui descend dans le flacon D, où l'on met, au début de chaque expérience, quelques centimètres c. d'une solution de soude caustique à 5 p. 100, destinée à recevoir les produits de la distillation.

Voici maintenant comment on opère. On introduit dans le ballon B environ 10 grammes de feuilles, laissées en entier si elles sont petites, coupées en fragments lorsqu'elles sont grandes. Après avoir secoué le vase, de façon à bien tasser les feuilles dans le fond, on adapte le bouchon indiqué dans la planche. La communication α^2 avec le réfrigérant établie, on ouvre le robinet *r* qui se trouve sous l'entonnoir et on verse rapidement sur les feuilles de l'eau bouillante en quantité suffisante pour les recouvrir. En même temps, on immédiatement après, on

1) Loc. cit. p. 90, 91.

met la flamme sous le ballon et l'on établit la communication a' avec le récipient à eau bouillante.

Cette distillation, qu'on continue pendant environ un quart d'heure, est nommée „distillation directe” dans mon travail antérieur et dans le tableau qui va suivre.

Un autre lot de feuilles tout-à-fait égal à celui soumis à cette „distillation directe”, est rapidement broyé entre les mains et introduit dans un ballon contenant 200 à 250 cent. c. d'eau. Après avoir bien bouché le ballon, on y laisse les feuilles en macération pendant un temps variant entre 6 et 20 heures¹⁾ puis on procède à la distillation; c'est celle-ci que j'indique comme „distillation après macération”.

Dans la dernière session de la „British Association”, à York, M. GRESHOFF a communiqué une liste complète des plantes à acide cyanhydrique. Autrement arrangé (par ordre alphabétique) cet aperçu fort utile a été publié depuis dans le „Pharmaceutisch Weekblad”²⁾.

Notre Tableau IV comprend 6 genres non représentés dans la liste de M. GRESHOFF, savoir: *Erythrospermum* (Bixinée, représenté par une espèce, l'*E. phytolaccoides*), *Tanqueria* (Rubiacée, avec une espèce, le *palembanica* de Miquel), *Dieffenbachia* (3 espèces), *Dracontium* (2 espèces), *Anthurium* (3 espèces), *Alocasia* (6 espèces). En outre il comprend un *Ryparosa*, un *Bridelia* et plusieurs espèces de *Passiflora*, où la présence d'acide cyanhydrique n'avait pas encore été signalée. J'ai notamment tenu à faire passer en revue presque toutes nos Aroidées, travail pour lequel mon Assistant M. LONG, à qui je réitère ici mes remerciements, s'est donné beaucoup de peine.

1) L'hydrolysisation des glucosides se fait rapidement ici, surtout parce que les enzymes en question sont très actifs; c'est par surcroit de prudence que nous avons souvent continué la macération jusqu'à 20 heures.

2) Depuis la publication de la liste de M. GRESHOFF, M. GUIGNARD a donné de nouveaux exemples de Rosacées à acide cyanhydrique (Compt. Rend. 1er Oct. 1906) et M. DEKKER a signalé la présence de beaucoup de C₄H₆O₃ dans le *Nandina domestica* (Pharmac. Weekbl. 1906, N°. 37).

TABLEAU IV.

NOMS DES PLANTES :	Acide Cyanhydrique en % du poids des feuilles fraîches:	
	distillation directe:	distillation après macération:
<i>Gynocardia odorata</i> R. Br.	0,060	0,170
<i>Hydnocarpus venenata</i> Gärt.	0,075	0,128
<i>Hydnocarpus alpina</i> Wight	0,015	0,060
<i>Pangium edule</i> Rw.	0,235	0,340
<i>Pangium ceramense</i> T. & B.	0,180	0,346
<i>Ryparosa caesia</i> Bl.	0,017	0,042
<i>Ryparosa javanica</i> K. et V.	0,010	0,047
<i>Turaktogenos Blumei</i> Hassk.	0,075	0,213
<i>Trichadenia zeylanica</i> Thw.	0,030	0,119
<i>Erythrospermum phytolaccoides</i> Gärtn.	0,081	0,172
<i>Indigofera galgooides</i> D. C.	0,053	0,176
<i>Phaseolus lunatus</i> L.	0,112	0,239
<i>Prunus javanica</i> Miq.	0,073	0,142
<i>Pygeum parviflorum</i> T. et B.	0,006	0,010
<i>Memecylon</i> spec. Banka	0,044	0,085
<i>Passiflora quadrangularis</i> L.	0,021	0,056
<i>Passiflora racemosa</i> Brot.	0,014	0,057
<i>Passiflora holosericea</i> L.	0,018	0,051
<i>Passiflora foetida</i> L.	0,038	0,065
<i>Passiflora Herbertiana</i> Bot. Reg.	0,032	0,092
<i>Passiflora</i> spec.	0,010	0,037
<i>Passiflora pulchella</i> H. B. et K.	0,028	0,078
<i>Passiflora ambigua</i> (?) ¹⁾	0,009	0,021
<i>Passiflora amabilis</i> Hook.	0,013	0,047
<i>Passiflora minima</i> L.	0,019	0,083
<i>Passiflora violacea</i> Vell.	0,004	0,068
<i>Passiflora lunata</i> Willd.	0,004	0,058
<i>Plectranthus dicocca</i> Burck.	0,012	0,149
<i>Vangueria palembanica</i> Miq.	0,008	0,009
<i>Ipomoea dissecta</i> Willd.	0,009	0,118

1) Plante introduite ici au jardin sous ce nom.

*Acide Cyanhydrique en % du poids
des feuilles fraîches :*

NOMS DES PLANTES:	distillation directe:	distillation après macération
<i>Bridelia ovata</i> Dene.	0,005	0,014
<i>Bridelia tomentosa</i> Bl.	0,011	0,017
<i>Hevea brasiliensis</i> Muell. Arg.	0,013	0,093
<i>Hevea Spruceana</i> Muell. Arg.	0,008	0,038
<i>Manihot utilissima</i> Pohl.	0,022	0,078
<i>Manihot Glaziovii</i> Muell. Arg.	0,008	0,035
<i>Dieffenbachia</i> spec. 94	0,033	0,048
<i>Dieffenbachia</i> spec. 116	0,027	0,045
<i>Dieffenbachia</i> spec. 165	0,023	0,038
<i>Dracontium</i> spec. Kew.	0,008	0,012
<i>Dracontium polypiphyllum</i> L.	0,010	0,019
<i>Anthurium pedato-radiatum</i> Schott.	0,010	0,050
<i>Anthurium pentaphyllum</i> G. Don	0,006	0,010
<i>Anthurium Harrisii</i> G. Don	0,005	0,028
<i>Alocasia crassifolia</i> Engl.	0,011	0,020
<i>Alocasia acuta</i> Hall. f.	0,037	0,065
<i>Alocasia porphyronoeura</i> Hall. f.	0,012	0,024
<i>Alocasia macrorhiza</i> Schott	0,012	0,017
<i>Alocasia</i> spec. 28	0,020	0,029
<i>Alocasia</i> spec. 1)	0,010	0,016
<i>Lasia aculeata</i> Lour.	0,030	0,088
<i>Lasia spinosa</i> Thw. 2)	0,039	0,105
<i>Sorghum vulgare</i> Pers.	0,030	0,050

Ce tableau donne lieu aux considérations suivantes.

La distillation après macération donnant toujours des chiffres plus élevés — et souvent beaucoup plus élevés — que la distillation directe, il est évident que dans les feuilles de toutes ces plantes, l'acide cyanhydrique est engagé en tout cas en

1) Probablement une variété de l'*Alocasia longiloba* Miq.

2) On rapporte maintenant le *Lasia spinosa* de Thwaites au *L. aculeata*; les deux plantes que nous cultivons ici au jardin sous ces noms sont tellement différentes qu'elles constituent certainement des variétés assez éloignées l'une de l'autre.

partie, et même le plus souvent pour une très grande partie, dans des combinaisons hydrolysables pas des enzymes, c'est à dire sous forme glycosidique.

Comment expliquer le dégagement d'acide cyanhydrique lors de la distillation directe dans les conditions indiquées?

Dix grammes de *graines* broyées de *Phaseolus lunatus*, introduits dans le ballon B et soumis à la „distillation directe” ne donnent *pas* d'acide cyanhydrique; par contre il y a, dans les mêmes conditions, un dégagement plus ou moins notable de CAzH chez les *feuilles*, non seulement du *Phaseolus lunatus*, mais de la majorité des plantes du Tableau IV. Pour plusieurs d'entre elles les chiffres indiqués sont des moyennes d'un assez grand nombre d'expériences.

Dans la première partie de ces „Nouvelles recherches” j'ai dit — pour le *Phaseolus lunatus* —: „si l'on prend toutes ces précautions (dans la „distillation directe”), d'ailleurs nécessaires, on est en droit de considérer l'acide cyanhydrique trouvé dans les produits de la distillation, comme provenant *non* d'une substance glucosidique, dédoublée par une enzyme, mais d'une combinaison beaucoup moins stable”¹⁾). J'ai pensé qu'il fallait interpréter de la même manière le dégagement de notables quantités d'acide cyanhydrique chez d'autres feuilles, soumises à la distillation directe. Cela pour deux raisons: d'abord, que, d'après tout ce que nous savons, l'eau bouillante tue, ou rend en tout cas inertes, les enzymes contenues dans les feuilles, ensuite, que les actions enzymatiques ne sont pas immédiates, mais qu'il leur faut un certain temps. Le dispositif adopté dans mes distillations directes est tel que la petite quantité de feuilles introduite dans le ballon doit être portée dans un temps excessivement court à la température de l'eau bouillante²⁾.

1) Loc. cit. p. 91.

2) M. HENRY B. SLADE "Prussic Acid in Sorghum" (The Journal of the American Chemical Society, Vol. XXV, N°. 1, Jan. 1903) a fait l'expérience suivante: "To determine whether the acid was formed by chemical or ferment action, extracts were made by digesting 20 grams of the Sorghum pulp with 250 cc. of water at the temperature of the laboratory and also by pouring boiling hot water upon a little amount of pulp and boiling for five minutes. Both were allowed to macerate

Dans son premier travail sur l'acide cyanhydrique de Sureau noir, publié dans les „Comptes Rendus” du 3 Juillet 1905, M. GUIGNARD indiqua l'alcool absolu bouillant comme moyen de tuer le ferment dans les feuilles du *Sambucus*¹⁾. Après avoir pris connaissance de ce travail je fis un certain nombre de distillations directes, dans lesquelles je versai de l'alcool absolu bouillant, au lieu d'eau bouillante, sur les feuilles (naturellement, *sans* introduction de vapeur d'eau).

Le tableau suivant permet de comparer les résultats de quelques distillations dans lesquelles des moitiés des mêmes feuilles furent traitées, les unes par l'eau bouillante, les autres par l'alcool absolu bouillant.

TABLEAU V.

Acide cyanhydrique dégagé par distillation directe :

NOMS DES PLANTES:	eau %	alcool absolu %
<i>Lasia aculeata</i>	0,037	0,004
<i>Lasia spinosa</i>	0,043	0,010
<i>Manihot utilissima</i>	0,028	0,002
<i>Prunus javanica</i>	0,174	0,020
<i>Erythrospermum phytolaccoides</i>	0,158	0,010
<i>Hydnocarpus venenata</i>	0,060	0,006
<i>Pangium ceramense</i>	0,234	0,184
	0,225	0,170

Pour trois plantes, les *Pangium edule*, *Phaseolus lunatus* et *Indigofera galegoidea*, nous avons étudié plus spécialement

and then distilled as usual into sodium hydroxide. The former gave the usual marked test for the acid, but the extract which had been boiled gave only the slightest trace of acid, the acidulated solution yielding only a faint green colour after standing for some time" (pag. 57, 58). M. SLADE a tué l'enzyme de la même manière que moi; seulement, son *modus operandi* ne permet pas de constater si une partie de l'acide ne provient pas de la décomposition — sans l'intervention d'une enzyme — d'un corps moins stable.

1) Dans sa toute récente communication sur l'acide cyanhydrique des feuilles du *Nandina domestica*, M. DEKKER aussi (loc. cit. p. 945) a suivi une méthode analogue à la mienne pour arriver à la conclusion que les feuilles du *Nandina* renferment l'acide surtout sous une forme labile, non glucosidique.

l'action de l'alcool absolu, comparée à celle de l'eau. Dans ces expériences les lots distillés avec l'alcool absolu furent traités, la distillation directe terminée, par de l'eau bouillante pour chasser l'alcool. Ensuite nous avons ajouté, après refroidissement, aux deux lots (toujours composés de moitiés des mêmes feuilles), ceux traités par l'alcool et ceux distillés avec de l'eau, les enzymes nécessaires, savoir, pour l'*Indigofera* de l'émul-sine et pour le *Phaseolus* et le *Pangium* les enzymes retirées de leurs feuilles. Après macération nous avons procédé à un second dosage. Le tableau VI contient les résultats.

TABLEAU VI.

*Acide Cyanhydrique en % du poids
des feuilles fraîches :*

NOMS DES PLANTES:	distillation directe:	distillat. après macération:	totaux:
<i>Indigofera galegoïdes</i> ¹⁾)			
eau	0,022	0,056	0,078
alcool absolu	0,004	0,085	0,089
eau	0,021	0,042	0,063
alcool absolu	0,003	0,059	0,062
eau	0,024	0,080	0,108
alcool absolu	0,005	0,113	0,118
eau	0,014	0,069	0,083
alcool absolu	0,006	0,078	0,084
eau	0,010	0,079	0,089
alcool absolu	0,004	0,081	0,085
eau	0,014	0,072	0,086
alcool absolu	0,003	0,091	0,094
eau	0,020	0,084	0,104
alcool absolu	0,003	0,114	0,117
eau	0,017	0,080	0,097
alcool absolu	0,002	0,103	0,105

1) Les teneurs en CAzH de ces feuilles d'*Indigofera galegoïdes* sont beaucoup plus petites que les moyennes indiquées dans le tableau IV, bien que dans les deux cas les feuilles furent prises sur les mêmes plantes. Seulement, lors des dosages pour le Tableau VI les plantes furent beaucoup plus âgées et moins vigoureuses.

*Acide Cyanhydrique en % du poids
des feuilles fraîches:*

NOMS DES PLANTES: distillation directe: distillat. après macération: totaux:

eau	0,012	0,073	0,085
alcool absolu	0,002	0,078	0,080
eau	0,005	0,072	0,077
alcool absolu	0,002	0,077	0,079

Phaseolus lunatus

eau	0,040	0,094	0,134
alcool absolu	0,003	0,093	0,097
eau	0,105	0,118	0,223
alcool absolu	0,003	0,191	0,194
eau	0,074	0,167	0,241
alcool absolu	0,010	0,195	0,205
eau	0,071	0,171	0,242
alcool absolu	0,014	0,216	0,230
eau	0,107	0,038	0,145
alcool absolu	0,004	0,120	0,124
eau	0,083	0,135	0,218
alcool absolu	0,002	0,192	0,194

Pangium edule

eau	0,168	0,048	0,216
alcool absolu	0,075	0,147	0,222
eau	0,132	0,118	0,250
alcool absolu	0,076	0,173	0,249
eau	0,164	0,085	0,249
alcool absolu	0,080	0,158	0,238
eau	0,045	0,068	0,113
alcool absolu	0,016	0,091	0,107
eau	0,137	0,091	0,228
alcool absolu	0,064	0,157	0,221
eau	0,128	0,104	0,232
alcool absolu	0,066	0,170	0,236
eau	0,290	0,025	0,315
alcool absolu	0,138	0,173	0,311
eau	0,238	0,033	0,271
alcool absolu	0,083	0,181	0,264

Nous avons fait de nombreux essais, pour savoir si l'alcool absolu bouillant agit seulement comme poison d'enzyme ou bien si une propriété spécifique de ce liquide entre en jeu. Je ne citerai ici que les résultats de deux séries d'expériences, l'une faite avec de l'alcool (bouillant) à différents degrés de dilution, l'autre avec des solutions bouillantes de sel marin d'environ 30%.

TABLEAU VII.

Acide Cyanhydrique en % du poids des feuilles fraîches:

PLANTES:	eau	<i>distillation directe avec les liquides suivants:</i>				
		alc. 95°	alc. 80°	alc. 70°	alc. 60°	alc. 50°
<i>Trichadenia</i>						
	0,029	0,008				0,049
<i>Gynocardia</i>						
	0,091	0,036				0,138
<i>Lasia</i>						
	0,014	0,002				0,028
<i>Phaseolus</i>						
	0,064		0,068	0,118		
	0,084					0,118
	0,053	0,033				
	0,055		0,082			
	0,054					0,118
	0,059		0,059			
	0,023					0,039
	0,067				0,072	

Il est presque superflu de dire que dans les cas des Tableaux VII et VIII les dosages à comparer ont été faits sur des parties des mêmes feuilles. Les solutions salines avaient, au moment de les verser sur les feuilles, une température d'environ 6 degrés plus élevée que celle de l'eau bouillante. Comme il a été dit plus haut, ces solutions renfermaient à-peu-près 30% de sel marin.

TABLEAU VIII.

Acide Cyanhydrique en % du poids
des feuilles fraîches:

NOMS DES PLANTES:		distillation directe avec:
	de l'eau bouillante	une solution saline bouillante
<i>Lasia aculeata</i>	0,040	0,031
	0,017	0,012
<i>Phaseolus lunatus</i>	0,060	0,026
	0,052	0,029
<i>Dieffenbachia</i> spec. 94	0,019	0,012
<i>Dieffenbachia</i> spec. 165	0,008	0,007
<i>Alocasia acuta</i>	0,024	0,014
<i>Erythrospermum phytolaccoides</i>	0,037	0,031
<i>Pangium edule</i>	0,111	0,095
	0,154	0,103
	0,158	0,122

Les résultats consignés dans les Tableaux V à VIII me paraissent autoriser les trois conclusions suivantes:

D'abord, que certainement une partie de l'acide cyanhydrique se dégageant dans les „distillations directes” est due à une hydrolysatation de glucosides. Quelque rapidement que le dispositif adopté porte les feuilles à la température de l'eau bouillante, il reste encore assez de temps aux enzymes pour opérer un certain dédoublement des glucosides cyanhydriques. La comparaison des dosages après distillation directe avec de l'eau bouillante et de celle avec des solutions bouillantes de sel marin, ne laisse pas de doute là-dessus, ce me semble.

Ensuite, que, probablement, l'effet de l'alcool bouillant n'est pas uniquement dû à la mort des enzymes causée par lui, mais en partie aussi à une action spécifique sur les cellules¹⁾). S'il ne s'agissait que de tuer les enzymes, il paraît que les diffé-

1) Cette action spécifique de l'alcool absolu bouillant pourrait être soit de nature physique, soit de nature chimique; c'est à elle qu'il faudrait attribuer la disparition d'une partie du CAzH des feuilles de *Phaseolus lunatus* après traitement par l'alcool absolu bouillant (comparez les totaux pour le *Phaseolus* dans le Tabl. VI).

rences entre l'effet de l'eau bouillante et d'une solution saline bouillante devraient être beaucoup plus grandes; d'autre part, on ne comprend pas bien alors les grandes différences entre l'action de l'alcool, suivant qu'il est plus ou moins dilué, (mais toujours fort ou assez fort), et les notables quantités d'acide cyanhydrique, se dégageant souvent dans les distillations directes à l'eau bouillante, ne s'expliqueraient pas bien non plus.

Troisièmement, qu'en tout cas les fortes quantités d'acide cyanhydrique produites dans les distillations directes à l'alcool absolu bouillant, notamment chez les *Pangium*, ne sont guère compréhensibles que par la présence de composés cyanhydriques moins stables que les glucosides (ou bien de CAzH libre).

La certitude désirable au sujet des deux dernières conclusions ne pourra être obtenue que par des recherches spéciales sur chaque plante.

D'autres expériences ont affirmé, d'accord avec la première conclusion, que le dédoublement des glucosides cyanhydriques des feuilles peut se faire avec une rapidité remarquable. Si, dans les distillations directes, on verse sur les feuilles de l'eau froide, que l'on chauffe immédiatement, la quantité d'acide cyanhydrique qui se dégage est *beaucoup* plus grande qu'en commençant par l'eau bouillante. Mais il y a plus; il n'est nullement rare qu'en débutant par l'eau froide, toute la quantité de CAzH contenue dans la feuille se dégage dans le cours de la distillation directe, bien qu'elle ne dure en tout pas plus d'une bonne demie-heure. Et encore pendant la majeure partie de ce temps les enzymes n'agissent plus, parce que la température de tout le contenu du ballon est celle de l'eau bouillante.

Le fait que les glucosides cyanhydriques des feuilles peuvent à tout moment se dédoubler avec une étonnante rapidité, est peut-être d'une grande importance physiologique. Grâce à l'entremise des enzymes forts actifs, qui doivent se trouver à proximité des glucosides, l'acide cyanhydrique peut quitter, au fur et à mesure des besoins, le stade latent des composés glucosidiques pour entrer en plein dans le „métabolisme” énergique, dont les feuilles sont le théâtre.

Les données connues sur les glucosides cyanhydriques font l'impression que ces corps sont en général facilement dédoublables par l'émulsine.

Nous avons fait quelques investigations provisoires sur les enzymes dans les feuilles des plantes du Tableau IV. De l'émulsine fut ajoutée, après refroidissement, aux feuilles soumises à la distillation directe et, après un certain temps de macération, il fut procédé à un nouveau dosage d'acide cyanhydrique. Des 53 plantes de ce tableau il paraît n'y en avoir que 6 où l'émulsine agit franchement et rapidement; savoir les deux *Lasia*, le *Memecylon spec.*, le *Prunus javanica*, l'*Ipomoea dissecta* et l'*Indigofera galegoidea*. Dans d'autres cas l'émulsine ne semble agir ni régulièrement, ni abondamment, par exemple chez les *Hevea brasiliensis*, *Sorghum vulgare*, *Anthurium pedato-radiatum*, *Passiflora minima*, *Passiflora racemosa* et *Alocasia acuta*. Enfin, il y a d'autres feuilles chez lesquelles l'émulsine fait l'effet de n'agir pas du tout, ou bien avec une extrême lenteur; comme telles je citerai celles des *Phaseolus lunatus*¹), *Pangium edule*, *Passiflora quadrangularis* et *Manihot utilissima*.

Nous avons fait quelques recherches aussi sur l'action d'enzymes des feuilles de certaines plantes sur les glucosides cyanhydriques d'autres plantes du tableau IV. Ainsi, les enzymes des feuilles du Manioc et d'*Hevea* agissent presque aussi bien sur le glucoside des feuilles de *Phaseolus* que l'enzyme même de celles-ci²). L'enzyme du Manioc hydrolyse facilement le glucoside des feuilles d'*Hevea*, sur lequel les enzymes des feuilles de *Taraktogenos* ne sont pas sans avoir une action assez notable. Le glucoside des feuilles de *Trichadenia* est décomposé par l'enzyme de *Pangium* et assez facilement aussi par celles des *Tarakto-*

1) Dans un mémoire tout-a-fait récent, que je viens de recevoir, grâce à l'amabilité de l'auteur, au moment de terminer la rédaction de ce mémoire, M. GUIGNARD dit aussi que l'émulsine des amandes ne dédouble presque pas la phaséolunatine (voy. Le haricot à acide cyanhydrique — extr. de la Revue de Viticulture — 1906, p. 32).

2) Pour le Manioc ce fait n'est pas étonnant, parce que, dans leur dernière publication, MM. DUNSTAN et HENRY viennent de prouver que le glucoside du Manioc n'est autre que la phaséolunatine (Cyanogenesis in plants, Part V, The occurrence of Phaseolunatin in Cassava, Proc. Royal Soc. Series B, Vol. 78, No. B 523, Aug. 7, 1906).

genos et *Manihot*. Le glucoside des feuilles d'*Indigofera galgooides* est presqu'aussi facilement dédoublable par les enzymes des *Turaktogenos*, *Pangium*, *Lasia*, *Hevea* et Manioc que par l'émulsine.

Toutes ces données sur les enzymes des feuilles n'ont, je tiens à le redire, qu'un caractère entièrement provisoire. Il faudra de longues et patientes recherches pour apprendre à bien connaître les affinités plus ou moins prononcées entre ces différents enzymes¹⁾.

C.

Nos recherches antérieures, citées ci-dessus, ont montré, pour le *Pangium edule* et surtout pour le *Phaseolus lunatus*, que l'acide cyanhydrique diminue, jusqu'à disparition complète, par un séjour plus ou moins long à l'obscurité, pour réapparaître ou augmenter de nouveau lorsqu'on remet les plantes à la lumière.

Ce phénomène tient de si près au rôle important que joue, suivant moi, le principe dans les feuilles vertes, qu'il vaut la peine d'en citer un nouvel exemple. Il m'a été fourni par le Manioc (*Manihot utilissima*)²⁾.

Des pieds de Manioc cultivés dans de grands pots, furent mis à l'obscurité et replacés ensuite à la lumière. Comme dans mes expériences sur le *Phaseolus lunatus*, il s'est trouvé que les plantes restent en meilleur état en ne les soumettant pas à une obscurité complète; on les met dans un milieu très faiblement éclairé, où toute assimilation de carbone est impossible.

Dans chaque expérience je fis mettre à „l'obscurité” deux pots à la fois. Chez le premier un dosage du CAzH des feuilles

1) Dans une fort intéressante brochure, tirée du numéro du premier Juillet de "Science Progress", M. HENRY, qui a bien voulu me l'envoyer, dit à juste titre: "The enzymes associated with cyanogenesis in plants have, however, not as yet been systematically studied, except in the case of the emulsin of almonds" (On the occurrence of Prussic Acid and its derivatives in plants, p. 10).

2) Dans les feuilles du *Kiggelaria africana* M. VAN DE VEN a vu disparaître l'acide cyanhydrique à l'obscurité (A. J. VAN DE VEN, Over het cyaanwaterstofzuur bij de Prunaceae. Amsterdam, 1898, p. 36).

fût fait au début de l'expérience et un autre après un séjour de 4 à 7 jours à l'abri de la lumière. Chez les pieds du second pot le premier dosage dans les feuilles fût effectué au moment de remettre les plantes à la lumière, et le deuxième après 4 à 10 jours d'éclairage normal.

Les deux tableaux reproduisent les chiffres enrégistrés dans ces dosages pour lesquels on s'est toujours servi de moitiés de feuilles et plus tard des autres moitiés, de sorte que les dosages correspondants ont été faits sur *les mêmes feuilles*.

TABLEAU IX.

MANIHOT UTILISSIMA.

Plantes mises à l'obscurité.

Numéros d'ordre	Proportions initiales de CAzH, en % du poids des feuilles.	Durées des séjours à l'obscurité, en jours.	Proportions de CAzH à la fin du séjour.
1	0,038	3	0,051
2	0,025	4	0,020
3	0,036	4	0,018
4	0,041	4	0,041
5	0,050	4	0,025
6	0,056	4	0,011
7	0,045	4	0,013
8	0,037	4	0,015
9	0,100	4	0,043
10	0,038	4	0,007
11	0,040	5	0,020
12	0,081	5	0,052
13	0,038	5	0,015
14	0,044	5	0,012
15	0,042	5	0,027
16	0,072	6	0,034
17	0,082	6	0,021
18	0,057	7	0,018

Le manque d'éclairage suffisant ne se fait pas encore sentir après trois jours, mais dès le quatrième jour l'effet est bien

manifeste. Il n'y a pas de relation régulière entre la diminution de CAzH et la durée du séjour à l'obscurité, ce qui n'est pas étonnant, car la quantité de réserve hydrocarbonée dont les feuilles peuvent disposer n'est pas toujours la même au début de l'expérience. L'état des plantes n'a pas permis de continuer l'expérience jusqu'à disparition totale de l'acide cyanhydrique.

TABLEAU X.

MANIHOT UTILISSIMA.

Plantes replacées à la lumière, après un séjour à l'obscurité.

Numéros d'ordre.	Durées du séjour à l'obscurité, en jours.	Proportions de CAzH après ce séjour, en % du poids des feuilles.	Durées de l'éclair- age normal en jours.	Proportions de CAzH à la fin des expériences en %.
1	4	0,055	4	0,061
2	4	0,030	5	0,030
3	3	0,037	5	0,028
4	5	0,042	6	0,045
5	5	0,022	6	0,023
6	5	0,027	6	0,035
7	4	0,021	6	0,036
8	5	0,016	7	0,036
9	4	0,014	7	0,019
10	5	0,008	7	0,024
11	4	0,013	7	0,019
12	4	0,028	7	0,039
13	5	0,034	7	0,052
14	4	0,014	7	0,034
15	5	0,029	8	0,030
16	7	0,012	8	0,036
17	6	0,016	8	0,040
18	6	0,034	9	0,048
19	7	0,028	10	0,056
20	5	0,033	10	0,043

Ce tableau nous apprend, d'abord, que l'influence de l'éclairage normal ne commence qu'à se faire sentir après cinq jours

et, ensuite, que l'effet de cet éclairage sur l'augmentation de l'acide cyanhydrique est moins prononcé que celui du manque de lumière sur la diminution du principe.

Ces deux choses s'expliquent aisément en tenant compte du fonctionnement moins énergique des feuilles après le séjour à l'obscurité, et, d'autre part, par la considération que le principe cyanhydrique se trouvant à un moment donné dans une feuille, n'est qu'une réserve d'une matière plastique. On comprend que des feuilles replacées dans des conditions normales, après avoir subi un commencement d'inanition, ne débutent guère par déposer de ces réserves. Au contraire, remises à la lumière, elles peuvent continuer les premiers jours à se servir d'une partie de leur réserve cyanhydrique, de sorte que la diminution du principe ne s'arrête pas tout-de-suite. C'est ce que j'ai souvent vu dans mes recherches sur le *Phaseolus lunatus*. Aussi, le cas de la troisième expérience du dernier tableau, où il y a encore une diminution de CAzH après un éclairage normal de 5 jours (je rappelle que les dosages ont toujours été faits sur les moitiés correspondantes des mêmes feuilles) n'a rien d'étonnant.

Lors de l'investigation du *Phaseolus lunatus*, j'ai trouvé parfois dans les feuilles une augmentation de l'acide cyanhydrique dans le courant de la journée, ou bien un maximum vers midi. Quelques exemples en ont été donné ici même. Mais un grand nombre de dosages faits sur les trois folioles des mêmes feuilles, récoltées le matin, à midi et le soir, a fait ressortir pour les feuilles de cette plante, l'absence de tout rapport régulier entre les proportions de l'acide cyanhydrique et les moments de la récolte des folioles¹⁾.

Depuis, cette même absence a été constatée pour les feuilles de l'*Indigofera galgooides*. Je m'abstiens de reproduire la longue liste des résultats de fort nombreux dosages, parce qu'elle n'apprend qu'une seule chose, savoir: le manque de tout rapport

1) Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes, Ann. XIX. Voy., p. 97—100 et Pl. XII.

entre la teneur en acide cyanhydrique et l'heure de la cueillette des folioles.

Dans le *Passiflora minima*, plante chétive, à petites feuilles et tige très grêle, j'ai trouvé une faible indication d'une périodicité dans l'augmentation et la diminution de l'acide cyanhydrique des feuilles, suivant les heures de la journée.

Le tableau suivant comprend les résultats de douze séries de dosages, effectués chaque fois sur les mêmes feuilles. A cet effet on enlevait chez un certain nombre de feuilles une des trois folioles de grand matin, la seconde à midi et la troisième le soir.

TABLEAU XI.

PASSIFLORA MINIMA.

Dosage de l'acide cyanhydrique dans les feuilles adultes, à 7 h. du matin, à midi et à 5 h. du soir.

Numéros d'ordre	Proportions de CAzH en % du poids des feuilles		
	à 7 a. m.	à midi	à 5 p. m.
1	0,019	0,021	0,017
2	0,020	0,018	0,020
3	0,015	0,020	0,018
4	0,015	0,020	0,013
5	0,021	0,025	0,017
6	0,020	0,028	0,025
7	0,026	0,028	0,028
8	0,032	0,039	0,032
9	0,015	0,016	0,015
10	0,022	0,024	0,022
11	0,017	0,020	0,020
12	0,022	0,020	0,018

A l'exception des numéros 2 et 12, le maximum se trouve toujours à midi; toutefois, il est bien peu prononcé.

L'investigation du *Pangium edule* nous a déjà appris que la lumière n'agit pas comme telle sur la production d'acide cyanhydrique dans les feuilles, mais seulement comme condition de l'assimilation chlorophyllienne.

Les recherches sur le *Phaseolus lunatus* sont ensuite venu fournir la preuve que la présence d'hydrates de carbone, et surtout de dextrose, constitue une des conditions indispensables de la cyanogenèse dans les feuilles.

Ainsi, la lumière n'agit que comme agent de la production d'hydrates de carbone, qui, à leur tour, sont nécessaires à la formation de l'acide cyanhydrique.

Des cellules, produisant normalement de l'acide cyanhydrique, en forment tout autant à l'obscurité, pourvu que l'apport d'hydrates de carbone soit suffisant.

Cela a été démontré, entre autres, en enveloppant dans de minces feuilles d'étain, soit des parties de jeunes feuilles (*Panicum*), soit de jeunes feuilles en entier (*Phaseolus*). Malgré l'étiollement, les parties foliaires développées dans ces conditions, produisent autant d'acide cyanhydrique que les feuilles normales.

Toutefois, lorsque je rencontrais, ici au jardin, un *Dieffenbachia* (spec. 94) à acide cyanhydrique, dont les feuilles présentent d'assez grandes taches, d'abord blanches et ensuite d'un jaune-verdâtre, j'ai pensé que les tissus de ces taches, qui ne forment à l'état normal que pas ou très peu d'hydrates de carbone, pourraient bien, en raison de cela, se trouver à un moindre diapason aussi quant à la production de l'acide cyanhydrique.

Cette prévision s'est confirmée, comme le montre la Pl. II, dont la première figure représente un fragment de feuille du *Dieffenbachia* spec. N°. 94 et la seconde figure le même fragment après le traitement à la brosse dans la méthode comparative. Le principe de cette méthode, décrite en détail dans les mémoires cités¹⁾, repose sur le dépôt, sur place, de bleu de Prusse dans les éléments à acide cyanhydrique. On voit qu'à l'endroit des taches il n'y a presque pas de bleu de Prusse.

Le rapport direct entre les hydrates de carbone et la cyanogenèse des feuilles est si important au point de vue physiologique, qu'il valait, certes, la peine d'en fournir une nouvelle preuve, chez une plante non étudiée encore et bien éloignée du

1) Annales, XIII, p. 7—9 et XIX, p. 93.

Pangium edule et du *Phaseolus lunatus*. D'ailleurs, la démonstration *ad oculos* que fournissent de ce rapport les feuilles de notre *Dieffenbachia* ne manque pas d'élégance.

La méthode quantitative n'a fait que confirmer le résultat. Nous avons broyé et fait macérer des parties jaunâtres et des parties vertes des mêmes feuilles. Les dosages de l'acide cyanhydrique faits le lendemain matin ont fourni, en pour 100 du poids des fragments de feuilles employés, pour les parties vertes: 0,041 et pour les taches: 0,011 de CAzH.

Buitenzorg, 5 Décembre 1906.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Dispositif pour la »distillation directe» des feuilles. A, récipient à eau bouillante; a^1 communication avec le ballon B; B, ballon destiné à recevoir les feuilles; r, robinet qu'on tourne pour faire entrer l'eau bouillante; a^2 , communication avec le réfrigérant C; D, flacon contenant la solution de soude caustique.

PLANCHE II.

Fig. 1, Fragment d'une feuille de *Dieffenbachia* spec. N°. 94.

Fig. 2, Même fragment, après »traitement à la brosse»; les points bleus sont du Bleu de Prusse.

NOTICE SUR „L'EFFET PROTECTEUR” ASSIGNÉ À L'ACIDE CYANHYDRIQUE DES PLANTES,

PAR

M. TREUB.

De temps en temps l'idée revient, notamment dans les traités de botanique générale, que l'acide cyanhydrique formé dans les plantes y exerce un effet protecteur, aussi efficace que général. On a même pensé que cette action protectrice constituerait „le rôle” de cet acide dans le monde végétal.

Ces idées sont, ou étaient en tout cas, compréhensibles, vu la grande toxicité du principe en question. Bien qu'elles ne soient plus généralement partagées, il me semble utile d'indiquer, ou de rappeler, brièvement combien peu elles sont corroborées par les faits.

D'abord, il est à remarquer que l'acide cyanhydrique et ses composés contenus dans les végétaux, ne donnent aux organes qui les renferment ni une odeur nauséabonde, ni un goût qui répugne les animaux. S'il en était autrement les cas d'empoisonnement de bétail par des parties de plantes (fruits ou feuilles) qui contiennent de l'acide cyanhydrique, ne seraient pas aussi fréquents; les animaux commencent par en manger, pour ne se ressentir que plus tard des effets nocifs. Ainsi, pour éviter des accidents, on protège en Egypte les jeunes plantations de *Sorghum* contre le bétail, qui aime à les brouter¹⁾.

Toutefois, des considérations de cet ordre là ne sont pas concluantes, parce qu'on a souvent cru remarquer que ce sont

1) DUNSTAN et HENRY, Cyanogenesis in plants, Part II, The great Millet, *Sorghum vulgare*; Philos. Transact. Royal Soc., Vol. 199, 1902, p. 399.

seulement les animaux étrangers aux pays qui broutent les plantes toxiques, ceux du pays n'en mangeant pas¹⁾.

Les faits, dont un exposé succinct va suivre, ont été dûment constatés ici à Java, pour quelques plantes à acide cyanhydrique, soit spontanées, soit cultivées; ils se rapportent à des attaques non de mammifères, mais d'animaux inférieurs.

Pangium edule REINW.

On sait que les *Pangium* sont, de toutes les plantes connues, celles qui renferment le plus d'acide cyanhydrique. Le *Pangium edule*, originaire de la Malaisie, est un arbre très fréquent dans les environs de Buitenzorg; aussi ai-je pu faire sur lui de nombreuses observations, lors des recherches publiées ici-même, il y a onze ans²⁾.

Après avoir dit que l'on ne conçoit pas bien une substance protectrice, cachée à l'intérieur du liber de gros troncs, couverts de rhytidome, et d'épaisses racines d'un arbre de grande taille, j'ai fait remarquer que, si les composés cyanhydriques formés dans les *Pangium* peuvent tenir à l'écart certains animaux, il y en a pour lesquels le principe paraît être inoffensif, tandis que pour d'autres il paraît offrir même une attraction spéciale, qui n'est pas sans causer souvent un tort considérable à la plante.

„J'ai trouvé quelquefois des *Heterodera* dans le liber des racines, entourés d'éléments contenant de l'acide cyanhydrique. Dans le parenchyme des grosses nervures des feuilles on rencontre assez souvent des kystes de nature animale; je n'en connais pas l'origine, mais elles font penser à des Nématodes. Les feuilles de *Pangium* ne sont pas du tout exemptes de dommages causés par d'autres animaux encore". Et pourtant ces feuilles peuvent donner par „distillation après macération"³⁾

1) E. BOMAN, Deux Stipa de l'Amérique du Sud développant de l'acide cyanhydrique; Bullet. du Muséum d'Hist. Natur. Année 1905, N°. 5, p. 339.

2) Sur la localisation, le transport et le rôle de l'acide cyanhydrique dans le *Pangium edule* REINW.; ces Annales Vol. XIII, 1906.

3) Voy. le paragraphe B de la seconde partie des »Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes», dans ce fascicule, p. 88.

jusque près de 0,4 pour 100 d'acide cyanhydrique (du poids des feuilles fraîches).

„Beaucoup moins inoffensifs sont les larves qui habitent à l'intérieur des sommets des branches des grands pieds de *Pangium*. Ces larves recherchent tout particulièrement les parties terminales des branches, contenant le plus d'acide cyanhydrique; elles occupent des positions diverses, mais le plus souvent elles traversent le liber et le bois, pour aller se porter dans la moelle. Les larves entraînent considérablement l'allongement de la branche, à laquelle il faut beaucoup de temps pour se remettre. Il n'y a pas de doute qu'il faut considérer l'animal comme nuisible aux branches qu'il habite. Toutefois, pour pouvoir se faire une idée du dommage qu'il fait à l'arbre, il faut savoir quelque chose sur la fréquence de ses attaques. A cet égard je suis à même de fournir des renseignements assez complets”.

„Dans le cours de mes recherches, j'ai eu entre les mains des centaines de sommets de branches, coupés sur de grands arbres dans le voisinage de Buitenzorg. Eh bien, 20 pour 100, au bas mot, des branches examinées étaient attaquées par le parasite. Pas besoin d'insister sur le dommage considérable que les larves causent à ces arbres”.

„Ainsi, voilà un exemple fort instructif, d'une substance vénéneuse pour l'homme et pour un très grand nombre d'animaux, qui, en revanche, se trouve avoir tant d'attrait pour un autre animal que sa présence dans la plante peut être — à cet égard, bien entendu — nuisible à celle-ci, au lieu d'exercer une influence protectrice générale”¹⁾.

Hevea brasiliensis Muell. Arg.

Il y a quelques semaines, une maladie se déclara dans une des pépinières d'*Hevea* au jardin d'essais. Je priai M. CH. BERNARD d'étudier cette maladie. Voici la partie essentielle de son rapport, qui ne tardera pas à être publié²⁾:

1) Ici-même, loc. cit. Vol. XIII, p. 42 et 43.

2) CH. BERNARD, Notes de l'Pathologie végétale, I, Sur quelques maladies de *Thea assamica*, de *Kickxia elastica* et de *Hevea brasiliensis*; Bulletin du Département de l'Agriculture, Buitenzorg 1907.

„Les jeunes feuilles se recroquevillaient quelque peu; en grandissant elles devenaient généralement asymétriques, une des moitiés restant à peu près normale, l'autre se ratatinant, se chiffonnant, ses bords se repliant bientôt vers la face inférieure du limbe. Les feuilles avaient bien vite l'air d'être flétries, et toute la plante prenait une apparence maladive frappante. Les toutes jeunes feuilles ne se développaient pas, le sommet tendre de la tige était anormal, comme enflé; à peu près toutes les plantes de cette petite parcelle étaient atteintes”.

„En examinant la face inférieure des feuilles, j'ai pu apercevoir, protégés par le repli du limbe, une quantité de tout petits points blancs, à peine visibles à l'oeil nu. A la loupe on pouvait constater qu'un grand nombre d'entre eux se déplaçaient lentement. Un plus fort grossissement permettait de caractériser ces petits organismes, mesurant tout au plus 2—3 dixième de mm., et de reconnaître en eux de petits Arachnides du groupe des Acariens. Ils sont très certainement la cause des domages, car ils sucent les tissus tendres des jeunes feuilles et causent ainsi leur rabougrissement”.

Ces jeunes feuilles sucées par les Acariens, contiennent entre 0,110 et 0,150 pour 100 d'acide cyanhydrique (du poids des feuilles fraîches).

Manihot utilissima Pohl.

La Résidence de Kediri est une des provinces de Java où le manioc est cultivé sur une très vaste échelle. Les champs de cassave y comptent parmi les plus importantes des plantations de la population indigène, et de vastes concessions sont uniquement plantées en manioc, pour la fabrication de tapioca dans quelques usines à installation moderne. Aussi, de milliers d'hectares de la dite province sont occupés par le *Manihot utilissima*.

Récemment il fut rapporté au Département de l'Agriculture qu'une maladie, évidemment de nature parasitaire, sévissant dans les plantations de manioc de Kediri, y causait de sérieux

dégâts. Un des botanistes du Département, M. le Dr. CRAMER, voyageant non loin de la province en question, fut sans retard dirigé vers les endroits infestés pour étudier le mal sur place.

Le caractère inquiétant de l'infection n'avait pas été exagéré. Un parasite des feuilles, signalé pour la première fois il y a une année et demie, s'était rapidement répandu, diminuant le rendement des champs jusqu'à la moitié et mettant l'importante fabrication de tapioca en danger.

M. CRAMER a trouvé qu'ici encore le parasite est un Acarien (appartenant au genre *Tetranychus*) qu'il a étudié en détail¹⁾. Les individus adultes et les larves, nantis d'organes spéciaux, fort bien adaptés à leurs fonctions, font des piqûres dans le tissu foliaire et sucent le contenu des cellules, qui en meurent en se décolorant. Les parasites manifestent une préférence très prononcée pour le voisinage des grosses nervures, ils se déplacent pour aller opérer là leurs piqûres.

A la suite de l'attaque des parasites, la feuille présente d'abord de nombreuses petites taches jaunes et rouges; ensuite de notables parties du limbe menrent et se dessèchent, ce qui explique les sérieux dommages causés par le mal.

Nous avons étudié ici en détail quatre variétés différentes de manioc quant à la teneur de leurs feuilles en acide cyanhydrique. Elles ne présentent à cet égard entre elles que fort peu de différence.

Les jeunes feuilles renferment, en moyenne, 0,074, les feuilles demi-adultes 0,065 et les feuilles âgées 0,017% de CAzH²⁾. Parfois les jeunes feuilles dépassent de beaucoup cette moyenne; il arrive qu'elles contiennent plus de 0,120 pour 100 du principe.

L'acide cyanhydrique est notamment localisé le long des grosses nervures, c'est à dire là où les parasites opèrent de préférence leurs piqûres.

1) P. CRAMER, Rapport over een Acarinien-plaag in Cassave-aanplantingen in de Residentie Kediri; Korte Berichten uitgaande van het Departement van Landbouw, Teysmannia, XI, 1906, p. 718.

2) Voy. le Tableau II dans la première partie du mémoire cité de ce fascicule, p. 85.

Phaseolus lunatus L.

Pendant que j'étudiais cette plante j'en avais, tout près de ma maison, trois grands pieds qui me fournissaient constamment de jeunes feuilles pour mon investigation. Il m'est arrivé deux fois pendant le courant de ces recherches, de voir toutes les feuilles, jeunes, adultes et âgées, enlevées dans de féroces attaques de chenilles, subies par ces plantes; razzias complètes, à tel point que pendant des semaines je n'ai pas pu me servir de ces pieds.

Et pourtant la proportion d'acide cyanhydrique dans les jeunes feuilles du *Phaseolus lunatus* varie le plus souvent entre 0,150 et 0,250%, pour monter quelquefois jusqu'à 0,280 et même plus¹⁾.

Prunus javanica Miq.

Nous avons déterminé la quantité d'acide cyanhydrique dans un assez grand nombre de feuilles de cet arbre. Le tableau suivant se rapporte à la majeure partie de ces dosages.

TABLEAU.

Age des feuilles:	<i>Acide Cyanhydrique en % du poids des feuilles fraîches</i>
Très jeunes	0,264
jeunes	0,155
"	0,168
"	0,196
"	0,207
"	0,128
demi-adultes	0,144
"	0,158
"	0,097
adultes	0,107
"	0,079
"	0,074

1) Nouvelles Recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes (première partie); ces Annales, Deuxième Série Vol. IV., p. 96.

On voit que les feuilles du *Prunus javanica* comptent parmi les plus riches en CAzH. Eh bien, malgré cela, nous n'avons ici au jardin botanique peut-être pas une seule espèce d'arbre aussi constamment et aussi fortement attaquée par des animaux que ces *Prunus*. Les feuilles sont tellement atteintes qu'il n'en reste souvent que des fragments et il est bien difficile d'en trouver d'encore intactes. Aussi nos arbres sont-ils dans un état pitoyable; si l'on voulait, pour une raison quelconque, faire ici une plantation de *Prunus javanica* cette idée devrait être immédiatement abandonnée en vue des dommages continus causés par des animaux. (Comp. la Pl. III).

Il y a quelques années j'ai fait chercher un grand lot de feuilles de notre *Prunus*, dans un endroit, à deux jours de marche d'ici, où il croît à l'état spontané. Ces feuilles n'avaient pas autant souffert de parasites que celles de nos arbres au jardin, mais cependant, elles étaient pour la grande majorité attaquées aussi.

Deux fois j'ai fait faire le dosage de l'acide cyanhydrique dans les restes de feuilles fortement endommagées. La teneur en CAzH de ces fragments revenait encore à 0,053 et 0,099% de leur poids.

Plectonia dicocca Brck., *Taraktogenos Blumei* Hassk., *Erythrospermum phytolaccoides* Gärtn.

Le tableau II de la seconde partie de mes „Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes” que nous venons de citer, montre, p. 83, combien sont élevées les proportions d'acide cyanhydrique dans les feuilles de ces trois plantes.

Quelques autres dosages du principe dans les feuilles de l'*Erythrospermum phytolaccoides* ont encore donné les résultats suivants:

jeunes feuilles.	0,201 %
"	"	0,166 "
"	"	0,140 "
demi adultes	0,130 "
"	"	0,115 "
adultes.	0,066 "
"	0,061 "

Les spécimens de ces trois arbres que nous avons au jardin botanique sont loin d'être aussi fortement attaqués par des animaux que nos *Prunus*; toutefois on trouve fréquemment de leurs feuilles très endommagées (Comp. la Pl. IV).

Les faits consignés dans cette courte notice n'ont pas besoin de commentaire.

Certes, l'acide cyanhydrique formé dans les plantes, les mettra parfois à l'abri des attaques de certains animaux; mais d'autres ennemis n'en ont cure et même, quelque singulier que cela paraisse, les composés cyanhydriques des plantes semblent quelquefois attirer des animaux, comme dans les cas des feuilles du *Prunus javanica* et des sommets de branches chez le *Pangium edule*.

En tout cas, il n'est pas question d'un „effet protecteur” quelque peu général, exercé par l'acide cyanhydrique et ses composés, au profit des plantes où ils se trouvent. La toxicité de ces corps n'a rien à voir dans le rôle qui leur revient dans le monde végétal.

Buitenzorg, 15 Décembre 1906.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE III.

Reproduction d'une photographie d'une branche feuillée et de feuilles du *Prunus javanica* cueillies au jardin de Buitenzorg.

PLANCHE IV.

Reproduction d'une photographie d'une branche feuillée et d'une feuille d'*Erythrospermum phytolaccoides* cueillies au jardin de Buitenzorg.

ÜBER DIE VERDICKUNGSWEISE DES STAMMES VON PANDANUS.

von

J. C. SCHOUTE.

Obwohl bis dahin immer angenommen worden war, dass die *Pandanen* kein sekundäres Dickenwachstum besitzen, so wurde im Jahre 1900 von O. WARBURG in seinen *Pandanaceae*¹⁾ dennoch ein solches beschrieben. An anderer Stelle habe ich schon darauf hingewiesen²⁾, dass seine Argumentation mir nicht einwandfrei erscheinen will, und dass ein sekundäres Dickenwachstum bei *Pandanus* wohl kaum vorkommen kann, sondern dass die Dicke des Stammes einzig und allein auf die grosse Ausdehnung des Vegetationskegels zurückzuführen sein muss.

Vor kurzem erschienen wieder zwei Arbeiten, welche diese Frage berühren, von STRASBURGER³⁾ und von E. CARANO⁴⁾. Diese beiden Autoren kommen dabei zu entgegengesetzten Ergebnissen, indem STRASBURGER ein sekundäres Wachstum des Pandanusstammes annimmt und beschreibt, CARANO dagegen das Vorhandensein sekundärer Bildungen ausschliesst.

Man kann hier also mit Recht von einer offenen Frage reden. Ich glaube nun im folgenden die Beweise zu liefern, dass dem Pandanusstamme ein sekundäres Dickenwachstum völlig abgeht,

1) Das Pflanzenreich, herausg. von A. ENGLER, IV, 9, 1900.

2) Die Stammesbildung der Monokotylen, Flora Bd. 92, S. 32.

3) Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. PRINGSHEIMS Jahrbücher Bd. 43, S. 580.

4) Ricerche sulla Morfologia delle Pandanacee. Annali di Botanica Vol. 5, S. 1, 1906. Vorläufiger Bericht über diesen Gegenstand in Rendiconti della R. Acc. dei Lincei Vol. 15, 2^{es} Sem. S. 243.

und dass die Dimensionen des Stammes nur bedingt werden durch den jeweiligen Umfang der Endknospen, welche die betreffenden Stammesabschnitte gebildet haben.

Betrachten wir zuerst die Gründe, welche WARBURG und STRASBURGER zur Annahme eines sekundären Wachstums veranlässt haben. Die beiden Autoren vergleichen dazu Querschnitte durch den unteren und den oberen Teil eines Pandanusstammes. Äußerlich ist der Stamm unten beträchtlich dicker, die persistierenden Achselknospen sind grösser, die Zwischenräume zwischen den noch sichtbaren Gefässbündelnarben in den Blattansätzen sind unten grösser; die Querschnitte ergeben, dass die Zahl der Gefässbündel unten viel grösser ist als oben, dass die Parenchymzellen unten grösser sind und dass im zentralen Teil des Stammes die Gefässbündel weiter auseinander liegen.

Das sind die eigentlichen Gründe für die Annahme des sekundären Dickenwachstums. Dieses Dickenwachstum wird dann anatomisch verfolgt, und es werden auch Zellteilungen und Neubildungen gefunden. In der Auffassung, wie dieses Dickenwachstum vor sich geht, sind WARBURG und STRASBURGER aber nicht einig. WARBURG sucht die Hauptursache der Vergrösserung des Querschnittes in der Vernehrung des Grundparenchyms durch Zellteilungen, STRASBURGER dagegen in der Vergrösserung der einzelnen Parenchymzellen ohne Teilung. Auch die Vermehrung der Gefässbündel beschreiben sie nicht in gleicher Weise; nach WARBURG findet eine allmähliche Neubildung von einzelnen Gefässbündeln ganz am äusseren Rande des Holzes statt, während STRASBURGER eine Bildung grösserer lokaler Komplexe mit zahlreichen Gefässbündeln beobachtet.

Immerhin muss diese Neubildung von Gefässbündeln eine ziemlich beträchtliche sein. Steigt doch bei WARBURG die Gefässbündelzahl von 3600 auf 5400, bei STRASBURGER in zwei Stämmen von 6528 auf 11584, und von 4992 auf 8384. Wenn diese starke Vermehrung der Gefässbündel durch Apposition neuer Gefässbündel am äusseren Zentralzyllinderrande stattfinden würde — wie beide Autoren annehmen — so könnte es nicht anders ge-

schehen, als dass in dieser sekundären Zone eine radiale Anordnung der Elemente auftrate, und zweitens müsste in diesem sekundären Holze der Gefässbündelverlauf ein ganz anderer sein als in dem primären Teil. Der Gefässbündelverlauf von *Pandanus* ist neuerdings von CARANO¹⁾ eingehend untersucht worden; dabei hat sich ergeben, dass die Gefässbündel der Hauptsache nach dem Palmenschema folgen²⁾, dass aber die unteren Enden der Gefässbündel nicht an der Peripherie des Zentralzylinders zu finden sind, sondern dass an seinem unteren Ende das Gefässbündel zum zweilen Male von der Peripherie ins Zentrum läuft.

Wenn es sekundäre Gefässbündel gäbe, so würden diese natürlich höchstens in tangentialer, niemals aber in radialem Richtung einen bogenförmigen Lauf haben können, dadurch würde schon eine bestimmte Grenze zwischen dem primären und sekundären Teil gebildet werden.

Weder dieses noch die radiale Anordnung der Elemente ist bisher beobachtet worden. Gerade auf die radiale Anordnung muss ich hier nochmals besonders hinweisen. Dass eine radiale Anordnung entstehen muss, ist ja auch leicht einzusehen. Selbst wenn es hier, wie die beiden Autoren in den Vordergrund stellen, nicht zur Bildung eines regelrechten Kambiums kommen sollte, was man sich ja denken kann, so müsste doch, weil an jeder Stelle das Wachstum bloss in radialem Richtung stattfinden konnte, die Zellanordnung dies zum Ausdruck bringen. WARBURG und STRASBURGER reden wenig von radialem Zellanordnung; WARBURG behauptet, die Spärlichkeit der Teilungen sei die Ursache davon, dass die radiale Zellanordnung nicht auftritt; STRASBURGER dagegen sagt, dass die radialem Reihen in seinen lokalen Neubildungsherden sich „bald verwischen“. Wenn aber die Zahl der Gefässbündel sich fast verdoppelt, so kann die Vermehrung des Parenchymz keine so spärliche sein, und ein Verwischen einer einmal entstandenen

1) *Annali di Botanica*, loc. cit. S. 41 ff.

2) Vergl. auch meine Bemerkungen in »Die Verästelung von *Pandanus*«, diese Annalen, 2^e Ser. Vol. V. S. 73.

radialen Anordnung ist auch bei der stärksten Abrundung der einzelnen Zellen nicht möglich, wenn nicht ein starkes Wachstum in einer von der früheren abweichenden Richtung hinzukommt; sonst aber bleibt eine radiale Anordnung, welche einmal besteht, immer erkennbar. Schon aus der Tatsache, dass im unteren Querschnitt des Stammes keine radialen Parenchymzellreihen zu beobachten sind, kann man schliessen, dass eine etwaige Vermehrung der Gefässbündel nicht stattfinden kann durch Neubildung am Zentralzylinderrande; denkbar wäre nur, dass im ganzen Holzteil zwischen den schon vorhandenen neuen Gefässbündel isoliert auftreten auf Kosten der Parenchymzellen.

Wir sehen somit, dass die anatomischen Befunde der Annahme eines nachträglichen Dickenwachstums nicht sehr günstig sind, und dass wir nur die Alternative haben zwischen dem Auftreten isolierter neuer Gefässbündel zwischen den alten und der Bildung am Zentralzylinderrand, welche aber aus obigen Gründen immer so spärlich sein muss, dass sie ganz bedeutungslos wird.

Der Weg zur richtigen Erklärung dieser Verhältnisse wird schon angebahnt von CARANO¹⁾). CARANO übt zuerst Kritik an WARBURG und bemerkt, dass die von ihm gefundenen neuen Gefässbündel in ihren Eigenschaften typisch primär sind; es scheint ihm nicht ganz unwahrscheinlich zu sein, dass diese neuen Gefässbündel nur „fasci radicali“ sind, Gefässbündel, die sich im Stämme im Anschluss an die Entstehung einer Stammwurzel neu gebildet haben; das Gefässsystem der Wurzeln verbindet sich sehr innig mit demjenigen des Stammes, und dabei treten in der Nähe im Stämme, als Fortsetzung der Wurzelbündel, neue Gefässbündel auf. Bei der Betrachtung der WARBURGSchen Figuren kann man nicht umhin, die Möglichkeit dieser Annahme CARANOS anzuerkennen. Auch glaube ich, dass bei STRASBURGER die grossen kreisförmigen, nicht sehr hoch über dem Boden anzutreffenden Neubildungen der Beschreibung nach eine geradezu verhängnisvolle Übereinstimmung mit Anlagen

1) l. c. S. 21.

von Stelzwurzeln haben; sie treten sogar äusserlich am Stamme bisweilen deutlich als vorspringende Höcker hervor. Es ist also nicht unmöglich, dass die Neubildungen WARBURGS den An schlüssen des Wurzelsystems an dasjenige des Stammes entsprechen, die STRASBURGERSchen dagegen der Wurzelbildung selber.

CARANO bemerkt dazu weiter, dass, auch wenn alle Beobachtungen und Schlüsse WARBURGS richtig seien, dennoch nur der seltenere Fall erklärt sei, dass der Stamm sich nach oben verjüngt, während die meisten sich nach oben verdicken; und er weist darauf hin, dass die Zunahme des Stammes bedingt sein muss durch die Zunahme des Vegetationskegels.

Das ist gegen die früheren Ansichten schon als ein Fortschritt zu bezeichnen, es ist allerdings nur die Hälfte der erforderlichen Wahrheit. Als Ergänzung hätte noch hinzukommen müssen, dass auch die Abnahme des Stammes bedingt wird durch die Abnahme des Vegetationskegels. Indem er aber nicht so weit geht, kommt CARANO zu dem einigermassen befreindenden Schluss, dass er, obwohl er keine sekundären Strukturen erkennt, „auch nicht in der beschränkten, von WARBURG angenommenen Weise“, dennoch für den Fall, dass der Stamm sich nach oben verjüngt, eine Art Dickenwachstum annimmt. Denn er sieht in diesen Anschlussbündeln im Stamme „einen nicht zu vernachlässigenden Faktor bei der Zunahme des Stammes“¹⁾ und meint, dass „in solchen Fällen, wo der Stamm unter dicker sei als oben, der Unterschied zum nicht geringen Teil gerade von diesen Anschlussbündeln verursacht wird“²⁾. Damit stimmt er aber in der Hauptsache WARBURG grössten teils wieder zu, obwohl er diese Anschlussbündel als primär bezeichnet und so das Vorkommen eines sekundären Dickenwachstums verneinen kann.

Dieselben Argumente, welche ich gegen die Auffassungen WARBURGS und STRASBURGERS geltend gemacht habe, sind auch

1) l. c. S. 22.

2) l. c. S. 23.

gegen diese Ansicht vorzubringen. Diese Anschlussbündel können höchstens ein ganz geringes, unbedeutendes Dickenwachstum veranlassen. Aber auch das steht nicht fest. Erstens ist es nämlich sehr gut möglich, dass die Bildung der Anschlussbündel ohne Wachstum stattfindet auf Kosten des primären Parenchys, dass also die Gefässbündel nicht mehr Raum beanspruchen als die Zellen, aus denen sie hervorgegangen sind. Oder es kann einem geringen Wachstum Raum geschafft werden durch eine kleine Zusammenpressung des umringenden Parenchys. Jedenfalls aber steht fest, dass dabei der Stammquerschnitt sich entweder gar nicht oder nur sehr wenig ausdehnen kann.

DIE PERIODIZITÄT DES STAMMES.

Der Fehler der Autoren steckt allein darin, dass sie der natürlichen Periodizität des Stammes keine Rechnung getragen haben. Die Endknospe jedes Stammes bleibt nicht immer gleich, sie zeigt vielmehr, wie aus allgemeinen Gründen zu erwarten war, anfangs eine Zunahme, später eine Abnahme. Dementsprechend sind die Stammesabschnitte anfangs dünn, später dicker, nachher werden wieder dünnere Internodien gebildet.

Wir wissen aus den Untersuchungen von MOLL¹⁾ und von TINE TAMMES²⁾, wie diese Periodizität, welche als eine allgemeine Erscheinung im Pflanzenreich bekannt ist, tief im Leben der Pflanze begründet ist. Von MOLL ist festgestellt worden, dass die Längenperiode der Internodien bei Jahrestrieben bedingt wird durch eine periodisch zu- und abnehmende Zahl der Zellen in den Internodien, und dass auch die Grösse der Parenchymzellen eine ähnliche Periode zeigt, indem in den mittleren Internodien die Länge der Zellen durchschnittlich grösser ist als an der Spitze und an der Basis. Das Maximum für zwei Eigenschaften braucht an einem Pflanzenteil nicht an derselben Stelle zu liegen; so findet MOLL, dass am Jahrestriebe die

1) J. W. MOLL. De invloed van celdeeling en celstrekking op den groei. Acad. Proefschrift, Utrecht, 1876.

2) TINE TAMMES. Die Periodicität morphologischer Erscheinungen bei den Pflanzen. Verhand. Kon. Akad. v. Wet. te Amsterdam, Tweede Sectie. Deel IX, №. 5, 1903.

grösste Länge der Parenchymzellen im allgemeinen niedriger liegt als die grösste Länge der Internodien¹⁾. Dasselbe Ergebnis hat TINE TAMMES später auch für mehrere andere Eigenschaften gefunden²⁾. Auch fand sie, dass die Längenperiode der Internodien unverändert bleibt, wenn alle Blätter eines Triebes, sobald sie sich entfalteten, abgeschnitten wurden. Sämtliche Internodien bleiben dann viel kürzer; ihr Längenverhältnis bleibt aber unverändert.

Aus diesen Tatsachen geht wohl die grosse Bedeutung dieses Periodizitätsgesetzes hervor. Eine Periodizität der Querschnittsdicke eines Stammorganes bemerken wir für gewöhnlich nicht, schon weil bei den Dikotylen und Koniferen das sekundäre Dickenwachstum sich dazwischen schiebt und die Dickenverhältnisse gründlich verändert; bei vielen sympodialen Rhizomen aber kann man sie schon sofort deutlich beobachten, indem die verschiedenen Teile des Sympodiums eine spindelförmige Gestalt zeigen. Ganz dasselbe finden wir, nur in anderem Massstabe, bei den Pandanusstämmen wieder.

Als Belege für diese Auffassung werde ich einige Messungen und Beobachtungen anführen, welche ich hauptsächlich in Buitenzorg angestellt habe. Im botanischen Garten in Buitenzorg findet sich eine beträchtliche Menge Pandanen. Bei den meisten war sofort zu erkennen, dass das untere Stammende sich nach oben zu allmählich verdickt. Ein schönes Beispiel dazu ist auf Tafel V abgebildet. Die Zunahme des Stammes ist hier sehr deutlich zu erkennen, da der Stamm bis auf den Boden zu sehen ist. Auch zeigt sich deutlich, dass die Stelzwurzeln kräftiger werden, je mehr die Pflanze erstarkt, dass also die späteren dicker sind als die zuerst gebildeten.

Eine ähnliche Zunahme des Stammes konnte ich beobachten bei den folgenden Arten:

*Pandanus ceramicus*³⁾ Rmph. (Tafel V).

1) MOLL, l. c. S. 57.

2) TINE TAMMES, l. c. S. 106.

3) Die Pflanzennamen des Buitenzorger Gartens habe ich ohne jegliche Änderung oder Kritik aufgenommen. Mit der WARBURGSCHEN Nomenclatur sind sie nicht in Übereinstimmung gebracht worden.

- P. dulbus* Spr.
P. elegantissimus Hort.
P. fascicularis Lam.
P. furcatus Roxb. var. *microcarpus*.
P. latissimus.
P. Leram Jones.
P. maritimus Thou.
P. microcarpus Krz. var. *cerameus*.
P. moschatus Rumph.
P. odoratissimus L. f.
P. Samah Hassk.
P. spurius.
P. sp. Boeroe.
P. sp. Borneo.
P. sp. Mauritius.
P. sp. Menado.
P. sp. Poeloe Pisang.

und bei anderen *P. sp.* ohne weitere Bezeichnung, kultiviert an den Stellen II A 94, II C 25, II C 32, II C 44, II D 26, II D 27, II D 33 und II D 38.

Wenn alle hier angegebenen *P. sp.* unter einander und von den vorigen verschieden sind, so sind es also zusammen 26 Arten.

Unter den baumartigen Pandanen war ein abweichendes Verhalten nur zu beobachten bei

- P. candelabrum*.
P. Kurzianus.
P. foetidus Roxb.
P. utilis Bory.
P. sp. Sibogha.
P. sp. II A 88.

Bei diesen Formen fand sich ein Stamm, der bis unten etwa die gleiche Dicke hatte und nur wenige oder keine Stelzwurzeln zeigte. Der sich nach unten verjüngende Stammteil war hier also entweder nach Palmenart sehr kurz und im Boden versteckt geblieben oder vielleicht infolge der Kultur nicht mehr vorhanden (z. B. durch Anhäufeln oder Verkürzen

des Stammes oder ähnliches). So zeigte *P. utilis* Bory, wie ich schon früher mitgeteilt habe¹⁾, im Gewächshaus in Groningen einen regelmässig zunehmenden Stamm. Während hier von *P. furcatus* die zunehmende Periode erwähnt wird, scheint diese bei dem von WARBURG untersuchten Exemplar der Beschreibung nach gefehlt zu haben, wohingegen STRASBURGER und CARANO diesen zunehmenden Teil an ihren Exemplaren wieder beobachteten²⁾.

Jedenfalls aber sind die Arten, bei denen der zunehmende Teil des Stammes deutlich zu beobachten ist, entschieden in der Mehrzahl.

Die nach dem allgemeinen Periodizitätsgesetz später erfolgende Abnahme des Stammes ist nicht so leicht zu konstatieren wie die Zunahme, weil erstere vielfach bei der Verästelung maskiert wird. Wenn nämlich nach hervorgegangener Blüte die Astbildung eintritt, so ist der Hauptstamm dabei von seiner maximalen Dicke plötzlich herabgemindert zu den Dimensionen eines Infloreszenzstieles; mit andern Worten, der abnehmende Teil der Periode ist hier sehr kurz. Der Stamm wird dann fortgesetzt von einem oder zwei Seitenästen, welche aber nicht die Periode des Tragastes fortsetzen, sondern eine neue anfangen.

Dennoch ist dieser abnehmende Teil nicht selten am Hauptstamm oder an den Seitenästen zu beobachten, wie denn auch WARBURG und STRASBURGER nur solche Abschnitte untersucht haben.

Wir treffen also am Stämme eine zunehmende und eine — wenn auch öfters von der Blütenbildung dem Auge entzogene — abnehmende Periode an. Bemerkenswert ist dabei, dass das Maximum der Stammesdicke nicht immer, wie man vielleicht erwarten sollte, an derjenigen Stelle liegt, wo die höchsten Stelzwurzeln entspringen, sondern öfters bedeutend höher; vgl. z. B. die Tafeln V und VI. Dasselbe ist auch schon von CARANO beobachtet worden³⁾.

1) l. c. Flora S. 38.

2) STRASBURGER l. c. S. 617; CARANO l. c. S. 23.

3) l. c. S. 22.

Dieses Verhalten ist offenbar für die Pflanze nicht das mechanisch günstigste, denn die höheren dickeren Abschnitte haben natürlich weniger grossen Kräften Widerstand zu leisten als die dünneren, welche gerade oberhalb der höchsten Stelzwurzeln liegen.

CARANO nimmt an, dass im allgemeinen die Zunahme des Stammes bedingt wird durch die zunehmende Wurzelbildung, und das in dem betrachteten Fall die Stammesknospe nach dem Aufhören der Wurzelbildung nur darum fortfährt sich zu vergrössern, weil der Reiz dazu einmal gegeben ist. Ich glaube, dass man sich die Sache besser so zurechtlegen kann: das Wachstum der ganzen Pflanze bringt die Bildung neuer Wurzeln mit sich; die Periodizität bedingt dabei, dass die aufeinanderfolgenden Stammesabschnitte — ebenso wie die nacheinandergebildeten Stammwurzeln — immer grösser und stärker werden.

Wir müssen den Fall, dass der Stamm seine maximale Dicke nicht an der Ansatzstelle der höchsten Wurzeln erreicht, eher als eine Unvollkommenheit der Anpassung seitens der Pflanze an die Stammesbildung betrachten. In meiner Stammesbildung der Monokotylen habe ich schon hingewiesen¹⁾ auf die Schwierigkeiten, welche der Stammesbildung ohne Dickenwachstum im Wege stehen. Diese Schwierigkeiten liegen eigentlich alle darin begründet, dass die natürliche Periodizität jedem Stamm eine spindelförmige Gestalt zu geben bestrebt ist. Wenn sekundäres Dickenwachstum auftritt, sind damit alle Schwierigkeiten gelöst. Wenn dies nicht der Fall ist, so müssen andere Anpassungen auftreten. Bei den Palmen passt sich nun die Dickenperiode des Stammes derart an, dass der zunehmende Teil des Stammes sehr gestaucht wird, so dass dieser Teil des Stammes im Boden versteckt bleibt, und nur der gleichbleibende oder der abnehmende Teil sich streckt.

Bei den Pandanen wird dagegen der zunehmende Teil von den Stelzwurzeln gestützt, und dabei muss, wenn der mecha-

1) I. c. S. 37 ff.

nisch optimale Aufbau erreicht werden soll, die zunehmende Periode des Stammes gerade dort enden, wo die höchsten Stelzwurzeln sich inserieren. Letzteres ist nun häufig nicht der Fall; denn die zunehmende Periode der Stammesdicke hat wohl die Neigung, etwas zu lang auszufallen.

Ähnliches finden wir in jeder Beziehung bei den Seitenästen. Die natürliche Periodizität veranlasst hier dieselben Schwierigkeiten für die Verästelung wie beim Hauptstamm für die Stammesbildung, und hier bietet die Stelzwurzelbildung diesmal kein Mittel zur Beseitigung des Übels, wenigstens soweit es sich nicht um Seitenäste handelt, welche in der Nähe des Bodens auftreten. Letztere können natürlich durch die Stelzwurzelbildung ebenfalls austreiben, wie ich im folgenden noch an *P. sp.* aus Tjibodas zeigen werde. Auf Tafel VI ist ein Exemplar von *P. fascicularis* Lam. abgebildet, bei dem ein kurzer Stamm von 50 cm Höhe sich in drei Äste gabelt. Diese drei Äste sind auf der Tafel deutlich zu beobachten; sie haben infolge reichlicher Stelzwurzelbildung ihre Dicke stark vermehrt, wie auch aus folgenden Zahlen hervorgeht:

Umfang der drei Äste	gerade über der Verästelungsstelle,	1 m höher,	2 m höher.
Linker Ast auf Tafel 6	—	27 cm	33 cm
Mittlerer " "	17 cm	32 "	44½ "
Rechter " "	16 "	23 "	35 "

Abgesehen von diesen Verhältnissen aber kann, wie ich in diesen Annalen schon beschrieben habe ¹⁾), dennoch freie Astbildung stattfinden durch besondere, eigentümliche Anpassungen. Auch in der Periodizität finden wir eine starke Abweichung von dem Normalen als Anpassung an die Verästelung: der zunehmende Teil der Periode spielt sich ganz oder grösstenteils in dem Stadium ab, worin die Knospe noch nicht

1) Die Verästelung von Pandanus 2^e Serie, Vol. 5, S. 53.

in die Länge wächst. Die eigentlichen Äste können daher einen nach oben sich gleichbleibenden oder sogar abnehmenden Durchmesser erhalten. Tatsächlich aber sieht man, dass durch ungenügende Anpassung sehr oft die Äste anfangs noch ein wenig an Dicke zunehmen, bisweilen sogar eine ziemlich weite Strecke lang; der Baum erhält dann wieder einen mechanisch minderwertigen Aufbau. Auf Tafel VI ist ein solches Verhalten z. B. zu beobachten an einem ganz rechts auf der Tafel im Hintergrund sich befindlichen Baum von *P. sp.* Mauritiüs. Hier gabelt der Hauptstamm sich bald in drei Seitenäste, welche alle drei deutlich nach oben an Umfang zunehmen.

Gerade diese unzweckmässigen Konstruktionen bieten eine neue Stütze für die Ansicht, dass die Schwankungen der Stammes- und Astdicke nicht veranlasst werden durch ein Dickenwachstum, sondern durch die Periodizität. Denn das Dickenwachstum würde hier wohl ebenso wie bei den sonstigen Bäumen an denjenigen Stellen auftreten, wo es mechanisch und physiologisch bedingt würde; während es dagegen leicht verständlich ist, dass eine so tief im Pflanzenleben begründete Erscheinung wie die der Periodizität bei weitgehender Anpassung an spezielle Bedürfnisse in der Anpassung etwas zurückbleibt.

Zur Kontrolle der oben mitgeteilten Ansichten habe ich von einem Baum die Periodizität etwas genauer untersucht und zwar nicht nur die Periode der Stammesdicke, sondern auch einiger anderer Eigenschaften. Der untersuchte Baum war ein *P. sp.* aus dem Urwald von Tjibodas, das nämliche Exemplar, von dem ich die Verästelung beschrieben habe¹⁾.

Dieses Exemplar war von der betreffenden Art eines der grössten; ohne die Blätterkronen mitzurechnen, war es etwa 6 m hoch. Höher scheinen diese Pandanen bei Tjibodas nicht zu werden; ältere Exemplare stürzen um. Durch welche Umstände dies bedingt wird, konnte ich nicht ausfindig machen, jedenfalls habe ich mehrere gestürzte Exemplare gesehen. Diese gehen nicht immer ein; sondern die auf dem Boden liegenden

1) Die Verästelung von *Pandanus l. c.* S. 82.

Äste treiben aufs neue aus und veranlassen so die Bildung scheinbar neuer Exemplare. Das beobachtete Exemplar war ohne Zweifel auch durch eine solche vegetative Vermehrung entstanden, denn wenn man den Stamm nach unten zu bis auf den Boden verfolgte, sah man das untere Ende 30 cm lang flach auf dem Boden liegen.

Bei diesen zu Boden gestürzten Ästen entwickeln die Seitenäste sich nachträglich, ohne Blütenbildung und ohne frühzeitige Entwicklung der betreffenden Achselknospe im Vegetationskegel des tragenden Astes. Denn bei den liegenden Ästen kann, wie schon bemerkt, der Seitenast sich mit Hilfe der Wurzelbildung entwickeln, auch wenn die Verbindung mit dem Tragast ganz schwach und dünn ist. Aus den so gebildeten Ästen können nur wenige zur Entwicklung kommen, die sonstigen gehen wieder ein. An dem von mir untersuchten Baum fanden sich am unteren Ende noch einige solcher Seitenäste, welche, offenbar infolge abwechselnd günstiger und schlechter Wachstumsbedingungen an Dicke bald zu bald abnahmen. Drei Strecken solcher Äste sind auf Tafel VII zu beobachten.

Der Ast, der den betreffenden Baum gebildet hatte, zeigte aber nach der genannten 30 cm langen wagerechten Strecke einen senkrecht emporgehenden Stamm, der bald erstarkte.

Zur Untersuchung der Periodizität wäre ein aus einer Keimpflanze entstandener Baum vorzuziehen gewesen, weil aber die Dickenverhältnisse des Stammes sich ganz wie bei andern Bäumen verhielten, können die hier gewonnenen Ergebnisse trotzdem ebenfalls benutzt werden. Der Unterschied zu der aus Samen aufgegangenen Pflanze wird wohl hauptsächlich darin liegen, dass beim Sämling der Stamm anfangs noch viel winziger ist, weil er den Dimensionen des Samens entspricht.

Von dem untersuchten Baum waren aus Hauptstamm und Ästen einige Abschnitte herausgenommen und konserviert. Die Lage der verschiedenen Abschnitte und das gegenseitige Verhältnis der betrachteten Äste ist in der schematischen Fig. 1 auf Tafel VII wiedergegeben, in der die nicht konservierten Teile punktiert, die mitgenommenen ausgezogen angegeben sind.

An diesen Stücken wurde nun bestimmt: erstens der Durchmesser des Astes; zweitens die durchschnittliche Grösse der Achselknospen und drittens die durchschnittliche Länge der Internodien. Von den Achselknospen, welche ich schon früher beschrieben und abgebildet habe¹⁾), wurde die Breite bestimmt, mit der sie auf dem Stamm inseriert sind, ohne dabei auf die beiden Wülste zu achten. Die Länge der Internodien konnte nur bestimmt werden durch Messung der Strecke zwischen zwei Achselknospen; die Internodien selber zeigen je an verschiedenen Seiten des Stammes sehr ungleiche Längen²⁾.

Ich lasse die verschiedenen Masse, welche alle in cm ausgedrückt sind, hier in einer Tabelle angeordnet folgen.

Aus diesen Zahlen geht folgendes hervor. Der Durchmesser von Ast 1, dem Hauptstamm, nimmt bis zu der Verästelungsstelle auf 282 cm fortwährend an Umfang zu. Dabei vergrössern sich auch die Achselknospen und die Internodiumlänge; namentlich die Achselknospen nehmen beträchtlich zu.

Der zweite und der dritte Ast, welche sich beide aus dem Hauptstamm entwickeln, beginnen mit beträchtlich geringerem Durchmesser und entsprechend reduzierten Achselknospen und Internodien; dieselbe Erscheinung treffen wir wieder an bei der Gabelung des dritten Astes; der vierte und der fünfte Ast zeigen in jeder Beziehung wieder eine Reduktion gegenüber dem oberen Ende von Ast 3. Nur bei dem sechsten Ast, der als einziger Seitenast sich in der Verlängerung von Ast 5 gestellt hat, finden wir dieselbe Dicke und Internodiumlänge wie bei dem fünften, nur die Achselknospen sind kleiner.

Kein einziger Seitenast zeigt wie der Hauptstamm eine Vergrösserung des Querschnittes, einzelne aber wohl eine Verringerung. Der vierte Ast ist in dieser Hinsicht merkwürdig, weil er, nachdem zuerst eine Verjüngung stattgefunden, dann wieder zunimmt. Offenbar ist dieser Ast in irgend einer Weise in seinem Wachstum gehemmt oder geschädigt worden, wodurch

1) Die Verästelung von Pandanus l. c. S. 85, 86.

2) Ibid. Fig. 23—25.

Ast	Ab-schnitt.	Höhe über dem Boden.	Durchmesser des Astes.	Durchschnittliche Länge der Achselknospe.	Durchschnittliche Länge der Internodien.
Ast 1.	A	0	2.5	—	—
	B	18	5.0 \times 5.0	0.7 (n = 3)	1.4 (n = 3)
	C	29	5.0 \times 5.2	1.3 (n = 6)	1.9 (n = 7)
		81	6.5 \times 6.5		
	D	100	6.5 \times 6.5	1.5 ⁵ (n = 4)	1.9 (n = 3)
Ast 2.		270	8.4 \times 8.2		
		282	—		
Ast 3.	D	282	—	0.8 (n = 6)	1.4 (n = 6)
		301	7.3 \times 7.4		
	D	282	—	0.8 (n = 6)	1.3 (n = 7)
	E	301	7.2 \times 7.3	1.2 (n = 7)	1.8 (n = 3)
Ast 4.		376	7.2 \times 7.3		
	E	388	—	0.6 (n = 8)	1.5 ⁵ (n = 7)
		406	5.8 \times 5.5		
	F	490	4.5 \times 4.5	0.6 ⁵ (n = 20)	1.2 (n = 20)
		515	4.2 \times 4.3	0.7 (n = 11)	1.3 (n = 9)
Ast 5.	F	561	5.0 \times 5.5		
	E	388	—	0.7 (n = 9)	1.3 (n = 7)
		406	6.8 \times 6.3		
	G	555	5.4 \times 5.9	4.0 (n = 10)	1.3 (n = 9)
Ast 6.		569	—		
	G	596	5.6 \times 5.6	0.6 (n = 7)	1.4 (n = 9)

die normale Periodizität gestört worden ist. Bemerkenswert ist dabei, dass sich an diesem Ast etwa 5 m über dem Boden einige Stelzwurzeln gebildet hatten, also an einer Stelle, wo sie gar nicht in Funktion treten konnten; diese Bildung hängt wohl zusammen mit der ungenügenden Festigkeit und Dicke der betreffenden Stelle. An denjenigen Ästen, die auf Tafel VII

abgebildet sind, wo der Stamm bald ab-, bald zunimmt, werden auch in ähnlicher Weise — und zwar hier ganz zweckmässig — Stelzwurzeln gebildet, zumal oberhalb der dünnsten Stellen, also an denjenigen Stellen, wo ihr Nutzen am grössten ist. Die Bildung von Stelzwurzeln auf 5 m Höhe über dem Boden ist aber als eine unzweckmässige Reaktion zu bezeichnen.

Kehren wir jetzt wieder zu unserer Tabelle zurück, so sehen wir, dass die Achselknospen an den sich gleichbleibenden und sogar an den sich verjüngenden Ästen dennoch eine starke Neigung haben an Umfang zuzunehmen, wie denn auch am Hauptstamm die Zunahme der Achselknospen stärker war als diejenige des Querschnittes und die der Internodienlänge. Nur bei dem vierten Ast, wo die stärkste Reduktion stattgefunden hat, nehmen die Achselknospen fast gar nicht zu. Die Internodien haben gleichfalls die Neigung, sich auch an gleichbleibenden Ästen zu vergrössern; an den beiden abnehmenden Ästen finden wir dagegen ein Gleichbleiben der Internodien (Ast 5) oder ein Abnehmen derselben (Ast 4).

Nach dem obigen befindet sich der Hauptstamm, der Ast 1, im untersuchten Teil überall im zunehmenden Teil der Periode. Die weiteren Äste zeigen für die Querschnittgrösse teils das Maximum, teils den abnehmenden Teil der Periode, in Bezug auf die Knospengrösse immer den zunehmenden Teil und in Bezug auf die Internodienlänge entweder den zunehmenden oder das Maximum oder den abnehmenden Teil; letzteres nur in Ast 4.

Dieses Ergebnis stimmt genau überein mit dem erwähnten von MOLL und TINE TAMMES gefundenen Ergebnis, dass die Maxima der verschiedenen Eigenschaften an verschiedenen Stellen liegen können.

Die hier gefundene Verteilung der Maxima ist wohl zum grössten Teil verständlich; dass die Seitenäste ihre Querschnittgrösse nicht vermehren, haben wir oben als den mechanisch besten Aufbau kennen gelernt, während die Zunahme der Knospen wohl mit der eigentümlichen Verästelung zusammenhängen wird; je mehr die Endknospe sich der Verästelung

nähert, um so grösser bildet sie die Achselknospen aus. Die Länge der Internodien endlich ist für den Aufbau des Stammes von geringerer Bedeutung: es ist nach den Messungen auch keineswegs unmöglich, dass das Maximum durchschnittlich in der Mitte des Astes liegen wird. Für uns ist hier das wichtigste Ergebnis dieser Messungen, dass die Zu- und Abnahme der drei beobachteten Eigenschaften einen unverkennbaren Zusammenhang zeigt, so dass man aus der Zu- oder Abnahme einer Eigenschaft die der anderen einigermassen vorhersagen kann, etwa in folgender Weise:

1. Wenn die Querschnittgrösse zunimmt, so sind die Achselknospen stark zunehmend, und die Länge der Internodien nimmt gleichfalls zu.

2. Wenn die Querschnittgrösse gleichbleibt, so sind die Achselknospen zunehmend, und die Länge der Internodien nimmt weniger zu oder bleibt sich gleich.

3. Wenn die Querschnittgrösse abnimmt, so sind die Achselknospen weniger zunehmend oder gleichbleibend, und die Länge der Internodien nimmt ein wenig ab oder bleibt sich gleich.

Gerade dieser Zusammenhang der Eigenschaften deutet wohl hin auf eine gemeinsame Ursache der Schwankungen, welche wir als die Periodizität bezeichnen; diese Schwankungen ordnen sich also einer allgemeinen Erscheinung unter und bedürfen für sich keiner besonderen Erklärung.

Wenn wir nun wieder die Gründe betrachten, die WARBURG und STRASBURGER zur Annahme des Dickenwachstums veranlassten, so wird es einleuchten, dass davon nur wenig übrig bleibt.

Offenbar haben sowohl WARBURG als STRASBURGER einen stark abnehmenden Stammesabschnitt untersucht. Dass dort eine Abnahme der Gefässbündelzahl zu beobachten ist, ist ja selbstverständlich. Dem gegenüber kann man an zunehmenden Stämmen eine Vergrösserung der Gefässbündelzahl beobachten; so fand ich in dem betrachteten Exemplar auf 100 cm über dem Boden in einem $\frac{1}{4}$ Sektor nach einer schätzungsweisen Zählung 180 Gefässbündel, auf 270 cm dagegen in $\frac{1}{4}$ Sektor 225. Diese

Zunahme war der Zunahme der Querschnittgrösse proportionell, was bei der Abnahme bei WARBURG und STRASBURGER im allgemeinen auch der Fall war.

Die Abnahme der Achselknospen, die Abnahme des Raumes zwischen den Gefässbündelstellen in den Blattnarben und die Verringerung der Parenchymzellgrösse sind im Licht der gegebenen Deutung alle erklärlich aus der normalen Abnahme eines alternden Stammes.

Die Abnahme der Achselknospen nur ist bei WARBURG bedeutender (von 13 auf 9 mm) als man nach meinen Messungen vielleicht erwarten würde; man bedenke aber, dass die Abnahme des Querschnittes bei WARBURG viel grösser ist: von $1\frac{1}{2}$ auf 6 cm Durchmesser, also Abnahme des Querschnittes von $\frac{1}{4} \pi \times 132 \frac{1}{4}$ auf $\frac{1}{4} \pi \times 36$ qcm, oder von 3.7 auf 1; bei dem von mir untersuchten Baum war die Abnahme der Äste viel kleiner, am stärksten in Ast 4 von $\frac{1}{4} \pi \times 31.9$ qcm auf $\frac{1}{4} \pi \times 18.1$, also von 1.8 auf 1.

Die Abnahme der verschiedenen Charaktere, die WARBURG und STRASBURGER fanden, ist also ganz im Einklang mit dem, was nach der Periodizität zu erwarten war.

Wenn also weder die anatomischen, noch die morphologischen Tatsachen uns zur Annahme eines sekundären Wachstums des Pandanusstammes nötigen, dann kann man schon mit Recht auf ein Nichtvorhandensein eines solchen Dickenwachstums schliessen.

DIE VERGLEICHUNG ÄLTERER UND JÜNGERER STÄMME.

Obwohl die Sache eigentlich keiner weiteren Belege bedarf, so habe ich doch in Buitenzorg einige weitere Beobachtungen angestellt, welche meines Erachtens den direkten Beweis für das Fehlen eines sekundären Dickenwachstums liefern. Von einigen Pandanus-Arten, von denen mehrere Stämme verschiedenen Alters zu beobachten waren, habe ich bei allen diesen Stämmen in gleicher Höhe den Umfang gemessen, meistens 1 oder $1\frac{1}{2}$ m über dem Boden. Wenn die Pandanen ein sekun-

däres Dickenwachstum hätten, so müssten im allgemeinen die jüngeren Stämme in gleicher Höhe einen geringeren Umfang zeigen als die älteren. Man muss dabei notwendigerweise nur die gleich hohen Stammesabschnitte vergleichen, weil sonst Teile verglichen werden, welche nicht dem nämlichen Teil der Periode entsprechen. Die Zahl der beobachteten Stämme war im allgemeinen zu klein, um für jede Art ein endgültiges Ergebnis feststellen zu können; wohl aber hat das Gesamtergebnis aller Messungen das Resultat ergeben, dass im Durchschnitt die jüngeren Stämme ebensodick sind wie die älteren, so dass die Annahme eines sekundären Dickenwachstums damit auf direktem Wege widerlegt wird.

Ich werde die Messungen hier anführen, weise aber zuerst hin auf Tafel VIII, welche eine graphische Darstellung der Zahlenverhältnisse gibt. Die Figur ist in sieben Abteilungen geteilt, welche mit 1 bis 7 beziffert sind. Die Nummern weisen auf die mit gleichen Nummern belegten sieben Arten hin, an denen die Beobachtungen angestellt worden sind; jede Abteilung der Tafel gibt die an einer Art vorgenommenen Messungen wieder.

In jeder Abteilung sind, von links nach rechts gehend, nebeneinander einige vertikale Linien gegeben, deren Längen den Längen der einzelnen beobachteten Stämme proportionell sind. Diese Linien sind geordnet nach der ansteigenden Länge der Stämme, so dass die Linien selbst auch nach rechts an Länge zunehmen. Die Spitzen dieser vertikalen Linien sind durch eine ausgezogene Linie verbunden. Ausserdem ist von jedem Stamm der gemessene Umfang an derselben Stelle eingetragen, wo die Länge-Linie steht; nur ist die Länge des Umfangs nicht als Linie eingetragen, sondern nur deren obere Spitze als Punkt angegeben. Diese Punkte sind durch eine punktierte Linie verbunden und so leicht kenntlich. Die Umfänge sind natürlich in einem anderen Massstabe als die Längen eingetragen und zwar in dem zehnfachen, weil sie sonst zu klein sein würden.

Es ist nun klar, dass ein eventuelles Dickenwachstum Ver-

anlassung geben würde, dass die punktierte Linie im allgemeinen einen ansteigenden Verlauf nähme. Wir sehen aber bald ein Steigen, bald ein Sinken, bald ein ungefähres Gleichhochbleiben der Linie, und zwar in zwei Fällen ein Steigen (1 und 7); in zwei Fällen ein Sinken (2 und 5) und in drei Fällen ein ungefähres Gleichhochbleiben (3, 4 und 6).

Ich glaube, dass man also aus diesen Zahlen, obwohl nur verhältnismässig wenig Stämme beobachtet worden sind, dennoch mit vollstem Recht folgern darf, dass ein sekundäres Dickenwachstum hier nicht vorliegen kann, oder wenigstens nur so wenig, dass es auf die Querschnittgrösse keinen merklichen Einfluss ausübt. Dieses Argument wiegt um so schwerer, als die Messungen gerade in derjenigen Zone angestellt worden sind, wo ein Dickenwachstum am ehesten zu erwarten war, und wo es von den Autoren auch konstatiert worden war, in der Zone der grossen Stelzwurzeln und ein wenig darüber.

Die Messungen selber folgen nun hier.

1. *Pandanus Candelabrum* Beauv.

Stämme, geordnet nach ihren Höhen.	Höhe des Stammes in m.	Umfang $4\frac{1}{2}$ m über dem Boden.
1	4.2	21 (auf 4 m)
2	4.8	20
3	5	23 $\frac{1}{2}$
4	5	20
5	6	21
6	7	24
7	7	22
8	7	24

Die Bestimmung der Höhe geschah bei Stämmen bis etwa 2 m durch direkte Messung, bis 3 m durch Schätzung des über 2 m gelegenen Abschnittes, bei höheren Stämmen mittels eines einfachen, selbstkonstruierten Höhenmessers, der für den Zweck genügend genau arbeitete. Als Höhe ist dabei gerechnet der Abstand vom Boden bis an die Ansatzstellen der niedrigsten lebendigen Blätter. Die wirkliche Höhe des Stammes ist also ein wenig grösser gewesen.

2. *P. Lais* Krz.

Stamm.	Höhe.	Umfang auf 1 m Höhe.
1	4.0	(42)
2	4.0	(40)
3	4.2	(45 $\frac{1}{2}$)
4	5	38
5	6	34

Die drei Zahlen in Klammern sind etwas zu hoch, weil nicht alle Blattbasen ganz entfernt waren. Jedenfalls waren diese Stämme hier aber dicker als die beiden Stämme 4 und 5. In der graphischen Darstellung ist von den Umfängen 42, 40 und 45 $\frac{1}{2}$ je drei cm abgezogen, was der tatsächlichen Lage wohl ungefähr entsprechen wird.

3. *P. sp.* an der Stelle II, A 88.

Stamm.	Höhe.	Umfang auf 1 m Höhe.
1	4.5	24
2	9	25

4. *P. furcatus* Roxb.

Stamm.	Höhe.	Umfang auf 1 $\frac{1}{2}$ m Höhe.
1	4	51 (auf 1 m)
2	7	44
3	7	42
4	9	52

5. *P. furcatus* Roxb. var. *microcarpus*.

Stamm.	Höhe.	Umfang auf 1 m Höhe.
1	4.2	38
2	4.6	36
3	2 $\frac{1}{2}$	35 ¹⁾
4	2 $\frac{3}{4}$	32

Auch für die von WARBURG untersuchte Art *P. furcatus* gilt also wohl das Nichtvorhandensein des Dickenwachstums.

1) Durch ein Versehen ist in der graphischen Darstellung auf Tafel VIII dieser Umfang als 36 statt 35 cm bezeichnet.

6. *P. sp.* aus dem Wald bei Telaga Warna auf dem Poentjak in der Nähe von Buitenzorg.

Stamm.	Höhe.	Umfang auf 0.4 m Höhe.
1	0.6	36
2	2 $\frac{1}{4}$	28
3	5	36

7. *P. sp.* Mauritius.

Stamm.	Höhe.	Umfang auf 0.8 m Höhe.
1	1.2	34
2	1.6	36
3	3 $\frac{1}{2}$	48

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die morphologischen Tatsachen, zu deren Erklärung man auf das Vorhandensein eines sekundären Dickenwachstums geschlossen hat, lassen sich ganz ungezwungen ohne eine solche Annahme aus der allgemeinen Periodizität morphologischer Erscheinungen erklären.

2. Die Neubildungen am Rande des Zentralzylinders des Stammes, welche das auf solche Weise gefundene sekundäre Dickenwachstum zum Teil verursachen sollten, können kein merkliches Dickenwachstum veranlassen; wenn es ein Dickenwachstum mit Neubildung zahlreicher Gefäßbündel gäbe, so müssten andere anatomische Strukturen auftreten.

3. Die Dickenmessungen mehrerer Stämme verschiedenen Alters sprechen entschieden gegen das Vorhandensein nachträglichen Dickenwachstums.

4. Weil also die Gründe, die zur Annahme des sekundären Dickenwachstums führten, nichts beweisen, auch die zur Erklärung angeführten anatomischen Tatsachen zur Erklärung nicht hinreichen, und die Vergleichung jüngerer und älterer Stämme der Annahme bestimmt widerspricht, so darf man wohl

schliessen, dass dem Pandanusstamm ein sekundäres Dickenwachstum abgeht und dass die Dimensionen des Stamines lediglich dem primären Dickenwachstum in dem Vegetationskegel zuzuschreiben sind.

Wageningen, Januar 1907.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

TAFEL V.

Pandanus ceramicus Rumph. im botanischen Garten in Buitenzorg. Zunehmender Stammteil. Ein Metermass ist neben den Stamm gestellt.

TAFEL VI.

P. fascicularis Lam. ebenda. Stamm, der sich in drei Seitenäste auflöst, welche sich wieder durch Stelzwurzeln stützen und nach oben an Dicke zunehmen.

TAFEL VII.

Fig. 1. Schematische Darstellung von einem *P. sp.* aus dem Wald von Tjibodas. Die studierten Teile sind ausgezogen, die sonstigen punktiert wiedergegeben. Die Dicke der Stämme ist in doppelt so grossem Massstabe gezeichnet wie deren Länge.

Fig. 2. Drei Aststücke von *P. sp.* aus dem Urwald von Tjibodas. Sie zeigen alle drei bald Ab-, bald Zunahme, infolge ungleicher Wachstumsbedingungen.

TAFEL VIII.

Graphische Darstellung der Ergebnisse der an einigen Stämmen von sieben *Pandanus spp.* ausgeführten Messungen.

Erklärungen dazu siehe im Text, S. 433.

STUDIES ON THE OPHIOGLOSSACEAE,

BY

D. H. CAMPBELL.

The family of the Ophioglossaceae is one of unusual interest to the botanist, as there is reason to believe that it comprises some of the most primitive of the Pteridophytes. It must be said, however, that there is by no means complete agreement among botanists as to the exact affinities of the group, as there are a number of important structural points about which further information is much needed. One of the principal objects of the writer's recent visit to the eastern tropics was to obtain, if possible, the gametophytes of some of the species of *Ophioglossum*, and also to procure material for a study of some of the obscure points of structure in the sporophyte. A good collection of both gametophytes and sporophytes was secured, and the most important results of the study of this collection are given in the present paper. Some of the specimens were collected in Ceylon, where, through the courtesy of Doctor J. C. WILLIS, the facilities of the botanical gardens at Peradeniya and Hakgala were placed at the disposal of the writer; but much the most valuable collections were made in Java, where not only were the adult prothallia of two, and possibly three species obtained, but the germination of the spores was also successfully studied and the young prothallia carried much further than has ever been done before.

There is unfortunately much confusion as to the species of *Ophioglossum*, and it is evident that the terrestrial species of the Indo-Malayan region are very much in need of a careful

revision. There must therefore for the present be some doubt as to the proper nomenclature of some of the forms considered in this paper.

THE GAMETOPHYTE.

The first discovery of the gametophyte of the Ophioglossaceae was made by Hofmeister (Abh. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss., 1857, pp. 657—662) who, in 1854, found the gametophyte of *Botrychium Lunaria* and two years later METTENIUS (Filices Horti Botanici Lipsiensis, Leipzig, 1856, p. 119) described much more fully the gametophyte of *Ophioglossum pedunculosum*, which was cultivated in the botanical garden at Leipzig. No further additions were made to the subject until the writer (Structure and Development of MOSES & FERNS, 1st edit., 1895, pp. 224—228) succeeded in obtaining the first germinating stages of *O. pendulum* collected in the Hawaiian Islands, and those of *Botrychium virginianum*; and the older gametophyte of the later species was also described. In 1898 JEFFREY (The Gametophyte of *Botrychium virginianum*, University of Toronto Studies, 1898) published a complete account of the gametophyte and embryo of *Botrychium virginianum*. The latest contributions to the subject have been those of LANG (On the Prothalli of *Ophioglossum pendulum* and *Helminthostachys zeylanica*, Ann. of Bot., XVI, pp. 23—56, 1902) who has described the gametophyte of *O. pendulum* and of *Helminthostachys*; and the still more recent papers of BRUCHMANN (Über das Prothallium und die Sporenpflanze von *Botrychium Lunaria*, Flora, XCVI, pp. 203—227, 1906; Über das Prothallium und Keimpflanze von *O. vulgatum*, Bot. Zeit, 1904). The latest contribution to the subject is a preliminary paper by LYON (A New Genus of Ophioglossaceae, Bot. Gaz., XL, pp. 455—458, 1905) on the embryo of *B. obliquum*.

About six weeks in January and February of 1906 were spent by the writer in Ceylon. The greater part of the time was passed in the botanical gardens of Peradeniya, but an excursion was also made to the Barawa Forest. The Barawa Forest is not

very far from Colombo, near Hanwella, where LANG secured his material of *Ophioglossum* and *Helminthostachys*. A week or more was also spent at the mountain garden of Hakgala and in the vicinity. *O. pendulum* was found to be fairly abundant near Hanwella, but the weather was very dry, so that the masses of humus in which the plants were growing were dry as powder and no prothallia could be procured. However, an abundance of ripe spores was secured, from which latter were reared a number of small prothallia. In the low forest near Hanwella, which is subject to regular inundations, *Helminthostachys zeylanica* was very abundant, and a large number of young plants still connected with the gametophyte were obtained, but no young prothallia could be found. Near Hakgala a medium-sized terrestrial species of *Ophioglossum*, possibly *O. reticulatum*, was common, and a very small number of prothallia with the attached sporophytes were discovered, but not enough to make a detailed study possible. The same, or a very similar species, grew near Peradeniya, but no prothallia were found.

On reaching Buitenzorg it was noted that a small *Ophioglossum* was extremely common in the garden and elsewhere in the neighborhood. This was considered to be *O. moluccanum* SCHLECHT., but it soon became evident that there were several distinct forms, probably good species, growing together. Very soon after arriving in Buitenzorg, sowings were made of this species which, unlike the others that have been studied before, was found to germinate very promptly, and repeated sowings were made and the process of germination was carefully studied. A number of older prothallia of this or a similar species was found, and the most important details of its structure were made out. The rare *O. intermedium* also occurs near Buitenzorg and the earliest germination stages of this species also were observed, but the amount of material was very small and no complete study of the germination could be made. At Tjibodas, the mountain station of the botanical garden, a species very like the Ceylonese one was extremely abundant, but repeated

search failed to show any prothallia nor could the spores be made to germinate. *O. pendulum*, which seems to be rare near Buitenzorg, was fairly common in the forest at Tjibodas, and of this species the writer secured a large number of prothallia in nearly all stages of development. A number of these were kept alive in closely stoppered bottles partly filled with the humus in which they were found, and at the present writing, — December, 1906, — are still in good condition. A very fine lot of this species was seen in the botanical garden at Singapore, but there was not time to make a search for the prothallia which probably would have been found, as the conditions seemed very favorable. A species resembling *O. moluccanum* was also seen growing in the garden at Singapore.

GERMINATION IN *O. MOLUCCANUM*.

The extremely favorable conditions for plant growth at Buitenzorg indicated that here, if anywhere, germination experiments should succeed, and very soon after the writer's arrival a quantity of plants of *O. moluccanum* were secured and the spores were sown. As in all previous experiments with the Ophioglossaceae germination had been very slow, it was with much surprise that the first lot of spores sown, when examined a week later, were found to be germinating very freely and had evidently been growing for some days. New sowings were made, and in some cases the first germination stages were found within three days from the time the spores were sown. Inasmuch as the spores contained no chlorophyll, this rapid germination was quite unexpected. In the most favorable instances the greater part of the spores germinated, and many thousand germinating spores were seen, so that a very complete study could be made of the early phases of growth. The first sowings were made upon earth taken from where the plants were collected; the earth was placed in small glass dishes, and flooded with water. The spores were then scattered over the surface of the water, some sinking, but the greater

part floating on the surface. In later experiments cavities were hollowed out in the earth and these were filled with water, while the rest of the earth was left wet, but not flooded. It was found that the spores germinated more promptly in the water than on the wet earth, and this suggested that probably in nature germination occurs where spores fall in slight depressions which could be filled with water for a time after heavy rains. The prothallia of *Helminthostachys*, — to judge from the locality where they were found in the Barawa Forest, — occurred only where the forest was subject to inundation, and it may be that free water is necessary for the germination of *O. moluccanum*, or at any rate facilitates germination. However, spores of *Helminthostachys* which were sown both on water and on earth could not be made to germinate. Spores of *O. moluccanum* sown later in a flower pot which was kept standing in water, but which was not flooded, did not germinate at all, or only showed very few germinating spores. The free prothallia found in Buitenzorg occurred in low ground between the projecting roots of trees where water might very well settle for some days in wet weather.

The spores of all the forms examined are of the tetrahedral type characteristic of other species of *Ophioglossum*, and the outer spore membranes are quite colorless, so that the spores appear either white or of a pale yellow tint. There was a marked difference in the size of the spores, and there was a difference in the surface sculpturings and the contents. An examination of the plants showed that at least two marked forms — probably distinct species — were present. One, probably the true *O. moluccanum* (Fig. 153), is somewhat smaller, with a pointed lanceolate sterile segment and medium-sized coarsely reticulate spores. The spores have dense granular contents with a considerable amount of starch as well as oil and albuminous granules. The other most striking form was usually somewhat larger, with cordate or nearly cordate sterile segment of the leaf, and decidedly larger, finely reticulate spores, more transparent and having little or no starch. Both

of these types, however, showed great variability both in the size of the plant and the spores, and also to some degree a difference in the shape of the sterile segment. It is not unlikely that more than two species are present. As the different forms generally grew more or less mixed together, there was necessarily some doubt as to the identity of all specimens of germinating spores that were examined. It was found, however, that the coarsely reticulate spores, presumably belonging to the typical species, germinated more freely, and probably most of the germinating spores that were studied belong to this species. The largest spores came from the large cordate leaved form, but no success was had in germinating these.

The first sowings of the spores were made on March 13th. These were examined a week later, and a large part of them were found to be germinated, the young prothallia having two or even three cells. Sowings made on March 26th had begun to germinate three days later, and by March 31 showed many two-celled stages, and some which were doubtfully three-celled. The exospore bursts, as usual, along the three radiating lines of its ventral surface, and the enclosed endospore protrudes through the cleft, the three lobes of the exospore being forced widely apart. The projecting portion of the spore contents has somewhat less granular matter in it than the portion within the spore membrane, but it is not narrowed at all, and does not seem to be a proper rhizoid, as it never becomes elongated. Shortly after the bursting of the spore coat the projecting portion becomes shut off by a transverse wall (Fig. 2). The upper cell is somewhat smaller as a rule, and contains much less granular matter; but as already stated, it does not become elongated and while it is perhaps the equivalent of the first rhizoid of the leptosporangiate fern, it never assumes the form of a proper rhizoid. Owing to the dense cell contents, the large central nucleus of the fern is not very clearly discernable, although its position can be easily made out. The outer cell wall becomes more or less distinctly thickened.

Ordinarily the next division, as in *O. pendulum* (CAMPBELL

loc. cit., Fig. 109) is in the lower cell and divides it into two cells, which are of unequal size (Figs. 5 and 6). The larger of these may divide further into two nearly equal cells by a vertical wall (Fig. 6) but no further divisions could be found in the species.

Figure 8 gives two views of a young prothallium of four cells showing their arrangement.

In *O. pedunculosum*, which may perhaps be identical with some of our forms, METTENIUS found that the older prothallia may develop chlorophyll under certain conditions, and a special effort was made to determine whether there was any chlorophyll found in the earlier stages of germination of *O. moluccanum*. It was found that while in the ungerminated spore and during the first stages of development no chlorophyll could be detected, not infrequently a small amount of chlorophyll was formed in the three or four-celled prothallia. Not uncommonly specimens were encountered in which there were one to three distinct chromatophores of a pale, but unmistakable, green color (Fig. 4). In one instance a number of specimens which had been kept on a slide in a moist chamber for several days showed chromatophores of a golden brown color, but the cause of this could not be determined. The amount of chlorophyll is evidently insufficient for the independent growth of the young gametophyte, and after a few weeks or a month, the granular contents have almost disappeared and many of the young prothallia have the cells collapsed and are evidently dead.

In many of the cultures which were kept very wet a Chytridium or some allied fungus attacked them and quickly destroyed them. In another culture, a filamentous fungus was seen, and at first was thought to be possibly the mycorhiza which associates itself with the older prothallia. This fungus, however, grew rapidly and soon destroyed the young prothallia, which in no cases observed in this species, advanced beyond the four-celled stage.

THE GERMINATION IN *O. PENDULUM*.

The earliest germination stages of *O. pendulum* were first found by the writer in 1892, when spores of this species were collected in the Hawaiian Islands and successfully grown up to a condition with three cells, but all efforts to carry them beyond this stage failed. It was decided to make new experiments, if possible, and to this end ripe spores were collected both in Ceylon (in the Barawa Forest and at Peradeniya) and in Java (at Tjibodas). The spores were sown on wet humus taken from the stratum where the plants were growing. This humus was kept in wide mouthed bottles, and these were successfully carried from Ceylon to Java, and some of them reached California in good condition.

Germination in this species is slow, and it was about a month before the first stages of germination were seen. Spores sown in Tjibodas on April 18th were first found germinating at Buitenzorg on May 24th, at this time germination being pretty well advanced. Some of these were still alive and in good condition in September, but have not been examined since. On June 3d a number of these had three cells. The germination in all cases corresponds exactly with the writer's former observations, and differs in no way from that in *O. moluccanum*. In no cases could any trace of chlorophyll be seen, and apparently the prothallium of *O. pendulum* is strictly saprophytic throughout its existence.

A small amount of the rare *O. intermedium* was collected near Buitenzorg, and a few ripe spores were secured. These spores contained somewhat less dense contents than those of the two preceding species, and have a more delicate episore. Spores were sown on March 30th in Buitenzorg, and when examined about weeks later no germinations were found, nor did a second examination, — about the end of April — show any further results. On May 21st, however, two 3-celled prothallia were found, and subsequently a small number of others, but no later stages were discovered. These young prothallia

appeared in every respect like the similar stages in the other species that were studied (Fig. 9).

In *O. moluccanum* none of the prothallia were found to contain more than four cells. These four-celled prothallia usually (Figs. 4—8) have the upper cells quite undivided, while the lower had the larger of the two original cells divided by a vertical wall into approximately equal parts. In this condition they remained until all the food material was exhausted. The cells became more and more transparent, and finally died — apparently from starvation.

In *O. pendulum*, however, a number of young prothallia were found which had increased very much in size and undergone further cell division. The first of these were observed on April 3d and had developed from spores sown in Peradeniya on February 9th; these had been brought to Buitenzorg. These young prothallia (Figs. 12 and 13) had from four to six cells. It was found that in each case the mycorhiza had connected itself with the young prothallium, and evidently had caused the stimulus in its growth. In every case where the young prothallium had more than three cells, there was found an association with the mycorhiza which could be easily seen to penetrate into the basal cell. The infection was in all cases due to fragments of mycelium, and in no cases to anything which could be interpreted as spores. The mycorrhizal fungus was apparently growing free in the humus where the spores were sown. This soil had been taken from about the roots of the sporophytes which furnished the spores.

The free surface of the basal cell has its wall decidedly thickened, and it was here that the infection took place in all the specimens seen. The branching mycelium of the mycorhiza was closely applied to the surface of the cell, and a haustorium was sent down through the cell wall into the basal cell (Figs. 13 and 14). This haustorium is pointed at first, but after penetration into the cell its end enlarges and assumes the form of a somewhat thickened worm-shaped body, much thicker than the free mycelium outside. In the cell infected

with the fungus, the contents show the peculiar aggregated appearance characteristic of the infected cells of the older prothallium. On April 6th a specimen with seven cells was found (Figs. 15 and 16). Observations on the further development of the prothallia were interrupted by a trip to Tjibodas, which lasted over a month. The cultures were left at Buitenzorg, and on my return in May observations were resumed. On May 24th several young prothallia were found, and on May 26th a number more. The largest of these had, as nearly as could be determined, thirteen cells. This was the largest number found in any of the young prothallia (Figs. 18—20).

These largest prothallia show that as in *O. moluccanum*, the divisions are mainly in the lower cell so that the apex of prothallium probably as in the true ferns develops in the lower of the two prothallial cells. The upper cell, however, also undergoes further divisions, and there is no very marked difference between the upper and lower ends of the prothallium. At this stage there is a marked resemblance, except for the absence of chlorophyll, to the early germination stages of *Lycopodium cernuum* (TREUB — Études sur les Lycopodiacées, Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg IV, Pl. IX, Figs. 4—8). The mycorhiza penetrates the adjacent upper cells and in the cells so infected the contents quickly assume the characteristic aggregated appearance, while the apical region probably remains permanently free from the endophyte, as it does in the adult prothallium.

The number of young prothallia found was too small to make it possible to determine exactly what may be considered the normal succession of cell division, and whether at this early stage there is a definite apical cell could not be decided. As will be seen from the figures, there is evidently a good deal of variation in the early divisions. Fig. 20 shows the surface view of one of the largest specimens, with probably thirteen cells. Fig. 19 shows three optical transverse sections of the same. In these larger prothallia there is already the beginning of the axial tissue. Whether the cell x (Fig. 19) is

to be regarded as the apical cell cannot be certainly determined.

Owing to the writer's departure from Java early in June, it was impossible to trace the development of prothallia further. This much, however, is certain — without the infection of the fungus, growth will not proceed beyond the three-celled stage, and apparently no chlorophyll will develop so that the prothallium from its earliest stage must be considered to be strictly saprophytic in its nutrition.

Whether the oval body described is to be considered as a sort of tubercle, such as is found in *Lycopodium cernuum* must be decided by further investigations. LANG's descriptions and figures of the smallest specimens which he discovered would indicate that this is not the case in *O. pendulum*; but the tuberous body usually found in the older prothallia of *O. moluccanum* and *O. pedunculosum* — also in *O. vulgatum* — would indicate that in these species it is quite probable that a primary tubercle is first formed and subsequently the sexual branch.

THE ADULT GAMETOPHYTE.

The adult gametophyte is known in *O. pedunculosum* (METTENIUS) *O. vulgatum* (BRUCHMANN) and in *O. pendulum* (LANG). The former species was described by METTENIUS just fifty years ago. According to RACIBORSKY, *O. pedunculosum* Desv., is synonymous with *O. moluccanum* Schlecht., and the close resemblance between the prothallia of the latter species found by the writer and those described by METTENIUS, make it probable that the specimens collected at Buitenzorg, at least most of them, really belong to *O. moluccanum*, although it is quite likely that some of them should be referred to one of the other species which grow associated with the true moluccanum. METTENIUS' specimens appeared spontaneously in pots where the plants were cultivated in the Leipzig botanical gardens, and he described accurately the most important points of their structure. He was, however, unable to obtain germination of the spores.

Shortly after my arrival at Buitenzorg in March, 1906, finding *O. moluccanum* very common, search was made at once for the prothallia. Many small plants were found, which it was hoped might be attached to prothallia, but in nearly all cases these were found to be growing from fragments of roots, so common a phenomenon in most species of *Ophioglossum*. Diligent search in various parts of the garden, however, finally resulted in the discovery of a small number of prothallia, but these were all old and insufficient for showing clearly the character of the reproductive organs. Finally, however, on April 8th, between forty and fifty were found together, and although most of these had the sporophyte already developed, and no young reproductive organs present, still a small number of younger ones were secured, and these made it possible to determine the more important characters of the sexual organs. The young sporophytes were growing under a tree near the avenue of *Ficus*, the "Waringin Allee" in the park adjoining the botanical garden. A number of very small plants were seen growing in a sort of shallow basin enclosed by the roots of the tree, and on taking up some of these the attached gametophyte was discovered. Careful search through the earth revealed a number of prothallia, about a half dozen of which were still unfertilized, and these bore archegonia and antheridia. The prothallia were very small — much smaller than the prothallia of *O. pedunculosum*, as figured by METTENIUS, but otherwise they closely resembled them. They were also much smaller than the prothallia of *O. vulgatum* described by BRUCHMANN. The basin-like space between the roots of the tree would be likely to hold water after heavy rain, and it is likely that this facilitates the germination of the spores, as in artificial cultures, since we have seen these germinated more readily when placed in water than those simply placed on moist earth. Most of these prothallia, as already stated, were very small, and were not buried very deeply — probably not more than 3 centimeters and sometimes less.

The prothallia are usually slender bodies, from $\frac{1}{2}$ to 1 cen-

timeter in length, and none of them were found to branch. They showed a more or less conspicuous basal tuber like that described by METTENIUS for *O. pedunculosum*, and indeed they very closely resembled his figures of the simpler forms of that species. He states, however, that the prothallia he examined were very variable in size — from $1\frac{1}{2}$ lines in length to 2 inches or more. About a month later the same locality was visited, and a small number of prothallia were secured, but all of these were old ones. Two or three were found in the garden, but these were also too old to show the young archegonia and antheridia. The youngest specimen found (Fig. 33) showed a small irregular tuberous body of a brownish color, from which the white appendage or branch extended. The older ones also showed the basal tuber, but the cylindrical branch was much longer (Fig. 21). The tuber was brownish in color, as were the older parts of the branch, but the tip was white, and this gradually passed into the pale brown of the basal parts. Owing to their slender form the prothallia were not always readily distinguishable from the roots, and in some cases a microscopic examination was necessary before their real nature could be certainly determined. Growing from the surface are scattered short brown hairs like those described by METTENIUS for *O. pedunculosum*. These, according to BRUCHMANN, are quite absent from the prothallia of *O. vulgatum*. Archegonia and antheridia are formed at an early period, and can be traced to the base of the fertile branch, or in some cases may be found even upon the tuber. In most of the specimens found at Buitenzorg, the reproduction organs were produced in much smaller numbers than is the case either in *O. pedunculosum* or *O. vulgatum*. Among the specimens found, however, was one (Fig. 23) very much larger than any of the others, and this had very large numbers of old archegonia. It is highly probable that this represents the second species, but unfortunately there was no way of determining to which of the two or three species associated under the name *O. mohccanum* it belonged.

Some of the specimens were fixed with one per cent chromic acid, others with acetic alcohol (alcohol 90% — acetic acid 10%). These were then imbedded in paraffine in the usual way, and a series of sections made. The material fixed with chromic acid gave especially satisfactory results. The sections were stained with a double stain of aniline safranine and gentian violet.

Of the very small number of young prothallia obtained, the one shown in Figure 43 was best. The basal part was a bulb-like tuber from which extended the delicate slender branch which bore the reproductive organs. The cells of the tuber and the lower part of the branch showed the characteristic endophytic fungus, but the greater part of the branch is quite free from this, and the cells appear almost transparent, but they contain numerous small starch granules. The endophyte is found in considerable quantities in the cells of the tuber (Fig. 50). The hyphae, which stained quite strongly with the gentian violet, are irregular in outline, and branch freely. Not infrequently branches can be seen piercing the cell wall of the adjacent cells. The nuclei of the infested cells appear quite normal, but there are usually present strongly staining irregular clumps of which it is hard to say whether they are parts of the fungus or merely aggregates of the protoplasm of the prothallial cells such as are easily discernable in *O. pendulum*. This endophyte was much more apparent in some of the larger prothallia found, which may have belonged to some other species than the one under consideration.

In the living condition the pointed apex of the prothallium is pure white, and even with a hand lens the projection of the antheridium is clearly evident. METTENIUS noticed this "varicose" appearance of the smaller prothallia. A median section (Fig. 43) shows the decidedly pointed end with a clearly defined apical cell closely resembling BRUCHMANN'S figures of *O. vulgatum*. Owing to the very small amount of material available, no satisfactory transverse section of the apex could be made, and it is not possible to state whether the apical

cell in transverse section is three-sided, as in *O. vulgatum* (which is most likely) or four-sided, as in *O. pendulum*. In the specimens under consideration antheridia were more numerous than archegonia, although several of the latter were present. The antheridia arise, in general, in acropetal succession, but it is likely that secondary ones may be formed among the older ones; at least, this seems to be true. The archegonia are scattered among the antheridia without any definite order. In some specimens examined — especially in the larger forms shown in Figure 23 — old archegonia were formed in great numbers, many more than antheridia. In some of the specimens examined, however, a great part of the prothallium was quite destitute of either archegonia, or antheridia, and in this respect they differ markedly from any of those figured by METTENIUS or BRUCHMANN for *O. pedunculosum* or *O. vulgatum*.

All of the specimens collected at Buitenzorg showed a greater or lesser number of rhizoids both at the base and along the fertile branch (Figs. 25—26). In the more slender forms, however, these rhizoids were few. They were in some cases two-celled (Fig. 53) but usually consisted of a single elongated cell (Fig. 52). Not uncommonly there could be seen within the penetrating filament of the mycorhiza (Fig. 51) as has been described for other species of *Ophioglossum*, as well as for *Botrychium* and *Helminthostachys*. The rhizoids are much longer relatively than in *O. pendulum*, and the two-celled ones resemble somewhat the multicellular hairs found in *Botrychium*. According to BRUCHMANN, the rhizoids are quite absent from the prothallia of *O. vulgatum*. The endophyte is most abundant in the tuber, but extends into the branch, where it occupies the layer outside of the axial tissue which remains nearly or quite free from the endophyte. According to METTENIUS, the prothallia often grow above the surface of the earth, when they become more or less flattened and sometimes divided into several small lobes. In such cases chlorophyll is developed, but METTENIUS was unable to note any further development of these green lobes. BRUCHMANN also demonstrated the development of

chlorophyll in *O. vulgatum* when the prothallia were exposed to the light, but did not observe any flattening of the apex. Owing to the very small number of active prothallia found by the writer, he was unable to test the power of developing chlorophyll in *O. moluccanum*. In one case a prothallium was found in the garden at Buitenzorg growing almost at the surface of the ground. There appeared to be a very small amount of chlorophyll in this, but it was not certain that such was really the case. The occasional appearance of chromatophores in the germinating spores harmonizes with the capacity of the older prothallia to develop chlorophyll under the stimulation of light.

The small size of the prothallia and the cessation of growth after the sporophyte is formed indicates that the gametophyte lives only for one season, which is probably the case also in *Helminthostachys*. In this respect *O. moluccanum* and its allies differ markedly from *O. pendulum* and *O. vulgatum*, where the gametophyte may live for many years.

At Hakgala, in Ceylon, an undetermined species of *Ophioglossum* of the type of *O. reticulatum* was common. A careful search finally brought to light a small number of prothallia (Figs. 30—31) which resembled closely those of *O. moluccanum*, and the young sporophyte is also of the same type. The material was too scanty to make a further study possible, but from the external appearance it is likely that its structural details would closely resemble those of *O. moluccanum*.

LANG (loc. cit.) discovered the prothallia of *O. pendulum* in the Barawa Forest reserve in Ceylon, and the writer visited the same locality. Although large masses of the older sporophyte were found, they grew high up on the branches of trees and it was difficult to remove the mass of humus in which they were growing, as it was excessively dry and fell to pieces. If any prothallia were present they must have been completely dried up. At any rate, careful search through such of the humus as could be secured yielded no results. In the botanical garden at Singapore a fine growth of the plant was found

attached to the stem of a species of *Phoenix*. There was no time for making an examination, but from his later studies in Java the writer is inclined to think that prothallia were probably present.

In the forest at Tjibodas, however, after considerable search, the prothallia were finally discovered in several places, and a large number of specimens was procured, so that a thorough study was possible. The result of this study is a confirmation of LANG's investigations, but it was possible to extend these observations in several respects, — notably, the spermatogenesis and the development of the embryo, the latter being a point which especially needed investigation. In all cases the prothallia discovered were found in the humus packed between the old leaf bases of *Asplenium Nidus*. LANG collected his material in the humus about *Polypodium quercifolium*. It is very evident that the prothallia are very long lived, as they were found deeply buried in the humus between the old leaf bases some thirty or forty centimeters below the living crown of leaves, and these old leaves must have been dead many years. Presumably the spores fall between the upper leaves of the *Asplenium* and sift down between them into the humus at their bases where the spores germinate. They are gradually buried deeper and deeper with the accumulating humus as the leaf bases are pushed further and further down by the development of the new leaves at the crown of the plant. The mass of humus in a large plant of *A. Nidus* must weigh at least 25 kilogrammes, and it was between the older leaf bases that most of the specimens were collected. The branches of the prothallia were often much flattened by the pressure of the leaf bases between which they were lying, but except for this, growth takes place in all directions. BRUCHMANN states that in *O. vulgatum* the prothallia are also very long lived, probably often living for ten years or more, and this is also the case in *Botrychium virginianum*. *Helminthostachys* on the other hand, as already stated, is probably annual like *O. moluccanum*.

In searching for the prothallia of *O. pendulum* one naturally

looked for small sporophytes which might be attached to the buried gametophyte, but the smallest leaves seen reached a length of 10 centimeters or more, and had not at all the aspect of belonging to germ plants. These in all cases were found to grow from a tuberous body attached to the buried roots. However, when the humus in which these were growing — which was packed tightly between the broad persistent leaf bases of the fern — was examined, in a number of cases the prothallia were found. In one instance several hundred were collected from one large plant of *Asplenium Nidus*. In no cases, however, was the leafy bud growing directly from the gametophyte. The prothallia closely resemble LANG's figures and descriptions, but are in many cases very much larger and more extensively branched than any of the specimens collected by him in Ceylon. In strong contrast to the prothallium of *O. moluccanum*, the gametophyte of *O. pendulum* is extensively branched. It often forms a somewhat stellate mass, but is usually very irregular in form (Figs. 34—42). The branches penetrate in all directions between the dense tangle of roots which the *Asplenium* sends into the humus between the persistent leaf bases, and on pulling back these leaf bases a mass of fine humus is held together by the mat of roots and can be removed intact. The prothallia are excessively brittle, and it is practically impossible to remove the large ones without a loss of some of the numerous branches. These break off and no doubt naturally serve to propagate the gametophyte, which apparently is capable of unlimited growth in this way. It is often impossible to say whether the smaller ones that are found loose in the humus are anything more than branches which have become spontaneously separated from the larger ones. A small number of living specimens were brought back to America in masses of the humus, kept moist in stoppered bottles, and these have grown and are in a perfectly normal and healthy condition at the present time.

The older parts of the gametophyte are dark brown in color, but the tips of the branches are white, as in *O. moluccanum*.

The branching is very irregular and old fragments kept moist often send out great numbers of adventitious buds. (Fig. 39) which probably in time develop into normal branches.

Figures 34—38 show a number of the commoner forms. Figure 34 represents the largest one met with. This is by no means complete, as a number of branches were unavoidable broken off in removing it from among the tangle of roots in which it was imbedded. This measures about 15 millimeters in diameter — more than twice the size of the largest specimen secured by LANG. It is also very much more extensively branched and considerably flattened by pressure. The surface of the older parts of the prothallia shows a slightly roughened appearance due to the numerous very short papillate hairs which occur abundantly upon it. They are never of the slender pointed form found in *O. moluccanum*. The empty antheridia are very conspicuous, and appear as light brown spots readily seen with the naked eye. (Figures 35—36). The branching is in some cases dichotomous, but lateral branches may arise at almost any point, and old fragments of the prothallia, as already indicated, often develop many adventitious buds. BRUCHMANN describes somewhat similar buds in *O. vulgatum*. It is seen that the form of prothallia is thus exceedingly variable. The rate of growth of the prothallia kept by the writer, as well as their position in the humus about the plant, indicate that they are very long lived, and as has already been indicated, the ready separation of branches which thus form new individuals practically makes the duration unlimited.

In the preparation of the material collected it was fixed partly with 1% chromic acid and partly with FLEMMING's weak solution. Both methods gave good results and no difficulty was experienced in making excellent preparations of the reproductive organs and embryo. The same double stain of gentian violet and safranine was employed as in the case of *O. moluccanum*.

The arrangement of the tissues in the prothallium of *O. Pendulum* is much the same as in *O. moluccanum*, but

all the parts are on a larger scale. The rhizoids (Fig. 48) are, as LANG showed, much shorter, but more numerous than in any other species. The endophyte is also much more conspicuous and was studied somewhat carefully. In the youngest parts of the prothallium it is absent, but in the older portions it is very apparent and conspicuous. Occasionally, fragments of the fungus were found on the outside of the prothallium, and evidently the same form as those observed infecting the very young prothallia which arise from the germinating spores. These hyphae appeared in some cases to have an occasional septum, and this was also the case in the mycorhiza which infects the young prothallium. In all of the mycelia within the prothallium septa appeared to be quite absent. An infection of the prothallium through the rhizoids was seen in a number of cases, and corresponds to the account given by LANG and BRUCHMANN for the species examined by them. An examination of the young cells before the invasion of the fungus (Fig. 55) shows a conspicuous nucleus and numerous starch grains which stain very strongly with gentian violet. The invading mycelium, whether from the outside of the prothallium or from adjacent cells, penetrates the cell wall and ramifies within the cell. Apparently the growth, as JEFFREY found in the endophyte of *Botrychium virginianum*, is entirely intracellular. The hyphae are noticeably thicker than those of the external mycorhiza.

In material treated with chromic acid the endophyte was perfectly fixed, and stained sharply with the double stain, the walls assuming a violet color and the numerous nuclei staining deep red with the safranine. In the younger hyphae, which are of varying size, the protoplasm is densely granular, but in the older ones the granular appearance disappears to a considerable extent, but the nuclei continue to stain strongly. JEFFREY has made a careful study of the endophyte in *Botrychium virginianum*, and except for its larger size, that found in *O. pendulum* (which has also been studied by LANG) agrees closely with his account. As in other cases observed, the

tungus is quite variable. Sometimes (Fig. 58) the filaments are nearly straight, running from cell to cell and branching sparingly. Sometimes (Fig. 56) a cell is completely filled with a dense tangle of hyphæ, while in other cases there are sack-like swellings of very irregular form (Fig. 57). Not infrequently quite regular, nearly globular, bodies are seen, recalling the young oögonia of the Peronosporeae (Fig. 59). They at first contain comparatively few nuclei scattered through the reticulately arranged cytoplasm. In the older ones the nuclei are very numerous and decidedly larger (Fig. 61). It looked in some cases as if this was a preparation for the formation of spores, but no certain evidence of the discharge of such spores could be seen, although in several instances there was an appearance noted which might point to this — masses of nuclei apparently free in the cell of the host. Structures resembling the "conidia" described by JEFFREY for *Botrychium* (*loc. cit.* p. 12) were seen and were probably the same thing. In most of the cells infested by the fungus was noted the peculiar aggregated appearance so frequently described (Fig. 56). Here it is clear that the irregular clumps are formed by the aggregation and breaking down of the starch granules found in the young cells. The nucleus of the host cell appears to be little affected by the growth of the fungus, and can usually be found quite unchanged even in those cells which are almost completely filled by the endophyte.

The endophyte, as in the other forms that have been studied, is quite absent from the apical region of the branches. In the old tissues of the gametophyte it is often present in great abundance. There is a more or less well marked zone inside the superficial tissue where the fungus is especially abundant (Figs. 45—46), while the central region is quite free from the fungus or only slightly infested. However, the limits of the infested zone are not very clearly marked, and any cell of the older tissue of the gametophyte may harbor the fungus.

THE APICAL GROWTH.

LANG found that the apical cell in the *O. pendulum* was a four-sided pyramid, and not tetrahedral, as in *O. vulgatum*; the writer's observations confirm this. In longitudinal section (Figs. 47—68) the apical cell appears triangular with a fairly regular segmentation, but there is also active division in the adjacent tissue and apparently the segmentation of the apical cell is not very rapid. Cross sections show the apical cell to be approximately four-sided (Fig. 67), but the sides are not always of equal length, and occasionally it is almost triangular in outline. Possibly it may be that in some cases, as in *O. vulgatum*, it is tetrahedral. There seems to be no absolute rule, however, as to the succession of divisions in the young segments. A more or less definite superficial layer arises from the first periclinal divisions, but anticlinals succeed rapidly.

THE SEXUAL ORGANS.

There is much difference in the time of the appearance of the sexual organs. Sometimes there are none at all near the apex, while in some instances the young sexual organs can be recognized in the second youngest series of segments (Fig. 68). The mother cells of the young archegonia and antheridia are much alike, and it is not easy to distinguish them apart in their earliest phases. The mother cell is cut out by a series of vertical intersecting walls in the outer cell of the young segment. While in a general way the young reproductive organs arise in acropetal succession there may also develop later intercalary ones. The number is often very great, but sometimes they are formed rather sparingly; although both archegonia and antheridia are usually mingled somewhat indiscriminately, it is not uncommon for one or the other to predominate and some branches may be almost exclusively devoted to the formation of antheridia. The latter are very large, — probably larger than in any other Pteridophyte, and are easily visible to the naked eye.

THE ANTERIDIUM.

The antheridium of *Ophioglossum* has been figured by METTENIUS, BRUCHMANN and LANG. It closely resembles that of the euphorangiaceous ferns, and also is much like that of *Equisetum* and *Lycopodium*. As in all of these, it is sunk deeply in the tissue of the prothallium, only the opercular cell and its immediate neighbors being free. While very young it lies flush with the neighboring cells of the prothallium, but later may become more or less elevated above the surface forming a low prominence which in slender prothallia like those of *O. moluccanum* may give an irregular outline to the branch which bears them (Fig. 43). In *O. pendulum* this is less marked, but in this species also there may be a decided projection of the ripe antheridium. The first division in both archegonium and antheridium is periclinal and separates the primary cover cell from the inner cell which in the antheridium, by further division, gives rise to the spermatocytes. All the species appear to agree closely in the development of the antheridium. There is more or less variation in the form of the mother cell which is sometimes comparatively broad and shallow (Figs. 62—70), sometimes deep and narrow (Fig. 68). In the latter case the primary cover cell is deeper relatively than in the former. Of the two primary cells the inner one is larger and has a correspondingly large nucleus, but otherwise there is little difference between them. Very soon, however, the protoplasm of the inner cells becomes more granular.

The first division in the inner cell is not always the same. BRUCHMANN does not state what its position is in *O. vulgatum*, and my material of *O. moluccanum* was too scanty to determine whether the vertical position shown in Figure 63 is constant or not. LANG states that he found this to be regularly the case in *O. pendulum*, and the writer has frequently found this to be true in that species, but not uncommonly the first wall in the inner cell of the antheridium may be transverse (Fig. 68). The second walls intersect the first at right angles, and there

are always four nearly equal inner cells resulting (Fig. 72). The third set of walls is vertical, and the next in some cases at least (Fig. 73) is in the same direction. This is not true, however, of the deeper and narrower type of antheridium (Fig. 68). Further divisions continue until the number of spermatocytes is very large. The fully developed mass of spermatocytes is plainly visible to the naked eye, and in *O. pendulum* may reach a diameter of more than 325μ . More than 250 cells can be counted in a single section of a large antheridium, and this would mean that there are several thousand in the whole antheridium, — probably more than in any other Pteridophyte. In *O. moluccanum* (Figs. 64—65) the number is much smaller. The antheridium of *O. vulgatum* appears to be intermediate in size between that of *O. moluccanum* and *O. pendulum*. The nucleoli which are conspicuous in the younger cells (Figs. 63—72) become less evident in the older ones. According to METTENIUS (loc. cit. Figs. 18, 19) the outer wall of the antheridium is composed of two layers of cells, but LANG and BRUCHMANN both found that the central part of this outer wall is but one cell in thickness. The cover really is composed only in part of the cells derived from the original cover cell, as the mass of spermatocytes extends laterally far beyond the limits of the cover cell, this being especially the case where the mother cell is deep and narrow.

The first wall to be formed in the cover cell is nearly median and vertical (Fig. 72) and this is followed by a second wall which intersects it, as well as one of the lateral walls of the primary cover cell, so as to include a nearly triangular cell (Fig. 76). In the latter there are formed later, as both BRUCHMANN and LANG showed, a varying number of segments arranged spirally in the fashion of the segments of a three-sided apical cell (Fig. 78). The same thing occurs in Lycopodium (TREUB-Études sur les Lycopodiacées, II, Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. V, pl. XX, Fig. 6). The Marattiaceae and Equisetum (CAMPBELL, loc. cit., 1st edit. Fig. 221). The last formed triangular cell is the opercular

cell (Fig. 78o). From the prothallial tissue which adjoins the sperm cells are cut off flattened cells (Fig. 64m) which invest the sperm cells with a more or less definite layer of "mantle cells". The limits of the original cover cell are usually plainly visible in both longitudinal and surface sections (Figs. 77—78).

The material of *O. moluccanum* was not abundant enough to make a study of the living spermatozoids possible, and in *O. pendulum*, although repeated efforts were made to secure the opening of the antheridium and the discharge of the spermatozoids, they were all unsuccessful, and just what the conditions are that are necessary for this must remain for the present unsettled. Apparently the development of the antheridium is excessively slow, and this perhaps accounts for the fact that none of the specimens selected for experiment seemed to have the stages ready for dehiscence. There is no reason to suppose that the method of dehiscence differs materially from that described by BRUCHMANN for *O. vulgatum* (loc. cit. p. 238). As in the latter species the opening is effected by the destruction of the triangular cell, which often, before opening, shows a discolored appearance — especially conspicuous in material fixed with the Flemming solution. The empty antheridium, in longitudinal section, shows the destroyed opercular cell very plainly, and the strongly projecting "mantle cells" surrounding the empty cavity. In no cases seen by the writer was the chambered appearance, due to the persistence of some of the primary cell walls such as is sometimes found in *Botrychium*, observed. (See MOSSES & FERNS, 2d edit., Fig. 128).

While the writer was unsuccessful in obtaining free spermatozoids, it was possible nevertheless to make a very satisfactory study of the spermatogenesis, for which *Ophioglossum* is especially suited, owing to the very large size of the spermatozoids. The spermatozoids of *O. pendulum* are probably the largest known among the Pteridophytes. *O. moluccanum* proved especially good for the purpose, but the small number of antheridia available made it impossible to secure all the stages.

This material was fixed with 1% chromic acid and stained with gentian violet and aniline safranine. The coloring thus obtained was beautifully clear, and the blepharoplast stained with extraordinary sharpness. The spermatozoids of *O. pendulum* are even larger than those of *O. moluccanum*, and a very satisfactory series of these was prepared, which has made it possible to study practically all of the stages of development. In the study of the spermatozoids in *O. pendulum* the material was fixed with weak FLEMMING's solution and also 1% chromic acid. Both of these reagents fixed the material satisfactorily. The nucleus was rather better stained in the chromic acid preparations, as there was a tendency to over-stain in the other material, but the blepharoplast and cilia were much clearer in the material fixed with the FLEMMING solution. In all cases the same double stain was employed.

If the sperm cells are examined previous to the final division to form the spermatocytes (Figs. 79, 84) the nucleus will usually show a small but distinct nucleolus and a dense reticulum. The whole stains strongly with safranine. The cytoplasm is fairly dense, with granules of various kinds in it. In the material fixed with FLEMMING's solution there are often small black specks, perhaps fatty bodies, which sometimes interfere somewhat with the study of the cytoplasm. In well stained sections the blepharoplasts may be seen as two small rounded bodies (b) lying near the nucleus. Several cases of the final nuclear divisions were met with, but all of these were in material fixed with chromic acid, and the blepharoplasts were not very well differentiated (Fig. 85). The nuclear spindle is very distinct, and the nuclear segments extraordinarily numerous. Indeed, it was quite impossible to determine their number, but the figures (85, 86) will show the very large nuclear plate. The latter was often sectioned transversely so that the whole number of segments could be seen (Fig. 86). The number of chromosomes is evidently much greater than in the nuclei of the younger antheridial cells. (Compare for example Figs. 73, 85). In the young spermatocyte (Fig. 87) the nucleus shows a

more or less conspicuous reticulum, but the nucleolus has apparently disappeared, as it usually does at this stage in other forms that have been studied. The further development of the spermatozoid corresponds very closely with that of *Equisetum* (see CAMPBELL — MOSSES & FERNS, 2d edit., p. 448 — BELAJEFF. Über die Ciliengesellen in den Spermatogenen Zellen. Ber. der deutsch. bot. Gesells., XVI: 140, 1898). One of the blepharoplasts in the primary spermatocyte goes with each daughter cell (the definitive spermatocyte) and can be seen as a distinct rounded body near the nucleus (Fig. 87a). In some cases what appears to be the blepharoplast lies in a depression at the periphery of the nucleus and looks very much like a nucleolus.

Before the nucleus undergoes any marked change the blepharoplast begins to elongate (Figs. 80—88) and assumes the form of a pointed, slender, strongly stained body lying close to the nucleus. This is really somewhat ribbon-shaped, and more pointed at one end than the other. It is usually somewhat curved even in its earliest stages, and the transverse section (Fig. 80b) appears crescent shaped. The nucleus next elongates slightly and the reticulate structure becomes very conspicuous (Figs. 90—91) with large strongly stained granules which are probably composed of several more or less coherent chromosomes, as the number of these is very much less than the chromosomes in the nuclear plate of the dividing nucleus of the primary spermatocyte. The blepharoplast continues to grow, and at this stage (Figs. 91—92) is already strongly curved, and in favorable cases the young cilia can be detected — but none of the writer's preparations showed this nearly so plainly as BALAJEFF's figures for *Equisetum* and *Gymnogramme*. There is no doubt, however, that the cilia arise in much the same way as he describes for those forms. The nucleus next becomes indented on one side and assumes a crescent shape, which elongates, becoming also more or less flattened. One end becomes narrower and sharply pointed, the other remaining thicker and rounded. The thick reticulum stains now with great intensity, and shows a tendency to coalesce, which in

the final stage, results in an almost homogeneous, deeply staining mass, composed apparently of the closely coalescent chromosomes. In successful preparations the nucleus stains at this stage a clear carmine red, in strong contrast to the bright violet of the blepharoplast. With the coalescence of the chromosomes the volume of the nucleus is noticeably decreased (Fig. 93).

The blepharoplast forms a spirally coiled narrow band from which the cilia can be seen to grow, following its curve, but the blepharoplast is not in close contrast with the nucleus and in transverse sections is sometimes seen quite free from it (Figs. 83, 92). The spermatocytes and the nuclei are rather smaller in *O. moluccanum* than in *O. pendulum*. In the older stages of the spermatozoid, the nucleus in the former species is decidedly more elongated and more sharply pointed at both ends (Figs. 81, 82). In this respect it more nearly resembles the spermatozoids of the true ferns, while in the larger, comparatively short nucleus, as well as in some other respects the spermatozoid of *O. pendulum* is strikingly like that of *Equisetum*. The number of cilia is large, but the exact number could not be determined.

Surrounding the spermatozoid and included in its coils is a considerable amount of cytoplasm, which presumably forms the central vesicle as well as the anterior coils of the free spermatozoid. It was not possible to obtain any living spermatozoids, but in a number of sections of the opened antheridium some were found in which the spermatozoids had been retained. While these were usually more or less distorted, still some were very well fixed and gave a fair idea of the structure of the free spermatozoid (Figs. 95—96). The cilia were very imperfectly preserved, in most cases, but in some of these they were plainly seen (Fig. 96). There is one very thick posterior coil mainly composed of the very large nucleus, which is much larger than that of the sperm cell shortly before it is discharged from the antheridium. The nucleus has the form of a slightly coiled thick band, tapering somewhat at both ends, but more markedly so in front. Beyond this extends a second coil

apparently composed mainly of cytoplasm, but the exact origin of this is not quite clear. This second coil extends into a third much smaller one which, so far as could be made out, seems to be a flattened band along whose upper edge the blepharoplast is closely applied (Figs. 95—96). The resemblance of the spermatozoid to that of *Equisetum* is very striking, but the nucleus is even more shortened than in the latter. In size the spermatozoid of *O. pendulum* is probably superior to that of any other Pteridophyte. The cytoplasmic envelope and vesicle are not very clearly separated, and probably are similar to those of *O. vulgatum* or of *Equisetum*. In some cases seen (Fig. 96) this protoplasmic envelope completely surrounds the lower part of the spermatozoid and recalls somewhat the peculiar spermatozoid of the Cycads. Owing to their large size the spermatozoids were often sectioned, and in many sections the blepharoplast was seen free from the body of the spermatozoid, and the attachment of the cilia was very evident.

METTENIUS figures the free spermatozoids of *O. pedunculosum*, but his figures are certainly not accurate. BRUCHMANN, who has figured those of *O. vulgatum*, found that they resembled the spermatozoids of the true ferns, but were more massive, and the vesicle which envelopes the posterior coils adheres more closely to the spermatozoid than is usual in ferns. He did not, however, trace the spermatogenesis. LANG was unable to obtain the spermatozoids of *O. pendulum*, and gives no information as to their structure.

JEFFREY figures the spermatozoids of *Botrychium virginianum*, and BRUCHMANN those of *B. Lunaria*. Certain stages of the development were described by JEFFREY, but he did not see the blepharoplast nor did he study the origin of the cilia. In both species of *Botrychium* the spermatozoids are decidedly smaller than those of any of the species of *Ophioglossum* so far as could be judged from the free spermatozoids of *O. pendulum* found inside the open antheridium (Figs. 95—96); these closely resemble those of *O. vulgatum*, as figured by BRUCHMANN, but are decidedly larger.

THE ARCHEGONIUM.

Only a very small number of the young archegonia were found in *O. moluccanum*, and so no complete study of its development was possible; but as the adult archegonium of this species does not appear to differ materially from that of *O. pendulum* it is probable that its development is the same as in the latter. The account given here is based almost entirely upon a study of *O. pendulum* of which a very complete series of archegonia was secured. LANG figures accurately several stages of the archegonium of this species, and BRUCHMANN gives a series of figures illustrating the development of the archegonium in *O. vulgatum*. The latter writer failed to see the two nuclei of the neck canal cell which LANG correctly figures for *O. pendulum*. These two nuclei are invariably present in both *O. pendulum* and *O. moluccanum*, and they presumably also occur in *O. vulgatum* as they are constantly present in *Botrychium virginianum* and in all of the true ferns that have been accurately examined, as well as in *Equisetum*. Neither LANG nor BRUCHMANN saw the ventral canal cell, which is exceedingly difficult of demonstration. JEFFREY, however, describes this in *B. virginianum*, and it probably is always present.

As in the case of the antheridium, the youngest archegonia may be found near the apex of the branch (Fig. 97), but may also arise at a considerable distance back of it. In general, like the antheridia, they arise in acropetal succession.

The earliest stages closely resemble the corresponding ones of the antheridium, and like the antheridium, the mother cell is sometimes broad, sometimes narrow and deep, (Figs. 98, 99) and the cover cell is correspondingly shallow or deep. Shortly after the primary cover cell is formed the inner cell divides into a central and a basal cell, as in the typical ferns. The central cell as usual gives rise to the egg-cell and the canal cells.

The next division is in the cover cell, which divides by a vertical wall (Fig. 101) and almost immediately there is a

second division resulting in the four primary neck cells, which in cross section present the usual quadrant arrangement (Fig. 97). The middle cell next divides by a transverse wall into the primary neck canal cell and the central cell (Fig. 103) from which, subsequently a small ventral canal cell is cut off. The canal cell pushes up between the four primary neck cells, which presently divide by nearly horizontal walls (Fig. 104), so that there are two tiers of neck cells. One or both of these divide again, and each row of neck cells consists of three or four (Figs. 105—108). Rarely there may be five cells in one or more of the rows.

The neck canal cell is very conspicuous, its base being broad and the upper part narrower and extended to the uppermost neck cells. The large and conspicuous nucleus soon divides into two, but as a rule there is no division wall formed. In one case, however, (Fig. 107) there were two distinct neck canal cells. Sometimes both of the nuclei remain in the broad basal part of the cell, and sometimes one is at the base and one nearer the apex. This arrangement seems to depend upon the direction in which the nuclear division takes place.

The basal cell divides by a vertical wall at about the same time that the primary canal cell is cut off from the central cell. The basal cell subsequently undergoes further divisions, but its limits are readily distinguishable up to the time that the archegonium is mature (Figs. 106, 109).

In its earlier stages the archegonium of *O. pendulum* bears a striking resemblance to that of the Marattiaceae, which the mature archegonium, more closely resembles than it does that of *Botrychium*. Compared with *O. vulgatum*, the neck is decidedly shorter, and this difference is still more marked when compared with *Botrychium*, especially *Botrychium virginianum*. Even when mature, the neck projects but little above the surface of the prothallium, although there is an elongation of the cells at the time of dehiscence (Figs. 108, 109).

The ventral canal cell is extremely difficult to demonstrate, and one might be inclined to doubt whether it is formed at all, in some cases, were it not that it is always present in

all other Archegoniates that have been critically examined. It is more likely that its absence in most of the archegonia is due to the fact that it is formed very late, and is extremely inconspicuous. The same apparent absence of a ventral canal cell in the Cycads and some Conifers has been shown, on more critical study of the material, to be due to the small size of the ventral nucleus and its very evanescent character. In one case (Fig. 110) there seemed no doubt about the presence of this cell, and in nearly all the archegonia examined just before they opened there was present a vesicular body above the egg, and this was probably the ventral canal cell much distended with fluid preparatory to the opening of the archegonium. A small nucleus, or what looked like one, could be seen in a few cases, but it must be said that its nuclear nature was not above suspicion (Figs. 108, 111).

Just before the archegonium is ready to open, the egg-cell, which, up to this time, is compressed above by the basal wall of the neck canal cell, becomes rounded and pushes up the base of the causal cell, which becomes convex upward. It is about this period that the ventral canal cell is cut off. It appears (Fig. 110) as a very narrow cell in which the nucleus can be only imperfectly made out, as it seems to be extremely compressed and is very much smaller than the nucleus of the egg. Unfortunately no cases were found showing the mitosis in the central cell, but there seemed no reason to doubt that this narrow cell is really the ventral canal cell. Very soon this cell becomes much enlarged, and appears almost transparent, owing to its scanty contents (Fig. 108).

The neck canal cell does not show the complete disorganisation which is common, but retains its form up to time the archegonium opens. With the opening of the neck there is some elongation of the outer neck cells, but there is decidedly less projection about the surface of the prothallium than is the case in *O. vulgatum*. The nucleus of the egg-cell is large, but it does not always stain readily except for the nucleoli, and it may be that the same resistance to stains is the

reason why the sister nucleus in the ventral canal-cell is so difficult to see.

In three instances spermatozoids were seen in the neck and venter of the open archegonium, and twice a spermatozoid was seen in the nucleus of the egg, but there were no other stages obtained, so that the details of the nuclear fusion could not be followed. It probably, however, is much the same as that described by Shaw for *Onoclea*. (*The Fertilization of Onoclea*, Ann. of Bot., XII: 261—285, 1898). In the mature egg-cell the nuclear reticulum is often decidedly contracted, but whether this is normal or the result of reagents can not be said.

THE EMBRYO.

A special effort was made to obtain embryos, as both LANG and BRUCHMANN were unable to procure the earlier stages of the development of the embryo. Indeed, LANG figures but a single somewhat advanced stage in *O. pendulum*. BRUCHMANN succeeded in obtaining two-celled stages, and a single more advanced embryo of *O. vulgatum*, and he also describes and figures several stages of the young sporophyte. METTENIUS's figures of the embryo of *O. pedunculosum* are not satisfactory, but he shows correctly sections of the young sporophyte after it has broken through the prothallium.

In *O. moluccanum* where most of the prothallia develop sporophytes, the small number of young prothallia that was available made it impossible to obtain a series of young embryos. A single one of two cells (Fig. 116) and one older embryo were all that could be found. The young sporophytes, however, were found in a sufficiently early stage of development to make clear some very important points bearing on the structure of the young sporophyte. In this species the further growth of the gametophyte is stopped by the development of the sporophyte, and only rarely is more than one sporophyte formed.

In *O. pendulum* a fairly complete series of embryos was obtained, and the development was followed quite satisfactorily.

From a study of these two species it is evident that the history of the young sporophyte is very different from that of any other Pteridophyte, and in both species the definitive sporophyte always arises secondarily as a bud upon the root in the same way that there are so commonly formed adventitious buds upon the roots of the adult sporophyte. BRUCHMANN notes in *O. vulgatum* the very precocious development of the primary root and the late appearance of the stem apex and first leaf; but in this species the shoot apex seems to be derived directly from the epibasal half of the embryo, as it is in most Pteridophytes.

The youngest embryo found by the writer in *O. moluccanum* (Fig. 116) had two cells. In this the basal wall was nearly transverse, as it usually is in the eusporangiate ferns.

In *O. pendulum* where the development of the embryo seems to offer no check to the further growth of the prothallium, the position of the archegonium is very various, and it is impossible to see from the section what the position was in the living state, as the branches of the gametophyte extend in all directions and archegonia may be formed at any point upon their surface. To judge from the youngest stages of the embryo that were met with (Figs. 118, 119) the basal wall in this species is not necessarily transverse to the axis of the archegonium. In both of these cases it was oblique, but more nearly longitudinal than transverse. It is very likely, however, that it may be horizontal, or approximately so. In the four-celled embryo shown in Fig. 118, the quadrant walls were at right angles to each other, and this was also the case in the five-celled embryo shown in Fig. 119.

Somewhat older embryos (Figs. 117, 120) show that there is a pretty regular octant formation, and BRUCHMANN states that this is also the case in *O. vulgatum*. BRUCHMANN and JEFFREY found a similar state of things in *Botrychium*.

While in all typical ferns and in *Botrychium* all of the organs of the young plant can be traced to certain regions of the young embryo, in *O. pendulum* only a single one of the

definitive organs so arises, the root, and this becomes differentiated at a very early period. One of the octants next the archegonium (Fig. 117) becomes at once the apical cell of the young root. This cell is very soon recognizable by its size and shape, and quickly begins its regular segmentation. The primary cap-cell is soon cut off (Fig. 120) and from this time on the young root is very conspicuous. Figures 121—123 show three transverse sections of an embryo about the same age as that shown in Figure 120. The octant divisions are very clearly marked here, and in section *c*, which is the uppermost of the three, the large triangular apical cell of the primary root is very evident.

Two types of the older embryo were seen. One of these is nearly globular in form (Figs. 124—125) the other elongated (Figs. 126, 129). The former looks as if it originated from an embryo in which the basal wall was transverse to the axis of the archegonium; in the other it was probably more or less vertical. It is probable that in the former instance the root initial is one of the epibasal octants while the whole of the hypobasal portion forms the large foot. In the second type it is difficult to say which half should be considered epibasal, and which hypobasal, but as in the other case one-half may be considered to be root, the other half foot, the growth of both being nearly in a plane at right angles to that of the archegonium axis. Figure 125 is a nearly median section of an embryo of the first type, and it is not unlike JEFFREY'S Figure 48 of the embryo of *Botrychium virginianum*. The whole lower portion, (hypobasal half), forms the very conspicuous foot, while from the epibasal region the root is developing and already the rudiment of the second root (r^2) is visible. Whether the latter arises directly from the primary root or whether it may arise independently from the second epibasal quadrant is not quite certain. At this stage the central vascular bundle of the primary root is clearly evident, but no tracheary tissue is yet visible. The cells of the epibasal part of the embryo are evidently much more active, having abundant protoplasm and

conspicuous nuclei. The cells of the foot are larger and much more transparent.

The second type of embryo (Figs. 126, 129) resembles closely a certain stage of the embryo of *O. vulgatum* (BRUCHMANN, Fig. 58) where, as BRUCHMANN says, the embryo is "all root". He considers that the root and foot are both of hypobasal origin, but he bases this rather on a comparison with the true ferns than upon actual study of embryos, as he was unable to obtain embryos sufficiently young to demonstrate this, and all trace of the original divisions disappears before any sign of the stem and leaf is evident. It may be well questioned whether, as in *Botrychium* and *O. pendulum* the foot does not take up the whole hypobasal region. It is not impossible that the position of the basal wall may also vary in *O. vulgatum*. From a comparison with the embryo of *O. pendulum* the writer is inclined to assign more of the embryo of *O. vulgatum* to the foot region than is done by BRUCHMANN.

In *O. vulgatum*, however, there is finally a differentiation of the stem apex from the epibasal region, as in *Botrychium* and the true ferns, while, as we shall see, in *O. pendulum* the embryo develops simply the primary root, from which (or possibly independently, from the sister quadrant) the second root is developed, and there is no trace either of stem or leaf. These first appear upon a bud which develops endogenously from the older root.

While in *O. moluccanum* the prothallium probably only lives for a single season and the formation of the sporophyte stops its further development, in *O. pendulum*, where embryos are much less frequently found, the large gametophyte continues its growth apparently unchecked by the development of the attached sporophyte, which retains its connection for a very long time, as in *O. vulgatum* and *Botrychium virginianum*.

The embryo reaches a very large size before it breaks through the prothallium. The primary root then pushes through, as a conical point (Fig. 40). The second root remains short for a time. There seems to be a good deal of difference as to the

period of the appearance of the latter. In the globular type of embryo the rudiment of the second root is very early apparent (Fig. 125) and it looks as if it were formed quite independently of the primary root. In some cases (Fig. 41) the primary root may attain a length of several centimeters, and may even begin to form secondary roots before the second root emerges. In other cases (Fig. 42) the two roots grow in opposite directions and seem to be equally massive.

In searching for young germ plants, no very small ones were seen — the smallest leaves being some 20 centimeters or more in length, and these were invariably connected with a root bud and in no cases with the prothallium directly. Not realizing that these were the young sporophytes growing as buds upon the root of the embryo, no effort was made at the time to trace their connection with the latter, and unfortunately it therefore cannot be stated just when they make their appearance. The primary root, although attaining a length of 10 centimeters or more, in no cases showed any signs of the leaf-bearing bud in any specimens that were collected. Rootlets were observed in some instances (Fig. 41) and it is not impossible that there may be an extensive development of a root-system before the first leafy bud is formed. This is quite in harmony with the large development of the roots in *O. vulgatum*, where BRUCHMANN believes that it may be eight or ten years before the first foliage leaf appears above the ground. In *O. vulgatum*, however, this leaf arises from the original stem apex derived directly from the embryo and not from an adventitious bud.

The terrestrial species of *Ophioglossum* collected at Buitenzorg (and this was also the case with the one collected at Hakgala) differ very much from *O. pendulum* in the character of the young sporophyte, but as already has been stated, the early stages of the embryo could not be followed. The type of the sporophyte is closely like that of *O. pedunculosum* described by METTENIUS, and so close is the resemblance that it would seem to confirm the close relationship of this species and pos-

sibly its identity with some of the forms associated under the name *O. moluccanum*, by RACIBORSKI. There was, however, no way of certainly identifying the young plants, as all the species grow together so that it is by no means certain that all the embryos or young sporophytes described, really belong to the same species. However, they all agree very closely, and it is doubtful whether there is any great difference among them.

O. moluccanum and the forms associated with it differ strikingly from both *O. vulgatum* and *O. pendulum*. As METTENIUS correctly showed in *O. pedunculosum*, the first organ to be developed is a leaf (cotyledon) which soon pierces the earth and appears as a green foliage leaf above its surface. This primary leaf is continued directly into the primary root, (Fig. 132) but no stem apex is developed nor is any sheath formed about the leaf base in the young sporophyte, which consists simply of leaf and root. The latter often penetrates for some distance into the prothallial tissue before it emerges so that the central portion of the young sporophyte is surrounded by a sheath formed by the prothallial tissue (Fig. 135). A longitudinal section of the sporophyte (Fig. 135) shows that the tissues of the leaf are continued directly into those of the primary root. A single axial vascular bundle traverses the whole of the young sporophyte without interruption, and there is no evident boundary between the tissues of the leaf base and those of the root. The central region of the embryo is somewhat broader and its outer cells slightly enlarged, but no clearly marked foot can at this time be recognized. The strictly bipolar character of the young sporophyte and the way in which it perforates the gametophyte resemble most nearly corresponding stages of *Equisetum* and the *Marattiaceae*. LYON's recent note on *Botrychium obliquum* is interesting in this connection, as there is a similar bipolar arrangement of leaf and root in that species. The sporophyte in the latter also perforates the prothallium much as is the case in the *Marattiaceae*, and there is no clear development of a foot. LYON, however, states that in this species there is a suspensor, and figures this in the young sporophyte. If

this should prove to be a constant character of *B. obliquum*, it would be a very great departure from the condition found in all other members of the family. As METTENIUS correctly pointed out, the definitive sporophyte arises as an adventitious bud from the primary root, either close to the leaf base, or more commonly at some distance from it (Fig. 145). In one case observed by the writer two independent sporophytes were found growing from the same prothallium, (Fig. 28) but this is unusual, and most of the cases where two sporophytes appear to be present one of these can be shown to be the secondary sporophyte attached to the primary root of the first formed one.

While in *O. vulgatum* the sporophyte vegetates under ground for several years, in *O. moluccanum* there is every reason to believe that there is only a brief interval between the first formation of the leaf and its appearance above ground. The small size and the character of the gametophyte, as well as the rapid germination of the spores and the rapid growth natural to a tropical climate, indicate that the gametophyte is annual, and that it dies as soon as the young sporophyte is established.

In one case the rudiment of the bud was found close to the apex of the primary root (Fig. 137*k*), but usually it is found at an intermediate point, but well removed from the base. In the younger stages met with, the bud was already multicellular, its cells distinguished from those of surrounding tissues, by staining more strongly and showing evidences of active growth. At a very early period (Fig. 147) the stem apex is indicated by the presence of a small group of large cells, one of which is probably the single apical cell; but in no cases observed did this show the tetrahedral form which has been found in other species of *Ophioglossum*. This cell, in longitudinal section, is somewhat wedge-shaped, broadly truncate at the base instead of pointed, as in other species of *Ophioglossum* that have been studied. BRUCHMANN does not specifically state that the apical cell of the stem in *O. vulgatum* is tetrahedral,

but his figures indicate this, and in the adult sporophyte of *O. pendulum* the writer has described and figured such a cell (MOSES AND FERNS, 2d edit., Fig. 134).

The shoot apex lies in a narrow depression between the base of the leaf and a narrow ridge which extends around it on the side opposite the leaf base. This latter structure is the beginning of the conical sheath characteristic of the shoot apex of the older sporophyte. In the only transverse section of the young shoot apex that was obtained the apical cell was triangular, as in the other species that have been examined (Fig. 148.e).

The leaf forms a conical body with a definite apical cell of tetrahedral form. The apex of the first leaf and stem of the bud are formed quite independently of each other, and in the older stages, when the young vascular bundles belonging to each are developed, they very often are entirely distinct, connecting with the vascular bundle of the root from which the bud arises at points some distance apart (Fig. 149). Indeed this is sometimes so marked that there is an appearance of two distinct buds side by side, one of which forms the leaf and the other the stem rudiment.

The leaf rapidly elongates and soon breaks through the overlying root tissues (Fig. 145). A longitudinal section of a bud at this period shows the stem apex at the bottom of a cup-shaped depression, with the apical cell conspicuous, as well as its youngest segments. The beginning of the vascular strands of leaf and stem can be seen starting from tracheids which are now visible in the vascular cylinder of the root from which the bud is developed.

The first root of the bud itself does not appear until a later period, and it is formed within the stem rudiment. Possibly as in other cases, the apical cell of the root is derived from an endodermal cell of the stem bundle. In the earliest stage that was encountered, however, the root was already established, and its exact origin could not be determined. There is soon evident a central strand connecting with the young vascular

cylinder of the stem. By this time also the central vascular strand of the leaf is clearly evident, and the apical cell of the leaf is readily made out. It is, however, not until a much later stage that the tracheary tissue is formed.

The root of the young bud does not emerge until the leaf is nearly complete. From this time on the further growth is due to the activity of the stem apex, from which the new leaves and roots are presumably developed in the same way as in the other species that have been studied. How long it is before fertile leaves are developed was not ascertained, but in the rapidly growing species of a tropical climate it is likely that this takes place before long. The occurrence of very small fertile individuals (Fig. 154) points to this.

ANATOMY OF THE YOUNG SPOROPHYTE.

In *O. pendulum* the young primary root soon breaks through the prothallium and rapidly elongates, but owing to its brittleness, it is easily broken off, and it is impossible to state here just how far it develops before the bud is formed upon it. The development of the second root varies much. The first root sometimes reaches a length of three or four centimeters before the second root can be seen at all. The growth of roots is in all respects similar to that of the later ones. There is a large tetrahedral apical cell whose divisions are quite regular, and there is soon visible the axial vascular bundle which extends for some distance into the foot, where it ends blindly. The vascular bundle of the second root joins the first at the junction of bundle of the latter with that of the foot (Fig. 127).

The first tracheary tissue appears at the point of junction — short, somewhat irregular pointed tracheids with reticulate thickenings. From this point the development of the tracheary tissue proceeds toward the apex of the roots. As in the later roots, the bundle is diarch, as is plainly seen from cross sections (Fig. 144). The endodermis is very clearly defined, and the characteristic radial markings are extraordinarily clear, especially in sections treated with a double stain of safranine and gentian

violet. The tracheary tissue is also beautifully differentiated by this stain. The bundle is slightly elliptical in form, and the protoxylem elements appear at the foci of the elliptical section. The first appearance of the tracheary tissue is at some distance back of the apex, and the development appears to go on rather slowly. In the oldest part of the roots examined, the two xylem masses were unequal in size, the largest showing about half a dozen tracheids in cross section, the other, two or three. Whether the two protoxylems are ultimately joined by intermediate tracheal tissue so as to form a continuous plate, as in the roots of the adult plant, cannot now be stated, but in no cases examined was this the case, and it is probable that in the primary root the two xylem masses remain permanently separated. The cells of the foot, as usual, are more or less papillate where they are in contact with the tissue of the gametophyte. They early become infected with the endophyte, which probably makes its entrance from the prothallial tissue, and not from the outside. This point, however, is not perfectly clear. The infected area follows the growth of the young root, but leaves the apical tissues free.

In *O. moluccanum* the leaf is the first part of the young sporophyte to develop. In the one large embryo obtained the leaf formed a conical body, merging into a nearly globular basal portion, partly foot, partly the beginning of the root, whose apical cell was already manifest. The leaf shows a definite apical cell, triangular in section, and exhibiting regular segmentation. The inner cells of the segments form the axial strand of tissue which is continued through the embryo into the root. The limits of the two primary organs are quite indistinguishable. The central region which remains surrounded by the prothallial tissue is somewhat larger in diameter and the whole of this functions as a foot, although it is composed in part of tissue belonging to the root and leaf. The conical young leaf elongates rapidly after it has ruptured the calyptra, and its apex begins to widen out, but still shows a single apical cell (Fig. 131). In

the case figured, the vascular cylinder (plerome) becomes widened abruptly a short distance below the apex, probably primarily due to the rapid widening of the young lamina of the leaf in which the reticulately arranged vascular bundles are soon clearly differentiated.

The fully developed cotyledon in what may be considered the typical form of *O. moluccanum* (Fig. 133) is more or less lanceolate in outline. There is a central vein from which veins branch on either side, connecting with the central vein by anastomosing branches so as to enclose elongated meshes. In the form with broader leaves, (Fig. 32) probably another species, the mid-vein is more obscure and the areoles are broader and more numerous.

As already indicated, the vascular strand of the young sporophyte is continuous, and sections at different points show essentially the same structure. The petiole of the cotyledon (Fig. 142) which is traversed by two large lacunae shows the axial bundle to be markedly collateral in structure. The xylem consists of a group of about half a dozen tracheids at the inner limit of the bundle whose endodermis is not clearly visible. As the section of the bundle is made in the mid-region of the sporophyte (Fig. 141) the only difference noted is a slightly greater development of the tracheary tissue. The section of the root presents almost exactly the same appearance as that of the leaf. Whether we should call the root-bundle monarch or collateral is merely a question of terms. In the mid-region the endodermis can be clearly made out, and it is seen that the xylem is separated from it by a single layer of pericambium cells.

If the gametophyte of *Ophioglossum* is compared with that of the other genera of the family it is found to be most like that of *Helminthostachys*, with which it agrees in its radial structure, while the gametophyte of *Botrychium* is dorsi-ventral. The marked radial character of the prothallium of all the species of *Ophioglossum* is noteworthy, and it is probably to be attributed to the absence of light, although this does not seem to apply to *Botrychium*, which

in the absence of light develops a dorsi-ventral prothallium. Some recent experiments of PEIRCE (Studies of Irritability in Plants, Ann. of Bot., LXXX : 449, 1906) upon Anthoceros and certain liverworts may be interesting in this connection. While in *Fimbriaria californica* and the prothallium of *Gymnogramme triangularis* equal exposure to light on a klinostat could not destroy the tendency to bilateral development, in Anthoceros it was quite annihilated by this equal illumination. BRUCHMANN states that the prothallium of *O. rulyatum* will develop chlorophyll under the influence of light, but will not become flattened. The writer has kept prothallia of *O. pendulum* exposed to the light for more than two months without any evidence of chlorophyll being developed, nor is there any change in the form, although the growth continues slowly, and apparently in a perfectly healthy way.

Assuming that *O. moluccanum* would behave much as *O. pedunculosum*, which it otherwise so closely resembles, we may assume that it represents the most primitive of the three types — *O. moluccanum*, *O. rulyatum* and *O. pendulum*. The occasional slight development of chlorophyll in the germinating spores and the power to develop chlorophyll later under exposure to light point to this type being nearest the green gametophyte from which presumably these colorless saprophytic forms have arisen.

The rapidity of spore germination and the delicacy and small size of the older gametophyte, as we have already pointed out, indicates that in *O. moluccanum* the gametophyte is an annual structure. This is probably also the case with *Helminthostachys*. Many prothallia of the latter, with the young sporophyte attached, were collected by the writer in Ceylon, but all were practically of the same age. They were growing in a forest which was periodically submerged, and it looked as if in this plant, as in *O. moluccanum*, complete submersion in water was a necessary condition for germination. The hot, humid climate where both forms flourish would naturally induce a rapid growth, and it is hardly likely that the small pro-

thallium, developing regularly its single sporophyte, would require more than one season for its growth. It is possible that the more plastic character of *Ophioglossum* with reference to the influence of light as compared with *Botrychium* may be an indication of the more primitive character of the genus. Thus in PEIRCE's experiment *Fimbriaria* and *Gymnogramme* are undoubtedly more specialized types than *Anthoceros* which was much more plastic than the former. This view would also harmonize with the relative behavior of *O. moluccanum* and *O. pendulum* with respect to the development of chlorophyll in response to exposure to light. The saprophytic habit becomes far more marked in *O. pendulum*, where the gametophyte reaches a very great size and develops unlimited power of multiplication. This may be assumed perhaps to be connected with its epiphytic habit.

As has been urged by the writer before (*Mosses & Ferns*, 2d edit., p. 278) the similarity of the sexual organs in *Ophioglossum* and the Marattiaceae is very great, and there are also strong points of resemblance to *Equisetum*, which we are inclined to believe belongs to the same great series as the eusporangiate ferns. The form of both archegonium and antheridium is strikingly similar, and the very large spermatozoids of *Ophioglossum* are more like those of *Equisetum* than like those of any true fern. Presumably the ancestral type from which *Ophioglossum* came, had a large green prothallium not so very different from that of the Marattiaceae or, possibly may have been a branching green gametophyte like that found in *Anthoceros* or *Equisetum*. There might also be considered in this connection the chlorophylless prothallium of *Isoetes*, whose archegonium and embryo have a certain resemblance to those of the Ophioglossaceae, and whose spermatozoids are also multiciliate.

Three types of embryo may be recognized in *Ophioglossum* represented respectively by *O. moluccanum*, *O. vulgatum* and *O. pendulum*. If, as seems not unlikely *O. moluccanum* is the most primitive of the three, some interesting points arise as

to the significance of the peculiarities exhibited by the embryo which shows only two organs, aside from the very poorly defined foot, viz., the cotyledon and primary root; and these grow in almost exactly opposite directions without any clear line of demarcation between them. The writer (*Mosses and Ferns*, 2d edit., p. 600) has ventured to draw a comparision between the sporophyte of *Ophioglossum* and that of *Anthoceros*, assuming that the former has arisen from some type not unlike *Anthoceros*, by the development of a root from the base of the sporogonium and of a special foliar organ from the basal meristem of such a sporogonium. This view was strengthened by the discovery of the remarkable *O. simplex* (see BOWER, Ann. of Bot., 205, 1904) which nearly fulfilled the hypothetical form suggested by the writer. The embryo of *O. moluccanum* comes still nearer this hypothetical form, as it consists only of leaf and root and no stem apex is developed from it, its growth being of limited duration. In this case the definitive sporophyte is a secondary structure developed as a bud upon the primary root.

In *O. vulgatum*, however, the definitive stem apex, although of very late origin, is nevertheless a product of the original embryonic tissue, although the first foliage leaf is of much later origin. In *O. pendulum* the formation of the leafy sporophyte is secondary, as in *O. moluccanum*, but neither stem apex nor leaf is produced from the embryo itself.

If, as the writer believes, *Ophioglossum* represents the most primitive type of the fern series of Pteridophytes, it is quite conceivable that in *O. moluccanum* and its allies the embryo represents the condition existing in the ancestral type from which these have sprung. On the supposition that the leafy sporophyte is derived from a large bryophytic sporogonium resembling that of *Anthoceros*, there must have been a stage when the sporophyte consisted of two parts only, the upper sporogenous portion, which developed into a sporophyll, as represented in *Ophioglossum*, and the root. Of course it is quite possible that the peculiar origin of the definitive sporophyte in *O. moluccanum* and *O. pedunculosum* is secondary, but

this is by no means necessarily the case. However, it seems highly probable that the extraordinary development of the roots in *O. pendulum* and *O. vulgatum* and the protracted subterranean life in these species, is a secondary phenomenon associated with the pronounced saprophytic life of the gametophyte.

Admitting that *O. moluccanum* represents the most primitive type of the group, we should assume that from this was developed in one direction the type of *O. pendulum*, in which the development of roots and the long subterranean life are intensified by its marked saprophytic habit, but in which the final development of the definitive sporophyte is essentially the same as in *O. moluccanum*.

In another direction the formation of the stem apex is referable to the embryo itself, and the definitive sporophyte is the direct product of the embryo. This condition becomes more strongly marked in *Botrychium* and *Helminthostachys*, between which and *O. moluccanum*, *O. vulgatum* may be said to form an intermediate stage.

Among the other Pteridophytes there are two groups which show some points of resemblance to the type of embryo found in *Ophioglossum*. In both *Equisetum* and the *Marattiaceae* there is the same bipolar arrangement of the primary organs. In the *Marattiaceae* the cotyledon grows upward through the prothallial tissues and the root downward, the young embryo in section presenting an appearance not very different from that found in *O. moluccanum* except that the stem apex is present. The same is true of *Botrychium obliquum*.

The resemblance in *Equisetum* is not so obvious as naturally the relation, if it exists, is far more remote. However, it is conceivable that from the same original type as that from which *Ophioglossum* came, there may have developed one in which the epibasal region formed a conical body with its apical cell, and developed into a single spore-bearing structure — the leaf as we have it in *Ophioglossum*. In another direction the same rudiment formed a stem apex, such as occurs in *Equisetum*. It is interesting to note that in *Equisetum*,

as in *O. moluccanum* and *O. pendulum*, the definitive axis of the adult sporophyte is formed secondarily, the primary shoot derived from the embryo having only a limited growth. While probably only an analogy, it is worth considering, as showing a tendency at least to a similar course of development in the sporophytes of the two genera.

THE SIGNIFICANCE OF THE ENDOPHYTE.

There has been some question as to the exact role of the endophyte in the economy of the plant. That it is essential to the development of the prothallium is shown by the history of the germination of the spores. Where the connection with the fungus is established, the growth is accelerated, and the further development of the gametophyte is made possible, while in no cases is it able to develop without this association. In the latter case the young gametophyte perishes after the reserve food in the spore is exhausted.

It is probable that the principal role of the fungus is in the assimilation of the organic constituents from the humus. In a subterranean chlorophylless gametophyte photo-synthesis is of course out of the question, and the carbon compounds must be obtained from the organic matter in the humus. It is probably in this connection that the symbiotic activity of the fungus comes into play. Just how this is accomplished must be determined by experiment.

It is not probable that the fungus plays any important part in the actual absorption of food elements from the soil. It is rather in the metabolic processes within the thallus that the fungus is especially useful. BRUCHMANN (*Über das Prothallium und die Sporenpflanze von Botrychium Lunaria*, Flora 96 : 211, 1906) thinks that the great amount of oil developed by the endophyte is probably of use as a protection against dessication to which the prothallium may be exposed. The writer found that the prothallia of *O. pendulum* could be quite dried up for a short period without being killed, but as this is also true of certain green fern prothallia, e. g., *Gymnogramme triangularis*,

where there is no large amount of oil developed, it is not likely that this is a prominent function of the endophyte.

The infection of the young sporophyte takes place in both *O. moluccanum* and *O. pendulum* at an early period, and at the time the young sporophyte breaks through the prothallial tissue the endophyte is well established. It first appears in the foot, and from there follows the development of the root. There is no difference in appearance between the endophyte in the gametophyte and that in the root of the sporophyte; although the actual passage of the fungus from the prothallial tissue into the young sporophyte was not detected, there seems little question that the infection of the sporophyte is mainly from the prothallial tissue, and not from the mycorhiza outside, as BRUCHMANN thinks is the case in *O. vulgatum*.

The presence of an endophytic fungus is not confined to a chlorophylless gametophyte. They have also been observed in a large number of liverworts (HUMPHREY — The Development of *Fossumbronia longiseta*, Ann. of Bot. XX : 87, 1906). In looking over some old preparations of *Osmunda* the writer found a prothallium of *O. cinnamomea* in which there was an abundant endophyte closely resembling that found in the Ophioglossaceae. Whether this is a common occurrence in *Osmunda* remains to be seen. In the green gametophyte it may be assumed that the symbiotic nature of the fungus is more or less questionable, but it is important to find that such an endophyte may exist in a green prothallium, as this would help to explain its presence in the saprophytic gametophyte of *Ophioglossum*. It will be interesting to discover whether or not such endophytic fungi also occur in any Marattiaceae or Gleicheniaceae.

THE SPECIES OF OPHIOGLOSSUM IN JAVA.

RACIBORSKI (Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg, 1898) records only two species of *Ophioglossum* in Java -- *O. moluccanum* SCHLECT. and *O. pendulum* L. Later (Die Farne von Tegal, Natuurkundig Tijdschrift, LIX) he calls attention to some

of the variations in the former, but does not propose any new species.

It is clear that there are at least three species which have been confused under the name *O. moluccanum*. Specimens of these were sent by the writer to Mrs. E. G. BRITTON of the New York botanical garden, who has carefully studied the American species of genus, and she submitted them also to Professor L. M. UNDERWOOD. Both agreed that there were three distinct species. What seems to be the typical *O. moluccanum* is shown in Fig. 153. It is a plant of moderate size, with usually a lanceolate sterile leaf segment, and long stalked spike with about 30 sporangia. Forms of apparently the same species vary much in size, and sometimes have a leaf more nearly cordate in form. The spores in this species (Fig. 155) are of moderate size, with a conspicuously reticulate exospore. This was the form which germinated most readily.

A second species is about the same size or a little larger, with a markedly cordate leaf, and much larger spores (Fig. 157). The latter have a finely reticulate exospore and much less granular contents than in the typical *O. moluccanum*. A very marked peculiarity of the spores of this species is the fact that they almost always have two nuclei, and may even be divided into two cells, a peculiarity which, so far as the writer is aware, is not known in any other homosporous Pteridophyte. None of these spores could be made to germinate.

The third species was smaller than the others, with short and broad — sometimes almost kidney-shaped — sterile segments of the leaf and very small finely reticulate spores (Fig. 139). Besides these three associated species, there also occurs in the neighborhood of Buitenzorg the interesting *O. intermedium* HOOKER collected first near Buitenzorg by Dr. J. J. SMITH. This has hitherto been known only from Borneo, and the original locality has been lost. It has been supposed to be a variety of *O. pendulum* (Bitter, Ophioglossaceae in ENGLER & PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1 Th. abt. IV: 469) but there is no question that it represents a very distinct

species, perhaps nearer to the peculiar *O. simplex* RIDLEY than to *O. pendulum*.

At Tjibodas, a terrestrial species of *Ophioglossum* was very abundant, but all attempts to grow the spores were unsuccessful, nor could any prothallia be procured, although repeated search was made for these. This species belongs to the *reticulatum* group, and closely resembles the species collected in Ceylon, and may be the same. RACIBORSKI does not seem to have collected this, as he makes no reference to any species from Tjibodas except *O. pendulum*.

It is evident that the terrestrial species of *Ophioglossum* of the Indo-Malayan region are very much in need of a careful revision.

SUMMARY.

The most important points brought out in the foregoing paper may be briefly summarized as follows:

1. The spores of *O. moluccanum* germinated freely and promptly, but did not proceed beyond a four-celled stage, owing, apparently, to failure to become associated with the mycorrhizal fungus. Germination in *O. pendulum* was slower, but in a number of cases the association with the fungus was established, and growth continued. Prothallia of twelve to thirteen cells were obtained in this species.
2. No trace of chlorophyll was found in *O. pendulum*, but in *O. moluccanum* some of the young prothallia developed a few chloroplasts.
3. Adult prothallia were found in *O. moluccanum* and *O. pendulum*. Also in an undetermined species from Hakgala, Ceylon.
4. The gametophyte of all the species is subterranean and normally destitute of chlorophyll, and radial in structure as described by METTENIUS, BRUCHMANN and LANG. It is very large in *O. pendulum*, and apparently capable of unlimited reproduction by means of detached buds. In *O. moluccanum* it is short lived, probably living only for a single season.
5. The antheridium of all the forms examined agrees in its development with the description given by LANG and BRUCHMANN.

The spermatozoids are very large and agree closely in their development with those of *Equisetum*.

6. The archegonium most nearly resembles that of the Marattiaceae. Two neck canal cells may be present, and there is always a division of the canal cell nucleus. A ventral canal cell was demonstrated in *O. pendulum*.

7. The basal wall of the embryo is probably transverse in most cases, but in *O. pendulum* it often varies a good deal in position, probably due to the very variable position of the archegonium. There is also a good deal of difference in the degree of development of the foot, which is derived apparently from the whole of the hypobasal half of the young embryo.

8. There are three types of embryo in the Ophioglossum, viz., the types of *O. moluccanum*, *O. vulgatum* and *O. pendulum*. In the first, leaf and root only are developed. In the second, root and stem, with a late development of the foliage leaf. In the third, roots only.

9. The definitive sporophyte in both *O. moluccanum* and *O. pendulum* is formed as an adventitious bud upon the root of the embryo sporophyte.

10. In *O. moluccanum* the tissues of the cotyledon and primary root are continuous, and the structure of the axial vascular bundle is essentially the same throughout, — collateral in the leaf, monarch in the root. The primary root of *O. pendulum* is diarch, like the later roots.

11. The type of embryo in *O. moluccanum* is probably the most primitive, and has its nearest analogy in that of the Marattiaceae and *Equisetum*. As in these its growth is bipolar and it perforates the gametophyte in much the same way.

12. The nearest affinity of the Ophioglossum is probably with the Marattiaceae, but it is probable that there is also a remote affinity with the Equisetineae.

13. The presence of an endophytic fungus is universal in the Ophioglossaceae, and there is no difference between the form occurring in the gametophyte and in the sporophyte. In the two species under consideration there is evidence that the

infection of the sporophyte is mainly due to the endophyte within the prothallium.

14. Under the name, *O. moluccanum* SCHLECH., it is evident that at least three distinct species have been included. *O. intermedium* HOOKER must be considered as a good species.

In conclusion the writer wishes to express to Professor TREUB and his colleagues at the gardens in Buitenzorg, his great appreciation of the many kindnesses shown him during his stay in Java. These alone have made possible the collection and study of the materials upon which this paper is based.

EXPLANATION OF FIGURES.

PLATE IX.

All figures X 500.

- Fig. 1.** Two spores of *Ophioglossum moluccanum* showing the range in size.
Fig. 2. Two-celled stage of *O. moluccanum*.
Fig. 3. First stage of germination of a spore perhaps belonging to another species.
Figs. 4, 5. Two older stages of *O. moluccanum*. Fig. 4 shows two chloroplasts; sp. spore-membrane.
Fig. 6. A four-celled prothallium of *O. moluccanum*, seen in transverse optical section.
- Fig. 7.** Two views of a similar stage.
Fig. 8. Two transverse optical sections of a four-celled prothallium.
Fig. 9. Three-celled prothallium of *O. intermedium*.
Figs. 10, 11. Two germinating spores of *O. pendulum*.
Figs. 12—17. Older prothallia of *O. pendulum*, showing the infection by the mycorrhiza, m. Fig. 15 is a surface view of 14, and 16 a similar view of 17.

PLATE X.

- Fig. 18.** Two views of a young prothallium of 13 cells, of *O. pendulum*, m, mycorrhiza; x, apical cell (?) x 500.
Fig. 19. Three transverse (optical) sections of a similar prothallium; x, apical cell (?).
Fig. 20. The same prothallium as in Fig. 19, seen from the side.
Fig. 21. Adult gametophyte of *O. moluccanum* t, basal tuber; ♂, antheridia; x10.
Fig. 22. Prothallium, pr. of the same species with young sporophyte; l, cotyledon, r, root; x5.
Fig. 23. Prothallium of probably another species, x 3. A bud (k) is visible at the base of the first root of the young sporophyte.
Fig. 24. Another prothallium of probably the same form.
- Figs. 25, 26.** Two prothallia of *O. moluccanum*, with young sporophytes attached, x5.
Fig. 27. Prothallium of *O. moluccanum*, with sporophyte attached; the leaf (l^2) of the definitive sporophyte is seen arising from the primary root, r'. x5.
Fig. 28. Prothallium of *O. moluccanum*, with two independent sporophytes, x3.
Fig. 29. Part of a prothallium of *O. moluccanum*, with attached sporophyte showing fully developed cotyledon l, x3.
Figs. 30, 31. Two prothallia of *O. sp.?* from Hakgala, Ceylon, x5.
Fig. 32. Prothallium and young sporophyte of *O. moluccanum*(?); broad leaved form, Buitenzorg, x3.

PLATE XI.

Figs. 23, 43, 44, *O. moluccanum*;
the others, *O. pendulum*.

Fig. 33. The youngest prothallium that was found of *O. moluccanum*, x65, t, basal tuber; rh, rhizoids.

Figs. 34–42. Various forms of the prothallium of *O. pendulum* x3. Figs. 34, 40, 41, and 42, show the attached sporophyte. In Fig. 41, a rootlet, r, is developing from the primary root.

Fig. 43. A nearly median section through the apex of a young prothallium of *O. moluccanum*, x65. A two-celled embryo, em, is present.

Fig. 44. The apical region of the same x275.

Fig. 45. Longitudinal section through a portion of a large prothallium of *O. pendulum*, x25. The dotted areas show the distribution of the endophyte; ♂, empty antheridia.

Fig. 46. A cross-section of a branch of a similar prothallium, x25.

Fig. 47. Apical cell of a branch of the prothallium, in longitudinal section, x275.

Fig. 48. Unicellular hair from the surface of the prothallium of *O. pendulum*, x275.

PLATE XII.

Fig. 49. Section of the tuberous base of the prothallium of *O. moluccanum*, x65. ♂ an old antheridium.

Fig. 50. Outer cells of the tuber, showing the endophyte, x275.

Fig. 51. A rhizoid, showing penetration of the mycorrhiza, x275.

Figs. 52, 53. Rhizoids from prothallium of *O. moluccanum*, x275.

Fig. 54. Transverse section of a pro-

thallial branch of *O. pendulum*, x65. ♂, antheridium; ♀ archegonium.

Fig. 55. Two cells from near the apex of a prothallial branch of *O. pendulum*, before the invasion of the endophyte, x480.

Figs. 56, 58. Cells infected by the endophyte, x275.

Figs. 59–61. Oögonium-like bodies of the endophyte, x480.

PLATE XIII.

Figs. 62, 63. Young antheridia of *O. moluccanum*; longitudinal sections, x480.

Figs. 64, 65. Two older antheridia, x275; o, opercular cell.

Fig. 66. An older antheridium; surface view, x275; o, opercular cell.

Fig. 67. Transverse section of the apex of a prothallial branch of *O. pendulum*, x275, x, the apical cell.

Fig. 68. Longitudinal section of the apex of a prothallial branch of the same species, showing the apical cell, x, and two young antheridia, x275.

Fig. 69. Longitudinal section passing through three nearly full-grown antheridia, x65.

Figs. 70–72. Young antheridia of *O. pendulum* in longitudinal section, x275.

PLATE XIV.

Figs. 73, 74. Young antheridia of *O. pendulum*, longitudinal sections, x275; in 73, the nuclei are dividing.

Figs. 75, 76. Two transverse sections of a young antheridium of *O. pen-*

dulum, x275. Fig. 75 shows the surface view.

Fig. 78. Surface view of a nearly full grown antheridium of the same species; o, the opercular cell, x271.

Fig. 79. Two spermatogenic cells of *O. moluccanum*, before the final division; bl, the two blepharoplasts; x950.

Figs. 80—83. Development of the spermatozoid in *O. moluccanum*, x950; Fig. 83 shows the separate blepharoplast with the cilia. In Fig. 80, b, the blepharoplast is shown in section.

Fig. 84. Spermatogenic cell of *O. pendulum* before the final division, x950.

Fig. 85. Last division in the spermatogenic cell, showing the very large

nuclear spindle; bl, the blepharoplasts, x950.

Fig. 86. Transverse section of the nuclear plate, showing the very numerous chromosomes, x950.

Figs. 87—93. Development of the spermatozoid of *O. pendulum*, x950, bl, blepharoplast; c, cilia.

Fig. 94. Nucleus from a nearly mature spermatozoid, x950.

Fig. 95. Three spermatozoids from sections of open antheridia, x950; v, the cytoplasmic vesicle.

PLATE XV.

All figures of *O. pendulum*.

Fig. 96. Two spermatozoids from an open antheridium, material fixed with FLEMMING's solution; x950; bl, blepharoplast; n, nucleus; v, vesicle.

Fig. 97. Transverse section of the apex of a prothallial branch, x275, x, apical cell; ♀, young archegonium.

Figs. 98—108. Longitudinal sections, showing the development of the archegonium, x275; b, basal cell; n, neck canal cell; v, ventral canal cell.

Fig. 107, an archegonium with two neck canal cells.

Fig. 109. An open archegonium showing a spermatozoid within the neck canal.

Fig. 110. An oblique section through an archegonium, showing the recently formed ventral canal cell, v, x650.

Fig. 111. A similar section, the ventral canal cell somewhat distended; n, one of the neck canal cell nuclei; x650.

PLATE XVI.

Figs. 112, 113. Two longitudinal sections of old archegonia of *O. moluccanum*, x275.

Fig. 114. Transverse section of the venter of a similar archegonium.

Fig. 115. Section of an archegonium of *O. pendulum*, which has just been fertilized; x275. A spermatozoid, sp., has penetrated the nucleus of the egg; other spermatozoids in the neck of the archegonium.

Fig. 116. Two-celled embryo of *O. moluccanum*; x275; ar, neck of archegonium.

Fig. 117. Nearly median longitudinal

section of an older embryo of *O. pendulum*, x275. I—I, the basal wall; r, apical cell of root.

Fig. 118. Two transverse sections of a four-celled embryo, x275.

Fig. 119. Two oblique sections of a five-celled embryo, x275.

Fig. 120. Nearly median longitudinal section of an older embryo, x110; r, the root.

Figs. 121—123. Three transverse sections of an embryo of about the same age as the one shown in Fig. 120, x275.

PLATE XVII.

Fig. 124. Nearly median longitudinal section of an older embryo of *O. pendulum*, x65; r, the root.

Fig. 125. An older embryo of the same type, x65; f, foot; r², second root.

Fig. 126. The second root from the same, x110.

Fig. 127. Horizontal section of the second, or elongated type of embryo, x110. f, foot; r, root.

Fig. 128. Median section of the first type of embryo, after the roots have broken through the prothallium x25. The tracheary tissue is beginning to form, and the endophyte is established. The latter is indicated by the dotted area; r¹, r², first and second roots; f, foot; pr, prothallium.

Fig. 129. Longitudinal section of the

young sporophyte of *O. moluccanum*, showing the cotyledon, l, and the base of the root, r, x65.

Fig. 131. Apex of the cotyledon from an older sporophyte x275. x, the apical cell.

Fig. 132. Longitudinal section of the young sporophyte of *O. moluccanum*, showing its relation to the prothallium, pr; x8.

Figs. 134, 135. Two forms of the fully developed lamina of the cotyledon of *O. moluccanum*, x5.

PLATE XVIII.

Fig. 135. Longitudinal section of the young sporophyte of *O. moluccanum*, x25; l, cotyledon; r, root; a bud, k, is forming at the apex of the root; pr, prothallium.

Fig. 136. Middle region of the young sporophyte, x65.

Fig. 137. Bud, shown in Fig. 135, x110, r, root, apex.

Fig. 138. Transverse section of the apex of the primary root, x275.

Fig. 139. Transverse sections of primary root, back of the apex, x110.

Fig. 140. Vascular bundle of the primary root, x275

Fig. 141. Vascular bundle from the mid-region, x275.

Fig. 142. Transverse section of the petiole of the cotyledon, x65.

Fig. 143. Part of a tracheid from the middle region of the sporophyte, x480.

Fig. 144. Vascular bundle of the first root of *O. pendulum*, x110; en, endodermis.

Fig. 145. Longitudinal section of the young sporophyte of *O. moluccanum*, showing the adventitious bud, k, x65.

Fig. 146. Vascular bundle of the first root of the sporophyte, just below the attachment of the bud, x275.

Fig. 147. Section of the young bud associated with the root shown in Fig. 146; st, stem-apex; l, first leaf.

Fig. 148. Transverse section of a slightly older bud, showing the apical cell of the stem, x.

PLATE XIX.

Fig. 149. Section of a bud on the first root of *O. moluccanum*, x10; l, leaf, st, stem-apex; sh, sheath about the stem-apex.

Fig. 150. Section of an older bud, showing the first root of the bud, r¹, x65.

Fig. 151. Stem-apex of the bud shown in Fig. 150; x110.

Fig. 152. Middle region of a young sporophyte of *O. moluccanum* showing two leaves, x65.

Fig. 153. Adult sporophyte of the typical *O. moluccanum*, natural size.

Fig. 154. Small form of *O. moluccanum*(?) natural size.

Fig. 155. Two spores of the typical *O. moluccanum*, x480.

Fig. 156. Sculpturing of the spore-membrane, x950.

Fig. 157. Two spores of the large cordate leaved *O. moluccanum*(?), x480. These usually are bi-nucleate.

Fig. 158. Sculpturing of spore-membrane, x950.

Fig. 159. Very small spore of *O. moluccanum*(?) x480.

TABLE DES MATIÈRES.

	Pag.
WEEVERS (TH.), Die Physiologische Bedeutung des Koffeins und des Theobromins	1
TREUB (M.), Nouvelles Recherches sur le Rôle de l'Acide Cyan- hydrique dans les plantes vertes	79
Explication des Planches I et II	106
TREUB (M.), Notice sur „l'Effet Protecteur” assigné à l'Acide Cyan- hydrique des plantes.	107
Explication des Planches III et IV	114
SCHOUTE (J. C.), Ueber die Verdickungsweise des Stammes von Pandanus	115
Erklärung der Tafeln V—VIII	137
CAMPBELL (D. H.), Studies on the Ophioglossaceae	138
Explanation of Figures IX—XIX	191

ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE
DE
BUITENZORG.

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

(Volume XXI.)

DEUXIÈME SÉRIE.
VOLUME VI.
2^e PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1907

„EXTRAFLORALE ZUCKERAUSSCHEIDUNGEN UND AMEISENSCHUTZ“,

von

Dr. M. NIEUWENHUIS—von ÜXKÜLL-GÜLDENBANDT.

Die vorliegende Arbeit ist das Resultat der Beobachtungen, welche ich im Jahre 1901 während 8 Monaten im Buitenzorger Garten und dessen Umgebung an etwa 100 Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen angestellt habe.

Von der Gültigkeit der Delpino-Beltschen Ameisen-schutz-Theorie überzeugt, unterwarf ich das Verhalten der betreffenden Pflanzen zu den Ameisen und anderen Besuchern einer eingehenden Prüfung, deren Ergebnisse jedoch meinen anfänglichen Erwartungen durchaus widersprachen.

Von den beobachteten Arten werden in dieser Arbeit 63 behandelt, die übrigen mussten wegen Unvollständigkeit der Beobachtungen fortgelassen werden. Bei sämtlichen Pflanzen ist das Sekret der Nektarien in Buitenzorg selbst mit Fehlingscher Lösung auf seinen Zuckergehalt hin geprüft worden. Die Struktur der Nektarien ist später in Leiden an konserviertem, teilweise auch an frischem Material untersucht, in der vorliegenden Arbeit jedoch nur flüchtig behandelt worden, da es in dieser nur um die Verfolgung biologischer Fragen zu tun ist.

Die Namen der Pflanzen sind mit Hilfe des Index Kewensis und des Engler und Prantl'schen Werkes nachkontrolliert worden; von einigen noch unbestimmten Arten konnte jedoch nur die Herkunft angegeben werden.

Herrn Dr. J. D. Alfken in Bremen verdanke ich die Be-

stimmung verschiedener Holzbienen, Herrn Dr. J. C. Koningsberger in Buitenzorg diejenige anderer Pflanzenbesucher.

Zur Vermeidung von Umschreibungen sind im Laufe der Arbeit die gebräuchlichen Ausdrücke: „Ameisenpflanzen, Myrmecophilie“ etc angewandt worden, obgleich diese bereits den Zweck gewisser Einsichtungen voraussetzen, der, wie gerade gezeigt werden soll, noch durchaus unerwiesen ist.

Dem speziellen Teil geht eine eingehende kritische Übersicht voran über die wichtigsten Theorien, welche bis jetzt über den Zweck der extrafloralen Zuckerkretionen aufgestellt worden sind. Bei dem grossen Umfang, den die auf „Ameisenschutz“ bezügliche Literatur angenommen hat, wird diese Übersicht sowie das zum Schluss beigefügte Literaturverzeichnis demjenigen, der sich mit diesem Problem weiter beschäftigen will, nicht unwillkommen sein.

Eine vorläufige Mitteilung über die Resultate dieser Arbeit ist bereits im Juni 1906 im Sitzungsbericht der „Koninklijke Akademie van Wetenschappen“ zu Amsterdam erschienen, da die Herausgabe der vorliegenden Abhandlung erst viel später erfolgen konnte, als anfänglich beabsichtigt worden war.

Leiden, Juni 1907.

KRITISCHE ÜBERSICHT DER WICHTIGSTEN BIS JETZT AUFGESTELLTEN THEORIEN ÜBER DEN ZWECK EXTRAFLORALER ZUCKERAUSSCHEIDUNGEN.

Etwa 200 Jahre vor Linné hatte bereits der Franzose Joh. Ruellius¹⁾ in seinen Schriften den Honig der Blüten „seiner herrlichen Eigenschaften wegen“ einen göttlichen Nektar genannt. Linné führte diesen Ausdruck in die Sprache der Botaniker ein (*Systema naturae* 1735, fol. 8), sich dabei aber nicht auf Ruellius sondern auf Virgil berufend, der im 4. Buch seiner *Georgica* den reinen Honig der Blüten ebenfalls als Nektar bezeichnete. Die Botaniker nach Linné sind mit einigen Ausnahmen seinem Vorgang gefolgt und so haben sich die Ausdrücke „Nektar“ und „Nektarium“ bis jetzt in der Literatur erhalten.

Im Jahre 1762 veröffentlichte Birgerus Martinus Hall,²⁾ ein Schüler Linnés, in den *Amoenitates Academicae* von Upsala eine Dissertation betitelt „*Nectaria florum*“, die seinem Lehrmeister eine lange Reihe von Schmähungen eintrug, wie Kurr³⁾ sich ausdrückt. Dass diese zum Teil unverdient waren, soll im folgenden gezeigt werden. Eigentümlicher Weise haben die späteren Botaniker ausschliesslich Linné für die bewusste Arbeit verantwortlich gemacht, der Name Hall wird nur von wenigen (Caspary) erwähnt.

1) Joh. Ruellii de *Natura stirpium* L. IV. Basil 1543 Lib. III. Cap. 21. zitiert bei Kurr: die Bedeutung der Nektarien 1833. Stuttgart.

2) Vol. VI p. 263—278. 3) (1833) pag. 10.

Das erste Kapitel der „*Nectaria florum*“ enthält eine Aufzählung der einzelnen Pflanzenfamilien, bei welchen Honigdrüsen vorkommen, das zweite beschreibt 18 verschiedene Arten von Nektarien und das dritte behandelt die Funktion derselben.

Hall dehnte den Ausdruck „Nektarium“, den Linné speziell auf die Honigdrüsen innerhalb der Blüten bezogen hatte, auch auf die später von Caspary als extrafloral bezeichneten Drüsen aus. Von Interesse ist, dass Hall bereits zahlreiche Pflanzen kannte, welche an anderen Organen als den inneren Blütenteilen Zucker ausscheiden. So führt er an, dass *Ricinus*, *Jathropha*, *Hernandia*, und *Hippomane*, *Passiflora*, *Trichosanthus*, *Cucurbita lagenaria*, *Bryonia zeylanica*, *Mimosa* und *Cassia* Nektarien auf den Blattstielen besitzen, *Urena*, *Gossypio* und *Hibiscus* dagegen Drüsen an der Basis der Hauptnerfs; bei *Tamarix* und *Reaumaria* sollen die vielen kleinen Poren der Blätter kleine Tropfen ausscheiden, bei *Polygonum scandens* an der Blattstielbasis Drüsen vorkommen und auch bei *Opulus*, *Bauhinia*, *Turnera* u. a. sollen sich Blattnekterien finden.

Diese stattliche Reihe von Pflanzen mit Zuckerkretionen an den vegetativen Organen ist bei den späteren Botanikern so gut wie gänzlich in Vergessenheit geraten. So behauptete Meyen¹⁾ noch im Jahre 1837, dass Nektarien nur in den Blüten vorkämen und die 1879 von Kerner²⁾ angegebene Zahl der bekannten Arten mit Zuckerausscheidungen an anderen Organen, als den inneren Blütenteilen, ist kleiner als die von Hall angeführte. Indessen waren in der Zeit zwischen Linné und Kerner zahlreiche neue Fälle extrafloraler Zuckerkretionen bekannt geworden, wobei einige allerdings mehrfach entdeckt wurden.

Über den Zweck der Zuckerausscheidungen äusserte Hall³⁾ die Meinung, dass dieser bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft noch nicht festgestellt werden könne, wenn auch

1) (1837) pag. 53.

2) pag. 55—56.

3) pag. 277.

verschiedene Botaniker, wie Vaillant, bereits Hypothesen aufgestellt hätten.

Gegen die Linnésche Auffassung eines Nektariums haben die Gelehrten etwa anderthalb Jahrhunderte lebhaft gestritten. Am heftigsten zogen die Franzosen Bravais¹⁾ und Martinet²⁾ gegen Linné zu Felde.

Die Hauptvorwürfe, die man diesem machte, waren erstens, dass er, wie Kurr³⁾ sich ausdrückte, die wirklich Honig absondernden Organe von den ihnen analogen Nebenteilen der Blume nicht zu scheiden wusste und beide Teile unter dem gemeinsamen Namen Nektarium vereinigte.

Zweitens dehnte er den Begriff eines „Nektariums“ auch auf ausserhalb der Blüten befindliche Drüsen aus, was als durchaus unberechtigt galt.

Schliesslich griff man auch den Ausdruck „Nektarium“ an und für sich an, weil, wie Martinet⁴⁾ meint, den Zuckeranscheidungen durchaus nicht immer ein angenehmer Geschmack oder Geruch eigen wäre und es oft nicht möglich sei, festzustellen, ob ein Nektarium überhaupt Zucker ausscheide oder nicht.

Die erste nach Linné erschienene Arbeit über Nektarien, welcher eine allgemeine Bedeutung zukommt, ist die bereits erwähnte von Dr. Johann Gottlob Kurr. Nach einer sehr ausführlichen geschichtlichen Uebersicht wendet sich der Autor dem Begriff des Nektariums zu. Es folgen dann Abschnitte über die Verbreitung der Nektarien in den verschiedenen Pflanzenfamilien, über Form, Bau und Farbe der Nektarien, sowie über die Bestandteile des Nektars. Der 6. Abschnitt ist betitelt: „anderweitige zuckerige Ausscheidungen der Pflanzen“, der 7. handelt von der Verrichtung und dem Nutzen der Honigwerkzeuge.

Kurr erörtert sehr ausführlich die verschiedenen Ansichten, welche Botaniker wie Gessner, Ludwig, Boehmer, Scopoli, Willdenow, Curt Sprengel, Nees von

1) 1842. 2) 1872 pag. 209. 3) (1833) pag. 10. 4) pag. 220.

Esenbeck u. a. über den Begriff des Nektariums geäussert hatten. Er selbst schliesst sich der Auffassung Ludwigs an, nach welcher als Nektarium nur das drüsige, innerhalb des Kelchs befindliche Organ, welches einen zuckerhaltigen Stoff, Nektar, wirklich absondert, bezeichnet werden darf.

Den speziellen Teil der Arbeit Kurrs können wir hier übergreifen, da er ausschliesslich die floralen Nektarien behandelt. Von Bedeutung dagegen sind Kurrs Bemerkungen über Zuckerausscheidungen, welche ausserhalb der Blüten vorkommen. Kurr findet (pag. 118) dass, nachdem er festgestellt habe, dass das Zellgewebe die Grundlage der honigabsondernden Organe bilde, hiermit auch den übrigen Pflanzenteilen wie Kelch, Blatt, Stengel, Wurzel etc die Möglichkeit der Honigabsonderung gegeben sei.

Er führt hierauf die ihm durch die Literatur und eigene Beobachtungen bekannten Fälle derartiger Honigabsonderungen an.

Linné stellte nach ihm fest, dass bei *Malva*, *Alcea*, *Hibiscus*, *Lavatera*, *Sida*, *Malpighia*, *Bunistera* und *Triopteris* der Kelch Honig ausscheidet. *Tilia europaea* sondert nach Kurr selbst aus glatten Grübchen in den Kelchblättern Zucker aus. Ferner wird nach ihm in den vermischten Schriften von Treviranus (1821 IV, p. 264) angeführt, dass bei *Epidendron elongatum* Jacq. die drüsige Unterlage der Bracteen, ja selbst der Blumenstiel Honig ausschwitze. Ebenso sollen die Blätter von *Carduus arctioides* W. einen süßen Saft ausscheiden. Nach John trüpfelt aus den Drüsen der Blätter von *Volkameria fragrans* bisweilen ein zuckerhaltiger Saft herab. Cas. Medicus bemerkte Honigausschwitzung an dem Blumenstiel von *Grewia occidentalis* L. Zum Schluss äussert Kurr die Überzeugung, dass die Bildung zuckeriger Stoffe im Lebensprozess der Pflanze eine sehr häufige Erscheinung sei und dass die Ausscheidung beinahe an allen Teilen der Pflanzen, aber selten normal auftrete.

Waren die Botaniker zu Kurrs Zeiten bereits über das Wesen eines Nektariums sehr uneinig, so gingen ihre Meinungen

über den Zweck desselben noch weit stärker auseinander. Wir übergehen hier alle der Zeit aufgestellten Hypothesen, weil sie sich mehr speziell auf die floralen Nektarien beziehen. Erwähnenswert ist vielleicht noch die Auffassung von Kurr selbst, nach der die Honigabsonderung in innigem Zusammenhang mit der Entwicklung der Blüte steht, jedoch zur Ausbildung der Frucht nicht unumgänglich notwendig ist; die Honigabsonderung ist nach diesem Autor der Ausdruck einer vikarierenden Tätigkeit, die sich später in dem Organismus zu konzentrieren bestimmt ist (pag. 142). In welchem Zusammenhang aber mit dieser Auffassung die ausserhalb der Blüten vorkommenden Zuckerausscheidungen stehen, hierüber äussert sich Kurr nicht.

Im Jahre 1838 gab Treviranus in seiner „Physiologie der Gewächse“ einen allgemeinen Überblick über den Stand der Kenntnisse von den pflanzlichen Zuckerausscheidungen. Treviranus unterscheidet natürliche oder gewöhnliche Absonderungen der Pflanzen, zu denen der Nektar gehört, und widernatürliche oder aussergewöhnliche. Von grossem Einfluss auf die Absonderung ist nach ihm das Sonnenlicht, das eine intensivere Zuckerabscheidung hervorruft, und die Wärme.

Nach seinen Beobachtungen sezernieren z. B. in südlichen Ländern die Blätter derselben Pflanzen in viel stärkerem Masse Zucker, ätherische Öle, narkotische Säfte als in kalten Himmelsstrichen. Treviranus kennt drei Merkmale zur Feststellung des Zuckers: er schmeckt süß, ist unter günstigen Umständen krystallisierbar und geht, in hinlänglichem Wasser aufgelöst, eine Verwandlung in Alkohol ein. Nach seinen Erfahrungen ist jedoch der süsse Geschmack das Hauptmittel zur Erkennung des Zuckers. Dass die Kenntnis von den Zuckerausscheidungen der Pflanzen bis zur zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts nur sehr langsam fortschritt, trotzdem sich zahlreiche Gelehrte mit dieser Frage befassten, ist wohl zu einem grossen Teil mit dem Umstande zuzuschreiben, dass von diesen, wie von Treviranus, nur der trügerische Geschmack, aber kein chemisches Mittel angewandt wurde, um den Zucker auf einfachem

Wege und in kleinen Mengen nachzuweisen. So erklärt es sich denn, dass auch geraume Zeit nach Treviranus die zucker-ausscheidenden Drüsen mit den Verdauungsdrüsen der Blätter oder den Gummi, Harz etc. sezernierenden Drüsen verwechselt oder in die gleiche Reihe gestellt wurden.

Erwähnenswert ist Treviranus' Auffassung, nach welcher innerhalb der Blume fehlende Zuckerausscheidungen durch solche ausserhalb derselben ersetzt werden können. Durch Kränklichkeit der Pflanze, ungünstige Luftbeschaffenheit u. a. Gründe kann nach ihm die Sekretion innerhalb der Blüten bisweilen fortbleiben. So fehlt bei den *Monocotyledonen* mit unvollkommener oder mangelnder Blumenkrone das Zuckersekret besonders häufig und hier findet manchmal eine seltene Art von Ersatz ausserhalb der Blume statt¹⁾. „Bei einigen tropischen Orchideen, namentlich bei *Cymbidium ensifolium*, *aloëfolium* und *verecundum*, sowie auch bei *Limodorum Tankervilleae*, bemerkte F. Fischer eine Nectardrüse auswendig an der Basis jeder Bractee, worauf während der Blüthezeit, und selbst noch vorher, ein Nektartropfen sich bildet. Drei ähnliche Drüsen bemerkte er an der Aussenseite der Basis der drei äusseren Blumenzipfel der *Limodorum* sowie am Grunde der Bracteen und der Blumen von *Aletris fragrans* (Mem. d. l. Soc. d. Naturalistes de Moscou T. 246.)“

Bei *Epidendrum elongatum* nahm Treviranus auch am Grunde der äusseren Blumenzipfel Nektartropfen wahr. Seine Ersatz-Hypothese beruht darauf, dass er einen inneren Zusammenhang zwischen Nektarien und den anderen Blumenteilen annimmt. Sprengels Theorie, nach welcher die Zuckerausscheidungen in den Blüten zur Anlockung von Befruchtungsvermittlern dienen sollen, lässt Treviranus nur in beschränktem Masse gelten.

Bei *Clerodendron viscosum* sezernieren nach Treviranus auch die Blattnectarien Zucker, doch sind seiner Meinung nach derartige drüsige Apparate nicht immer nötig, da die

1) pag. 33—34.

Pflanzen auch ohne dieselben, besonders bei heisser, trockener Witterung, Zucker ausscheiden könnten, wie man es an den Blättern zahlreicher Laub- und Nadelhölzer beobachtet hätte.

Zu den zahlreichen Arbeiten über pflanzliche Zuckerausscheidungen aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts gehört auch die des Franzosen Bravais¹⁾). Nach diesem besteht zwischen Laub- und Fruchtblatt eine Analogie. So stimmt z. B. „la partie nectarienne de la fleur“ überein mit „le pétiole proprement dit, qui est quelquefois garni de glandes.“ Die Unhaltbarkeit seiner Hypothese kommt ihm wohl selbst halb zum Bewusstsein, wenn er zugibt, dass die Nektarien oft auch an den Nerven der Blattspreiten sitzen, z. B. bei *Ricinus*. Der Nektar wird nach Bravais resorbiert und dient zur Ernährung der Ovula. Ob auch die Blattnekterien nach seiner Meinung diesem Zweck dienen, darüber äussert sich Bravais nicht. An Pflanzen mit Nektarien ausserhalb der Blüten werden von ihm noch angeführt: *Erythrina crista galli*, *Mimosa lophata*, *M. Iulibrissin*, *Passiflora suberosa*, *P. holosericea*, *Amygdalus incana*, *Viburnum opulus* und die *Malpighiaceen*.

Im Vorhergehenden sahen wir, dass Linné, Hall, Kurr, Treviranus und Bravais bereits eine grössere Anzahl von Pflanzen mit Zuckerausscheidungen ausserhalb der inneren Blütenregion kannten. Umso auffallender ist daher die bereits erwähnte Behauptung Meyens¹⁾: „Bekanntlich treten die Nektarien nur in den Blüthen der Pflanzen auf und fehlen auch allen Cryptogamen“. Dieser Irrtum ist wohl nur aus ungenügender Literaturkenntnis erklärbar. Ein näheres Eingehen auf die im übrigen so wertvolle Arbeit Meyens „Ueber die Sekretionsorgane der Pflanzen“ wird somit überflüssig.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der zuckerabscheidenden Organe brachte die 1848 veröffentlichte Arbeit Casparys: „De Nectariis.“ Während seine botanischen Zeitgenossen sich noch stets eifrig mit der Frage beschäftigten, welchem Organe eigentlich die Benennung „Nektarium“ zu-

1) (1837) pag 53.

komme und ihre gegenseitigen Auffassungen, hauptsächlich aber die Linnéschen heftig bekämpften, schlug Caspary¹⁾, um allem Streit ein Ende zu machen, vor, als Nektarium ganz allgemein jede beliebige Stelle an der Pflanze, an welcher zuckerhaltiger Saft ausgeschieden wird, zu bezeichnen. Wenn diese Anschauung später auch noch eifrige Gegner fand, besonders in Martinet, so hat sie allmählich doch Eingang gefunden und sich bis jetzt behauptet.

Casparys sehr eingehende Arbeit, welcher sowohl eigene Untersuchungen als die zahlreicher anderer Forscher zu Grunde liegen, befasst sich hauptsächlich mit floralen Nektarien²⁾. „Quod ad nectaria extra florem in reliquis plantae partibus sita attinet, hoc paragraphe ea silentio transeunda mihi videntur esse.“ Er begnügt sich denn auch zum Schluss mit einer Aufzählung aller ihm bekannten Fälle, wo Nektarien ausserhalb der Blüten vorkommen.

Caspary unterschied die Nektarien in *nectaria intra* und *extra florem sita*. Diese Bezeichnung hat sich bis jetzt neben derjenigen Delpinos erhalten, welcher die Ausdrücke *nuptial* und *extranuptial* geeigneter fand (Näheres siehe später).

Ein echtes Nektarium hat nach Caspary³⁾ zwei Bedingungen zu erfüllen, es muss: 1. einen besonderen zuckerhaltigen Saft abscheiden, 2. einen Bau aufweisen, der von demjenigen Organe, auf dem es sich befindet, verschieden ist. Derartige Gebilde findet man nach ihm auf dem Blattstiel, dem Stamm, der Blattspreite, zugleich auf dem Stamm und der Blattspreite, auf den Hochblättern und, wie er später hinzufügte, auch auf den Bracteen und Kelchen.

Zu den Caspary bekannten Arten mit extrafloralen Nektarien gehören: *Prunus avium*, *P. Padus*, *P. laurocerasus*, *P. americana*, *P. domestica*, *Persica vulgaris* Mill; *Amygdalus communis*, *Viburnum Opulus*, *Impatiens tricornis*, *I. glandulifera*, *I. Parvijlora*, *Balsamina capensis*, *B. hortensis* Desp., *B. labiata*, *Clerodendron*

1) (1848) pag. 41.

2) pag. 44.

3) pag. 24.

flagrans, *C. japonicum*, *C. simplex*, *Catalpa syringaefolia* Sims, *Vicia sepium*, *V. Faba*, *V. grandiflora* Scop. Ferner führt Caspary noch die Nektarien auf den Bracteen einiger Orchideen an (*Treviranus*). Von diesen Fällen unterscheidet Caspary streng diejenigen, wo eine unregelmässige Zuckerausscheidung aus irgendwelchen Pflanzenteilen stattfindet, wie z. B. die Zucker-ausschwitzungen bei einigen Laub- und Nadelbäumen.

Über den Nutzen der extrafloralen Nektarien wagt Caspary nichts auszusagen. Die verschiedenen Hypothesen anderer Autoren über den Zweck der floralen Nektarien, die er anführt, können nach ihm nicht auch für die extrafloralen gelten. Nur die Liebigsche Theorie, die allgemeine Bedeutung habe, und der er selbst zuneige, könne hier in Betracht kommen.

Die von ihm zitierte Stelle aus Liebigs Agrikulturchemie lautet folgendermassen¹⁾: „Es wird nur eine dem Stickstoffgehalt entsprechende Quantität der von den Blättern erzeugten Substanzen assimilierbar sein; fehlt es an Stickstoff, so wird eine gewisse Menge stickstoffreier Substanz in irgend einer Form nicht verwendet und als Exkrement der Blätter, Zweige, Rinden und Wurzeln abgeschieden werden. Die Ausschwitzungen gesunder, kräftiger Pflanzen von Mannit, von Gummi und Zucker können keiner andern Ursache zugeschrieben werden.“

Nach dieser Theorie dienen also auch die extrafloralen Nektarien dazu, die Zuckermengen auszuscheiden, welche in der Pflanze durch Mangel an Stickstoff überflüssig geworden sind. Die Liebigsche Hypothese fand nicht nur bei Caspary, sondern auch bei zahlreichen anderen Gelehrten Anklang.

Casparys Versuche, einige Klarheit in die Definition und Anwendung des Ausdrucks „Nektarium“ zu bringen, stiessen sogleich auf heftigen Widerstand. In einer langen Arbeit, die Morini²⁾ mit Recht als *arida et infeconda* bezeichnet, greift Martinet³⁾ nicht nur die Erweiterung des Ausdrucks Nektarium an, die Caspary diesem gegeben hatte, sondern er macht

1) Liebig: Agriculturchemie 6. Auflage, 1846. pag. 437.

2) (1886) pag. 330. 3) (1872) pag. 220.

auch den Vorschlag, das Wort Nektarium gänzlich aus der Literatur verschwinden zu lassen, mit der Begründung, dass Casparys Bedingung eines Nektariums, der Zuckergehalt, sich nicht immer feststellen lasse. Manche Drüsen sezernieren nach ihm eine zu kleine Menge Flüssigkeit, um diese schmecken zu können; ferner sagt dieser Autor: „il est aussi fort difficile d'avoir un résultat exact en le goûtant sur place, car sa saveur est modifiée alors, on par celle de l'organe qui porte la glande, ou par celle de la glande elle-même.“

Berücksichtigt man ferner, fährt Martinet fort, dass einige Drüsen, wie die von *Fritillaria*, *Polygonatum* etc., durchaus kein angenehmes Sekret ausscheiden, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass Casparys Bedingung eines Nektariums die Frage nur kompliziert, statt sie zu vereinfachen. G. Bonnier¹⁾ sprach seine sehr berechtigte Verwunderung darüber aus, dass Martinet von der Existenz chemischer Mittel zur Erkennung und Bestimmung der verschiedenen Zuckerarten, die zu seiner Zeit bereits längst bestanden, nichts zu wissen schien.

Martinet bringt eine neue Einteilung der Sekretionsorgane im allgemeinem, die seiner Meinung nach von einem anatomischen Gesichtspunkt aus aufgestellt ist. Ohne auf die physiologisch-chemische Funktion der Drüsen im allgemeinen Rücksicht zu nehmen, ohne darauf zu achten, ob sie Zucker, Harz, Gummi, Schleim etc. sezernieren, bringt er die verschiedenartigsten Drüsen in die gleichen Rubriken unter. Da, nach Morini, auch seine Klassifikation der Drüsen auf Irrtümern in der Anatomie beruht, hat Martinets Arbeit weder fördernd noch anregend auf das Studium der Drüsen im allgemeinen und der extrafloralen Nektarien im besonderen wirken können.

Mit dem Erscheinen von Federico Delpinos Arbeit: Rapporto tra insetti e nettarii estranuziali in alcune piante (1874) wurde der Forschung nach dem Wesen und Zweck der extrafloralen Zuckerausscheidungen eine gänzlich neue Bahn angewiesen. Delpino suchte die Unhaltbarkeit der bis zu

1) (1878) pag. 9.

dieser Zeit aufgestellten Theorien über den Nutzen einer Zuckersekretion ausserhalb der Blüten darzulegen und verkündete als erster die Ansicht, die Honigabscheidung sei nicht von physiologischer, sondern von biologischer Bedeutung, sie diene zur Anlockung von Ameisen (auch von Wespen), welche die Pflanzen gegen allerhand Feinde zu schützen hätten.

Im gleichen Jahr, in dem Delpino zum Begründer der myrmecophilen Hypothese wurde, sprach unabhängig von ihm Belt in Amerika, hauptsächlich auf Grund seiner Beobachtungen an *Acacia sphaerocephala* Willd., die Vermutung einer gegenseitigen Anpassung von Ameisen und Pflanzen aus.

Nach seiner Meinung können die von Ameisen bewohnten Höhlungen in den Stacheln dieser Pflanze und die Nektarien auf den Blattstielen, sowie die eiweisshaltigen Körperchen an den Endblättchen keinem anderen Zweck dienen, als dem, eine bestimmte Ameisenart anzulocken, welche ihren Wirt hauptsächlich gegen die verheerenden Blattschneiderameisen zu schützen hätten.

Während Belts Hypothese bis vor kurzem so gut wie ungeteilten Anklang fand und Naturforscher wie gewöhnliche Reisende zuerst in Amerika, dann auch in anderen Weltteilen eine grosse Anzahl von Ameisen bewohnter Pflanzen entdeckten, fand Delpinos Theorie des Ameisenschutzes bei den zuckersezernierenden Pflanzen nur allmählich überzeugte Anhänger. Nach Delpino¹⁾ selbst gehörten zu diesen Charles und Francis Darwin, Fritz Müller und W. Trelease, während Bonnier, Rathay und Danielli zu den fisiologe naturalisti di corta vista zu zählen seien, weil sie sich von der Notwendigkeit eines Ameisenschutzes im Pflanzenreich nicht überzeugen liessen. Übrigens ist auch Francis Darwin²⁾ kein bedingungsloser Anhänger der Delpinoschen Theorie gewesen, denn wenn er auch nicht daran zweifelt, dass die Eiweiss-Körperchen und Nektarien bei *Acacia sphaerocephala* und *Cecropia* für Ameisen bestimmt sind, findet er doch,

1) 1886 pag 215—116 und 224

2) (1877) pag 408.

dass das Vorkommen von Nektarien auf den Blättern von *Pteris aquilina* der Theorie Delpinos direkt widerspreche (seems strongly opposed), denn dieser Farn hat überhaupt keine Feinde. Seine Nektarien werden von Ameisen und Käfern besucht. Eine Sekretion findet nur im jüngsten Stadium der Blätter statt. F. Darwin hält die Zuckerausscheidung in diesem Fall für ein Exkretionsprodukt, das mit dem Wachstum zusammenhängt.

Im Gegensatz zu F. Darwin ist Trelease¹⁾ ein so unbedingter Anhänger der Ameisentheorie, dass er sogar behauptete, die nektarerzeugenden Organe an der Basis zwischen je 2 grossen Bracteen von *Gossypium* lockten eine grosse Anzahl Feinde, hauptsächlich Nachtschmetterlinge an, welche ihre Eier an die Blätter legten. Die auskriechenden Larven würden dann aber von den honigsuchenden Ameisen vernichtet. Der Nutzen der extranuptialen Nektarien in diesem Fall wird durch Trelease's Beobachtung eigentlich nur bestritten und nicht bewiesen, denn wenn die Baumwollpflanze nicht durch Honigsekretion in erster Linie ihre schlimmsten Feinde anlocken würde, so brauchte sie auch keine Schutzarmee zu unterhalten.

Als schroffer Gegner einer teleologischen Naturauffassung, wie Delpino und seine Anhänger in der Ameisenschutz-Theorie und H. Müller in der Blumentheorie ihr huldigen, erklärt sich Gaston Bonnier²⁾ in seinem allgemein bekannten und von den Biologen beinahe ebenso allgemein angegriffenen Werk „Les nectaires“. Bonnier behaudelt sehr eingehend sowohl die Anatomie als die Physiologie der zuckersezernierenden Organe, für welche er die Einteilung Casparys in florale und extraflorale anerkennt.

Was die erste Kategorie von Drüsen betrifft, so kommt Bonnier auf Grund eigener Beobachtungen zum Schluss, dass die floralen Nektarien durchaus nicht, wie zuerst Kölreuter, Sprengel und H. Müller behauptet haben, dem Zweck

1) Ref. Bot. Centblt. 1884. Bd. VI, p. 6.

2) 1878.

dienen könnten, Insekten anzulocken und so eine Befruchtung der Blüten zu bewirken. Seine sehr ins Extrem gehenden Behauptungen sind von Müller¹⁾ in sehr heftiger Weise bestritten worden. Wir gehen hier nur insofern auf diese Fragen ein, als die meisten Bemerkungen Bonniers über die floralen Nektarien auch für die extrafloralen gelten.

Nach ihm dienen beide Arten einem rein physiologischen Zweck, nämlich als Nahrungsreservoir für die jungen Gebilde, in deren Nähe sie auf den Pflanzen vorkommen. Eine Entleerung des Nektars nach aussen kommt nach ihm öfters, wenn auch längst nicht immer vor und beruht auf physikalischen Vorgängen. Die Ausscheidung so wertvoller Produkte wie des Zuckers ist aber seiner Meinung nach nur eine zufällige, keine bezweckte Erscheinung; oft wird der ausgeschiedene Zucker auch nachträglich von den Geweben wieder resorbiert.

Bonniers Beobachtungen über die direkte Abhängigkeit der Sekretion von äusseren Umständen und der Transpiration der Pflanze rechtfertigt noch nicht die Behauptung, dass die Nektarien somit keinem äusseren, biologischen Zweck, z. B. der Anlockung von Tieren dienen könnten. Bonniers Auffassung der Nektarien als Nahrungsreservoir ist viel bekämpft worden und hat sich auch keinen Eingang verschaffen können, sie scheint mir jedoch mit dem gewöhnlichen Einwand, dass die Natur keine wertvollen Stoffe verschleudert, indem sie diese nutzlos nach aussen ausscheidet, nicht genügend widerlegt, denn die Frage, ob die Natur eigentlich einen sparsamen oder verschwenderischen Haushalt führt, dürfte schwer zu entscheiden sein. Weit grösseren Wert besitzt Pfeffers²⁾ Einwand, dass die extrafloralen Nektarien, falls sie wirklich Nahrungsreservoir vorstellen sollten, sehr unpraktisch angelegt wären. Eine bis jetzt noch unerklärte Eigentümlichkeit der Nektarien besteht nach ihm gerade darin, dass diese den Zucker entweder nach aussen ausscheiden oder behalten, bis sie ein trocknen, jedenfalls aber keinen Zucker den benachbarten Ge-

1) (1880) pag. 219—236.

2) (1897) pag. 265.

weben mitteilen. Haupt¹⁾ hat allerdings auch eine Resorption des Zuckers beobachtet, aber nur, wenn eine innere Disposition der Nektarien hierzu vorhanden war, bisweilen unter dem Einfluss der Lichtentziehung, gewöhnlich aber des Alters. Im Uebrigen macht gerade dieser Autor darauf aufmerksam (p. 35), dass seinen Versuchen zu Folge die Bedeutung der extrafloralen Nektarien als Reservestoffbehälter nur sehr gering sein könnte.

Nach eigenen Beobachtungen will ich noch hinzufügen, dass auch der Bau und die Stellung der Nektarien dem Zweck eines Nahrungsbehälters häufig durchaus widersprechen. Zahlreiche schüssel-oder becherförmige Drüsen sind abwärts gewandt, auch besitzen einige mit einer äusserst dicken Cuticula überzogene Nektarien Poren und Öffnungen noch anderer Art, welche doch augenscheinlich nur dazu dienen können, den Zucker oder wenigstens einen Überschuss desselben nach aussen treten zu lassen.

Ungefähr zur selben Zeit, in der Bonnier den rein physiologischen Zweck der zuckersezernierenden Organe festgestellt zu haben glaubte, erschienen Anton Kernes²⁾ „Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste“, in denen gerade die Zweckmässigkeit einer Anpassung zwischen Pflanzen und Tieren bis auf die Spitze getrieben wird. Kerner sucht an dem Beispiel von *Impatiens tricornis* zu beweisen, dass die Ausscheidung von Honig in der Laubblattgegend dazu diene, die Ameisen von dem Blütenhonig abzuhalten, der für die Befruchtungsvermittler bestimmt ist. Auch andere kleine Tiere sollen durch den in der Blattregion sezernierten Nektar in der Wegrichtung zum Blütenhonig abgelenkt werden.

Die Kernesche Ablenkungs-Hypothese hat nicht den gleichen Anklang gefunden wie die Delpinosche Schutz-Hypothese. Aufrecht³⁾ schliesst sich allerdings der Meinung Kernes an, indem auch er behauptet, dass der in den extrafloralen Nektarien enthaltene Zucker und das ebenfalls beinahe niemals fehlende Anthocyan in der Tat Ameisen und andere

1) (1902) pag. 28–34

2) (1879) pag. 56.

3) 1891

kleine Tiere anlocken und so die Blütenregion von untauglichen Besuchern verschont bleibe. Aufrecht führt als Beispiel ebenfalls *Impatiens* an, doch sagt er nicht, wie sich diese Theorie in Bezug auf windblütige Pflanzen verhält, wie *Ricinus communis*, die ebenfalls reichlich extrafloralen Honig hervorbringen. Gegen die Kernesche Hypothese tritt begreiflicher Weise am lebhaftesten Delpino¹⁾ selbst auf. Er gibt zwar zu, dass die Theorie für Blüten mit drüsig-klebriger Bekleidung wie die von *Martynia annua* z. B. stimmen könnte, aber sicher nicht für die anemophilen Pflanzen und nicht für *Tecoma*, *Passiflora* u. a., deren Blüten durch unpassierbare Nektarostegien vor Ameisen geschützt würden und deren extranuptiale Nektarien daher einen anderen Zweck haben müssten. Was *Prunus Cerasus*, *Viburnum opulus* etc. betrifft, so existieren deren Blüten noch nicht, wenn die extramutialen Nektarien in vollster Kraft stehen, und wenn die Blüten sich entfaltet haben, sind die Nektarien schon erschöpft.

Auch Warburg²⁾ hält Kernes Hypothese in dieser allgemeinen Fassung für verkehrt und macht den sehr berechtigten Einwand (p. 133): „welche enormen Quantitäten Zucker müssten abgeschieden werden, um die Ameisen derart zu versorgen, dass dieselben nicht mehr das Bedürfnis fühlen, nach neuen ergiebigen Quellen zu suchen.“ Mit diesem Einwand steht jedoch die folgende Vermutung Warburgs über den Zweck der extrafloralen Nektarien im Widerspruch. „Wäre es nun nicht denkbar“, schreibt Warburg pag. 134, „dass für gewisse Fälle die extranuptialen Nektarien eine Schutzmassregel gegen die Blattläuse sind, indem sie den Ameisen das, was dieselben sonst nicht ohne erhebliche Mühe und Geduld mittels der Blattläuse erlangen, freiwillig fertig bieten, sei es, dass sie sich die Blattläuse züchtenden Ameisenarten dadurch fernhalten, dass sie sich mit Schutztruppen von solchen Ameisen umgeben, die keine Relation zu Blattläusen haben, sei es, dass sie jene Ameisenarten nur in dem gegebenen Falle veranlassen,

1) (1887/88) pag. 25—26.

2) (1892) pag. 432.

davon Abstand zu nehmen, die betreffende Pflanze mit Blattlauskolonien zu besetzen, resp. spontan entstehende Kolonien zu beschützen." Gegen diese Hypothese lassen sich mit einer kleinen Änderung Warburgs eigene Worte anführen, nämlich: „welche enormen Quantitäten Zucker müssten ausgeschieden werden, um die Ameisen derart zu versorgen, dass dieselben nicht mehr das Bedürfnis fühlen, auch noch bei den Blattläusen nach Nahrung zu suchen.“ In der Tat machte ich denn auch im Freien öfters die Beobachtung, dass gerade die Pflanzen mit extrafloralen Nektarien von Läusen besonders zu leiden hatten. Die Infloreszenzen von *Memecylon floribundum* die das ganze Jahr über reichlich erscheinen und deren zahlreiche Blüten an den Kelchblättern Honig in Menge ausscheiden, sind stets dicht besetzt mit Läusekolonien. Im allgemeinen bemerkte ich auch, dass die Ameisen die Blattläuse dem Nektar vorziehen, ferner, dass nicht eine bestimmte Anzahl von Ameisen eine Pflanze besucht, sondern dass der Besuch in direktem Verhältnis steht zu der Menge von Nahrungsmitteln, welche sich auf dieser in irgend einer Form den Tieren bietet.

Neben seiner ursprünglichen Betrachtungsweise der extrafloralen Nektarien als Ablenkungsmittel der Blüten gegen unberufene Gäste, hat Kerner in späteren Jahren auch die Gültigkeit der Delpinoschen Schutz-Hypothese anerkannt. So äussert er im ') „Pflanzenleben“ die Ansicht, die zuckerabscheidenden Drüsenhaare an den Blütenköpfchen einiger Compositen, namentlich an *Centaurea alpina*, *Ruthenica*, *Jurinea mollis* und *Serratula lycopifolia* hätten den Zweck, Ameisen anzulocken, um die Blütenköpfchen gegen Käferarten zu verteidigen, welche die Blütenhülle und bisweilen sogar den Blütenboden vernichteten. Den experimentellen Beweis, dass es sich in diesem Fall wirklich um einen Schutz handelt, bleibt Kerner jedoch schuldig. Zwar hat Wettstein²⁾ an den gleichen Compositen praktische Beobachtungen über Ameisenschutz angestellt und einen solchen auch konstatiert, jedoch erwies sich derselbe,

1) (1898) pag. 223—224.

2) (1889) pag. 570—589

worauf Rettig¹⁾ aufmerksam macht, als viel zu schwach, um die Entstehung von Nektarien haben bewirken zu können. Auch Rathay²⁾ spricht auf Grund seiner über nektarabsondernde Trichome einiger *Melampyrum*-Arten ausgeführten Untersuchen die Ansicht aus, dass die Entstehung dieser Trichome sich nicht durch die Kernesche Hypothese, allerdings auch nicht durch die von Delpino und Belt erklären lasse. Er hält es denn auch ganz allgemein für unbegründet, die in unserer Flora vorkommenden Pflanzen mit extrafloralen Nektarien als myrmecophil zu bezeichnen. Der gleichen Meinung ist Taliew³⁾ zugetan. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen, welche dieser Gelehrte in Russland an verschiedenen *Vicia*-Arten, *Centuarea ruthenica* Lam., *C. montana* L. var. *aeillaris* Willd., *Fraxinus*, *Lamium album* L., *Iris Gueldenstuediana*, *Lilium* sp. und *Paeonia tenuifolia* angestellt hatte, gelangte er zu dem Resultat, dass diese Pflanzen durch die Anlockung von Ameisen nicht nur keinen Nutzen, sondern sogar Schaden zogen, weil die Ameisen die Blüten verdarben. Nach Taliews Ansicht existieren in jetziger Zeit in Europa keine Bedingungen, welche Anpassungen der Pflanzen an Ameisen erregen könnten. Falls die Pflanzen früher in der Tat einen Nutzen aus den Ameisen gezogen haben, so werden sie jetzt jedenfalls nicht von den Arten besucht, für welche ihre Anpassung ursprünglich bestimmt gewesen ist.

Die Zahl der Pflanzen mit extrafloralen Nektarien, die den Botanikern bis auf Delpinos Zeit bekannt geworden war, fand durch diesen eine wesentliche Ausbreitung. In seinem denkwürdigen Werke⁴⁾ „Funzione mirmecofila nel Regno Vegetale“ bringt dieser Forscher die Zahl der Pflanzen mit extrafloralen Nektarien auf 2904, die sich auf 273 Gattungen und 46 Familien verteilen.

Delpinos Arbeit befasst 3 Kategorien myrmecophiler Pflanzen: 1. solche mit extranuptialen Nektarien, 2. solche mit

1) (1904) pag. 29

2) (1880) pag. 26 und (1889) pag. 49.

3) (1898) pag. 93

4) 1886, 1887 u. 1889.

Ameisenbrödchen, 3. mit Wohnräumen versehene Pflanzen. Mit ersteren haben wir es hier hauptsächlich zu tun.

Die bereits 1874 von Delpino ausgesprochene Theorie von dem Nutzen, welchen die Pflanzen aus der Anlockung der Ameisen ziehen, hat der Autor auch hier unverändert beibehalten, nur hat es sie wesentlich ausgebreitet, hauptsächlich auf Grund eigener Untersuchungen. Da auf diese im Lauf der Arbeit noch öfters zurückgekommen wird, mögen an dieser Stelle nur einige allgemeine Punkte zur Besprechung gelangen.

Delpino hält die von Caspary herstammende Einteilung der Nektarien in florale und extraflorale für untauglich und schlägt daher die Bezeichnungen nuptial und extranuptial für dieselben vor. Nach ihm können nämlich extrafloral gelegene Nektarien trotzdem in direktem Zusammenhang mit dem floralen Leben, der Kreuzbefruchtung der Pflanze stehen (*Maregraviaceen* und einige *Cucurbitaceen*), während anderseits circumfloral oder extrafloral vorkommende Honigdrüsen in keinem Verband mit der Kreuzbefruchtung stehen, sondern zur Anlockung der Schutzameisen dienen können, wie z. B. bei *Tecoma radicans*, *Paeonia officinalis* etc. Wie jedoch Warburg¹⁾ bereits bemerkte decken sich die Ausdrücke floral und extrafloral nicht mit nuptial und extranuptial, weil die ersten nur die örtliche Lage, die letzteren aber eine Art Zweckbestimmung in sich schliessen und so bezeichnet dieser Autor z. B. aussen auf dem Kelch befindliche Drüsen als florale extranuptiale Drüsen. Wenn sich gegen die Casparyschen Bezeichnungen auch manches einwenden lässt, so verdienen sie doch den Vortzug vor den Delpinoschen, denn die Stellung eines Nektariums an einer Pflanze lässt sich stets sicherer bestimmen als sein Zweck. Beschränkt man den Ausdruck floral ausschliesslich auf die innerhalb der Blüten vorkommenden Honigdrüsen und den Ausdruck extrafloral auf die außerhalb der Blüte (auch auf Kron- und Kelchblättern) vorkommenden, so lassen sich Missverständnisse leicht vermeiden.

1) (1892) pag. 131.

Fragen wir, welche Teile der Pflanze nach Delpino von Ameisen geschützt werden sollen, so kommen nach ihm der Lage der extrafloralen Nektarien nach zu urteilen die Blattknospen, Blätter, Infloreszenzen, Blütenknospen und Früchte in Betracht. Das von Delpino in Ligurien und Toscianien, in den botanischen Gärten von Bologna und Genua untersuchte Material ist staunenswert gross, doch können wir uns nicht verhehlen, dass er uns zwar eine grosse Anzahl von Pflanzen mit extrafloralen Nektarien, aber keine einzige Ameisenpflanze in des Wortes eigentlicher Bedeutung vorführt. Delpinos Versicherung, dass er die betreffenden Pflanze in der Tat von Ameisen besucht gefunden habe, kann seiner Theorie nicht zum Beweis dienen, da es ihm trotz seiner grossen Erfahrungen nicht gelungen ist, zu konstatieren, dass die Ameisen ihren Wirten in der Tat von Nutzen sind. Aus Mangel an eigenen Beweisen stützt sich Delpino denn auch auf die beiden Tatsachen, dass Belt gleichzeitig und unabhängig von ihm in Amerika zu den gleichen Schlussfolgerungen gelangt ist, ferner dass einige deutsche Forstwirte (z. B. Ratzeburg in „Waldverderbnis“, „Forstinsekten“ 1840—1868) darauf aufmerksam machen, dass nach ihrer Erfahrung die Waldbäume, an deren Fuss sich Ameisenhaufen befinden, weniger stark von schädlichen Insekten zu leiden haben. Aus dergleichen praktischen Erfahrungen Schlüsse auf den Zweck der extrafloralen Nektarien ziehen zu wollen, erscheint doch wohl gewagt. Ausserdem lassen sich Verhältnisse, die sich auf nordische Waldbäume beziehen, nicht ohne weiteres auf europäische oder gar tropische Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen übertragen.

Schimper¹⁾ ist der erste gewesen, der die Belt-Delpinosche Theorie einer sorgfältigen Prüfung unterwarf. Wenn er auch auf eigene Erfahrungen gestützt einen Ameisenschutz bei den *Acacia*- und *Cecropia*-Arten als zweifellos sicher annimmt, so spricht er doch am Schluss seines Werkes hinsichtlich der Bedeutung der extrafloralen Nektarien deutlich

1) 1888.

seine Unsicherheit aus. So bemerkt er Seite 91 „dass im Vergleich mit *Cecropia* die extranuptialen Nektarien nur eine wenig vollkommene Schutzvorrichtung darstellen. Die mit solchen Organen versehenen Pflanzen, die dennoch die Verheerungen der Blattschneider zum Opfer fielen, waren relativ zahlreich“.

Die Ergebnisse der sehr interessanten Arbeit Schimpers werden im Folgenden noch öfters besprochen werden, hier möge nur die Methode erwähnt werden, welche er bei seinen Untersuchungen anwandte.

Im Gegensatz zu Delpino, nach dessen Auffassung eine Pflanze als myrmecophil bezeichnet werden darf, wenn an ihr extraflorale Nektarien und Ameisenbesuch konstatiert worden sind, betont Schimper¹⁾, dass wir in den zuckerausscheidenden Organen nur dann mit einer Anpassung an Schutzameisen zu tun haben, wenn es festzustellen gelingt:

1. Dass der Ameisenbesuch den Pflanzen mit extranuptialen Nektarien einen solchen Schutz gewährt, dass bei Ausbleiben desselben eine weit grössere Anzahl Stöcke zu Grunde gehen oder in ihrer Blüthen- und Samenbildung beeinträchtigt werden, als bei Anwesenheit solcher.

2. Dass die extranuptialen Nektarien nicht eine andere Function in der Pflanze verrichten und als für dieselbe entstanden zu betrachten sind.

Es ist Schimper nicht gelungen, einen dieser beiden Sätze zu beweisen. Auch seine Experimente an *Cassia neglecta* haben in dieser Beziehung zu keinem Resultat geführt. Nach Schimper²⁾ ist die Menge des durch die Tätigkeit der extrafloralen Nektarien für den pflanzlichen Stoffwechsel verloren gehenden Zuckers bei *Cassia neglecta* eine sehr erhebliche und deutet auf einen entsprechend grossen Nutzen dieser Organe. Mit dieser Ansicht scheinen aber die Resultate der Experimente, welche Schimper in Blumenau an dieser Pflanze vornahm, in Widerspruch zu stehen. Schimper entfernte mit einem Messer die

1) (1888) pag. 61.

2) (1888) pp. 73—74.

kegelförmigen Nektarien von den Blättern und konstatierte darauf, dass diese Operation kaum eine Veränderung in den physiologischen Vorgängen der Pflanze zu Wege brachte. Hieraus lässt sich allerdings mit Schimper der Schluss ziehen, dass die Ausscheidung von Zucker zur normalen Verrichtung der Stoff- und Kraftwechsel funktionen nicht notwendig ist, aber gleichzeitig geht hieraus auch hervor, dass die Zuckerausscheidung der Pflanze keinen so grossen Nachteil zufügt, dass sie von dem erlittenen Verlust auch einen entsprechenden Nutzen ziehen müsste.

Den von Schimper schuldig gebliebenen Beweis, dass die extrafloralen Zuckerausscheidungen in der Tat im Dienste des Pflanzenschutzes stehen, glaubt Burck¹⁾ auf Grund seiner Beobachtungen über Blütenperforation erbracht zu haben. Nach ihm sollen die auf den Kelchen mancher Pflanzen sich befindenden Nektarien dazu dienen, Ameisen anzulocken, die ihrerseits verschiedene Insekten davon abhalten, die Blüten durch Anbohrung und Honigraub zu schädigen. Da sich unter den von mir untersuchten Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen auch die meisten von Burck angeführten befinden und wir unsere Beobachtungen im botanischen Garten zu Buitenzorg, also unter gleichen Bedingungen, wahrscheinlich auch an den gleichen Exemplaren vorgenommen haben, so werden im Laufe dieser Arbeit die Burckschen Ergebnisse noch häufig mit den meinigen verglichen werden, hier möge daher nur in Kürze auf einige Abweichungen unserer Resultate aufmerksam gemacht werden.

1. Habe ich die von Burck gemachte Beobachtung, dass zuckerausscheidende Organe sich häufig ausschliesslich in der Blütenregion befinden, nicht bestätigt gefunden. Auch in den meisten von diesem Autor als Beispiel angeführten Fällen kommen Zuckerkretionen ausser an den Kelchen zugleich auch an den vegetativen Organen der betreffenden Pflanzen vor.

1) 1891.

2. Sind die nach Burck auf den Kelchen der Blüten von *Thunbergia grandiflora* vorkommenden Eiweiss-Becherchen, welche wie die Müllerschen und Beltschen Körperchen zur Anlockung von Schutzameisen dienen sollen, nur gewöhnliche, zuckerabscheidende Trichomdrüsen, wie sie zugleich auch an 3 anderen Stellen auf derselben Pflanze zu finden sind.

3. Steht die Anzahl der durchbohrten Blüten in keinem Verhältnis zur Anzahl der auf dem Kelch vorkommenden Nektarien, sondern ist, wie später gezeigt werden soll, von ganz anderen Faktoren abhängig.

Der Vollständigkeit wegen möge noch eine von Johow¹⁾ allerdings nur beiläufig ausgesprochene Theorie erwähnt werden, nach welcher die eigentümlichen drüsigen Gebilde zahlreicher mit Variationsbewegungen der Laubblätter versehener Pflanzen vielleicht eine zu den Stoffwechselprozessen in den Bewegungsorganen in Beziehung stehende physiologische Bedeutung zukommt. Hierher gehören nach Johow die Petiolar-Drüsen der *Acacia*-Arten, die drüsigen Blattzähne einiger *Leguminosen*, die drüsigen Flecke an den Blattstielen der *Erythrina*-Arten u. s. w. Auf die Unhaltbarkeit dieser Hypothese hat Schimper²⁾ bereits gewiesen, indem er einwandte, dass sich extraflorale Nektarien vielfach besonders gross und zahlreich an Bracteen befinden, die gar keine Bewegungen ausführen.

Hiermit ist die Reihe der wichtigsten Hypothesen, welche bis jetzt über den Zweck extrafloraler Zuckerausscheidungen aufgestellt worden sind, meines Wissens erschöpft. Wir sahen, dass beinahe jede sowohl überzeugte Anhänger als heftige Gegner gefunden hat, keine einzige sich aber dauernd hat behaupten können.

Bevor wir uns dem speziellen Teil dieser Arbeit zuwenden, mögen hier noch zwei Gruppen sog. Ameisenpflanzen erwähnt werden, die zwar ausserhalb unserer Untersuchung liegen, deren Verhalten jedoch auch auf das der Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen einiges Licht werfen kann. Die eine dieser

1) 1884.

2) (1888) pag. 61.

Pflanzengruppen, welche den Ameisen in Hohlräumen verschiedener Art, Blattscheiden etc., Wohnstätten anbietet, nannte Warburg¹⁾ myrmecodom, die andere, die ausser diesen auch Nahrung zur Verfügung stellt, sei es in Form von Nektar oder Eiweisskörperchen oder beiden zugleich, bezeichnete er als myrmecoxen.

Die von Belt in Nicaragua und am Amazonas beobachtete *Acacia cornigera* und die sehr ähnliche *A. sphaerocephala*, sowie die von Müller beobachtete *Cecropia adenopus* mit Hohlräumen und Eiweisskörperchen an der Blattstielbasis galten längere Zeit als klassische Fälle der Myrmecophilie.

Da diese Pflanzen in der Tat von Ameisen (*Azteka*-Arten) bewohnt und die von ihnen gebotene Nahrung von diesen gern genommen werden, überdies in ihrer Umgebung Blattschneiderameisen (*Atta*-Arten) leben, welche manchen Pflanzen grossen Schaden zufügen, wurde als feststehende Tatsache angenommen, dass die betreffenden Pflanzen durch die ständige Armee von Schutzameisen, welche sie beherbergen und beköstigen, sich gegen die blattschneidenden Ameisenarten zu schützen suchten. Eine grosse Stütze fand diese Theorie in der Tatsache, dass nicht nur Belt und Müller, sondern auch Schimper und andere Kämpfe zwischen den *Azteka*-Ameisen und den Blattschneidern wirklich beobachtet hatten.

Die Entstehung dieser merkwürdigen Anpassungen der Pflanzen an die Ameisen wurde auf verschiedene Weise erklärt, hier möge nur an die Schimpersche²⁾ Hypothese (durch natürliche Zuchtwahl entstandene Symbiose) und die Über schwemmungstheorie von Buscalioni und Huber³⁾ erinnert werden.

Inzwischen sind diese ersten klassischen Fälle von Myrmecophilie durch zahlreiche andere vermehrt worden und zwar blieben diese nicht, wie man anfangs glaubte, auf die neue Welt beschränkt, sondern Reisende und Naturforscher entdeckten auch in Afrika, Asien und Australien dergleiche Ameisenpflanzen,

(1892) pag. 130.

2) 1888.

3) (1900) pag. 85—88.

also auch in Gegenden, wo das Vorkommen von Blattschneidern bis dahin noch nicht konstatiert worden war. So beobachtete Beccari in den Wäldern Borneos zahlreiche von Ameisen bewohnte Pflanzen, unter diesen auch die schon Rumphius¹⁾ bekannten „Ameisennester“ der *Hydnophytum*- und *Myrmecodia*-Arten. In neuerer Zeit beschrieb Raciborski²⁾ mehrere, auch auf Java vorkommende Pflanzen, welche ähnlich den amerikanischen *Acacia*- und *Cecropia*-Arten Eiweiss-Körperchen (Perldrüsen) hervorbringen (*Pterospermum javanicum* Jungh., *Leea hirsuta* Blume und verschiedene *Gnetum*-Arten).

Die Zahl der Pflanzen, welche Proteinstoffe, Zucker und fette Öle enthaltende Perldrüsen besitzen, erfährt übrigens ganz wie die mit extrafloralen Zuckerausscheidungen versehenen eine ständige Erweiterung. So hat, wie Rettig³⁾ anführt, auch Penzig am Weinstock und anderen Pflanzen Perldrüsen beobachtet. In neuester Zeit hat Sernander⁴⁾ zu den 11 Familien, in welchen nach Penzig Protein und Öl enthaltende Gebilde (Myrmekosomien) vorkommen noch 2 neue hinzugefügt.

Auch die scheinbar unanfechtbaren, durch Belt und Müller konstatierten Fälle von Myrmecophilie bei *Acacia* und *Cecropia* wurden in neuerer Zeit nachgeprüft und in Zweifel gezogen. Nach Ule⁵⁾ ist die erste Widerlegung der Ameisentheorie von Theiring ausgegangen (Berliner Entomol. Zeitschrift Bd. XXXIX, Heft 3, 1894). 10 Jahre später äusserte Rettig⁶⁾, wie er selbst angab, erst nach jahrelangem Zögern und auf Grund eingehender Beobachtungen an kultivierten Exemplaren von *Myrmecodia*, *Cecropia peltata*, zwei Ameisen-Akazien u. a. sowie nach gründlichem Studium der betreffenden Litteratur, seine Anschauungen über Anpassungen von Pflanzen an Ameisenschutz, die mit den zur Zeit noch herrschenden völlig im Streit waren. Rettig weist in überzeugender Weise auf die Unzulänglichkeiten, Widersprüche und Übertreibungen in der Ameisen-

1) 119—120.

2) 1898 und 1900.

3) (1904) p. 17. O. Penzig: Über die Perldrüsen des Weinstocks und anderer Pflanzen. Atti del Congresso botanico internationale, Genua 1892.

4) 1906.

5) (1906) p. 337.

6) 1904, p. 1.

theorie und zeigt, dass die Notwendigkeit eines Ameisen-schutzes bisher überhaupt noch nicht sicher festgestellt worden ist. Zum Schluss bemerkt Rettig ¹⁾), dass es wohl Pfianzenameisen in Hülle und Fülle gibt, aber wenig oder überhaupt keine Ameisenpflanzen."

War Rettig nicht in der Lage gewesen, die betreffenden Pflanzen, die einen Ameisenschutz geniessen sollen, an ihrem natürlichen Standort zu untersuchen, so gelangte doch Ule auf Grund seiner 3 jährigen Beobachtungen im Amazonasgebiet zu gleichen oder ähnlichen Ergebnissen wie Rettig: Auch nach Ules Erfahrungen erweist sich die Müller-Schimper-sche Ameisenhypothese als völlig unzulänglich. Von den zahl-reichen Einwendungen, welche Ule ²⁾ gegen diese erhebt, mögen hier nur einige wenige hervorgehoben werden.

Ganze Wälder von *Cecropia* kommen im Überschwemmungs-gebiet vor, wo die blattschneidenden Ameisen so gut wie gän-zlich fehlen. Der Schaden, den die Blattschneider anrichten, ist lange nicht so gross, als man es sich bis jetzt vorstellte. Viele Ameisenpflanzen werden von den Schleppameisen der Beschaf-fenheit ihrer Blätter wegen nicht bevorzugt. Zahlreich sind die Fälle, wo die Myrmecophilen trotz des Ameisenschutzes von allerhand Tieren geschädigt oder zerstört werden. Die Pfianzenameisen sind, wie Fritz Müller ³⁾ bereits bemerkt hatte, mit viel weniger kräftigen Waffen ausgerüstet als viele andere Ameisen, während sie es als Beschützer der Pfianzen gerade sein sollten.

Ebensowenig wie für die Ameisenpflanzen der neuen Welt ist bis jetzt für diejenigen der alten Welt der Beweis erbracht worden, dass sie in der Tat auf einen Ameisenschutz angewiesen sind, oder eines solchen überhaupt bedürfen. Für die zahl-reichen von Beccari auf Borneo beobachteten und in seiner Malesia beschriebenen und abgebildeten Pfianzen, welche von Ameisen bewohnt werden, hat dieser Gelehrte als selbstver-ständlich angenommen, dass die Ameisen zum Schutze der-

1) pag. 32.

2) (1906) pag. 334—352.

3) (1880—81) pag. 410.

selben angelockt werden; seine eigenen Wahrnehmungen bestätigen jedoch diese Annahme nicht. Von Treub¹⁾ ist der unzweifelhafte Beweis geliefert worden, dass die *Myrmecodia*-Knollen nicht nur ohne Hilfe der Ameisen zustande kommen, sondern dass die Pflanzen sich ohne Schutztruppe ganz gleich verhalten wie mit einer solchen.

Auch Raciborski hat für die von ihm auf Java beobachteten mit Perldrüsen ausgestatteten Pflanzen keinen Ameisenschutz feststellen können, wenn er auch nicht in Abrede stellen will, dass einige Pflanzen aus der Gegenwart von Ameisen vielleicht Nutzen ziehen könnten. Bei den windenden *Gnetum*-Arten des Urwalds bemerkte Raciborski überhaupt nicht, dass die Ameisen die Perldrüsen abbissen oder die betreffenden Zweige stark besuchten. Ebenso hat dieser Forscher im Freien, wie er sagt, nie kriegerische Taten dieser Ameisen bewundern können. „Verschieden gebaute Perldrüsen“ schreibt Raciborski²⁾, „sind noch bei anderen tropischen Pflanzen vorhanden, doch stehen manche sicher in keiner Beziehung zur Myrmecophilie, andere Pflanzen sind unsicher.“

Der gegebene Überblick möge genügen, um im Leser den Findruck zu wecken, dass auch für die Pflanzen, welche die Ameisen noch auf andere Weise als durch extraflorale Zuckerausscheidungen anzulocken scheinen, die klassisch gewordenen Fälle der amerikanischen Ameisenpflanzen nicht ausgenommen, bis jetzt noch nicht der Beweis erbracht worden ist, dass es sich in der Tat bei diesen um direkte Anpassungen an Ameisenschutz handelt. Alle bis jetzt angestellten Beobachtungen und Untersuchungen scheinen viel mehr darauf hinzudeuten, dass die Ameisen als sehr intelligente Tiere sich die bestehenden Verhältnisse bei den Pflanzen auf alle Weise zu Nutze gemacht haben, ohne diesen jedoch einen entsprechenden Gegendienst leisten zu können.

1) 1888.

2) pag. 42 (1900).

SPEZIELLER TEIL.

Behandelt ausschliesslich eigene Untersuchungen, welche sich über 63 Arten erstrecken, gehörend zu 45 Gattungen und 24 Familien. Auch die Abschnitte über Vorkommen der Zuckerausscheidungen, Form, Struktur, Stellung der extrafloralen Nektarien und Eigentümlichkeiten der Sekretionsverhältnisse beziehen sich auf eigene Beobachtungen, wobei jedoch vergleichsweise auch die einschlägige Literatur Berücksichtigung fand.

FAMILIE DER SMILACEAE.

Smilax ovalifolia *Roeb.* (= *macrophylla* *Roeb.*).

Das zuckersezernierende Organ befindet sich an der Unterseite der Blattspitzen (Taf. I. Fig. 4 u. 5). Diese sind fleischig verdickt, umgebogen, brüchig. Die jüngsten Blätter sind hellrot gefärbt, die sezernierenden Stellen dunkelrot. Die Sekretion findet wahrscheinlich durch die Stomata direkt nach aussen statt; ein besonderer Honigbehälter fehlt.

Die Ausscheidung ist stark und beginnt bereits bei sehr jungen Blättern; sie dauert fort, bis diese ihre volle Grösse erreicht haben.

Die stark aufgetriebenen Blattscheiden liegen bei den jüngsten Blättern der Achse fest an und beginnen erst in einem älteren Stadium eine zur Achse mehr senkrechte Stellung einzunehmen, in welcher sie den Ameisen als Wohnung dienen.

Sehr bemerkenswert ist der Di- oder Polymorphismus der Zweige und Blätter. Während der Umfang der blütentragenden Zweige in einer Entfernung von 30 cm. von der fortwachsenden Spitze durchschnittlich nur 8 mm. beträgt, misst er an anderen in der gleichen Entfernung 4 cm. Nur die Blätter der letzteren scheiden an den Spitzen Zucker aus und besitzen aufgetriebene Blattscheiden. Die Blätter dagegen, in deren Achseln sich die unscheinbaren, grünlichen Blütendolden befinden, sind mit keinerlei Mitteln zur Anlockung von Ameisen

versehen. Ihre Spitzen sind nicht fleischig verdickt, grün und nicht rotgefärbt, kaum merkbar umgebogen; die Blattbasis ist nur ganz unbedeutend erweitert (Vergl. Fig. 3 mit 4).

Ungefähr die Hälfte der Zweige ist myrmecophil und diese sind nach keiner Regel auf dem Stocke verteilt; ausserdem findet man zwischen den beiden extremen Formen zahlreiche Übergänge. Die Blüten stehen jedoch ausnahmslos in den Achseln nicht myrmecophiler Blätter.

Der Ameisenbesuch ist überaus gross. Die Tiere nisten in den Blattscheiden und besuchen eifrig die Blattspitzen.

Besondere Feinde habe ich nicht bemerkt; die Blätter beiderlei Art werden angefressen, doch ist der Schaden unbedeutend.

Der Stock fruktifiziert. Wie diese *Smilax*-Art verhielten sich auch noch einige andere, zum Teil noch unbestimmte Arten.

Zur Gattung *Smilax* gehören kletternde Sträucher, welche nach Engler hauptsächlich in den Tropen, besonders in Ost-Indien verbreitet sind.

Auf die zuckerausscheidenden Blattspitzen der *Smilax*-Arten ist bereits Delpino²⁾ durch einen Brief von Alphonse de Candolle aufmerksam gemacht worden. Die Beobachtungen Delpinos fand ich bestätigt, nur ist von ihm, wie später von Burck³⁾, nicht auf den Dimorphismus der Zweige sondern nur auf den der Blätter geachtet worden. Wir haben es hier mit einer auffallenden Erscheinung zu tun, die der Theorie des Ameisenschutzes zu widersprechen scheint. Delpino und Burck betrachten es zwar als eine unzweifelhafte Tatsache, dass die Myrmecophilie bei *Smilax* als ein Schutz der jungen Blätter anzusehen ist, auch hält Burck die starke Entwicklung der Blattscheiden für eine spezielle Anpassung an die Ameisen, doch bleiben beide den Beweis schuldig, dass *Smilax* überhaupt einen Ameisenschutz geniesst und diesen nötig hat; ferner liegt die Frage nahe, warum gerade die blütentragenden Zweige nicht myrmecophil sind und nur etwa die Hälfte der Blätter eines Schutzes bedarf.

1) Engler u. Prantl.

2) (1887) pag. 644.

3) (1891) pag. 129 - 133.

FAMILIE DER DIOSCOREACEAE.

Dioscorea sp. *Soerakarta*. (Mittel-Java) Hort. Bog.

Die Nektarausscheidung findet an den Blättern statt. Wie auf Taf. II. Fig. 15 zu sehen ist, tragen die Vorläuferspitzen der jüngsten Blätter an der Unterseite grosse höckerige Gebilde; aus diesen findet die Zuckerkretion statt, jedoch nicht aussen auf den Höckern, sondern innen in verzweigten Gängen.

Nur an den Spitzen der jüngsten, noch unentwickelten und filzigen Blätter wird Zucker ausgeschieden; die Spitzen etwas älterer Blätter sind viel dünner und sezernieren nicht. Bei diesen treten jedoch im Laufe der Entwicklung der Blattbasis zu andere Nektarien von gleichem Bau auf, doch scheinen auch diese nur bei jungen Blättern zu sezernieren.

Die grünen, unscheinbaren Blüten erscheinen in den Achseln der älteren Blätter.

Der Ameisenbesuch ist rege, hauptsächlich an den jüngsten Blättern.

Raupen fressen die Blätter an, jedoch ohne grossen Schaden anzurichten.

Delpino¹⁾ konstatierte bei 3 Arten von *Dioscorea* Nektarien auf den Blättern. Correns beschäftigte sich eingehend mit der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extrafloralen Nektarien von *Dioscorea sativa* und *D. Batatas*; ferner konstatierte er Nektarien bei *D. bulbifera* und *sagittata*. Die von ihm beobachteten Exemplare trugen ausser an den Blattunterseiten auch am Blattstiel und Stengel Nektarien. Beachtenswert ist die Bemerkung Correns²⁾: „Merkwürdiger Weise scheint an den blühenden Sprossen und den Infloreszenzen in ihren Achseln tragenden Blättern die Zahl der Nektarien überhaupt abzunehmen . . . für jetzt ist ja die ganze Myrmecophilie der Pflanze hypothetischer Natur.“ Die von mir beobachteten Stöcke waren schwach entwickelt und trugen nur wenige Blüten, so

1) (1887) pag. 645 – 446.

2) (1889) pag. 654.

dass ich nicht feststellen konnte, ob Correns' Beobachtung auch bei der von mir untersuchten Art zutrifft; jedenfalls stimmt seine Beobachtung überein mit derjenigen, die Burck und ich an den *Smilax*-Arten gemacht haben und die darauf hinweist, dass die Nektarien der betreffenden *Smilax*- und *Dioscorea*-Arten nicht zum Schutz der Blüten dienen können.

Eine eingehende Untersuchung haben in neuester Zeit die Vorläuferspitzen verschiedener *Dioscoreen* von Gentner¹⁾ erfahren, doch hat dieser Autor keine Zuckerausscheidungen an den Nektarien konstatieren können. Von *D. macroura* gibt Gentner an, dass sich in den Binnenräumen schleimausscheidende Haare befinden. Es ist sehr wohl möglich, dass bei den in Europa kultivierten Exemplaren eine Zuckerausscheidung unverbleibt, unter normalen Bedingungen jedoch wohl stattfindet.

FAMILIE DER MARANTACEAE.

Maranta dichotoma Wall. (= *Clinogyne dichotoma* Salis).

Die Nektarien befinden sich in Gestalt von Höckern am Grunde der Blütenstiele (Taf. III. Fig. 20). Äusserlich erscheinen sie als glänzende, gelbliche Körperchen. In welcher Weise die Sekretion durch die sehr dicke Cuticula stattfindet, habe ich noch nicht feststellen können. Die Zuckerausscheidung beginnt bereits bei den Knospen und dauert über die Anthese hinaus.

Die Blüten sind weiss und endständig und fruktifizieren.

Der Ameisenbesuch ist lebhaft. Besondere Feinde beobachtete ich nicht.

Wie Petersen²⁾ angibt, kommen 15 Arten von *Maranta* im tropischen Amerika vor, einige in tropischen Asien. Zu diesen gehört nach dem Index Kewensis auch *M. dichotoma*.

FAMILIE DER ORCHIDACEAE.

Spathoglottis plicata Bl.

Besondere Sekretionsorgane fehlen (Taf. I. Fig. 6). Die Zucker-

1) 1904 u. 1905.

2) Engler u. Prantl.

ausscheidung findet an der Aussenseite der Bracteen, Sepalen und Petalen(?) statt, wahrscheinlich durch die Stomata. Die an endständigen Infloreszenzen befindlichen Blüten sind violettröth oder weiss und fruktifizieren.

Der Ameisenbesuch ist ausserordentlich gross, besonders an den jüngsten Blüten. Es kommt eine grosse und eine kleine schwarze Ameisenart auf den Stöcken vor, letztere weitaus in der Überzahl.

Die grossen, bodenständigen Blätter werden von der grossen Ameise bis zum Geripp aufgefressen, ohne dass die kleinere Art sie daran hinderte. Die nach dem Abblühen entstandenen Blätter dagegen bleiben so gut wie unangetastet; augenscheinlich finden die grossen Ameisen die Blätter der Stöcke, an denen keine Blüten und daher keine Honigsekretion vorhanden ist, nicht anziehend genug, so dass sie die Pflanzen mit ihrem Besuch verschonen.

Spathoglottis plicata ist eine im indischen Archipel, auch auf Java, sehr verbreitete Orchidee.

Extraflorale Zuckerausscheidungen waren bei dieser Gattung bis jetzt noch nicht bekannt; doch führt Delpino¹⁾ andere an, bei denen ebenfalls extraflorale Nektarien oder Sekretionen an der Aussenseite der Bracteen oder Sepalen vorkommen.

FAMILIE DER MENISPERMACEAE.

Tinospora cordifolia Miers.

Die Nektarien kommen auf den Blättern vor, an der Unterseite, je eines rechts und links am Grunde des Mittelnervs (Taf. I, Fig. 9). Äusserlich sind an der Blattoberseite 2 Erhöhungen bemerkbar; an der Unterseite sieht man 2 tiefe Gruben, an deren Grunde Drüsenhaare stehen. Eine Sekretion findet sowohl bei jungen als bei älteren Blättern statt.

Der Stock ist cauliflor; die unansehnlichen grünlichen Infloreszenzen befinden sich an Holz verschiedenen Alters.

1) (1887) pag. 640 - 642.

Ann. Jard. bot. Buitenz. 2e Sér. Vol. VI, 2.

Der Ameisenbesuch ist sehr spärlich; bisweilen findet man keine einzige Besucherin. Es ist nicht einmal sicher, dass die Ameisen sich des Nektars wegen auf den Stock begeben, denn in den Drüsenhöhlen befinden sich Läuse, die stets eine grosse Anziehungskraft auf die Ameisen ausüben.

Wie unregelmässig die Sekretionsverhältnisse an den Blättern ein und desselben Stockes sein können, zeigte sich gerade bei dieser Liane sehr deutlich. So machte ich meinen Notizen zufolge am 28. Juni um 5 Uhr nachmittags an einem sonnigen Tage die folgende Beobachtung: mit einer Lupe betrachtet zeigten von 15 Blättern eines Zweiges 9 derselben eine Sekretion; von einem anderen Zweige mit 5 Blättern sezernierten 4 und von einem dritten mit 145 Blättern schieden ebenfalls nur 4 Blätter Zucker aus. An letzterem war auch der Ameisenbesuch am schwächsten.

Die Blätter werden von Raupen angefressen.

Nach Prantl¹⁾) ist die Gattung *Tinospora* im tropischen Asien, Nordaustralien und im tropischen Ost- und Westafrika heimisch. *T. cordifolia* Miers. kommt in Ost-Indien vor.

FAMILIE DER LEGUMINOSAE.

Cassia bacillaris L. f.

Die Nektarien befinden sich auf den Blattstielen, zwischen dem unteren Blattpaar. Äusserlich erscheinen sie als rundliche Höcker ohne Stiel (Taf. XX, Fig. 2).

Die Sekretion erreicht ihren Höhepunkt in einem noch sehr jungen Stadium der Blätter und endet bereits bei der Entfaltung derselben.

Die gelben endständigen Blüten fruktifizieren.

Der Ameisenbesuch ist sehr rege, besonders bei den jüngsten Blättern.

Die Blüten werden regelrecht von *Xylocopa coerulea* besucht. Besondere Feinde wurden nicht beobachtet.

1) Engler u. Prantl.

Die extrafloralen Nektarien von *Cassia bacillaris* sowie der folgenden *C. tomentosa* wurden bereits von Delpino untersucht. Nach ihm findet man bei 71.8% der *Cassia*-Arten extraflorale Zuckerausscheidungen.

Die Gattung ist in den Tropen ausserordentlich verbreitet. *C. bacillaris* wird nach Koorders und Valeton¹⁾ auf Java angepflanzt und hat nach dem Index Kewensis das tropische Amerika zur Heimat.

Cassia tomentosa L. f.

Im Gegensatz zur vorigen Art befinden sich die Nektarien bei dieser am Grunde des Blattstiels (Taf. XXII, Fig. 25). Die Drüsen sind ei- oder keulenförmig, gestielt, glänzend grün. Das Innere des Nektariums besteht aus kleinen, rundlichen Zellen und wird von Gefässen durchzogen. Ein besonderes Sekretionsgewebe scheint nicht vorhanden zu sein. Zucker konstatierte ich mit Fehlingscher Lösung nur in der Epidermisschicht, welche nach aussen von einer Cuticula umgeben wird.

Die Nektarien sondern nur in den ersten Jugendstadien der Blätter Honig aus. Es schien, dass Zuckerausscheidungen und Ameisenbesuch nur an denjenigen Blättern vorkamen, in deren Achseln Blütenknospen standen. Nach dem Erschliessen der Blüten hatten die Nektarien ein mattes, gebräuntes Aussehen und sezernierten nicht mehr.

Der Ameisenbesuch war schwach.

Die gelben, endständigen Blüten verkümmerten; sie litten durch irgend welche Schädlinge. Auch diese Art stammt dem Ind. Kew. zufolge aus dem tropischen Amerika.

Entada sp. Hila (Amboin).

Die Drüsen befinden sich an der Zweigachse (Taf. XXII, Fig. 24). Am Grunde der Blattstiele, unterhalb der Stipulae, ist eine kleine Erhöhung mit punktförmiger Einsenkung bemerkbar. Mit der Lupe betrachtet hat der Punkt die Form

1) (1894) N°. 4, pag. 271.

eines Hufeisens, das sich beim Eintrocknen des Zweiges maulförmig öffnet. Von hier führt ein Gang tief in die Holzteile des Zweiges. Der Gang ist völlig ausgekleidet mit prismatischen, sekundär geteilten Zellen, welche Zucker sezernieren.

Nur an den 10—15 jüngsten Blättern eines fortwachsenden Zweiges konnten Zuckerausscheidung und Ameisenbesuch beobachtet werden.

Die unscheinbaren Blüten mit grünen Kronblättern und weissen Staubfäden stehen einzela oder zu mehreren in den Achseln jüngerer und älterer Blätter; einige treten sogar am Stamme auf. Die Blüten fruktifizieren.

Besondere Feinde waren nicht zu bemerken.

Delpino¹⁾ gibt an, dass bei den *Entada*-Arten keine extraflorale Honigabscheidung stattfindet.

Nach Taubert²⁾ sind 11 Arten dieser Gattung bekannt. Es sind hoch kletternde Sträucher, von denen besonders *E. scandens* in beiden Hemisphären sehr verbreitet ist. Die hier angegebene, noch unbestimmte Art stammt von der Insel Ambon.

Pithecolobium ·sp. Kei Tocal.

Die Nektarien befinden sich an den Zweigen und Blattstielen und zwar in dreierlei Stellungen: 1. auf den Zweigen unabhängig von den Blättern, 2. auf den Zweigen am Grunde eines Blattpaares, 3. am Grunde der beiden oberen Fiederblattpaare. (Taf. XXI, Fig. 11).

Die Drüsen erscheinen bei den jüngsten Blättern hell und glänzend, bei den erwachsenen dunkelgrün und matt. Sie sind von runder oder ovaler Form. Ihre Struktur habe ich noch nicht näher untersucht.

Eine Sekretion beobachtete ich nur selten und dann auch nur bei den jüngsten Blättchen; nur bei diesen waren hie und da Ameisen anzutreffen.

Besondere Feinde bemerkte ich nicht, doch sind meine Beobachtungen über diesen Baum unvollständig.

1) (1886) pag. 270

2) Engler u. Prantl.

Nach Koorders und Valeton¹⁾ sind zahlreiche *Pithecolobium*-Arten auf Java heimisch. Die hier angeführte stammt jedenfalls aus dem malaiischen Archipel, wenn auch der Name Kei Tocal augenscheinlich unrichtig ist. Vielleicht ist Tokala auf Celebes gemeint. Delpino²⁾ vermutete, dass von 100 Arten der Gattung *Pithecolobium* etwa 80 mit Nektarien versehen sind.

Erythrina (Hypaphorus) subumbrans Hsskl.

Die Nektarien dieses Baumes befinden sich 1. an den Blättern und zwar je eines bis zwei am Grunde des unteren Blattjoches, 2. an der Spitze der Kelchblätter (Taf. XXI, Fig. 10). Möglicherweise sind auch die kleinen Gebilde in den Blattachsen Nektarien, wenigstens gleichen sie diesen auffallend. Sie sind bei den allerjüngsten Blättern besonders deutlich zu sehen. Ich habe sie jedoch nicht auf Zucker geprüft und bisher auch kein Drüsengewebe in ihnen gefunden.

Die Nektarien an den unpaarig gefiederten Blättern gleichen Bechern oder Näpfen, die innen von einer sehr dicken Epidermis ausgekleidet sind. Nicht stets in der Mitte befindet sich ein enger Gang, der in eine tieferliegende, mit haarförmigen Drüsen besetzte Höhle führt (Taf. XXI, Fig. 14 u. 17).

Die Kelchblattspitzen tragen die gleichen Nektarien, nur scheint der Gang bei diesen weniger eng zu sein und die dicke Epidermis bildet Wülste, in deren Falten 1—mehrere Drüsenhaare sitzen; eine besondere Nektarienhöhle ist indessen auch hier vorhanden.

Die Kelchnektarien sind sehr eigenmäßig. Betrachtet man im Freien eine im Aufblühen begriffene Infloreszenz, so fallen die hellgrünen, feuchtglänzenden, narbenförmigen Spitzen der Knospen auf. Diese sezernieren nur in den jüngsten Stadien; sobald die scharlachrote Fahne durch den sich spaltenden Kelch hindurchbricht, hört die Zuckerabscheidung auf. Sogar schon bei den älteren Knospen ist bisweilen vom Nektarium

1) (1894) №. 1, pag. 309—320.

2) (1886) pag. 271.

nichts mehr übrig als ein vertrocknetes braunes Anhängsel. Die sehr kurze Dauer der Sekretion macht es erklärlich, dass bis jetzt nur die Blattnektarien von *Erythrina* bemerkt worden sind.

Wie bei Fig. 17, Taf. XXI zu sehen ist, befinden sich die Nektarien an der Unterseite der Blätter, derart, dass die offenen Becher nach unten gekehrt sind, eine Stellung, die für einen Sekretbehälter nicht gerade zweckmässig ist.

Wie *Erythrina subumbrans* verhielten sich noch verschiedene andere, meist noch unbestimmte Arten dieser Gattung in Buitenzorg.

An den Blattnektarien habe ich niemals irgend welche Besucher beobachten können; auf den Kelchnektarien dagegen bemerkte ich kleine Fliegen. Warum die Ameisen diese Nektarien nicht besuchen, ist mir unbekannt.

Vielleicht ist die äusserst kurze Sekretionsdauer der Kelchnektarien daran Schuld. Bei den Blattnektarien beobachtete ich überdies nie im Freien, sondern nur unter einer Glashölle im Laboratorium eine Zuckerausscheidung.

Der Baum schien keine besonderen Feinde zu besitzen.

Augenscheinlich ist er identisch mit *Erythrina lithosperma* Miq., einem von Koorders und Valeton¹⁾ beschriebenen Baum, der in Ost-Java häufig vorkommen soll..

Nach Tanbert²⁾ finden sich 30 *Erythrina*-Arten in den Tropen und Subtropen beider Hemisphären verbreitet.

Delpino³⁾ gibt an, dass etwa bei 24 Arten dieser Gattung Blattnektarien festgestellt worden sind; Kelchnektarien sind von ihm, wie erwähnt, nicht beobachtet worden.

Canaralia gladiata D. C. (Ind. Kew. = *C. ensiformis* D. C.).

Die Nektarien befinden sich 1. auf der Infloreszenzachse, in einiger Entfernung von den Blüten, 2. an der Basis der Blütenstiele, 3. in den Blattachseln (Taf. XXI, Fig. 13 u. 19).

Äusserlich erscheinen die Nektarien als grosse grüne Polster

1) (1885) N°. 2, pag. 64. 2) Engler u. Prantl. 3) (1886) pag. 261—262.

mit punktförmigen Einsenkungen. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man am Grunde derselben Drüsenzellen.

Die Drüsenpolster in den Blattachsen sind kurz gestielt (Fig. 12 u. 19); im übrigen sind sie den Nektarien auf der Blütenachse gleich. Jedes Polster trägt etwa 10 Vertiefungen. Fig. 13 stellt eine junge Infloreszenz dar. Die Nektarien entwickeln sich bereits in einem sehr jungen Stadium der Knospen, doch werden die allerjüngsten noch nicht von Ameisen besucht. Die sehr reichliche Sekretion dauert über die Anthese hinaus.

An den Laubsprossen sind die jüngsten Blätter anfangs von den Stipulae bedeckt; sobald diese sich aber zurückbiegen und abfallen, werden die grün-weissen Drüsenkörper in den Blattachsen sichtbar. In jeder Blattachsel befindet sich nur 1 Nektarium, das stets viel kleiner ist als die Nektarien der Infloreszenzachse.

Die roten Blüten werden von *Xylocopa tenuiscapa* regelrecht besucht. Die Infloreszenzen sind seitenständig. Es sezernieren auch die Nektarien in den Achseln älterer Blätter. Eine Fruktifikation findet nicht statt.

Der Ameisenbesuch ist äusserst rege. Im Freien ist der Nektar nur selten deutlich sichtbar, da er sogleich von den Ameisen abgeholt wird.

Ungefähr $\frac{1}{3}$ der Blätter wird von Raupen weggefressen, die von den Ameisen unbehelligt bleiben.

Die *Canaralia*-Arten sind windende oder niederliegende Kräuter mit gefiederten Blättern. 12 Arten finden sich nach Taubert¹⁾ in den Tropen der alten und neuen Welt verbreitet.

Delpino²⁾ hatte an einer unbestimmten *Canaralia*-Art extraflorale Nektarien konstatiert, doch war er über das Vorkommen derselben nicht im Klaren.

1) Engler u. Prantl.

2) (1886) pag. 260.

FAMILIE DER MALPIGHIACEAE.

Stygmaphyllum periplocaefolium A. Juss.

Die Nektarien dieser Schlingpflanze befinden sich an 3 verschiedenen Stellen: 1. am Grunde der Kelchblätter zu 8 in einem Kreise, 2. an der Basis der Bracteen, 3. am Grunde der Blattunterseiten (Taf. XXII, Fig. 21, 22 u. 23).

Das sezernierende Gewebe besteht aus langen prismatischen Zellen, welche den Nektariumkörper bei den Blättern einfach einhüllen, während sie bei den Nektarien der Blüten und Hochblätter den Drüsenkörper radial lamellös durchziehen, wodurch die sezernierende Oberfläche eine starke Vergrösserung erfährt. Die dicke Cuticula folgt überall den Falten, liegt aber nur bei jungen Stadien dem sezernierenden Gewebe fest an; bei älteren Nektarien löst sie sich beinahe völlig vom Drüsenkörper und umgibt diesen wie mit einer zähen, weissen Haube. Von oben betrachtet bemerkt man in dieser meistens einen Riss, durch den sich das Sekret wahrscheinlich einen Ausweg geschafft hat. Der Bau dieser Drüsen entspricht ganz demjenigen, den Niedenzu in Engler u. Prantl für die Drüsen von *Schwannia elegans* Juss. und *Lophopteris splendens* Juss. angibt.

Nur die Drüsen der ersten 5—6 Blattpaare eines jungen Laubtriebes sezernieren. Auch die Drüsen an den Kelchen und Bracteen scheiden Zucker aus (anders Schimper¹⁾) und werden von Ameisen besucht.

Die endständigen gelben Blüten fruktifizierten nicht.

$\frac{2}{3}$ der Blätter waren angefressen, wahrscheinlich von Raupen.

45 Arten der Gattung *Stygmaphyllum* kommen in Amerika, Bahama und den Antillen vor; im indischen Archipel ist sie nicht heimisch.

Niedenzu erwähnt nur die Drüsen der Kelche und Blätter bei *Stygmaphyllum*, nicht die der Hochblätter.

1) (1888) pag. 67.

Malpighia coccifera Linn.

Die Nektarien befinden sich 1. unterhalb der Kelchblätter, zu 8—10 in einen Kreis geordnet, 2. an den Blattunterseiten. (Taf. XX, Fig. 7 u. 8).

Das aus prismatischen Zellen bestehende sezernierende Gewebe ist nicht wie bei *Stygnaphyllum* radial lamellös angeordnet, sondern hüllt das Nektarium ohne Fältelung ein.

An der Basis jedes Blattes sieht man rechts und links ein punktförmiges Nektarium. Die dunkelgrünen, lederigen Blätter dieses Strauches tragen an den Randzähnen Brennhaare.

Die Zuckerausscheidung ist sehr schwach. Auch in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume wurde für die chemische Prüfung kaum eine genügende Menge Sekret erhalten.

Der Ameisenbesuch war ebenfalls schwach, besonders an den Blättern; es waren jedoch stets eine grosse und eine kleine Ameisenart auf dem Strauche anwesend.

Die weissen, etwas rötlichen Blüten stehen in endständigen Büscheln. Blütenbesucherin ist eine kleine Biene (*Apis indica* L.). Die Fruktifikation war schwach.

Kleine schwarze Käfer verursachten einen geringen Schaden; infolge der Beschaffenheit seiner Blätter wird der Strauch von Tierfrass wohl kaum stark zu leiden haben.

Nach Niedenzu¹⁾ ist die Gattung *Malpighia* in über 20 Arten ausschliesslich in Amerika verbreitet. *M. coccifera* stammt dem Index Kewensis zufolge aus West-Indien.

Delpino spricht nur von Blattnektrarien bei den *Malpighiaceen*, wahrscheinlich rechnete er die Kelchnektrarien zu den nuptialen.

Malpighiaceae species.

Die Nektarien dieser noch unbestimmten Art befinden sich: 1. an den Blättern, 2. an den Hochblättern und zwar in beiden Fällen rechts und links an der Basis der Blattunterseiten.

Das sezernierende Gewebe besteht aus einer einfachen Schicht von Palisadenzellen, welche die Nektarien überzieht.

1) Engler u. Prantl.

Die Sekretion ist sehr stark und dementsprechend ist auch der Ameisenbesuch äusserst rege. Es sezernieren sowohl die jüngsten und jungen, als auch die älteren Blätter, in deren Achseln die Infloreszenzen stehen. Die gelben Blüten werden von Bienen und Fliegen besucht.

Trotz des lebhaften Ameisenbesuchs an den Blättern wird ein Drittel derselben von Raupen angefressen. Diese scheinen periodisch aufzutreten und dann auch bei den benachbarten Stöcken: *Hiptage*, *Buettneria*, *Stygmaphylon* u. a. Schaden anzurichten.

Hiptage Madablota Gürtn.

Nektarien: 1. aussen am Kelch, 2. an den Blättern (Unterseite).

Im Gegensatz zu vielen anderen *Malpighiaceen* besitzt diese an den Blüten nur eine einzige, mächtig entwickelte Drüse, welche zwischen dem 2 und 4 Kelchblatt herabläuft (Taf. XXIII, Fig. 29 u. 33). Äusserlich ist die Drüse glänzend dunkelrot.

Das sezernierende Gewebe aus langen prismatischen Zellen überzieht das ganze Nektarium, das eine tiefe Längsfurche aufweist.

Die Blätter (Fig. 34) tragen 2 Drüsen an der Basis der Blattunterseiten, ausserdem mehr oder weniger zahlreiche an den Blatträndern. Das unterste, stets sehr kleine und verkümmerte Blattpaar eines Laub- oder Blütentriebs trägt am Blattgrunde 2 besonders grosse Nektarien. Bei den übrigen Blattpaaren sind die basalen Nektarien nur wenig grösser als die des Spreitenrandes.

Die Sekretion ist überaus stark, doch scheiden nur die jungen Blätter Honig aus. Die Kelchdrüsen dagegen beginnen bereits sehr früh zu sezernieren und fahren damit bis über die Anthese hinaus fort.

Die rosig weissen Blütentrauben stehen sowohl end- als achselständig. Die gefransten, seidenartigen, grossen Blumenblätter schlagen bei den erwachsenen Blüten fest um das Kelchnektarium zusammen, so dass von aussen kaum ein Tier zum Honig wird gelangen können. Die Ameisen jedoch zwängen sich am

Blütenstiel unter den Kronblättern zum Nektarium hinauf. Da sie von den Kronblättern gefangen gehalten werden, sind sie nicht im Stande, die Blüten vor aussen befindlichen Feinden eventuell zu beschützen. Der Ameisenbesuch ist an allen Drüsen ausserordentlich gross.

Als regelmässige Blütenbesucherin beobachtete ich die *Xylocopa tenuiscapa*. Eine Fruktifikation scheint selten vorzukommen. Die Blätter werden in bedeutendem Grade angefressen.

Nach Niedenzu¹⁾ kommt diese Art von Ceylon bis Süd-China vor, auch auf Mauritius. Eine andere Art ist auch auf Java heimisch.

Delpino²⁾ gibt an, dass extraflorale Nektarien bei den beiden bekannten Arten von *Hiptage* noch nicht sicher festgestellt worden sind.

Tristellateia australasiae (australis) A. Rich.

Diese Art besitzt nur an den Blättern Nektarien und zwar je zwei am Rande der Blattbasis (Taf. XXIII, Fig. 30). Das Sekretionsgewebe besteht auch hier aus Palisadenzellen, deren Höhe zum Blattrande hin zunimmt.

Nur die jüngsten Blätter scheinen zu sezernieren und von Ameisen besucht zu werden. Die gelben Blüten befinden sich an endständigen Trauben. Eine Fruktifikation beobachtete ich nicht.

Besondere Feinde oder Freunde fehlten; der niedrige Strauch befand sich übrigens in sehr wenig exponierter Lage.

Tristellateia australasiae ist ein in den Strandwäldern des malaiischen Archipels sehr verbreiteter Kletterstrauch.

Die Blattdrüsen dieser Art waren auch Delpino bekannt.

FAMILIE DER EUPHORBIACEAE.

Poinsettia pulcherrima R. Br. (Ind. Kew. = *Euphorbia pulcherrima Willd.*).

Die Nektarien befinden sich aussen an den Blütenständen

1) Engler u. Prantl.

2) (1886) pag. 247.

(Cyathien). Es sind gelbe, napfförmige Gebilde, welche innen mit einer sezernierenden Schicht einreihiger Zellen ausgekleidet sind (Taf. XXIII, Fig. 32).

Die Sekretion beginnt bereits bei sehr jungen Infloreszenzen und dauert über die Anthese hinaus fort.

Die Nektarien werden ständig von Ameisen besucht, doch kommen auch Bienen, Fliegen und andere Tiere den Honig holen. Da die Drüsen sich ausserhalb der Blütenstände befinden, sind sie hier zu den extrafloralen gerechnet worden; ihr Zweck ist übrigens völlig unklar. Die Tatsache, dass sie den Honig offen darbieten, so dass die Ameisen auf bequeme Weise zu ihm gelangen, spricht vom blütenbiologischen Standpunkt nicht dafür, dass sie zur Anlockung der Blütenbesucher bestimmt sind, da es ja höchst unpraktisch wäre, wenn diese von den Ameisen vertrieben würden. In Wirklichkeit lassen sich jedoch die Insekten trotz der Ameisen von dem Nektar nicht abhalten. Der Zweck dieser Nektarien ist somit weder vom Standpunkt der Blütenbiologie noch von dem des Ameisenschutzes zu erklären.

An den Blättern beobachtete ich keine Sekretion, auch hatten sie nicht von besonderen Feinden zu leiden.

Poinsettia pulcherrima ist seiner blutrot gefärbten Hochblätter wegen ein sehr verbreiteter Zierstrauch in Indien. Nach Pax¹⁾ ist er in schattigen, feuchten Gegenden Mexikos und Zentralamerikas heimisch.

Baliospermum avillare Bl.

Die Nektarien befinden sich 1. zu beiden Seiten der Blattstiele, 2. an den Blattspreiten und zwar 2 grössere Drüsen am Rande des Spreitengrundes und mehrere kleinere an den Blattzähnen (Taf. XXVIII, Fig. 69).

Die Nektarien am Grunde der Blattstiele sind morphologisch wohl als verwandelte Nebenblätter aufzufassen. Sie stellen dreiseitige, nach oben abgerundete Pyramiden dar.

1) Engler u. Prantl.

Die sezernierende Schicht besteht aus einem faltenreichen Gewebe prismatischer Zellen von sehr verschiedener Höhe, welche den ganzen Drüsenkörper einhüllt. In der sehr dicken Cuticula habe ich bis jetzt keinerlei Öffnungen finden können.

Ganz gleich gebaut sind die Blattnektarien, nur sind diese viel kleiner und ist die Pyramidenform bei ihnen nicht immer so deutlich ausgeprägt.

Die Blattzahndrüsen sind äusserst früh entwickelt, sie sezernieren auch nur bei den jüngsten Blättern; bei den eben entfalteten erscheinen sie bereits matt, halb vertrocknet.

Die Nektarien an der Blattstiellbasis beginnen ebenfalls bereits bei sehr jungen Blättern, in deren Achseln die Blütenknospen stehen, zu sezernieren, scheiden dann aber über die Blütezeit hinaus Zucker aus; selbst bei der Fruchtreife sind die Drüsen noch in Tätigkeit.

Der Ameisenbesuch ist an diesen Drüsen ungeheuer stark; eigentümlicherweise beobachtete ich aber niemals Ameisen an den Blattzahndrüsen, vielleicht weil diese nur so kurze Zeit sezernieren.

Die unscheinbaren weiblichen Blüten stehen einzeln in den Blattachsen und geben reichlich Früchte. Die männlichen Blüten befinden sich in axillären Blütenständen.

Von Feinden hatte der Strauch nicht besonders zu leiden.

Nach dem Ind. Kew. sind 4 Arten dieser Gattung im malaiischen Archipel heimisch. Soweit mir bekannt, sind die extrafloralen Nektarien dieser *Euphorbiacee* noch nicht untersucht worden.

FAMILIE DER BALSAMINACEAE.

Impatiens Balsamina L.

Die an den Blattstielen befindlichen Nektarien stellen gestielte, der Blattunterseite zugewandte Trichome dar, die in verschiedener Zahl auftreten; meist 2 grössere und mehrere kleine (Taf. XXII, Fig. 28). Die am Ende der Stiele vorkommenden keulenförmigen Drüsen sind rot gefärbt. Die Zucker-

sekretion beginnt bereits bei sehr jungen Blättern, dauert aber auch bei den älteren noch fort. Die rosa Blüten mit intensitrot gefärbten Kelchen stehen in den Achseln völlig ausgewachsener Blätter.

Der Ameisenbesuch ist schwach. Merkwürdiger Weise wurde eine gefüllte Art, bezeichnet als *Balsamina double rose*, welche in grösserer Anzahl dicht neben der ersten stand und die gleichen Drüsenvverhältnisse zeigte, überhaupt nicht von Ameisen besucht; bei dieser fand daher eine reiche Ansammlung des Sekrets statt.

Die Blüten beider Balsaminen wurden eifrig von einer kleinen Biene und *Xylocopa tenuiscapa* besucht. Beide Arten fruktifizierten und hatten von Schädlingen nicht zu leiden.

Nach Warburg und Reiche¹⁾) kommt die indische *Impatiens Balsamina* überall verwildert und kultiviert vor. Delpino hat andere Arten dieser Gattung untersucht, die sich jedoch in Bezug auf die Drüsen wie die vorigen zu verhalten scheinen.

FAMILIE DER TILIACEAE.

Triumfetta species Soemba (Mal. Arch.).

Am Grunde der Blattspreite befinden sich je 2 Nektarien an den Blattzähnen, die nach der Blattunterseite umgeschlagen sind (Taf. XXVII, Fig. 62). Die Blattzähne der *Triumfetta*-Arten scheinen dieselbe Funktion zu verrichten wie in anderen Fällen die Vorläuferspitzen. Bei den ganz jungen Blättern assimilieren nämlich nur die Blattzähne; die Spreite ist in diesem Alter nicht grün, sondern rosa gefärbt und dicht mit Haaren besetzt. Die Zuckerausscheidung an den unteren, in Nektarien verwandelten Blattzähnen beginnt bereits in sehr jungem Alter des Blatts, hört aber früh wieder auf. Die sezernierende Fläche ist besetzt mit zahlreichen mehrzelligen Drüsenhaaren. Die kleinen, gelben Blüten stehen zu mehreren in den Achseln jüngerer und auch älterer Blätter und fruktifizieren.

Ameisen sind nur selten an den Blättern zu sehen; sie wer-

1) Engler u. Prantl.

den von einer Wanzenart (*Pachymerus*) verdrängt, die mit den Nektarien auch die Blätter auffrisst. Meistens fanden sich Ameisen nur an einigen jüngeren, noch nicht so stark beschädigten Zweigen. Eine grössere Anzahl von Sträuchern verschiedener *Triumfetta*-Arten, die neben einander wuchsen, hatten alle im selben Masse von der Wanze zu leiden.

Die 8 von Delpino angeführten *Triumfetta*-Arten verhalten sich in Bezug auf die Blattdrüsen wie die vorigen.

Nach Schumann¹⁾ sind 68 Arten dieser Gattung aus den Tropen beider Hemisphären bekannt.

FAMILIE DER MALVACEAE.

Hibiscus Geroldianus Puel (im Ind. Kew. nicht angegeben).

Die Nektarien befinden sich 1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen (Taf. XXIII, Fig. 36 u. 37). Die Blätter tragen an der Unterseite, am Grunde des Mittelnervs, ein Nektarium, das äusserlich nur als eine Erhöhung mit länglichem Spalt in der Mitte erkennbar ist. Letzterer führt in eine dicht mit mehrzelligen Drüsenhaaren besetzte Höhle.

Von den gleichgebauten Kelchdrüsen befindet sich je eine auf jedem der 5 Blätter. Diese Drüsen sind bereits bei sehr jungen Knospen ausgebildet, sezernieren aber auch noch während der Blütezeit und sogar nach dem Abfall der Krone. Die Nektarien der Blätter dagegen sezernieren nur in einem sehr jungen Stadium derselben und vertrocknen bereits sehr früh.

Der Ameisenbesuch ist sowohl an den Blatt- als an den Kelchdrüsen stets sehr reichlich. Eine Sekretion ist im Freien nicht wahrnehmbar, wahrscheinlich weil der Honig sogleich von den Ameisen abgeholt wird.

Die gelben Blüten sind endständig und fruktifizieren.

Trotz des reichen Ameisenbesuchs wird dieser Strauch von zahlreichen Schädlingen besucht. *Mysothra gemella*, *Aulocophora flavomarginata*, auch eine Larve von *Hymenopus coronatus* fressen die Blätter auf.

1) Engler u. Prantl.

Hibiscus rosa sinensis L. × schizopetalus Veitsch.

Nektarien finden sich nur an der Unterseite der Blätter (Taf. XXVI, Fig. 57). Sie kommen stets an der Basis des Mittelnervs vor, bisweilen auch an den Seitennerven oder in den Ecken zwischen denselben. Die Sekretion findet aus zahlreichen, kleinen Drüsen statt, welche in die Epidermis halb eingesenkt sind. Jede Drüse besteht aus einer Fusszelle und mehreren Drüsenzellen.

Eine Sekretion war nur an den jüngsten Blättern zu beobachten, auch fanden sich nur an diesen ab und zu Ameisen. Ein schwarzer Pilz überfällt bereits die Nektarien junger Blätter und scheint die Sekretion völlig zu verhindern. Die Nektarien zeigten, einige Ameisen ausgenommen, keine Besucher; die Sträucher hatten auch nicht durch Schädlinge zu leiden.

Delpino waren die Blattnekterien von *H. rosa sinensis* bekannt, doch beobachtete er keine Zuckerekretion.

H. rosa sinensis L. ist ein überall in Indien verbreiteter Zierstrauch mit grossen, purpurnen, endständigen Blüten.

Nach Schumann¹⁾ ist der Strauch wahrscheinlich im malaiischen Archipel heimisch, nach Koorders u. Valeton²⁾ kommt er auf Java nur kultiviert vor.

Hibiscus vulpinus Rnwdt. (H. macrophyllus Roxb.).

Die Nektarien dieses Baumes befinden sich 1. an den Deckblättern, 2. an den Blättern (Taf. XXVII, Fig. 63 u. 64). An der Unterseite der Deckblätter trifft man meistens nur an 2 Nerven ein Nektarium; an den Laubblättern trägt jeder Primärnerv ein Nektarium in verschiedener Höhe. Letzteres bildet eine mit mehrzelligen Drüsenhaaren ausgekleidete Höhlung. Eine Sekretion findet vorwiegend an den jüngsten und jungen Blättern statt.

Die gelben endständigen Blüten fruktifizieren.

Der Ameisenbesuch ist rege; hauptsächlich auf den Zweigen, auf denen sich keine Wanzen befinden.

1) Engler u. Prantl.

2) (1895) N°. 2, pag. 105.

Obgleich dieser Baum neben einigen *Malvaceen* steht, welche von einer kleinen Wanze sehr zu leiden haben, beobachtete ich dieselbe nicht auf *H. vulpinus*. Hier kam aber eine viel grössere Wanzenart vor, welche wie die andere die Nektarien herausfrass. Sie schien jedoch nur periodisch aufzutreten, wenigstens war sie Mitte Juli sehr zahlreich, während sie Mitte August nicht mehr vorkam.

Nach Koorders und Valeton¹⁾ findet man den Baum in West-Java und Hinter-Indien wild wachsend.

Hibiscus tiliaceus L.

Die Nektarien befinden sich: 1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen.

Die Blattnekterien sind an den Blattunterseiten, am Grunde der 3 mittleren Hauptnerven, als dunkelgefärbte Spalte erkennbar. Die Kelchblätter tragen je ein Nektarium auf dem Mittelnerv. Beobachtungen über Zuckerkretion habe ich nicht anstellen können, da beinahe sämtliche Nektarien von dem gleichen schwarzen Pilz bewohnt werden wie *Hibiscus rosa sinensis* und andere Malvaceen. Der Baum wurde daher nicht der Nektarien wegen von Schädlingen besucht.

Die gelben Blüten stehen einzeln in den Blattachseln.

Die Blätter werden bisweilen angefressen.

H. tiliaceus ist nach Koorders u. Valeton²⁾ ein auf Java, besonders in der Küstenregion sehr verbreiteter Baum. Er kommt in den Tropen beider Hemisphären vor.

Die Struktur der Blattnekterien ist von Morini³⁾ untersucht worden.

Malvacea species Karato (vielleicht Karaton auf Celebes).

Die Nektarien befinden sich: 1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen (Taf. XXIV, Fig. 41).

Die Blattnekterien treten an der Unterseite auf: ein grösseres an der Basis des Mittelnervs, 2 kleinere an den Seiten-

1) (1900) №. 5, pag 112 2) (1895) №. 2, pag. 106. 3) (1886) pag. 364 – 365.

nerven. Die Kelche tragen aussen auf jedem Zipfel ein Nektarium, also 5 im ganzen.

Die Zuckerausscheidung findet durch Haare statt, welche bei den Blattnektarien in tiefen, langen Gruben stehen, in denen sich der Nektar ansammelt. Die Drüsenhaare der Kelchnektarien dagegen stehen nur in oberflächlichen Vertiefungen; ein Sekretbehälter fehlt. Eine Honigausscheidung scheint nur bei sehr jungen Blättern stattzufinden; die Kelchnektarien dagegen sezernieren sowohl bei Knospen als bei Blüten.

Die endständigen Blüten sind erst gelb, werden dann aber rot. Der Baum fruktifiziert.

Eine in grossen Mengen auftretende Wanze verursacht erheblichen Schaden; sie frisst die Nektarien aus den Kelchen und Blättern und greift zugleich diese selbst an. Der gleiche schwarze Pilz, der die Nektarien der vorigen Arten bewohnt, findet sich auch hier, doch tritt er hier nicht so stark auf wie in den anderen Fällen.

Die Wanzen fressen die Nektarien häufig auf, bevor diese noch von Pilzen bewohnt werden. Während *Hibiscus rosa sinensis* nur 1 Nektarium pro Blatt besitzt und Kelchnektarien fehlen, findet man bei *Malvacea Karato* 3 Nektarien pro Blatt, ausserdem 5 an jeder Blüte, was die Anziehungskraft für Wanzen natürlich sehr erhöht.

Die Ameisen werden von den Wanzen und Pilzen stark zurückgedrängt und müssen sich mit den von diesen verschont gebliebenen Nektarien begnügen.

Über die Herkunft dieser und der folgenden, ebenfalls unbestimmten Art lässt sich nur nach ihren geographischen Bezeichnungen ein Schluss ziehen.

Malvacea species Indochina. Hort. Bog.

Nektarien wie an der vorigen Spezies: 1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen; auch gleichen sie im Bau denen von *Malvacea Karato* (Taf. XXIV, Fig. 46).

Die Zuckerausscheidung findet aus keulenförmigen, mehrzeligen Drüsenhaaren statt, die bei den Blättern am Grunde der

3 Hauptnerven in tiefen Gruben stehen, bei den Kelchen jedoch nur in einer schwachen Vertiefung. Diese zeigt wahrscheinlich infolge von Tierfrass unregelmässige Umrisse. Eine Sekretion findet bei sehr jungen Blättern sowie bei Knospen und Blüten statt.

Die gelben endständigen Blüten fruktifizieren.

M. Indochina befindet sich in nächster Nähe der vorhergehenden Arten und wird von denselben Wanzen schwer geschädigt. Auch bei dieser Art trifft man den schwarzen Pilz in den Nektarien an, jedoch scheint er diejenigen von *H. rosa sinensis* und *H. tiliaceus L.* bei weitem vorzuziehen.

Ameisen beobachtete ich nur an den sehr jungen Blättern und Knospen, die von den Wanzen noch nicht zu stark beschädigt waren. Dass die Ameisen in so hohem Masse zurückgedrängt wurden, fiel gerade bei dieser Spezies stark auf, weil sie nicht nur aus so zahlreichen Nektarien Honig ausscheidet, sondern auch durch das Zusammenneigen von je zwei grossen Nebenblättern den Ameisen eine vorzügliche Wohnstätte bietet, welche von diesen auch benutzt wird.

Diese und die vorige Art treten als grosse Sträucher oder strauchartige Bäume auf. Nach Schumann¹⁾ sind etwa 30 Arten dieser Gattung in Europa, Asien, Nordamerika und Nordafrika verbreitet.

Dicellostyles axillaris Bth.

Die Nektarien kommen an der Unterseite der Blätter, am Grunde des Mittelnervs vor (Taf. XXVIII, Fig. 70).

Äusserlich ist nur ein Spalt sichtbar, der in eine tiefe, mit mehrzelligen Drüsenhaaren ausgekleidete Grube führt.

Die Zuckerausscheidung ist sehr schwach; im Freien beobachtete ich sie überhaupt nicht; ebenso bemerkte ich nur höchst selten Besucher; es waren Fliegen und eine grössere Ameisenart. Die jungen Blätter sind rot gefärbt und scheinen nur in diesem Stadium Zucker zu sezernieren.

1) Engler u. Prantl.

Die innen dunkelrot, aussen blass fleischfarbigen Blüten stehen einzeln in den Blattachseln und fruktifizieren ab und zu.

Die jüngsten Blätter waren meistens angefressen.

Nach Schumann gibt es nur 2 Arten dieser Gattung; die beschriebene soll in Ceylon als Baum vorkommen; das junge Exemplar in Buitenzorg war ein Strauch.

Gossypium vitifolium L.

Die Nektarien finden sich an dreierlei Stellen: 1. an den Blättern (Unterseite), 2. an der Basis der Bracteen, 3. an der Basis der 3 Kelchblätter (Taf. XXVI, Fig. 55).

Jedes Blatt trägt ein Nektarium auf dem Mittelnerv, in einiger Entfernung vom Grunde. Bisweilen kommen auch auf den Seitennerven Drüsen vor.

Die Nektarien stellen eine mit rundlichen, mehrzelligen Drüsenhaaren besetzte Fläche dar, welche von einem ringförmigen Wulst abgeschlossen wird. Sie sind an allen Pflanzen- teilen gleich gebaut, nur die Form ist etwas verschieden. Die Bracteen- und Kelchnektarien sind dreieckig und etwas erhöht; ihre Stellung ist alternierend. Eine Sekretion findet vorzugsweise an jungen Blättern und Knospen statt.

Nur an diesen fanden sich Ameisen, aber längst nicht an allen Zweigen. Die Schwäche des Ameisenbesuchs ist um so auffallender, als ja jede Blüte aus grossen Nektarien Nahrung darbietet.

Der Strauch trägt endständige, gelbe, später oben rosa gefärbte Blüten.

Sowohl von diesen Stöcken als von den danebenstehenden noch undeterminierten *Gossypium*-Arten wurde etwa $\frac{1}{3}$ der Blätter von einem kleinen schwarzen Käfer und anderen Schädlingen gefressen. Ein in nächster Nähe befindlicher Stock von *Abutilon latifolium* hatte in gleichem Masse von denselben Tieren zu leiden.

Die kultivierten Formen sollen nach Schumann¹⁾ von 3

1) Engler u. Prantl.

Arten abstammen; ausserdem kommen noch 3 auf den Sandwuchsinseln und je eine in Afrika, Indien und Australien vor. Delpino¹⁾ beschreibt die Nektarien von *G. barbadense* und *G. microcarpum*, welche mit denen von *G. vitifolium* übereinstimmen scheinen.

FAMILIE DER STERCULIACEAE.

Helicteres hirsuta Lour.

Die Nektarien befinden sich auf den Infloreszenzachsen; am Grunde eines Blütenstiels sitzt je eine Drüse (Taf. XX, Fig. 1). Makroskopisch erscheint diese als roter, ledriger, glänzender Fleck mit kleinem Höcker. Das sezernierende Gewebe besteht aus einfachen Palisadenzellen und ist mit einer sehr dicken Cuticula überzogen. Diese ist dadurch bemerkenswert, dass sie bei Erwärmung mit Schwefelsäure conc. Öffnungen von verschiedener Grösse zeigt, in welche je eine der sezernierenden Zellen mündet. Ganz ähnliche Poren fand ich in der Cuticula der Nektarien von *Spathodea campanulata* und *S. serrulata*.

Die Sekretion beginnt bereits wenn die Knospen noch sehr jung sind und dauert über die Blütezeit hinaus. Der Ameisenbesuch ist sehr rege.

Die endständigen Infloreszenzen mit roten Blüten befinden sich in den Achseln junger Blätter. Der Strauch fruktifiziert.

Besondere Feinde habe ich nicht beobachtet.

40 Arten der Gattung *Helicteres* kommen nach Schumann²⁾ in den Tropen beider Hemisphären vor.

Einige *Helicteres*-Arten mit extrafloralen Nektarien werden auch von Delpino³⁾ angeführt. Nach diesem Autor sind die extrafloralen Nektarien der Gattung *Helicteres* zuerst von Jacquin beobachtet worden.

Poulsen⁴⁾, der die Nektarien von *Helicteres verbascifolia* und *spicata* beschreibt, erwähnt wohl die dicken Aussenwände der prismenförmigen Zellen, doch beobachtete er in diesen keine Poren.

1) (1886) pag. 232—236.

2) Engler u. Prantl.

3) (1886) pag. 239.

4) Ref Bot Centb Bd II, (1881) pag. 7.

Buettneria pilosa Roxb.

Jedes Blatt trägt an der Unterseite, an der Basis des Hauptnervs, ein Nektarium von eigentümlichem Bau (Taf. XXVII, Fig. 66). Die Sekretion findet aus einzelnen Zellen der sehr dicken Epidermis statt, welche in Drüsen modifiziert sind. Diese bestehen aus einer Fusszelle und einer Halszelle, welche frei nach aussen mündet. Die Drüsen entwickeln sich erst bei den in Entfaltung begriffenen Blättern. Vom 3. oder 4. Blatt an, gerechnet von der Spitze eines Laubsprosses, nimmt die Sekretion zu. Auch die älteren Blätter, in deren Achseln die unscheinbaren Blüten stehen, scheiden noch Zucker aus. Der Ameisenbesuch ist sehr wechselnd.

Die Blüten werden von grossen Fliegen besucht und fruktifizieren. $\frac{1}{3}$ der Blätter wird bereits in der Jugend angefressen, vermutlich von Raupen.

Von den bis jetzt bekannten 50 *Buettneria*-Arten kommen nach Schumann 10 im malaiischen Archipel vor. *B. pilosa* stammt dem neuen Buitenzorger Katalog zufolge aus Britisch-Indien.

FAMILIE DER TURNERACEAE.

Turnera triniflora Sims.

Je 2 Nektarien befinden sich rechts [und links an der Basis der Blattlamina (Taf. XXIII, Fig. 31). Sie sind schüssel förmig und mit prismatischen Zellen ausgekleidet. Nach Urban¹⁾ wird das Sekret (bei *T. ulmifolia*) durch einen exzentrisch gelegenen Porus in der dicken Cuticula nach aussen gepresst. Poulsen²⁾, der die sehr ähnlichen Nektarien von *T. ulmifolia* untersuchte, konstatierte, dass diese aus halbkugeligen Hervorsprossungen des Blattrandes sich entwickeln.

Die Sekretion beginnt bereits bei den sehr jungen Blättern, in deren Achseln die Blüten stehen, und dauert bis zur vollen Entfaltung derselben.

Die völlig ausgewachsenen Blätter sezernieren nicht mehr.

1) (1883) pag. 17—18.

2) (1881) Ref. Bot. Centb. Bd. VI, pag. 7.

Die Nektarien der jungen Blätter werden ständig von Ameisen besucht.

Die grossen, gelben, endständigen Blüten werden eifrig von einer Biene besucht und zwar regelrecht von vorn; ein Anbeissen kann nicht stattfinden, weil die weit zurückgeschlagenen Kronblätter sich fest auf die dicht darunter stehenden Blätter legen. Dem Index Kewensis nach ist diese Art identisch mit der folgenden. Die beiden im Buitenzorger Garten wachsenden Stöcke gehörten aber verschiedenen Arten an. Es ist also möglich, dass eine derselben unrichtig bezeichnet worden ist.

Turnera ulmifolia Linn. var. *angustifolia* D. verhält sich ähnlich der vorigen Art.

Die Blüten beider Stöcke öffnen sich an sonnigen Tagen gegen 8 Uhr morgens, um sich bereits gegen Mittag wieder zu schliessen; sie werden von der gleichen Biene besucht und fruktifizieren.

Besondere Feinde beobachtete ich nicht.

Die Blattnekterien der *Turnera*-Arten sind bereits seit lange bekannt und von Delpino, Urban und Poulsen beschrieben worden. Die Heimat der *Turneraceen* ist Amerika. Von dort sind einige Arten in den malaiischen Archipel eingeschleppt worden und kommen dort jetzt verwildert vor.

FAMILIE DER PASSIFLORACEAE.

Passiflora lunata Willd.

Die Nektarien stehen zu 8—13 an der Unterseite der Blätter und zwar nicht an den Haupt-, sondern an den Nebennerven (Taf. XXVII, Fig. 65). Dem blassen Auge erscheinen sie als glänzende Punkte. Das sezernierende Gewebe besteht aus prismatischen Zellen, welche von der Cuticula überzogen sind. Eine Schutzscheide fehlt.

Eine Zuckerausscheidung findet sowohl bei jungen als bei älteren Blättern statt. An sonnigen Morgen nach einer Regennacht hängt an jedem Nektarium ein grosser Tropfen.

Der Ameisenbesuch ist jedoch trotz der reichlichen Sekretion sehr schwach.

Die crème-farbigen Blüten stehen in den Blattachseln und werden von Bienen besucht.

Die Blüten leiden sehr stark durch Raupenfrass.

Die Nektarien von *Passiflora lunata* werden auch von Delpino erwähnt. Morini¹⁾ untersuchte ihre Struktur.

Passiflora violacea Loisl.

Die Nektarien befinden sich: 1. zu je zweien an den Blattstielen, 2. in wechselnder Zahl an den Blatträndern (Taf. XXVIII, Fig. 73).

Die Nektarien der Blattstiele sind langgestielte Drüsenhaare, deren kopfförmiges Ende von einem Palisadengewebe umgeben ist. Der Nektar tritt wahrscheinlich durch Sprengung der dicken Cuticula nach aussen. Die Drüsen an den Blatträndern sind gleich gebaut, nur kürzer gestielt.

Sowohl junge als ältere Blätter sezernieren, bisweilen sogar sehr stark. Trotzdem kann nur sehr selten eine Ameise den Nektar abholen.

Die violetten Blüten treten sowohl seiten- als endständig auf. Eine Fruktifikation beobachtete ich nicht.

Auch die Pflanzenschädlinge verschmähen den Nektar, wenigstens waren sie nie an den Nektarien zu bemerken und die Blätter fielen durch ihr gutes Aussehen auf.

Passiflora Herbertiana Bot. Reg. verhält sich ganz ähnlich der vorigen Art.

Die Nektarien befinden sich sowohl auf den Blattstielen als auf den Blatträndern. Eine Zuckerausscheidung findet an jungen und alten Blättern statt; trotzdem findet man meistens überhaupt keine Ameisen auf dem Stock. Hie und da zeigten sich Ameisen von einer sehr kleinen Art.

Die grünlich weissen Blüten sind end- oder seitenständig und

1) (1886) pag. 351—352.

fruktifizieren. Besondere Feinde waren nicht zu bemerken.
P. Herbertiana stammt nach dem Index Kewensis aus Australien.

Die beiden letzten Arten finden sich nicht unter den von Delpino angeführten.

FAMILIE DER MELASTOMACEAE.

Memecylon floribundum Bl.

Besondere Organe für die Zuckerausscheidung sind nicht vorhanden. Wie Burck festgestellt hat und meine Untersuchungen bestätigten, wird der Honig von den Kelchen direkt nach aussen sezerniert. Unter einer Glasglocke beobachtet man an den Kelchen leicht Tropfen; im Freien werden diese sogleich von den Ameisen weggeholt, welche stets in grosser Anzahl an den Infloreszenzen beschäftigt sind.

Die kleinen, dunkel blau-violetten Blüten mit fleischigem, rosa-farbigem Kelch finden sich in Wirteln in den Achseln der dunkelgrünen, ledrigen Blätter.

Die ebenfalls von Burck entdeckten Konnectif-Nektarien dieses Baumes werden nach diesem Autor nicht von Ameisen sondern von kleinen Fliegen besucht.

Memecylon floribundum Bl. wird von zwei Arten von Ameisen besucht, einer kleinen, die stets in grosser Menge anwesend ist, und einer grossen, sehr behenden, welche ihre Nester zwischen den Blättern baut, jedoch niemals in grosser Anzahl auf dem Baum zu finden ist. Die Ameisen begnügen sich nicht mit dem Zucker, den die ständig neu erscheinenden Blüten ausscheiden, sondern legen in den Blütenwirteln auch noch ausgedehnte Läusezuchten an.

Die grosse Ameisenart frisst überdies den Rand beinahe sämtlicher Blätter auf. Auch die Blüten werden von dieser Art angegriffen, ohne dass die kleine Ameise diese zu vertreiben versuchte. An einem danebenstehenden Baum, der noch keine Blüten trug, und daher von den sog. Schutzameisen nicht besucht wurde, waren die Blätter in gleichem Masse beschädigt.

Der strauchartige Baum blüht und fruktifiziert das ganze Jahr über.

Koorders und Valeton¹⁾ geben an, dass auf Java verschiedene *Memecylon*-Arten vorkommen; die bewusste ist bis jetzt jedoch nur auf der Insel Noesakambangan bei Java gefunden worden.

FAMILIE DER LOGANIACEAE.

Fagraea litoralis Bl. amboinensis.

Die Nektarien befinden sich an dreierlei Stellen: 1. auf den Kelchen, 2. an den Blattunterseiten, 3. am Grunde der Blattstiele (Taf. XXVII, Fig. 60 u. 67).

Die Nektarien sind äusserlich nur als Flecken bemerkbar, die in der Mitte eine punktförmige Öffnung erkennen lassen. Diese führt in verzweigte Gänge im Inneren des Pflanzenkörpers. Eine Schicht prismatischer Zellen kleidet die Gänge von innen aus. Die Nektarien von zwei anderen Arten derselben Spezies sind von Zimmermann²⁾ beschrieben worden; sie gleichen im Bau ganz denen von *F. litoralis*.

Die Blattnektarien finden sich zerstreut auf der Blattunterseite und scheinen nur bis zum 3. oder 4. Blattpaar zu sezernieren. Die Ameisen besuchen das 1. und 2. Blattpaar am lebhaftesten.

An der Basis des Blattstiels sind meistens zwei, bisweilen aber auch nur eine Drüse entwickelt.

Die Kelchdrüsen sezernieren bereits bei sehr jungen Knospen, doch dauert die Zuckerausscheidung auch noch bei den Blüten fort.

Die grossen weissen Blüten befinden sich an endständigen Infloreszenzen.

Nach Burck dienen die Kelchnektarien zur Anlockung von Ameisen als Schutz gegen Bienen, welche die Kronröhre durchbohren. Ich fand jedoch mehrere Stunden nach Sonnenaufgang kaum eine einzige Blüte nicht durchbohrt.

1) (1900) N°. 5, pag. 211—212.

2) (1901).

F. litoralis ist eine im indischen Archipel und auch auf Java sehr verbreitete Art.

FAMILIE DER APOCYNACEAE.

Kopsia fruticosa A. de Cand.

Die Nektarien dieser Spezies befinden sich auf den Kelchblattspitzen und entwickeln sich bereits bei sehr jungen Knospen (Taf. XXV, Fig. 47). Am stärksten ist die Sekretion in den ersten Knospenstadien; sobald die Blüte sich zu erschliessen beginnt, erscheinen die Nektarien braun und vertrocknet.

Die grossen, endständigen Blüten fruktifizierten nicht zur Zeit meiner Beobachtung.

Die Infloreszenzen werden ständig von einer grossen Anzahl Ameisen besucht. Andere Blütenbesucher oder besondere Schädlinge bemerkte ich nicht.

So weit mir bekannt, sind die extrafloralen Nektarien dieser Spezies bis jetzt noch nicht konstatiert worden. Nach Koorders u. Valeton¹⁾) kommt die Gattung *Kopsia* nur in wenigen, alle im malaiischen Archipel und Malacca heimischen Arten vor. Es sind Sträucher oder niedrige Bäume, die stets in geringer Anzahl und an schattigen Stellen wachsen.

FAMILIE DER CONVOLVULACEAE.

Quamoclit pinnata Boj. (nach Ind. Kewensis = *Ipomoea Quamoclit*).

An der Basis der 5 Kelchblätter befindet sich je ein Nektarium (Taf. XXIII, Fig. 35). Mit blossem Auge bemerkt man 5 Punkte unterhalb der Kelchblätter, welche die Eingangsöffnungen zu ebensovielen Drüsengängen vorstellen. Ob diese mit Drüsenhaaren besetzt sind, oder ob ein Sekretionsgewebe sie anskleidet, habe ich nicht feststellen können, da das Spiritusmaterial gelitten hatte.

Die Blüten fühlen sich in der Kelchgegend bisweilen klebrig

1) (1894) N°. 1, pag. 94—97.

an vor Zucker. Eigentümlicher Weise habe ich an den zahlreichen Blüten, welche der Stock ständig wieder hervorbringt, nie Ameisen beobachtet; diese liefen nur ab und zu auf den Blättern hin und her.

Einige Stöcke tragen rote, andere weisse Blüten, welche in langgestielten Dolden in den Achseln junger oder auch älterer Blätter stehen und fruktifizieren.

Obgleich die Stöcke sich in freier Lage zwischen zahlreichen anderen blühenden Pflanzen befanden, wurden sie doch, soviel ich bemerken konnte, von keinen Tieren besucht.

Peter¹⁾ gibt an, dass etwa 10 tropische Arten dieser Gattung in beiden Hemisphären heimisch sind.

Delpino²⁾ untersuchte *Q. vulgaris*, eine Art, die sich in Bezug auf die Nektarien gleich der vorigen zu verhalten scheint.

Ipomoea carnea Jacq.

Die Nektarien befinden sich an zweierlei Stellen: 1. an den Blättern, 2. an den Kelchen (Taf. XXIV, Fig. 40 u. 43). Erstere treten an den Unterseite der Blätter auf, je eines rechts und links oben am Blattstiel, letztere am Grunde der 5 Kelchblätter, also 5 im ganzen.

Sowohl Blatt- als Kelchnektarien stellen verzweigte Drüsengänge vor, welche in innere Hohlräume führen; beide sind mit Drüsenhaaren besetzt.

Die Zuckerkretion ist im Knospenstadium am stärksten und nimmt ab, sobald die Blüte sich zu öffnen beginnt. Die Blattnektarien sezernieren ebenfalls nur kurze Zeit. Die Sekretion beginnt bei den in der Entfaltung begriffenen Blättern und hört auf, sobald diese ihre volle Größe erreicht haben.

Die grossen, rosaroten Blüten sind endständig. Das ganze Jahr über öffnet sich morgens eine grosse Anzahl von Blüten, die gegen 5 Uhr nachmittags bereits abfallen.

Der Ameisenbesuch ist besonders rege an den Knospen, weniger an den Blättern. An einem grossen, in freier Lage wach-

1) Engler u. Prantl.

2) (1887) pag. 617.

senden Strauch von *Ipomoea carnea* machte ich die folgende Beobachtung. Nachdem der Strauch monatelang von den Ameisen nur schwach und unregelmässig besucht worden war, stieg die Anzahl der Besucher plötzlich um etwa das Doppelte, nachdem die Gartenarbeiter eines Morgens etwa die Hälfte der Zweige des sehr üppigen Strauches ausgeschnitten hatten; augenscheinlich verteilte sich jetzt die gleiche Anzahl von Ameisen auf eine kleinere Oberfläche.

Die Blüten sind dem Honigraub stark ausgesetzt. *Vespa analis* ist eine ihrer ärgsten Feindinnen, aber auch die grosse *Xylocopa tenuiscapa* und eine kleinere Art beissen die Blüten an, ohne von den auf den Kelchen befindlichen Ameisen abgeschreckt zu werden. Mehr hierüber im Kapitel über Blüten-durchbohrung.

Dass bei den *Ipomoea*-Arten extraflorale Nektarien vorkommen, ist bereits seit lange bekannt. Delphino führt verschiedene Spezies von *Ipomoea* an; die genannte befindet sich jedoch nicht darunter. Ewart¹⁾ untersuchte die Blattdrüsen von *I. paniculata*.

Nach Peter²⁾ ist Zentralamerika die Heimat dieser Art.

Ipomoea pes caprae Sweet (nach Index Kewensis = *Ipomoea biloba*, Forsk.).

Diese Art besitzt nur Blattdrüsen, keine Kelchdrüsen (Taf. XXVI, Fig. 59). An den Blattunterseiten, rechts und links am Grunde des Mittelnervs, ist mit blossem Auge eine Erhöhung mit einem Punkt in der Mitte bemerkbar. Dies ist der Eingang zu einem verzweigten Drüsengang, der tief in den Nerv reicht und mit Drüsenhaaren völlig ausgekleidet ist.

Es sezernieren sowohl die sehr jungen, noch unentfalteten Blätter als auch die älteren. Die grossen, bläulich roten Blüten stehen in den Blattachseln.

Der Ameisenbesuch ist ständig, aber nicht besonders rege. Eine sehr kleine und eine grössere Ameisenart besuchten die

1) (1895) pag. 275—288.

2) Engler u. Prantl.

Stöcke im Buitenzorger Garten. Am Strande von Tandjong Priok, wo diese Spezies in Menge wild vorkommt, beobachtete ich nur eine Ameisenart als Besucherin, doch kam sie auch hier nicht in grosser Anzahl vor.

Von den kultivierten Pflanzen wurde etwa $\frac{1}{3}$ der Blätter von einer Wanze angefressen, die wildwachsenden dagegen hatten nicht besonders von Schädlingen zu leiden. Die Garten-exemplare schienen nicht zu fruktifizieren.

Ipomoea pes caprae ist eine im indischen Archipel sowie in Ceylon und West-Indien äusserst verbreitete Strandpflanze.

Ipomoea tuberosa Linn.

Die Nektarien befinden sich an den Blattunterseiten, auf dem oberen Teil des Blattstiels (Taf. XXVIII, Fig. 71). Es sind keine inneren Drüsen, wie bei den vorhergehenden beiden Arten, sondern schüsselförmige, mehrzellige Trichome, welche mit blossem Auge nur als Punkte auf dem Blattstiel sichtbar sind. Eine Zuckersekretion findet sowohl bei jungen als bei älteren Blättern statt.

An den Knospen und Blüten findet man beinahe stets Ameisen, welche einen am Grunde der Kelchblätter ausfliessenden, schwärzlichen, klebrigen Saft lecken. Da Kelchdrüsen nicht zu finden waren, holen die Ameisen vielleicht den Rest des zuckerhaltigen Wassers weg, mit dem die Knospen von *I. tuberosa* gefüllt zu sein scheinen. Eine sorgfältige Beobachtung hierüber unterliess ich leider.

Die grossen gelben Blüten sind achselsständig und werden von *Apis indica* besucht; eine Fruktifikation schien nicht stattzufinden. Die Blüten fielen alle ab. Vielleicht tragen die grossen grauen Wanzen, welche die Blätter anfressen, auch am Abfall der Blüten Schuld.

Der Ameisenbesuch ist auf den Blättern reger als an den Kelchen.

Die Herkunft dieser Art ist mir unbekannt.

FAMILIE DER VERBERACEAE.

Stachytarpheta mutabilis Vahl.

Zuckerabscheidende Drüsen finden sich: 1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen (Taf. XXVIII, Fig. 74).

Die Nektarien sind schüsselförmige Trichome; auf dem Längsschnitt sieht man senkrecht zu ihrer Basis eine Reihe prismatischer Zellen stehen. Die grösste Anzahl Nektarien finden sich auf den Blattoberseiten, einige wenige auch auf den Unterseiten. Die Kelche tragen je 1—3 Nektarien.

Die Sekretion ist bei den jungen Blättern stärker als bei den älteren. Ebenso ist bei den Kelchdrüsen die Ausscheidung lebhafter bei den Knospen als bei den Blüten, obgleich einige Drüsen auch nach der Anthese noch sezernieren.

Die rosa Blüten der endständigen Infloreszenzen werden regelrecht von einer kleinen Biene und grossen Fliegen besucht und fruktifizieren.

Der Ameisenbesuch ist äusserst spärlich.

Diese Art ist nach Briquet¹⁾ im kontinentalen Amerika und Westindien heimisch, kommt aber auch verwildert oder kultiviert vielfach im malaiischen Archipel vor.

Stachytarpheta orubica Vahl.

Die Nektarien verhalten sich wie bei der vorigen Art, nur sind sie hier weniger zahlreich. Die Nektarien sind auch im Freien bisweilen zum Überlaufen voll, weil kein ständiger Ameisenbesuch stattfindet.

Die blauen Blüten befinden sich an endständigen Infloreszenzen und fruktifizieren. Sie werden ebenfalls von Fliegen und kleinen Bienen regelrecht besucht, ausserdem bemerkte ich auch eine *Xylocopa*.

Sowohl diese beiden Arten als die danebenstehende *St. indica* leiden in unbedeutendem Grade von dem gleichen schwarzen

1) Engler u. Prantl.

Käfer und *Veramia afflita*, welche mit den Ameisen zugleich an den Drüsen beschäftigt sind.

Nach dem Ind. Kewensis ist diese Art in N. Granat(?) heimisch.

Clerodendron inerme Gaertn.

Die Nektarien befinden sich: 1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen (Taf. XXIV, Fig. 44 u. 45).

Die Drüsen sind becherförmige Trichome, welche in grosser Anzahl an den Blattunterseiten, sowohl am oberen Ende des Blattstiels, als an der Basis der Lamina stehen (Fig. 44). Die Blattdrüsen beginnen bereits sehr früh zu sezernieren; bis etwa zum 15 Blattpaar, gerechnet von der Spitze der Sprossachse an, findet eine Zuckerausscheidung statt. Bei den Kelchdrüsen beginnt diese in einem jungen Knospenstadium und dauert bis in die Fruktifikationsperiode fort.

Der Ameisenbesuch ist stets rege; die Drüsen auf den Kelchen werden eifriger besucht als diejenigen der Blätter.

Die weissen Blüten werden von einer *Xylocopa* regelrecht besucht; sie tragen reichlich Früchte.

Raupen verursachen unbedeutenden Schaden an den Blättern.

Nach Briquet¹⁾ kommt diese Art auf Java nur kultiviert vor, dagegen ist sie nach Miquel (angef. von Koorders u. Valeton²⁾) auf Java heimisch.

Clerodendron Blumeanum Schauer.

Die Nektarien dieser Spezies befinden sich wie bei der vorigen:

1. auf den Blättern, 2. auf den Kelchen (Taf. XXIX, Fig. 78 u. 79).

Die Sekretion findet auch hier aus becherförmigen Trichomen statt, doch stehen diese zerstreut auf den Blättern sowohl an der Ober- als an der Unterseite. Es sezernieren die Drüsen der jüngsten und jungen Blätter, sowie die der Knospen und Blüten.

Die endständigen, weiss und rosafarbigen Blüten fruktifizieren.

Der Ameisenbesuch ist lebhaft. Auf den Blättern verursachen Läuse einigen Schaden; andere Feinde beobachtete ich nicht.

1) Engler u. Prantl.

2) (1900) N°. 7, pag. 212.

Auch diese Art ist nach Angabe von Koorders u. Valeton (Miquel) auf Java heimisch.

Faradaya papuana Scheff.

Auch bei dieser Spezies tragen sowohl die Laubblätter als die Kelche Nektarien (Taf. XXVI, Fig. 56 u. 58).

Die Zahl der Kelchdrüsen wechselt zwischen 6—20; sie sind bereits makroskopisch als rundliche Flecken erkennbar. Auf dem Längsschnitt sieht man das sezernierende Gewebe, eine aus hohen Palisadenzellen bestehende Schicht. Ganz gleich gebaute Drüsen findet man zerstreut auf der Unterseite der ledrigen Blätter, besonders am Grunde derselben, aber auch in der Nähe des Mittelnervs.

Eine Sekretion findet nur bei den allerjüngsten und den eben entfalteten Blättern statt. Auch die Kelchdrüsen sezernieren weit stärker an den Knospen als an den Blüten.

Die endständigen Infloreszenzen tragen weisse Blüten; diese fruktifizieren.

Die Knospen und allerjüngsten Blätter wimmeln zu jeder Tageszeit von Ameisen. Trotzdem werden die Blüten in hohem Masse perforiert; von 188 abgefallenen Blüten waren nur 2 nicht perforiert. Überdies haben die Blüten noch von einem Käfer (*Sphaerometopa*) zu leiden.

Nach dem Ind. Kewensis ist diese Art auf Neu-Guinea heimisch. Ihre Nektarien sind bereits von Burck erwähnt worden. Näheres im speziellen Kapitel über Blütenperforation.

Faradaya species.

Diese noch unbestimmte Art trug auf Blättern und Kelchen die gleichen Nektarien und verhielt sich auch sonst gleich der vorigen. Sie war aber insofern von Interesse, als sie weniger stark von Ameisen besucht wurde und ihre Blüten trotzdem weniger durch Perforation zu leiden hatten. Ameisenbesuch und Blütenperforation standen hier also in keinem Verhältnis zu einander. Von 100 abgefallenen Blüten waren 19 nicht perforiert. Ich schreibe dieses dem Umstand zu, dass dieser Strauch

viel grösser als der vorige war, aber weniger reich blüte, auch hingen die blütentragenden Zweige teilweise bis zur Erde herab und waren in unmittelbarer Nähe keine anderen stark blühenden Pflanzen vorhanden. Alle diese Umstände können dazu beitragen, dass die Bienen und Wespen den Strauch weniger häufig besuchen und einen Teil der Blüten leicht übersehen.

Nach Briquets¹⁾ Angabe sind 4—5 Arten dieser Gattung in Australien und den pazifischen Inseln verbreitet. Die Herkunft der betreffenden Art ist mir unbekannt.

Gmelina asiatica L.

Die Nektarien befinden sich: 1. auf den Blättern (Unterseite), 2. auf den Kelchen (Taf. XXI, Fig. 16 u. 18).

Die grossen Kelchdrüsen trifft man an der der Infloreszenzachse abgewandten Seite. Äusserlich erscheinen sie als grosse glänzende Flecken. Die Zuckerausscheidung findet aus einer einfachen Schicht von Palisadenzellen statt.

Die Blattnektarien sind ähnlich gebaut, nur viel kleiner. Ihre Zahl beträgt bis zu 20.

Die Kelchnektarien beginnen bereits bei sehr jungen Knospen zu sezernieren. Eigentümlicherweise habe ich aber weder im Freien noch im Laboratorium unter der Glasglocke eine Sekretion bei den Blattnektarien beobachtet. Sie werden auch nie von Ameisen besucht und sind wahrscheinlich aus diesen Gründen von Burck übersehen worden.

Die Knospen fand ich dagegen stets reichlich von Ameisen besucht.

Die gelben Blüten befinden sich in endständigen gedrängten Infloreszenzen. Der Strauch blüht und fruktifiziert in Buitenzorg ununterbrochen, doch fallen nicht nur alle Früchte unreif ab, sondern auch eine Menge Blüten.

Schuld hieran tragen wahrscheinlich Honigvögel mit langem spitzem Schnabel, dunklem Kopf und hellgelber Brust. Sie besuchen die Blüten zwar regelrecht von vorn, hängen sich aber

1) Engler u. Prantl.

dabei an deren Kronblätter an sowie an die Nachbarblüten oder Früchte und verursachen bei diesen Risse oder Abfall. Burck hat bei *Gmelina* Beobachtungen über Blütenperforation angestellt, doch habe ich nie bemerkt, dass die Blüten von Bienen oder Wespen durchbohrt wurden.

Durch Perforation bewirkte Risse an der Kronröhre befinden sich auch stets ungefähr an der gleichen Stelle, während Vögel die Kronröhre ganz unregelmässig, meist gerade am Rande zerfetzen. Dieselben Vögel besuchen in kleinen Scharen auch *Bignonia regalis*, deren Blüten sie in der Honiggegend anzubissen scheinen. Von 150 Blüten von *Gmelina asiatica* fand ich nur 9 unversehrt.

Die Blätter leiden unbedeutend durch Raupenfrass.

G. asiatica ist nach Angabe von Koorders und Valeton¹⁾ auf Java heimisch (Miquel).

Gmelina species von Banka. (Von Burck *G. bracteata* genannt. Ann. d. J. Bot. de Buitzg. 1891. Vol. X.).

Die Nektarien befinden sich: 1. auf den Blattunterseiten, 2. auf den Kelchen. Ihre Struktur gleicht derjenigen der vorigen Art. Die Zahl der Blattnektarien wechselt; sie beträgt meistens weniger als 20.

Die Drüsen befinden sich sowohl an den Nerven als zerstreut auf der Blattfläche. Burck bemerkte auch bei dieser Art nur die Kelchnektarien.

FAMILIE DER SCROPHULARIACEAE.

Uroskinnera spectabilis Lindl.

Die Nektarien befinden sich: 1. auf der Infloreszenzachse, 2. auf den Blättern (Ober- und Unterseite). (Taf. XXIX, Fig. 75).

Der Zucker wird von gewöhnlichen, schüsselförmigen Trichomdrüsen abgeschieden, welche in grosser Anzahl zerstreut auf der Infloreszenzachse und den Blättern vorkommen. Bei ersterer

1) 1900 №. 7, pag. 496.

ist die Sekretion oben in der Knospengegend am stärksten, ebenso sezernieren vorwiegend die jungen Blätter. An der Blattoberseite sind die Drüsen zahlreicher als an der Unterseite.

Die blau-violetten Blüten an den endständigen Trauben setzen reichlich Früchte an, was insofern bemerkenswert ist, als beinahe sämtliche Blüten perforiert werden. Von 108 abgefallenen Blüten, die ich an 4 verschiedenen Tagen zählte, war nur 1 unperforiert, also nicht ganz 1 %. Die regelrechte Besucherin ist eine Schwebfliege. Die Perforation findet statt, obgleich zahlreiche Ameisen in unmittelbarer Nähe an den Drüsen beschäftigt sind.

Die Blätter hatten nicht durch besondere Schädlinge zu leiden.

N. spectabilis Lindl. ist ein hohes, weich behaartes Kraut, das nach v. Wettstein¹⁾ in Zentralamerika heimisch ist.

FAMILIE DER BIGNONIACEAE.

Nyctocalos macrosiphon T. et B.

An 3 verschiedenen Stellen trifft man bei dieser Schlingpflanze Nektarien an: 1. auf den Blättern, 2. am äusseren Rande der Kronröhre, 3. auf dem Kelch (Taf. XXIX, Fig. 76).

Die ungefähr schüsselförmigen, halb eingesenkt sitzenden Nektarien bestehen aus einer grossen Fusszelle und einer Menge senkrecht zu ihr stehender prismatischer Zellen. Ausser diesen Drüsen kommen noch andere, viel kleinere vor, von anderem Bau. Man findet sie meist an der Innenseite der Kronröhre im Gegensatz zu den grossen, die beinahe ausschliesslich aussen stehen.

Die Blattnekterien treten der Spitze zu am zahlreichsten auf; im übrigen sind sie unregelmässig zerstreut auf den Blattflächen, besonders an der Oberseite. Die Kelchdrüsen befinden sich zu beiden Seiten der scharf hervorstehenden Kelchzipfel. Sie sezernieren bereits lange bevor die Kronblätter sichtbar werden und scheiden auch noch über die Anthese hinaus Zucker

1) Engler u. Prantl.

ab. Die Kronblattdrüsen beginnen bereits bei sehr jungen Knospen zu sezernieren; auch die abgefallenen Blüten sezernieren noch. Bei den Blättern dagegen findet eine Sekretion nur in sehr jungem Stadium statt; die Spitzen der älteren Blätter sind braun und verschrumpft.

Die crèmeefarbigen Blüten mit sehr langer trichterförmiger Kronröhre befinden sich in endständigen, wenigblütigen Trauben und werden in einer Entfernung von 10—12 cm. vom Kelch perforiert. Der Riss ist unregelmässig und bisweilen sehr gross. Da ich dieselben kleinen Vögel, die *Gmelina asiatica* und *Bignonia regalis* besuchen, auch an diesen Blüten beschäftigt fand, vermute ich, dass sie auch in diesem Fall die Durchbohrung verursachen.

N. macrosiphon ist eine Schlingpflanze, welche im Buitenzorger Garten das ganze Jahr über blühte, doch fielen in der Regel täglich nur 1—3 Blüten ab. Von 16 an verschiedenen Tagen aufgenommenen Blüten waren 6 nicht durchbohrt.

Nach dem Ind. Kewensis stammt *N. macrosiphon* aus Celebes; 3 andere Arten dieser Gattung sind ebenfalls in Malesien heimisch.

Burck untersuchte *N. Thomsoni* Hook. und *N. macrosiphon* T. et B. Die Nektarien auf den Blättern und der Kronröhre der letzteren sind ihm augenscheinlich entgangen.

Bignonia Chamberlainii Sims.

Nur die Kelche dieser Schlingpflanze tragen Nektarien. Diese sind ganz ähnlich gebaut wie bei der vorigen Art, nur sind sie flacher. Sie finden sich zerstreut rund um den Kelch (Taf. XXVI, Fig. 54).

Eine zweite Art von Drüsen, viel kleiner und viel einfacher gebaut (ähnlich wie bei *Thunbergia grandiflora* Roeb.) kommt an der Innenseite des Kelchs, an der Ober- und Unterseite der Blätter und innen und aussen an den Kronblättern vor.

Die Sekretion der Kelchdrüsen beginnt bereits bei sehr jungen Knospen und dauert über die Blütezeit hinaus fort.

Der Ameisenbesuch ist rege, besonders morgens und abends.

An der kleinen Drüsensart beobachtete ich dagegen niemals irgend welche Tiere.

Die leuchtend gelben Blüten stehen zu mehreren in endständigen Infloreszenzen. Trotzdem auf dem Kelche stets Ameisen vorhanden sind, fanden sich unter 250 abgefallenen Blüten, die an verschiedenen Tagen aufgelesen wurden, nur 2 unperforiert. Diese waren im Schatten, an etwas verborgener Stelle unten aufgeblüht. Die Durchbohrung wird von *Xylocopa coerulea* ausgeführt, die man stets um die bis hoch oben mit Blüten bedeckte Schlingpflanze beschäftigt findet. 99 % der Blüten werden von ihr perforiert.

Die Blätter werden von Raupen angefressen, ohne jedoch grossen Schaden zu leiden.

B. Chamberlainii ist eine brasilianische Pflanze, die in Buitenzorg kultiviert wird.

Bignonia speciés Hila. Ambon.

Die Nektarien dieser noch unbestimmten Art befinden sich:

1. auf den Blättern, 2 auf den Kelchen.

Die auf der Ober- und Unterseite zertreut stehenden Blattnekterien sind an den Blattspitzen am zahlreichsten. Sie sezernieren jedoch nur bei den jüngsten, noch rot gefärbten Blättern. Die Kelchdrüsen scheinen nur bei den Knospen Zucker auszuscheiden. Man findet auch nur an diesen und den jüngsten Blättern Ameisen. Diese kamen in 3 verschiedenen Arten vor, von denen eine sehr klein war; im ganzen war ihr Besuch aber spärlich.

Die endständigen Blüten gleichen denen von *Tecoma ceramensis*; sie scheinen nicht zu fruktifizieren.

Die jüngsten Blätter werden periodisch von Raupen stark angefressen, die mit den Ameisen auf demselben Blatt tätig sind, ohne einander anzufinden.

B. Hila stammt von der Insel Ambon.

Tecoma ceramensis T. et B.

Die Nektarien dieser Spezies findet man: 1. auf den Blättern

(Unterseite), 2. auf dem Kelch, 3. auf der Kronröhre (Taf. XXVII, Fig. 68).

Mit blossem Auge sind die Drüsen nur als Punkte wahrnehmbar. Bei den Blättern und Kelchen sind sie halb eingesenkt; sie besitzen keine Fusszelle. Die Sekretion findet aus einer Schicht langer prismatischer Zellen statt. An der Kronröhre findet man die Nektarien aussen auf den Kronzipfeln.

Ausser diesen Drüsen bemerkt man auf der Kronröhre noch eine Menge andere, viel kleinere Haardrüsen von anderem Bau und mit deutlichem Stiel. Sie finden sich hauptsächlich oben und aussen an der Kronröhre, weniger innen. Sie stehen in einem Wald von langen, mehrzelligen Haaren, zwischen denen sich auch die weniger zahlreichen grossen Nektarien befinden.

Die Nektarien am Kelch und der Kronröhre sezernieren bereits bei den jüngsten Knospen, doch bemerkt man auch noch bei den abgefallenen Kronröhren eine Zuckerausscheidung.

Die Blattdrüsen entwickeln sich zuerst an den grünen Vorläuferspitzen der jüngsten, noch roten Blätter. Sie sezernieren stark und werden auch von Ameisen besucht. Im ganzen ist der Ameisenbesuch zwar ständig, aber nicht besonders rege.

Die Blüten sind aussen fahl gelb, innen dunkelrot und stehen in seitenständigen, gedrängten Blütenständen. Einen Fruchtwansatz bemerkte ich nicht.

Raupen fügen den Blättern einigen Schaden zu.

T. ceramensis stammt, wie der Name bereits sagt, von der Insel Ceram.

Spathodea campanulata Beaur.

Die Nektarien befinden sich: 1. auf dem Blütenstiel, 2. dem Kelch, 3. der Unterseite der Laubblätter (Taf. XXII, Fig. 26 u. 27).

Dem blossen Auge erscheinen sie als runde oder ovale, glänzende Flecken, die auf den Kelchen bedeutend grösser sind als auf den Blättern. Die Sekretion findet aus einer Schicht von Palisadenzellen statt, welche mit einer dicken Cuticula überzogen ist. Bei der Behandlung mit conc. Schwefelsäure zeigt

die Cuticula eine grosse Anzahl Poren, durch welche augenscheinlich das Sekret nach aussen dringt. Der gleiche Bau ist der Cuticula der Nektarien von *Helicteres hirsuta* und *Spathodea serrulata* eigen.

Die Kelchnektarien weisen die Eigentümlichkeit auf, dass nur etwa auf der Hälfte der Blüten Drüsen zu finden sind. Die Sekretion beginnt bereits bei sehr jungen Knospen, hört jedoch bereits bei der Entfaltung der Blüte wieder auf. Die Blätter sezernieren ebenfalls nur im Jugendstadium.

Die feurig roten Blüten stehen dicht gedrängt in endständigen Infloreszenzen.

Der Ameisenbesuch scheint rege zu sein, doch waren sorgfältige Beobachtungen hierüber wegen der Höhe des Baumes schwer auszuführen.

Besondere Schädlinge beobachtete ich nicht.

S. campanulata stammt aus Afrika und kommt auf Java nur kultiviert vor.

Spathodea serrulata Thijss. et Binn. (= *Serratula* D. C.).

Es tragen: 1. der Kelch, 2. die Kronblätter, 3. die Blätter (Ober- u. Unterseite) Nektarien (Taf. XXV, Fig. 51).

Diese erscheinen als runde, glänzende, halb eingesenkte Flecken, deren Ränder etwas hervortreten. Die Sekretion findet aus grossen prismatischen Zellen statt, welche in einer von einer dicken Cuticula überzogenen Scheibe zusammenstehen. Jede sezernierende Zelle ist von der anderen durch eine cuticularisierte Wand getrennt und besitzt einen eigenen Porus.

Die Nektarien sind an allen Pflanzenteilen gleich gebaut, nur sehen sie äusserlich etwas verschieden aus. Die Kelchnektarien sind länglich und rot und stehen zur Kelchspitze zu gehäuft. An der Kronröhre befinden sich die Nektarien hauptsächlich aussen am Rande, seltener auch innen. Die Nektarien der Blätter sind an deren Unterseite weit zahlreicher als an der Oberseite.

Ausser diesen Nektarien kommt auch bei dieser Spezies eine zweite Art von ganz anderem Bau vor. Dies sind viel kleinere

Trichomdrüsen, die sich hauptsächlich auf beiden Seiten der Blätter finden.

Bei den Kelchdrüsen beginnt die Sekretion lange vor dem Aufspringen der Knospe und hört mit dem Öffnen der Blüten auf. Die Kronröhren sezernieren in allen Altersstadien der Blüten, selbst über die Anthese hinaus.

Die Blattdrüsen dagegen scheiden nur in früher Jugend Zucker aus.

Auch die zahlreich am Boden liegenden abgefallenen Blüten werden noch von Ameisen besucht, ich vermute daher, dass diese sich auch auf dem Baume selbst reichlich finden werden, doch erschwerte auch in diesem Falle die Höhe des Baumes genaue Beobachtungen.

Die grossen weissen Blüten stehen, wenn ich nicht irre, in den Achseln junger Blätter.

Nach dem Index Kewensis stammt diese Art aus Siam.

Parmentiera cereifera Seem.

Die Nektarien befinden sich an 3 verschiedenen Stellen: 1. auf den Blättern, 2. auf dem Kelch, 3. aussen auf der Kronröhre (Taf. XXVII, Fig. 61).

Die Blattnektarien sind bei durchfallendem Licht als sehr kleine helle Flecken bemerkbar, die sich in grosser Zahl auf der Unterseite zerstreut finden. Ihren Bau habe ich leider nicht an frischem Material untersucht und das konservierte war hierfür ungeeignet.

Etwas grösser sind die Nektarien auf dem spathaartigen Kelche; jede Blüte trägt ihrer 2—4. Die Nektarien auf der Kronröhre sind wiederum viel kleiner und zahlreicher als diejenigen auf dem Kelche; sie stehen hauptsächlich am oberen Teil der Krone dicht gedrängt.

Leider sind meine Beobachtungen über diesen interessanten Baum unvollständig.

Die Ausscheidung an den Blättern war auch unter einer Glasglocke sehr gering.

Die grossen weissen Blüten treten am Stämme auf; nach

ihnen erscheinen die langen, gelben, gurken- oder kerzenähnlichen Früchte.

Auf den Blättern beobachtete ich niemals Ameisen, wohl aber auf den Blüten. Augenscheinlich genügt die Blattsekretion nicht zur Anlockung der Ameisen. Auch irgend welche Schädlinge waren nicht zu bemerken.

Nach Schumann¹⁾) bildet der Baum in Amerika grosse Wälder.

Winkler²⁾), der *P. cereifera* in Afrika (Victoria) untersuchte, bemerkte nur die Nektarien aussen an der Krone; die der Kelche und Blätter sind ihm entgangen. Über erstere bemerkte dieser Autor, dass sie als kleine, tröpfchenähnliche Drüsen so zahlreich sind, dass die ganze Krone aussen rauh erscheint. Infolge der überaus reichen Honigabscheidung ist die Krone ganz mit ineinanderfliessenden Tröpfchen bedeckt. Ameisen bilden an diesen die Hauptgäste. Die Blüten sollen sich erst in den späten Nachmittagsstunden öffnen, in 3—4 Nächten abblühen und wahrscheinlich von Nachtfaltern befruchtet werden.

FAMILIE DER PEDALIACEAE.

Sesamum indicum Linn.

Je 2 Nektarien befinden sich am Grunde der Blütenstiele, in den Blattachseln (Taf. XXIV, Fig. 38).

Es sind becherförmige Gebilde, deren oberer Teil gelb und unterer grün erscheint. Innen im Becher bemerkte man 5 bis mehr lobenartige Vorwölbungen. Das Gewebe besteht aus runden Zellen mit zahlreichen grossen Intercellularräumen. Da ich leider unterlassen habe, frische Schnittpräparate mit Fehlingscher Lösung zu prüfen, habe ich nicht ermitteln können, ob und wo Zucker ausgeschieden wird. Vielleicht sezernieren die drüsenvörmigen Haare aussen auf den Bechern. Die von den Bechern ausgeschiedene Sekretmenge genügte nicht zu einer direkten Prüfung auf Zucker.

1) Engler u. Prantl.

2) (1906).

Die Nektarien werden von zahlreichen kleinen Ameisen besucht, weniger von einer grösseren Art. Auch kleine schwarze Käfer trifft man an den Nektarien. Es erscheint daher wahrscheinlich, dass Zucker in der Tat ausgeschieden wird. Leider habe ich die Gebilde nicht an frischem Material eingehend untersucht.

Die weissen Blüten stehen einzeln in den Achseln junger Blätter und fruktifizieren. Als regelrechte Besucherin beobachtete ich *Xylocopa coerulea*. Von 87 abgefallenen Blüten fand ich nur 2 nicht perforiert.

S. indicum ist eine allgemein in den Tropen kultivierte Pflanze von unbestimmtem Ursprung.

Die Nektarien sind auch auf der von Staph in Engler u. Prantl wiedergegebenen Zeichnung zu sehen.

FAMILIE DER ACANTHACEAE.

Thunbergia grandiflora Roxb.

Unter allen von mir untersuchten Arten ist diese die einzige, welche an 4 verschiedenen Stellen Nektarien trägt: 1. am Grunde des Blattstiels, 2. am Blütenstiel, 3. auf den Bracteen, 4. auf dem in ein Nektarium umgewandelten Kelch (Taf. XXV, Fig. 48, 49, 50, 52, 53).

Alle Nektarien zeigen den gleichen Bau; es sind gewöhnliche, becherförmige Trichomdrüsen. Sie entstehen, wie Burck richtig beobachtet hat, trotzdem er sie für Eiweisskörperchen hielt, aus Epidermiszellen.

Die Drüsen der Blattstiele sezernieren nur sehr kurze Zeit und nur bei sehr jungen Blättern, ebenso die der Blütenstiele nur bei jungen Knospen. Auch die Drüsen auf den Bracteen bräunen sich, schrumpfen und fallen ab, sobald die leuchtend blaue Krone zum Vorschein kommt. Vereinzelte Drüsen kommen auch an der Innenseite der Bracteen vor.

Der Kelch, der nur aus einem dicken, wulstigen, mit Drüsenhaaren dicht besetzten Ring besteht, scheidet sogar nach dem Abfall der Kronröhre noch Zucker aus.

Die grossen blauen Blüten treten endständig und einzeln in den Blattachseln auf; sie werden regelrecht von *Xylocopa tenuiscapa* Westw. besucht. Die Buitenzorger Exemplare fruktifizieren jedoch niemals.

Der Ameisenbesuch ist zu allen Tageszeiten und an allen Drüsen sehr rege.

Die Blätter erleiden durch Raupen einigen Schaden.

Die Burckschen Beobachtungen über *Thunbergia* weichen wesentlich von den meinigen ab.

Die haarförmigen Drüsen auf den Bracteen hat Burck wohl bemerkt, doch hielt er sie für andere Gebilde als diejenigen auf dem Kelch. Da es ihm bei letzteren nicht gelang, mit Fehlingscher Lösung Zucker zu konstatieren und sie nach seinen Untersuchungen eine grosse Menge Proteinstoffe und Fett enthielten, sah er in ihnen food-bodies, welche den Beltschen und Müllerschen Körperchen bei *Acacia sphaerocephala* und *Cecropia adenopus* analog sein sollten.

Ich habe jedoch zu wiederholten Malen bei den auf dem Kelche stehenden Bechern mit Fehlingscher Lösung eine Zuckerabscheidung feststellen können. Es sind ganz gewöhnliche, mehrzellige Trichomdrüsen, wie sie sich auch auf den Bracteen befinden und, — trotz Burcks gegenteiliger Behauptung — auch auf den vegetativen Teilen, dem Blattstiel und der Zweigachse. Dass die von mir auf den verschiedenen Organen von *Th. grandiflora* gefundenen Drüsen mit den Burckschen Eiweissbecherchen auf dem Kelche identisch sind, davon überzeugt man sich leicht, wenn man Fig. 53 auf Taf. XXV, eine Drüse von der Blattstielbasis, mit Fig. 4. u. 6. auf Taf. IX in Burcks Werk vergleicht.

Übrigens ist es Burck trotz sorgfältigster Beobachtung nicht gelungen, festzustellen, dass die Becherchen von Ameisen wirklich gefressen werden, obgleich diese stets in grosser Menge auf den Kelchen beschäftigt sind und sich sogar unter der Lupe noch bequem beobachten lassen.

Dass die Blüten dieser *Thunbergia*-Art nicht von der grossen Holzbiene perforiert werden, welche den Stock jahraus

besucht, ist nach meinen Erfahrungen nicht, wie Burck annimmt, der Myrmekophilie dieser Schlingpflanze zu verdanken, sondern viel wahrscheinlicher dem Bau ihrer Kronröhre.

Diese ist nämlich in der Höhe, wo sich das florale Nektarium befindet, bis zu 2 mm. dick, die Holzbiene erreicht daher den Honig auf bequemere Weise, wenn sie die Blüte regelrecht von vorn besucht, als wenn sie diese perforiert. Ich beobachtete denn auch bei keiner Blüte eine Durchbohrung.

Th. grandiflora stammt nach Angabe des Ind. Kewensis aus Burma und kommt auf Java nur kultiviert vor.

Thunbergia species Kamboeri. Hort. Bog. (Vielleicht Kambiri auf Billiton).

Diese noch unbestimmte Art verhält sich der vorigen sehr ähnlich. Die gleichen becherförmigen Haardrüsen kommen an den gleichen Organen vor, mit Ausnahme der Blütenstiele, an denen sie hier zu fehlen scheinen. Die Drüsen auf den Bracteen fallen sehr früh ab; Schuld daran trägt wahrscheinlich ein Parasit, der sie bewohnt. Auf den Blattstielen dagegen fanden sich zahlreiche Nektarien, bei denen etwa bis zum 15. Blattpaar, von der Spitze eines fortwachsenden Triebes gerechnet, eine Sekretion wahrnehmbar war.

Der Ameienbesuch war sehr rege, besonders an den Blättern.

Die blauen Blüten treten endständig und auch seitenständig, in den Achseln noch junger Blätter auf.

Auch bei dieser Art bemerkte ich keine Fruktifikation.

Trotz seiner zahlreichen, das ganze Jahr über erscheinenden Blüten wurde dieser Stock viel weniger von *Xylocopa tenuiscapa* besucht als der vorige; wahrscheinlich trug seine Lage hieran Schuld. Während sich *Th. grandiflora* um einen hohen Stützbaum hinaufschlang, wand sich diese Art am Boden; ihre Blüten waren von den Blättern halb verdeckt und daher unbequemer zu erreichen.

FAMILIE DER CUCURBITACEAE.

Luffa cordifolia Bl. (Ind. Kewensis = *Thladiantha cordifolia* Cogn.).

Die Nektarien befinden sich: 1. auf den Blättern (Unterseite), 2. auf den Nebenblättern, 3) auf den Kelchen (Taf. XXIV, Fig. 39 u. 42).

Dem blossen Auge erscheinen die Nektarien als glänzende, runde Flecken. Was ihren Bau betrifft, so sind sie von einer cuticularisierten Schutzscheide umgeben und in die Epidermis eingesenkt. Das sezernierende Gewebe besteht aus kleinen, rundlich-polyedrischen Zellen. Die Cuticula der Epidermis zieht sich auch über das Nektarium hin: das Sekret tritt vermutlich durch Sprengung derselben nach aussen.

Die Nektarien zeigen überall den gleichen Bau, nur sind sie an den Blättern tiefer eingesenkt als an den Nebenblättern, wo sie reliefartig hervortreten.

Die gelben Blüten stehen in den Achseln jüngerer und älterer Blätter.

Im Freien ist eine Honigausscheidung nur selten zu bemerken, im Laboratorium dagegen unter einer Glasglocke zeigten sich an den Nektarien junger und älterer Blätter und der Blüten Honigtropfen.

Sämtliche Blätter leiden in hohem Masse durch mehrere Wanzen- und Käfer-Arten (*Mysotha gemella*, *Lema coromadeliana* und *Epilachna*), welche die Nektarien herausfressen. Auch die Drüsen der Kelchblätter werden bereits bei jungen Knospen angegriffen, was auch die Blüten zu schädigen scheint, wenigstens gelangen sie nur selten zu normaler Entwicklung und Fruchtansatz.

Der Ameisenbesuch ist sehr spärlich, dagegen sind Wanzen stets in grosser Anzahl anwesend. Nie beobachtete ich, dass die Ameisen die Wanzen anfielen, sie besuchten im Gegenteil neben einander das gleiche Nektarium. Die Ameisen finden wahrscheinlich trotz der zahlreichen Nektarien auf dem Stocke nicht genügend Nahrung, weil die zuckerausscheidenden Organe

bereits bei sehr jungen Blättern von den Wanzen entfernt werden.

L. cordifolia ist nach dem Ind. Kewensis auf Java heimisch.

Coccinia cordifolia (L.) Cogn. (Ind. Kewensis = *C. indica* Wight et Am.).

Im Gegensatz zur vorigen Art besitzt diese nur an den Blättern Nektarien und zwar auf deren Unterseite. Die Nektarien sind eingesenkt und von einer cuticularisierten Schutzscheide umgeben. Das Gewebe besteht aus kleinen, rundlichen, sehr inhaltsreichen Zellen.

Eine Sekretion findet in verschiedenen Altersstadien der Blätter statt.

Die weissen Blüten stehen in den Achseln junger und älterer Blätter.

Nur ab und zu fand ich eine kleine Ameisenart auf dem Stock, Wanzen und Raupen dagegen zu jeder Zeit. Sie frassan die Hälfte der Blätter und auch die Blüten an. Die gleichen Wanzen verursachten auch bei der vorigen Art den grossen Schaden: sie flogen von einem Stock zum andern.

Nach Müller und Pax¹⁾ ist diese Art im tropischen Südostasien heimisch.

An welchen Pflanzenteilen und in welchen Kombinationen derselben treten extraflorale Zuckerausscheidungen auf?

Bei den im Vorhergehenden behandelten Arten kamen Zuckerausscheidungen vor:

1. ausschliesslich an den Laubblättern, und zwar

a. an der Unterseite der Blattspreiten:

Smilac ovalifolia Roxb.

Dioscorea sp. Soerakarta.

Tinospora cordifolia Miers.

1) Engler u. Prantl.

Tristellateia australasiae A. Rich.

Triumfetta species Soemba.

Hibiscus rosa sinensis L. × *schizopetalus* Veitsch.

Dicelostyles axillaris Bth.

Buettneria pilosa Roxb.

Passiflora lunata Willd.

Ipomoea pes caprae Sweet.

 ", *tuberosa* Linn.

Coccinea cordifolia Cogn.

b. am Blattstiel, bei:

Cassia bacillaris L. f.

 ", *tomentosa* L. f.

Impatiens Balsamina L.

Entada sp. *Hila* (Ambon).

Pithecolobium sp. Kei Tocal

Turnera ulmifolia Linn. var. *angustifolia* D. C.

 ", *trimiflora* Sims.

c. am Blattstiel und Blattspreitenrand, bei:

Passiflora violacea Loisl.

 ", *Herbertiana* Bot. Reg.

2. an Laubblättern und Hochblättern:

Malpighiaceae species.

3. an Laubblättern und Deckblättern:

Hibiscus vulpinus Rnwdt.

4. auf dem Kelch:

Memecylon floribundum Bl.

Kopsia fruticosa A. de C.

Quamoclit pinnata Boj.

Bignonia Chamberlainii Sims.

5. am Blütenstiel oder auf der Infloreszenzachse:

Maranta dichotoma Wall.

Helicteres hirsuta Lour.

Sesamum indicum Linn.

6. auf Kelchen und Laubblättern:

Erythrina (Hypaphorus) subumbrans Hssk.

Malpighia coccifera L.

Hiptage Madablota Gärtn.
Hibiscus Geroldianus Paxt.
 " *tiliaceus* L.
Malvacea Karato Hort. Bog.
 " *Indochina* Hort. Bog.
Ipomoea carnea Jacq.
Stachytarpheta mutabilis Vahl.
 " *orubica* Vahl.
Clerodendron inerme Gärtn.
 " *Blumeanum* Schauer.
Faradaya papuana Scheff.
 " species.
Gmelina asiatica L.
 " species *Banka* Hort. Bog.
Bignonia spec. Hila (Amboin).
Parmentiera cereifera Seem.

7. auf Bracteen und Sepalen:

Spathoglottis plicata Bl.

8. auf Bracteen, Kelch und Laubblättern:

Stigmaphylloperiplocaefolium A. Juss.

Spathodea campanulata Beauv.

9. am Grunde der Bracteen und Kelchblätter und auf den Laubblättern:

Gossypium vitifolium Linn.

10. auf der Infloreszenzachse und den Laubblättern:

Uroskinnera spectabilis Lndl.

11. auf Kelch, Kronröhre und Laubblättern:

Nyctocalos macrostiphon T. et B.

Spathodea serrulata T. et B.

Tecoma ceramensis T. et B.

12. auf Kelch, Laub- und Nebenblättern:

Luffa cordifolia Bl.

13. aussen an Gesamtblütenständen:

Poinsettia pulcherrima R. Grh.

14. an Laubblättern und Zweigachsen:

Baliospermum aeillare Bl.

15. an Blattstielen, Bracteen und Kelchen:

Thunbergia sp. Kamboerie.

16. an Blattstielen, Blütenstielen, Bracteen und Kelchen:

Thunbergia grandiflora Roxb.

17. auf Blattspreiten, Blattstielen und Kelchen:

Fagraea litoralis Bl. *amboinensis*.

18. auf der Infloreszenzachse und in den Blattachsen:

Cynaralia gladiata D. C.

Aus vorstehender Zusammenstellung ist nicht nur ersichtlich, an welchen Pflanzenteilen extraflorale Zuckerausscheidungen überhaupt stattfinden, sondern auch an welchen sie vorzugsweise vorkommen.

Wir sehen, dass von den 63 hier angeführten Arten 21 nur an den Blättern Zucker ausscheiden. Rechnet man die Fälle hinzu, wo extraflorale Nektarien nicht ausschliesslich an den Blättern, sondern zugleich auch an anderen Teilen auftreten, so findet in 51 von den gesammten Fällen eine Zuckerausscheidung an den Blättern statt. Auffallend ist, dass diese 51 Fälle nur 7 aufweisen, wo sich auch auf der Oberseite der Blätter Nektarien befinden; in allen übrigen Fällen sind diese durchaus auf die Unterseite, den Rand oder den Blattstiel beschränkt. Nur bei 2 Arten der Gattung *Stachytarpheta* übertrifft die Zahl der Nektarien der Blattoberseite die der Unterseite.

Nächst den Laubblättern weisen die Kelche am häufigsten Zuckersekretionen auf. Diese kamen jedoch nur in 4 Fällen ausschliesslich auf dem Kelch vor, in Kombination mit den Blättern dagegen in 18, zugleich auch in anderen Kombinationen im ganzen in 32 Fällen.

Bei 3 Arten fanden sich nur am Blütenstiel oder auf der Infloreszenzachse Nektarien, bei 3 anderen zugleich auch auf anderen Teilen.

Die Zahl der Kombinationen, in welchen extraflorale Zucker-

ausscheidungen an den verschiedenen Teilen der Pflanzen auftreten, ist auffallend gross. Bei der relativ kleinen Anzahl von mir untersuchter Arten ergeben sich bereits 18 verschiedene Zusammenstellungen. Eine Art, *Thunbergia grandiflora*, schied sogar an 4 verschiedenen Stellen Zucker aus.

Von den Sexualorganen abgesehen, beobachtete ich Zuckersekretionen an Zweig- und Blütenachsen, Laub-, Deck-, Neben- und Hochblättern sowie Kelch- und Kronblättern.

Struktur und Form der extrafloralen Nektarien.

In den einfachsten Fällen finden sich auf der Pflanze keine bestimmten Organe, welche einer Zuckerausscheidung dienen, sondern der Nektar wird von bestimmten Pflanzenteilen durch die Epidermis oder die Stomata direkt nach aussen sezerniert.

Treten jedoch besondere Sekretionsorgane für Zucker bei einer Pflanze auf, so gehören diese einer von zwei grossen Gruppen von Nektarien an, die einander in ihrer äusseren Form bisweilen sehr ähnlich sehen.

Die eine Gruppe wird aus Drüsenhaaren gebildet, welche entweder einzeln über die Oberfläche eines Organs zerstreut sich finden oder in grösserer Zahl beieinander stehen. Die zweite kommt durch eine Modifikation der Epidermis zustande, in welcher bisweilen nur oberflächliche Zellgruppen in den Dienst der Zuckersktion treten, bisweilen aber auch charakteristische Gebilde zustande kommen, in welchen die Zuckersktion durch langgestreckte, prismatische Zellen, welche zu einem Palisadengewebe zusammenstehen, stattfindet. Die präzischen Zellen sind manchmal durch Querwände geteilt, manchmal auch durch cuticularisierte Wände von einander getrennt. Oft überzieht eine mehr oder weniger dicke Cuticula das ganze Drüsengebilde. Bei leichter Durchlässigkeit der Cuticula unterbleibt die Beseitigung derselben beim Austritt des Sekrets, im entgegengesetzten Fall wird die Cuticula dabei gesprengt oder es befinden sich ein grosser Porus oder eine grosse Anzahl

kleiner Poren in derselben, durch welche die Ausscheidung stattfindet. Die Form, in welcher die beiden Gruppen von Nektarien vorkommen, ist äusserst verschieden. Die sezernierenden Flächen sind convex, concav oder auch flach. Bisweilen sind die Nektarien nur als Flecken bemerkbar, bisweilen als mehr oder weniger tiefe Spalten, Gruben, Höhlungen und Hohlgänge von sehr kompliziertem Bau und mit sehr engen Gängen. Auch schüssel- oder becherförmige Nektarien mit erhöhtem oft wulstförmigem Rande kommen vor. Convexe Sekretionsflächen sind ebenfalls häufig. Das Nektarium hat dann eine halbkugelige, ei- oder pyramidenförmige Gestalt und ist gestielt oder auch ungestielt.

Auch in Bezug auf ihre Grösse machen sich bei den Nektarien bedeutende Unterschiede geltend. Während das Kelchnektarium von *Hiptage Malablotia* z. B. im Längsschnitt 3 cm. misst, sind die Haardrüsen einiger *Bignoniaceen* mit blossem Auge kaum wahrnehmbar.

Stellung und Form der Nektarien sprechen nicht dafür, dass diese dazu bestimmt sind, später als Nahrungsreservoir Dienst zu tun oder irgend einem Tier auf bequeme Weise den Honig anzubieten. Grosse, napf- oder becherförmige Nektarien, an deren Innenfläche Zucker ausgeschieden wird, findet man öfters an der Pflanze ab- statt aufwärts gewandt, so dass die Flüssigkeit, wenigstens wenn diese nicht sehr konzentriert ist, aus dem Behälter herausfliesst. An den Nektarien von-convexer Form fliesst die Zuckerlösung wie von einem Berge sogleich ab. Das überwiegende Vorkommen der Honigdrüsen an der Unterseite der Blätter wird allerdings kaum von Einfluss sein können, da das Sekret in den meisten Fällen infolge der Kleinheit der Nektarien in diesen durch Adhäsion hängen bleiben wird.

Nach dem im Vorhergehenden über die Struktur und Form der Honigdrüsen Gesagten, erscheint der Schluss berechtigt, dass die meisten derselben unpraktisch angelegt wären, falls sie den Zweck eines Nahrungsbehälters für die Pflanze selbst oder irgend welche Tiere zu erfüllen hätten. Dagegen darf mit einiger Sicherheit behauptet werden, dass die extrafloralen

Nektarien dazu bestimmt scheinen, Wasser, Zucker, oder wenigstens einen Überschuss derselben, aus dem Innern des Pflanzenkörpers nach aussen zu befördern. Hierfür sprechen z. B. die Vorrichtungen in der Cuticula zur Durchlassung des Sekrets.

Ist die Stellung der extrafloralen Nektarien an den verschiedenen Teilen der Pflanzen zur Anlockung von Ameisen geeignet und zweckmässig?

Es ist bereits gezeigt worden, dass sich Honigdrüsen nur ausnahmsweise an der Oberseite, für gewöhnlich aber an der Unterseite der Blätter befinden. Eine Anlockung der Ameisen auf die Blattunterseite bedeutet aber in den meisten Fällen eine Ablenkung der Pflanzenbeschützer von der Blütenregion, die nach Ansicht der Biologen gerade eines besonderen Schutzes bedarf. Die an der Unterseite der Blätter beschäftigten Ameisen sind überdies auch dem Blick der Blütenfeinde entzogen und können auf diese nicht einmal abschreckend wirken.

Das häufige Vorkommen von Nektarien auf Kelchen, die bisweilen nur im Knospenstadium Honig abscheiden, scheint darauf hinzuweisen, dass gerade die Knospen sehr schutzbedürftig sind. Bei *Gmelina asiatica* findet sich sogar die vom Standpunkt des Blütenschutzes sehr sinnreiche Einrichtung, dass an den dichtgedrängten Blütenständen nur die der Infloreszenzachse abgewandte Seite der Knospen Kelchnektarien trägt. Im Widerspruch mit der Knospenschutztheorie steht dagegen die Tatsache, dass bei einigen Arten, wie *Spathodea campanulata* Beauv., nur etwa die Hälfte der Blüten Kelchnektarien besitzt. Bisweilen hört die Sekretion auch bereits in einem Alter der Knospen auf, in dem diese eines Schutzes noch sehr bedürftig sind. Als Folge hiervon ist auch die von einer reichblütigen Infloreszenz gleichzeitig dargebotene Honigmenge sehr klein (z. B. bei einigen *Erythrina*-Arten).

Bei vielen *Smilax*-Arten lockt, wie wir gesehen haben, nur ein Teil der Zweige Ameisen an und gerade derjenige, der

keine Blüten trägt und daher nach der herrschenden Meinung eines Schutzes am wenigsten bedarf.

Völlig unerklärlich vom biologischen Standpunkt aus ist das Vorkommen von Nektarien am obersten Rand der Kronröhre, wie dies bei *Nyctocalos macrosiphon*, *Spathodea serrulata*, *Tecoma ceramensis* u. a. der Fall ist, denn eine Anlockung der Ameisen an den Eingang der Kronröhre, den die regelrechten Blütenbesucher passieren müssen, kann ja nur nachteilig auf die Befruchtung der betreffenden Art wirken, falls die honigsuchenden Ameisen in der Tat so kriegerischer Natur wären, wie die Anhänger der myrmecophilen Theorie es behaupten.

In welchem Alter der Pflanzen treten extraflorale Zuckerausscheidungen zuerst auf?

Leider war ich nicht in der Lage, diese Frage näher zu verfolgen. Ich beschränke mich daher auf die Bemerkung, dass bei manchen Arten die jungen Exemplare, die eines Schutzes am meisten bedürfen, noch keine Nektarien ausbilden. Die gleiche Beobachtung machte Schimper¹⁾ an *Cassia neglecta* und vielen anderen Pflanzen.

Interessant ist, dass sich die Pflanzen mit extrafloralen Nektarien in dieser Beziehung ganz wie die mit Perldrüsen ausgestatteten verhalten. So führt Raciborski²⁾ an, dass die ganz jungen Leea-Arten noch keine food-bodies treiben. Daselbe gilt für die Bildung der Müllerschen Körperchen bei *Cecropia* und der Beltschen bei *Acacia sphaerocephala*.

In welchem Alter befinden sich die Organe einer Pflanze beim Eintritt der Zuckersekretion und wann ist diese am lebhaftesten?

Die Blätter scheiden vorwiegend in einem sehr jungen Stadium des Wachstums Zucker aus. In 35 von 51 Fällen dauerte

1) (1888) pag. 75.

2) 1898.

die Sekretion höchstens bis zur völligen Entfaltung der Blätter. Nur in 10 Fällen war auch noch an älteren Blättern eine Zuckerausscheidung zu bemerken. Der Fall, dass nur völlig ausgewachsene Blätter Zucker sezernierten, und nicht zugleich auch solche jüngeren Alters, kam unter den von mir beobachteten Arten nicht vor.

Bemerkenswert ist noch, dass beinahe in allen Fällen, wo auch die älteren Blätter sezernierten, sich Einzelblüten oder Infloreszenzen in den Achseln derselben befanden.

Was die Sekretion in der Blütenregion selbst betrifft, d. h. auf dem Infloreszenz- oder Blütenstiel, den Bracteen, dem Kelch und den Kronblättern, so begann diese in 24 Fällen in einem jungen Knospenstadium und dauerte bisweilen über die Blütezeit hinaus fort. In 9 Fällen dagegen hörte die Zuckerausscheidung in der Blütenregion mit dem Öffnen der Blüten auf. Bei einigen *Bigoniaceen* sezernieren die Kelchdrüsen nur im Knospenzustand, während die Drüsen an der Kronröhre auch nach dem Abfall derselben noch Zucker ausscheiden. Die Nektarien auf dem Blütenstiel und den Bracteen von *Thunbergia grandiflora* sezernierten nur an den Knospen, während die Kelchdrüsen noch lange nach der Anthese in Tätigkeit blieben.

Im allgemeinen zeigten die von mir beobachteten Pflanzen die Erscheinung, dass die Zuckerausscheidung bei jungen Organen ihren Ursprung nahm, wenn sie auch bisweilen bis in ein älteres Stadium fortdauerte. Niemals zeigte sich dagegen, soweit meine Beobachtungen reichen, der Fall, dass die Sekretion in einem älteren Stadium eines Organs ihren Anfang nahm.

Auch für dieses Verhalten finden wir eine Analogie bei den mit Perldrüsen versehenen Pflanzen. So schreibt Raciborski¹⁾: „Alle (Perldrüsen) bilden sich an jungen, noch wachsenden Organen und erreichen ihre Reife früher als die zugehörigen Blätter oder Sprosse.“

Die Dauer der Sekretion bei den extrafloralen Honigdrüsen

1) (1900) II, pag. 42.

ist, wie aus dem Vorhergehenden bereits zu ersehen, bei den einzelnen Arten ausserordentlich verschieden, so dass Haberland's¹⁾ Bemerkung, dass die extrafloralen Nektarien ihrer Funktion entsprechend viel länger Nektar ausscheiden als die meist kurzlebigen floralen Nektarien, in dieser allgemeinen Fassung keine Gültigkeit zugeschrieben werden kann. Während die Kelchdrüsen mancher Pflanzen nicht nur in der Knospen- und Blütenperiode, sondern auch nach dem Abfall der Kronröhre noch Honig ausscheiden, sezernieren die Kelchnektarien bei *Erythrina* z. B. nur eine äusserst kurze Zeit, solange das Knospenstadium noch andauert. Dasselbe Verhalten zeigen auch viele Blattnekterien. Bei manchen *Bignoniaceen* u. a. sezernieren die Blätter nur in einem ganz bestimmten Entwicklungsstadium, so dass von der grossen Menge von Blättern eines Baumes gleichzeitig nur ein kleiner Teil derselben Honig ausscheidet. Die gleiche Beobachtung machte Schimper an einer *Triumfetta*-Art.

Scheiden alle Nektarien Zucker aus?

Dies scheint durchaus nicht stets der Fall zu sein. So waren an den Blattnekterien von *Gmelina asiatica* und einigen *Erythrina*-Arten, sowie an den Nektarien am Grunde der Blütenstiele von *Sesamum indicum* auch unter einer Glasmöcke in dampfgesättigtem Raum keine Sekretion zu bemerken. Die Zuckerausscheidung kann zeitweilig oder auch lokal versagen. Beobachtungen sind von Schimper²⁾, nach Pfeffer³⁾ auch von Wilson und anderen ausgeführt worden. Die Zufuhr von Wasser, Nährstoffen und Licht sowie die Temperatur sind von Einfluss auf die Honigabscheidung. Allgemein gültige Gesetze scheinen bis jetzt nicht gefunden zu sein; während die Nektarien einiger Pflanzen z. B. auch im Dunkeln Honig produzieren, ist dies bei anderen nicht der Fall. Eine Zuckerausscheidung wird bisweilen wohl auch aus pathologischen Ursachen unterbleiben.

1) (1896) pag. 432.

2) (1888) pag. 75.

3) (1897) Bd. I, pag. 267.

Sehr eigentümlich ist indessen die Erscheinung, dass die Nektarien einiger Pflanzenarten gerade an deren natürlichem Standort keinen Zucker ausscheiden, während sie es an anderen Orten regelmässig tun. So sezernieren nach Schimpers und Müllers Angaben die Kelchnektarien verschiedener *Malpighiaceen* in ihrer amerikanischen Heimat niemals, während ich an kultivierten Exemplaren derselben Art im Buitenzorger Garten ausnahmslos eine Sekretion und Ameisenbesuch feststellen konnte.

Was die Zusammensetzung des Nektars betrifft, so kommen nach Pfeffer¹⁾ in der Regel nur kleine Mengen anderer Stoffe neben Zuckerarten in ihm vor. So finden sich bei bestimmten Pflanzen ausser Dextrose, Laevulose und Saccharose auch Mannitose oder Dextrine oder andere schleimige Lösungen bildende Kohlenhydrate. Bisweilen verraten schon Geruch und Geschmack des Nektars, dass dieser nicht allein aus einer Zuckerlösung besteht. Von den Tieren scheinen diese Beimischungen durchaus nicht stets angenehm empfunden zu werden, denn während die Nektarien einiger Pflanzen zu jeder Zeit von Ameisen belagert werden, strömt die Nektarflüssigkeit bei anderen (*Passiflora*-Arten) über, ohne dass irgend ein Tier denselben abholen kommt.

Über die Menge der ausgeschiedenen Nektarflüssigkeit und die Tageszeit, in welcher die Sekretion am stärksten ist, habe ich keine experimentellen Untersuchungen angestellt. Diese müssten im Freien, unter Insektenabschluss vorgenommen werden, was einige Schwierigkeiten mit sich bringt.

Im allgemeinen hatte ich den Eindruck, dass die Ausscheidung in den ersten Stunden nach Sonnenaufgang am lebhaftesten ist, besonders nach einem Regentage. Der Grund hierfür kann jedoch sowohl in der grösseren Luftfeuchtigkeit der Morgenstunden liegen, als in dem Umstand, dass das tierische Leben um die Mitte des Tages lebhafter ist als morgens früh, so dass der Nektar später schneller fortgeschafft wird. Einge-

1) (1897) pag. 266.

hende Untersuchungen über die „Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien“ sind von Haupt in Leipzig angestellt worden. Die von ihm erhaltenen Ergebnisse über den Einfluss der Luftfeuchtigkeit, des Lichts und der Temperatur auf die Zuckerausscheidung stimmen im Ganzen mit meinen Beobachtungen überein, eine kleine Abweichung zeigt sich jedoch in Bezug auf das Alter der Organe, in welchem die Nektarabsonderung am stärksten ist. Haupt beobachtete die lebhafteste Absonderung fast allgemein zur Zeit nach der Laubentfaltung, während ich eine solche kurz vor oder während derselben konstatierte.

ALLGEMEINER TEIL.

Blütendurchbohrung und Ameisenschutz.

In der Verteilung der Nektarien auf den Pflanzen fiel Schimper¹⁾ die Erscheinung auf, dass jene in der Blütenregion häufig besonders stark entwickelt sind. Er führt auch einige Beispiele an, bei denen die Kelchnektarien grösser sind als die Blattnektarien oder bei denen sich Drüsen überhaupt nur in der Nähe der Blüten befinden. Schimper bringt diese Erscheinung mit dem Umstand in Zusammenhang, dass die Blüten ganz besonders eines Schutzes gegen Tierfrass und Ausplündерung des Nektars und Pollens durch heraufkriechende Insekten bedürfen.

Burck teilt Schimpers Ansicht und sucht im Verlauf seiner Untersuchungen den Beweis zu erbringen, dass die auf die Blüten gelockten Ameisen diese nicht immer nur gegen heraufkriechende Feinde zu schützen haben, sondern in vielen Fällen auch gegen Bienen und Hummeln, welche die Kronröhre in der Nähe des floralen Nektars zu durchbohren versuchen.

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen gelangte ich zum folgenden Resultat:

Extraflorale Zuckerausscheidungen kommen allerdings sehr häufig in der Blütenregion der Pflanzen vor, jedoch selten ausschliesslich in dieser. So finden sich z. B. nur in 4 von den 63 von mir untersuchten Fällen allein auf den Blütenkelchen Nektarien. Weitaus häufiger treten Zuckersekretionen zugleich auch an den vegetativen Teilen derselben Pflanze auf. Auch in den von Burck angeführten Beispielen von Blütenschutz bei *Gmelina asiatica*, *G. bracteata*, *Nyctocalos macrosiphon*, *Thunbergia grandiflora* und wahrscheinlich auch bei der von ihm angeführten *Ipomoea* aus Singapore (die der Abbildung und Beschreibung nach ganz mit *Ipomoea carnea* übereinstimmt) finden sich zuckerausscheidende Organe nicht, wie er annimmt, ausschliesslich an den Blüten, sondern zugleich auch an den vegetativen Teilen.

In manchen Fällen, wo eine Honigsekretion in der Tat ausschliesslich an den Blüten vorkommt, kann diese trotzdem nicht als ein Schutzmittel gegen Durchbohrung der Blüten aufgefasst werden, weil der Bau derselben eine Durchbohrung unmöglich oder unnütz macht. Dies ist z. B. bei verschiedenen Orchideen der Fall, so auch bei der auf Tafel XX, Fig. 6 abgebildeten *Spathoglottis plicata*, deren Bracteen und Sepalen an der Aussenseite Zucker sezernieren.

Was den Blütenschutz bei *Thunbergia grandiflora* betrifft, so ist bereits gezeigt worden, dass die sog. Ameisenbrödchen, die sich nach Burck auf den Kelchen dieser Schlingpflanze befunden, in Wirklichkeit gar keine food-bodies sind, sondern einfache zuckerausscheidende Drüsenhaare, wie sie auch auf den vegetativen Organen dieser Pflanze angetroffen werden. Dass die *Thunbergia*-Blüten nicht von der Holzbien angebohrt werden, haben diese nicht den Schutzameisen zu danken, sondern viel wahrscheinlicher der grossen Dicke ihrer Kronröhre, die in der Höhe der floralen Honigdrüse 2 mm. misst. Die Biene erreicht ihr Ziel daher bequemer auf dem normalen Wege.

Ein weiteres Resultat meiner Beobachtungen ist, dass die

Zahl der angebohrten Blüten in keinem Verhältnis zu der Anzahl der auf dem Kelch vorkommenden Nektarien steht, wie Burck annahm. Die Häufigkeit der Durchbohrung ist nicht von der Menge der auf die Kelche gelockten Ameisen abhängig, sondern von sehr vielen verschiedenen Faktoren, von denen nur die folgenden angeführt werden mögen.

Vor allem die Witterung. Dass dieser Faktor von grösster Bedeutung ist, beweisen die folgenden Prozentsätze für Blüten-durchbohrung, welche ich bei *Ipomoea carnea* feststellte, einem Strauch, der sowohl Kelch- als Blattnekterien besitzt und seines freien Standplatzes wegen täglich von *Vespa analis* und zwei Holzbienenarten aufgesucht wurde. Von den frisch abgefallenen Blüten, welche ich während einiger Wochen täglich morgens unter dem Strauche aufsammelte, fand ich die folgende Anzahl perforiert:

ohne Rücksicht auf die Witterung am vorhergehenden Tage	
waren 90 % angebohrt	
nach regnerischen Tagen 57 %	"
nach Sonnentagen 99 %	"

Ähnliche Schwankungen in den Prozentzahlen liessen sich auch bei anderen Pflanzen beobachten, wenn bei der Perforation auch die Witterungsverhältnisse berücksichtigt wurden.

Von nicht geringem Einfluss sind auch der Standplatz und der Habitus der Pflanze, an der Beobachtungen über Blüten-durchbohrung angestellt werden. So blieben von den Blüten von *Faradaya papuana*, einem baumartigen Strauch, der sowohl an den Kelchen als an den Blättern Nektarien trägt, nur 1 % der Blüten unperforiert, während eine andere, noch unbestimmte Art derselben Gattung, deren Sekretionsverhältnisse genau gleich liegen, 19,3 % unperforierter Blüten aufwies. Die beiden Sträucher standen ein Stück weit von einander entfernt, und während der erste über und über mit Blüten bedeckt war, die sich in einem Abstand vom Boden befanden, trug der zweite weit weniger Blüten und diese befanden sich zum Teil auch an den tief zur Erde niederhängenden Zweigen. Öfters beobachtete ich, dass die Blütenbesucher die Blüten in der

oberen Region ganz systematisch besuchten und durchbohrten, während sie sich nur ab und zu auf diejenigen der unteren Region niederliessen. Eine diesbezügliche Untersuchung hätte sicher für die obere Hälfte des Strauches einen viel höheren Prozentsatz perforierter Blüten ergeben als für die untere.

Die leuchtend gelben Blüten der Schlingpflanze *Bignonia Chamberlainii*, die ihrer exponierten Lage wegen von den Besuchern bereits aus der Ferne bemerkt werden, fanden sich bei günstiger Witterung stets alle von *Xylocopa coerulea* mehrfach durchbohrt, obgleich auf dem Kelche der Blüten zahlreiche Nektarien Honig abscheiden. Nur einige wenige, an den untersten Zweigen im Verborgenen sich erschliessende Blüten entgingen den Besuchen der Holzbiene. Im ganzen blieben 1,6 % der abgefallenen Blüten intakt.

Pflanzen, die gleichzeitig nur eine kleine Blütenzahl hervorbringen, leiden in der Regel wenig oder gar nicht durch Perforation, wenn sie sich nicht in der Nähe anderer blühender Pflanzen befinden, ebenso bleiben bisweilen auch reichblühende Pflanzen verschont, wenn sie im Schatten oder inmitten nicht blühender Arten wachsen.

In Bezug auf den Prozentsatz perforierter Blüten bei den einzelnen Arten weichen die Angaben Burcks in manchen Fällen von den meinigen ab. Das Verhältnis der durchbohrten Blüten zu den nicht durchbohrten habe ich bisweilen nur wenig, bisweilen aber auch bedeutend grösser gefunden als Burck. Ich schreibe dies hauptsächlich dem Umstände zu, dass ich meine Untersuchungen an den gleichen Exemplaren 10 Jahre später als Burck vorgenommen habe. In dieser Zeit waren die Pflanzen natürlich beträchtlich gewachsen, brachten weit mehr Blüten hervor, was ihre Anziehungskraft bedeutend erhöhte, und hatten dementsprechend mehr von unrechtmässigen Blütenbesuchern zu leiden.

Nach Burck werden angebohrt:

von *Nyctocalos macrosiphon* 9,2 % der Blüten.

„ *Furadaya papuana* 19 % „ „

„ *Bignonia Chamberlainii* 90 % „ „

von *Gmelina asiatica* $\pm 20\%$ der Blüten.

Nach meiner Zählung werden angebohrt:

von *Nyctocalos macrosiphon* 69,5% der Blüten.

„ *Faradaya papuana* 99% „ „

„ *Bignonia Chamberlainii* 98% „ „

„ *Gmelina asiatica* 94% „ „

Von den Blüten eines kleinen Strauches, *Uroskinnera specabilis*, der sich in sonniger Lage inmitten zahlreicher anderer blühender Pflanzen befand und selbst täglich eine Menge neuer Blüten hervorbrachte, fand ich abends nach Sonnentagen sogar 100% der Blüten angebohrt, obgleich die Blätter und Infloreszenzachsen mit zuckerabsondernden Drüsenhaaren bedeckt sind, die ständig von Ameisen besucht werden.

Auch die Blüten von *Sesamum indicum* ergaben nach einer Zählung eine Perforation von nahezu 100%.

Ans dem Vorhergehenden erhellte zur Genüge, dass die Blütenperforation von der Witterung, vom Standplatz der betreffenden Pflanze und verschiedenen anderen Faktoren abhängig ist, keinesfalls aber von den extrafloralen Zuckerausscheidungen und dem damit zusammenhängenden Ameisenbesuch.

Hiermit stimmt auch vollkommen überein, dass ich im Freien trotz ständiger Beobachtung niemals habe wahrnehmen können, dass die Insekten, welche den Blütenraub ausüben, sich durch eine noch so grosse Menge von Ameisen in ihrer unmittelbaren Nähe von ihrer Tätigkeit abhalten lassen. Der ganze Vorgang der Durchbohrung dauert übrigens oft nur wenige Sekunden. *Vespa analis* durchbohrt die Blüten von *Ipomoea carnea* meistens sogar schwebend. Selbst wenn die mit dem Honigsaugen beschäftigten Ameisen sehr kriegerischer Natur wären, kämen sie mit ihrem Angriff auf die Blütenfeinde doch zu spät.

Dass die Blüten einiger Pflanzen in sehr hohem Masse durch Perforation zu leiden haben, steht nach dem oben Gesagten ausser Zweifel. Unentschieden ist jedoch die Frage, ob und in wie weit die Vernehrung der Art durch eine derartige Verletzung der Blüten zu leiden hat.

Burck ist der Meinung, dass eine Perforation bisweilen zur Vernichtung der Art führen kann. Da ich selbst über diese Frage keine eingehenden Beobachtungen angestellt habe und meines Wissens bis jetzt auch noch keine zuverlässigen Angaben hierüber vorliegen, lässt sich gegen Burcks Auffassung auch nichts einwenden. Es mag hier nur darauf hingewiesen werden, dass Burck¹⁾ selbst in seinen Beobachtungen keinen einzigen Beleg für seine Ansicht gefunden hat. Im Gegenteil, seine eigenen Erfahrungen beweisen eher das Umgekehrte. Als Beispiel möge das Verhalten von 3 Arten der Gattung *Fagraea* angeführt werden. *Fagraea oxyphylla* besitzt nach Burck keine Nektarien, sämtliche Blüten werden angebohrt; *F. crassifolia* und *F. litoralis* dagegen werden durch Anlockung von Ameisen auf ihre Kelche mehr oder weniger vor Perforation geschützt. Gegen alle Erwartung ist nun, wie Burck angibt, gerade die nicht myrmecophile Art nach dem Abblühen mit schönen perlfarbigen Früchten buchstäblich bedeckt, während die beiden myrmecophilen Arten nur mässig fruchtbar sind, was besonders von *F. crassifolia* gilt. Dass die Perforation in diesem Falle der Fruchtbarkeit keinen Abbruch tut, beweist auch der Umstand, dass *F. oxyphylla* auf Java die verbreitetste Spezies ist und in höheren Berggegenden beinahe Wälder bildet.

In den Fällen, in denen ich auf die Fruktifikationsverhältnisse der durch Blütenperforation leidenden Pflanzen achtete, gelangte ich zu den folgenden Ergebnissen: *Faradaya papuana*, ein Strauch von dessen Blüten nahezu 100% perforiert werden, setzte reichlich Früchte an, ebenso *Gmelina asiatica*, nur fielen bei dieser die Früchte später aus einer nicht sicher bekannten Ursache ab. Auch der kleine Strauch *Uroskinnera spectabilis*, dessen sämtliche Blüten durchbohrt wurden, zeigte einen reichen Fruchtansatz, während gerade *Thunbergia grandiflora*, deren Blüten nach Burck vorzüglich gegen Anbohrung geschützt sind und in der Tat auch nicht angebohrt werden, in Buitenzorg niemals Frucht ansetzen.

1) pag. 108—109.

Es wäre sicher voreilig, auf Grund dieser Beobachtungen den Schluss ziehen zu wollen, dass eine Perforation der Blüten eine für die Vermehrung der Pflanze gänzlich unschädliche Operation ist. Nur ein weit umfangreicheres Beobachtungsmaterial dürfte diese Frage entscheiden. Ich möchte hier jedoch nur darauf aufmerksam machen, dass die bei manchen Botanikern bestehende Ansicht, die Blütenperforation sei ein für das Individuum und die Art so verhängnissvoller Vorgang, dass Schutzmassregeln der Pflanze gegen denselben durchaus notwendig und erklärlich seien, sich bis jetzt noch auf kein zuverlässiges Tatsachenmaterial sondern nur auf Vermutungen stützen kann.

Verhalten der sog. Schutzameisen zu anderen Pflanzenbesuchern.

Vertieft man sich in die überaus reiche Literatur, welche das Problem der Myrmecophilie behandelt und uns immer wieder neue Pflanzen vorführt, die sich des Schutzes der Ameisen durch Hervorbringung von Wohnräumen, Nektarien oder food-bodies versichert haben sollen, so erscheint die Frage, gegen welche Pflanzenfeinde die Ameisen eigentlich erfolgreich aufzutreten vermögen, nur zu berechtigt. Gleichwohl sind die Angaben der Myrmecophilisten gerade über diesen Punkt am dürfstigsten, schwankendsten und widersprechendsten. Delpino⁴⁾), der Hunderte myrmecophiler Pflanzen entdeckte, beobachtete und beschrieb, der den Schutz der Ameisen gegen Raupen und andere Tiere als äusserst notwendig erachtete und die Ameisen als la incarnazione vivente della guerra e della distruzione bezeichnete, hatte mit eigenen Augen ein feindliches Auftreten der Ameisen gegen irgend welche Pflanzenschädlinge nicht beobachtet und daher, wie wir sahen, zur Stütze seiner Hypothese zu den Erfahrungen deutscher Förster seine Zuflucht nehmen müssen.

4) (1886) pag. 220.

Verschiedene Autoren teilen Delpinos Meinung, dass die Ameisen einen vorzüglichen Schutz gegen Raupenfrass gewähren, aber die Beobachtungen, die bis jetzt in der freien Natur über Raupenfrass angestellt worden sind, zeigen, dass der Ameisenschutz gegen denselben entweder wirkungslos oder noch gänzlich unerwiesen ist.

Raciborski¹⁾) bemerkte z. B. über das Perldrüsen bildende *Pterospermum javanicum*, das er auf Java beobachtete: „Es liegt zwar nahe, die Rolle der Ameisen als einer die Raupen vertilgenden Schutztruppe zu betrachten, ich habe tatsächlich nie Raupenfrass an den jungen Blättern des *Pterospermum* bemerkt, aber auch nie kriegerische Taten dieser Ameisen bewundern können.“

In einem Brief an die Redaktion der Monatlichen Mittheilungen schreibt Fritz Müller²⁾ aus Brasilien: „Sie stimmen der Ansicht Delpino's bei, dass die Anwesenheit der Ameisen „einen grossen Schutz besonders gegen Raupenfrass“ gewährt. Das mag für Europa richtig sein, gilt aber nicht für unsere hiesigen Ameisenpflanzen.“ Weiter schreibt Müller, dass in Amerika die Raupen gerade auf *Inga*- und *Cassia*-Arten, die mit extrafloralen Nektarien ausgerüstet sind, besonders zahlreich vorkommen.

Nach Schimper³⁾, der Möller anführt, scheinen die *Cecropien* keine anderen Feinde zu besitzen als die Blattschneiderameisen; Raupen kommen auf den Bäumen vor, aber ohne grossen Schaden zu verrichten.

Nach meinen Beobachtungen ist Raupenfrass auf Java eine ganz gewöhnliche Erscheinung bei den Pflanzen mit extrafloralen Nektarien. Auf verschiedenen Leguminosen, Bignonaceen, Malpighiaceen u. a. kamen sie häufig vor; einen besonderen Schaden verursachten sie auf *Buettneria*, *Cinaralia*, *Stygmaphylon* und *Hiptage*, wo sie 1—2 Drittel aller Blätter auffrassen.

Was nun den Schutz der Ameisen gegen andere Tiere be-

1) (1900) pag. 42. 2) (1888) pag. 113—114. 3) (1898) pag. 154—155.

Ann. Jard. bot. Baitenz. 2e Sér. Vol. VI, 2.

trifft, so beschränken sich meines Wissens die Beobachtungen auf folgende Fälle:

Von Fritz Müller, Schimper¹⁾ und anderen ist in Brasilien ein feindliches Auftreten der *Azteka*-Ameisen gegen die Blattschneider (*Atta*) tatsächlich konstatiert worden. Es handelt sich hier aber nicht um ein eigentümliches Verhalten der *Azteka* gegenüber den *Atta*, denn die brasilianischen Ameisen bekriegen oft nicht nur jede fremde Art sondern auch die eigene, wenn sie einer anderen Kolonie angehört. Dasselbe beobachtete Rothney²⁾ bei den ost-asiatischen Ameisen.

In Europa bemerkte Lundström³⁾, dass die Bäume einer Allee von *Populus Tremula*, deren Boden in einem Teil umgegraben, wodurch die Ameisen vertrieben worden waren, frühzeitig von Insekten gänzlich zerstört wurden, während sich die Bäume in dem übrigen Teile der Allee beinahe unbeschädigt und von Ameisen bevölkert zeigten. Ferner haben, wie an anderer Stelle bereits angeführt worden, nach einigen deutschen Forstwirten die Waldbäume, an deren Fuss sich Ameisenhaufen befinden, weniger von Schädlingen zu leiden als diejenigen, welche derselben entbehren. Eine Vertreibung der betreffenden Insekten durch Ameisen ist jedoch in diesen beiden Fällen nicht direkt beobachtet worden, so dass der Einfluss anderer Faktoren nicht ausgeschlossen ist.

Haupt⁴⁾ bemerkte im botanischen Garten zu Leipzig, dass eine Wespe und eine Art grosser Fliegen vor den die Nektarien von *Prunus triloba* und *Paeonia officinalis* besuchenden Ameisen die Flucht ergriffen. Andererseits werden nach dem gleichen Autor die Nektarien der *Ricinus*-Pflanzen in Istrien von 3 verschiedenen grossen Ameisen, zugleich aber auch von Wespen sehr regelmässig besucht.

An Beobachtungen über Ameisenschutz in Asien sind mir nur die folgenden Angaben bekannt: Nach de Groot⁵⁾ wurden, wie in einem chinesischen Büchlein aus dem 12. Jahrhundert

1) (1888) pag. 62.

2) (1889) pag. 347 – 374.

3) Zitiert von Schimper (1888) pag. 63.

4) (1902) pag. 36.

5) (1898) pag. 535.

zu lesen ist, in der Landschaft der Stadt Canton Ameisen künstlich zum Schutz gegen Schädlinge der Orangenbäume gezüchtet. Sie sollten die kleinen Larven vernichten, welche die Früchte beschädigten und aufzrassen.

Nach Dr. A. Vordermans¹⁾ Angaben bringen die Eingeborenen West-Javas absichtlich Ameisennester auf die Manga bäume, um den Käfer *Cryptorhynchus mangifera* zu vernichten, der den Mangafrüchten grossen Schaden beibringt. Es sind grosse, rote, sehr bissige Ameisen (*semoet rangrang*), vielleicht dieselben, welche nach Wallace²⁾ zur Gattung *Solenopsis* gehören und sich besonders auf den Molukken unangenehm bemerkbar machen. Es sind nach Dr. Vorderman fleischfressende Tiere, welche von den Eingeborenen dadurch zum Bleiben bewegt werden, dass sie tote Leguane und andere Tiere in die Bäume hängen.

Sowohl in diesem Fall als wahrscheinlich auch im vorhergehenden handelt es sich also um carnivore Ameisen, welche sich durch extraflorale Nektarien wohl kaum zum Schutze der Pflanzen werden anlocken lassen.

Trotzdem Beccari³⁾ während seines jahrelangen Aufenthaltes im Urwald Borneos und in anderen Gegenden Indiens reichlich Gelegenheit fand, das Verhalten der Ameisenpflanzen an ihrem eigenen Standort zu beobachten, scheint er doch keinen anderen Beweis für ein feindliches Auftreten der Ameisen gefunden zu haben, als den Fall, dass auf die Blätter von *Rosa Banksiae* gelegte *Hylotoma*-Larven von den honigsuchenden Ameisen getötet wurden.

Burck⁴⁾, der sich auf Buitenzorg gleichfalls eingehend mit Ameisenpflanzen beschäftigte, hat sich von erbitterten Kämpfen der Ameisen mit anderen Tieren niemals im Freien überzeugen können. Nach seinen Versuchen überfallen Ameisen, die man mit einer Holzbiene zusammen in eine Glasmöhre einsperrt, die Biene, ebenso fällt in der Gefangenschaft eine kleine Ameisen-

1) (1895) pag. 673.

2) (1891) pag. 281.

3) (1884—86) Bd. II, pag. 41.

4) (1891) pag. 90 u. 125.

art eine viel grössere an, mit der sie auf den Bäumen von *Memecylon floribundum* zusammen vorkommt.

Nach meiner Erfahrung sind derartige Versuche jedoch nicht massgebend, denn in der Gefangenschaft verhalten sich die Tiere ganz anders als in der Freiheit. So beobachtete ich öfters, dass Tiere, die im Freien friedlich neben einander Nektar sogen, einander in der Gläsröhre wütend anfielen und vernichteten. Ameisen, Bienen oder Käfer beginnen in der Gläsröhre nicht nur mit jedem anderen Tier einen Kampf, sondern zerreißen sogar Blätter und Blüten, von denen sie für gewöhnlich ihre Nahrung beziehen. So zerstückelt die grosse *Xylocopa tenuiscapa* die *Thunbergia*-Blüten, aus denen sie normalen Weise den Honig saugt.

Woher kommt es, dass Beobachtungen über Kämpfe zwischen honigsuchenden oder auch nur pflanzenbewohnenden Ameisen und anderen Tieren so gut wie gänzlich in der Literatur fehlen, obgleich die Myrmecophilie einer Pflanze nicht schlagender bewiesen werden könnte, als durch die Feststellung, dass sie in der Tat eines Schutzes seitens der Ameisen geniesst? Sind die Ameisen etwa so scheu, dass sie sich im Freien nicht leicht beobachten liessen?

Das Gegenteil ist der Fall, wenigstens bei den javanischen Ameisen. Von den zahlreichen Arten, die ich im Buitenzorger Garten auf Pflanzen beobachtete, zeigte sich nur eine einigermassen scheu; es war die grosse schwarze Ameise, die auf *Memecylon floribundum* und *Spathoglottis plicata* lebt, die übrigen zeichneten sich durch grosse Gemütsruhe und Fresssucht aus, welche sie die ganze Umgebung vergessen liessen. Eine Ameise, die z. B. mit einer Blattlaus oder einem Nektarium beschäftigt ist, lässt sich mit einer Pinzette an den Hinterbeinen zerren, ohne sich bei ihrem Mahl stören zu lassen, sich nach dem Störenfried umzusehen, geschweige denn zur Wehr zu setzen. Dass die Ameisen sich bei ihrer Tätigkeit so bequem beobachten lassen, ist auch anderen bereits aufgefallen.

So bemerkte Burck¹⁾, dass er Blüten von *Thunbergia gran-*

1) (1891) pag. 404.

diflora aus dem Garten ins Laboratorium bringen, auf einem Teller mit einem Uhrglas bedecken und mit einer Lupe habe beobachten können, ohne dass die Ameisen ihr Werk auf dem Kelche unterbrachen.

Auch Raciborski¹⁾ führt an, dass die Ameisen sich beim Wegholen der Perldrüsen von *Pterospermum javanicum* nicht stören lassen. Sie laufen auch auf den abgeschnittenen Zweigen hin und her, besuchen die Becher und lassen sich durch die Lupe betrachten. Auf den Blättern und Kelchen von *Luffa* sah ich die Ameisen friedfertig neben einem Käfer sich an dem Sekret der Nektarien laben; dass ihre Nachbarn zugleich auch die Blätter und Blüten der Wirtspflanze frassen und diese in hohem Masse schädigten, liess sie ganz gleichgültig. Ist eine zu grosse Anzahl von Tieren mit einem Nektarium beschäftigt, so verdrängt unwillkürlich das eine das andere, aber nicht im offenen, sondern im stillen Kampf ums Dasein, indem das eine Tier mehr und schneller frisst als das andere. Dass die Ameisen aus diesem Wettstreit durchaus nicht stets als Sieger hervorgehen, bemerkte ich gerade an dieser *Luffa* und einigen *Malvaeeen*, bei denen Käfer die Nektarien ganz oder halb herausfrassen, so dass sich die Ameisen wahrscheinlich aus Nahrungs mangel beinahe gänzlich zurückgezogen hatten. Ein feindliches Auftreten der honigsuchenden Ameisen gegen irgend welche Pflanzenbesucher habe ich aber weder im Buitenzorger Garten noch ausserhalb desselben oder im Urwald beobachten können.

Völlig in Uebereinstimmung mit diesen Beobachtungen stehen die von Schimper²⁾ in Brasilien an *Cassia neglecta* angestellten. Ein brauner Käfer, der in grosser Anzahl auf der Pflanze vorkommt und dem Laub beinahe ebensoviel Schaden beibringt als die Blattschneider, bleibt von den nektarsuchenden Ameisen ganz unbelästigt. Das gleiche scheint nach Schimper für alle Käfer zu gelten.

Ähnliche Resultate lieferten in Europa vorgenommene Beo-

1) (1900) pag. 41.

2) (1888) pag. 69.

bachtungen. So berichtet Leefmans¹⁾, dass ein reicher Bestand von *Vicia sepium*, den er in Holland eingehend beobachtete, stets von Ameisen wimmelte, die eifrig die Nektarien an den Nebenblättchen besuchten. Von dem gleichen Honig genossen aber auch eine sehr grosse Schlupfwespe, eine grosse Stechfliege und verschiedene kleinere Fliegen. Trotzdem Leefmans das Treiben der Tiere stundenlang beobachtete, konnte er nicht bemerken, dass die Ameisen die anderen Tiere verjagten.

Es scheint, dass die europäischen Gelehrten, welche die tropischen Ameisen nicht aus eigener Beobachtung kennen, durch die Schilderungen mancher Reisenden von der kriegerischen Natur dieser Ameisen eine übertriebene Vorstellung erhalten haben, wenigstens gilt dies für die Pflanzen bewohnenden Ameisen. Gerät man mit der Hand in eine Ameisenkolonie, so beißen die tropischen Ameisen natürlich ebenso wie die europäischen, die man in ihrem Lager stört; sind die Ameisen dagegen mit Läusen oder Zuckersekretionen zerstreut auf den Pflanzen beschäftigt, so legen sie eine auffallende Gleichgültigkeit an den Tag. Die Produktion irgend welcher Nährsubstanz auf der Pflanze scheint, wenigstens für die indischen Ameisen, das sicherste Mittel, um etwaige kriegerische Gelüste in ihnen zu dämpfen.

Zeichnen sich die Ameisen durch irgend welche körperliche und geistige Eigenschaften aus, welche sie als Verteidiger der Pflanzen geeignet erscheinen liessen?

Im Vergleich zu den Ameisen der neuen Welt bezeichnete Wallace²⁾ die der alten als harmlos. Von den etwa 500 Arten, die dieser Autor für Indien und den malaiischen Archipel annimmt, gehören die meisten zur Familie der *Formicidae*, die nicht sticht und auch sonst harmlos ist. Von diesen führen mehrfach Übergänge zu den kriegerischen Ameisenarten. Als Beschützer der Pflanzen mit extrafloralen Nektarien können diese aber kaum in Betracht kommen, da die meisten carnivor zu sein scheinen oder ein Wanderleben führen.

1) (1906) pag. 130—131.

2) (1891) pag. 278—279 und 286.

Henri Forbes¹⁾ erwähnt nirgends, dass er auf seinen Zügen durch die Wälder der malaiischen Inseln kriegerischen Ameisen begegnet sei, die irgend welche Pflanzen bewohnten. Auf Amboina fand er die *Myrmecodia*- und *Hydnophytum*-Knollen von denselben Ameisenarten bewohnt wie auf Java; auch nach seiner Beobachtung entwickeln sich die Knollen ohne Zutun der Ameisen. Eine nach faulendem Fleisch riechende blühende *Rafflesia*, die Forbes eines Tages entdeckte, wurde von einem Heer von Fliegen belagert, trotzdem die Blüte von Ameisen überlaufen war.

Beccari²⁾ behauptet zwar, dass sich den in den Wäldern Borneos vorkommenden *Hydnophytum* und *Myrmecodia* kein Tier zu nähern wage aus Furcht vor den sehr kriegerischen Schutzameisen, doch stützt er diese Behauptung nirgends durch Beweise. An anderer Stelle macht er sogar die Bemerkung, dass er auf Borneo nur wenige Ameisenarten gefunden, welche ihm zu ihrer eigenen Verteidigung genügend ausgerüstet geschienen hätten. Zu diesen gehörten eine erdbewohnende Ameise, „sumut samoda“ genannt, eine rote Ameise (*Oecophylla smaragdina*), die ihre Nester in Bäumen baut, und die bissigste von allen, *sumut tinggal-pala*, welche er einmal auf einer Myrtacee beobachtete. Dass diese Ameisen jedoch jemals zum Schutz der Pflanzen auftreten, darüber berichtet Beccari nichts.

Martius, Schomburgk und Bates stimmen in ihren Reiseberichten aus Brasilien darin überein, dass verschiedene Ameisenarten sowohl dem Reisenden als dem Eingeborenen sehr lästig werden können. So sollen nach Bates³⁾ einige zur Tribus *Eciton* gehörige Wanderameisen, die auf ihren Zügen andere, wehrlose Ameisen überfallen oder die Bäume nach Insekten, Larven etc. absuchen, heftig beißen, wenn man eine Kolonne passieren will. Auch die auf einigen *Cecropia*-Bäumen lebenden Ameisen sollen bei einem Eingriff in ihre Kolonie

1) (1885) pag. 206.

2) (1902) pag. 541—542 und 237—238.

3) (1864) pag. 235, 415.

empfindlich beißen, während sie das von den Blättern derselben Bäume lebende Faultier unbehelligt lassen.

Die von Raub- und Plünderung lebenden Treiberameisen West-Afrikas sollen nach Pechuél-Loesche¹⁾ dort die schlimmsten sein. Auch Blattschneider-Ameisen kommen vor, doch scheint es, dass nur die Blätter der angepflanzten *Carica Papaya* von ihnen in Angriff genommen werden.

Aus den Angaben der Reisenden über das Verhalten der Ameisen in den verschiedenen Weltgegenden geht zwar hervor, dass es in der Tat sehr bissige und kriegerische Ameisenarten gibt, doch besitzen diese Beobachtungen für die uns hier beschäftigende Frage kaum eine Bedeutung. Für diese käme es es darauf an, zu erfahren, wie sich speziell die pflanzenbewohnenden „Schutzameisen“ in ihren Eigenschaften und Gewohnheiten gegenüber anderen Tieren verhalten, und gerade hierüber liegen so viele ungenügende oder widersprechende Angaben vor. Schuld hieran trägt wohl mit der Umstand, dass die zahlreichen Arten von Ameisen²⁾, die sich äusserst verschieden verhalten, bis jetzt überhaupt nicht genügend bekannt waren, so dass selbst in der Unterscheidung der so häufig beobachteten amerikanischen Arten bis jetzt grosse Verwirrung herrschte.

In den letzten Jahren haben jedoch verschiedene Forscher nicht nur der Systematik, sondern auch der Biologie der amerikanischen „Schutzameisen“ ihre Aufmerksamkeit zugewandt und sind auf Grund eingehender Beobachtungen zu Resultaten gelangt, die mit den hergebrachten Vorstellungen von den Eigenschaften der die Pflanzen bewohnenden Ameisen in lebhaftem Widerspruch stehen. Hierher gehört die eingangs bereits erwähnte Arbeit von Ule³⁾, in welcher dieser seine nach 3 jährigem Aufenthalt an dem an Myrmecophyten so reichen Amazonenstrom gewonnenen Erfahrungen wiedergibt. Nach Ule gibt es zahlreiche Beispiele, wo die Myrmecophyten

1) (1879) pag. 292.

2) Nach Forel sind bis jetzt schon 70 Azteka-Arten bekannt. Biolog. Zentb. 1905, pag. 170—181.

3) 1906.

trotz des Ameisenschutzes von vielen Tieren geschädigt oder zerstört werden. Auch mancherlei Insekten, die sich vom Laub oder anderen Pflanzenteilen nähren, entbehren die Ameisenpflanzen keineswegs, ebenso kommen Gallenbildungen vor, ohne dass die Ameisen dies hindern könnten. Im allgemeinen, sagt Ule¹⁾), sind die Bisse der Pflanzenameisen nicht so schmerhaft, wie man annimmt und sind die *Aztekas* nur unangenehm, wenn man in Masse von ihnen überfallen wird. „Es sind aber die Pflanzenameisen“, schreibt Ule, „mit wenigen Ausnahmen mit weniger kräftigen Waffen ausgerüstet als viele andere Ameisen, während sie es doch als Beschützer der Pflanzen gerade sein sollten. Die auf Pflanzen lebenden Ameisen dulden nicht nur oft andere, sondern lassen sich von diesen auch vertreiben.“

Hiermit stimmt auch die Angabe Fritz Müllers²⁾ überein, dass die Honigdrüsen an Blättern, Deckblättern oder Kelchen, wie sie sich bei verschiedenen *Orchideen*, *Bignoniaceen*, *Luffa*-Arten und anderen finden, in Brasilien besonders fleissig von einer winzigen schwarzen Ameise (*Crematogaster*) besucht werden, die als Pflanzenverteidigerin durchaus ungeeignet erscheint. Die Bemerkung, dass die pflanzenbewohnenden Ameisen auch andere Arten auf ihren Wirten dulden, wird auch von Emery³⁾ gemacht. So soll nach ihm Affaro in Costa Rica beobachtet haben, dass die auf den Akazien lebenden *Pseudomyrmex*-Arten Ameisen gleicher oder anderer Gattung auf denselben Bäumen unbewehlt leben lassen.

Die Botaniker hätten den Ameisen als Verteidigern der Pflanzen wohl kaum eine so wichtige Rolle zugeschrieben, wenn sie der zoologischen Seite dieser Frage mehr Beachtung geschenkt hätten. Wenn das Simesleben der Ameisen bei den verschiedenen Arten auch sehr verschieden entwickelt zu sein scheint, so haben die Untersuchungen der Autoritäten auf diesem Gebiet doch auch Resultate ergeben, die für die Ameisenschutztheorie von allgemeiner Bedeutung sind.

1) (1906) pag. 341. 2) (1880—1881) pag. 410. 3) (1891) pag. 166—167.

So geht aus Lubbocks¹⁾ zahlreichen Beobachtungen über die Sinneswerkzeuge der Ameisen hervor, dass die speziell von ihm untersuchte Art *Lasius niger* sich in ihren Bewegungen nur wenig durch das Gesicht, etwas besser durch den Geruch leiten lässt. Larven oder Honig, die wenige Zentimeter von ihnen entfernt liegen, bleiben unbemerkt. Einen einmal zurückgelegten Weg dagegen finden sie leicht wieder auf, weil ihr Geruchssinn dann kontinuierlich einer Richtung folgen kann. Für Farben, besonders Violett, zeigten sich die Ameisen recht empfindlich. Betreffs des Gehörvermögens hat Lubbock nicht feststellen können, ob die Ameisen überhaupt Laute wahrzunehmen vermögen. Er hält es jedoch für möglich, dass die Ameisen unserem Ohr unzugängliche Töne vernehmen können; gewisse, in den Antennen gelegene Organe könnten sie hierzu befähigen. Auch nach Wasmanns²⁾ Beobachtungen sind die Ameisen vielleicht doch imstande, auf irgend eine Weise Laute wahrzunehmen, während Forel³⁾ ihnen ein Gehörvermögen gänzlich abzusprechen scheint.

Wo so ausgezeichnete Kenner der Ameisen selbst gestehen, dass ihnen über das Sinnesleben dieser Tiere noch so wenig Sichereres bekannt ist, erscheinen die Behauptungen mancher Nicht-Zoologen aber eifriger Myrmecophilisten über das Wahrnehmungs- und Vorstellungsvermögen der Ameisen oft gewagt und beeinträchtigen eine vorurteilslose Prüfung der tatsächlichen Verhältnisse.

Aus dem Vorhergehenden ersahen wir, dass, so weit die Beobachtungen bis jetzt reichen, gerade die mit extrafloralen Zuckerausscheidungen versehenen Pflanzen sowohl in niedrigen als höheren Breiten von relativ harmlosen Ameisen bewohnt oder besucht gefunden wurden, denen die Eigenschaften fehlen, die sie als Beschützer der Pflanzen besitzen müssten. Verharrt man trotzdem auf dem Standpunkt, dass die Zuckerausscheidungen, wenn auch nicht gegenwärtig, so doch in früheren

1) (1878) pag. 247—258. (1879) pag. 265—290.

2) (1891) pag. 27.

3) ebenda.

Perioden als zweckmässige Anpassungen an die Ameisen hervorgegangen sind, so muss man annehmen, dass die Zucker suchenden Ameisen zur Zeit der Entstehung dieser nützlichen Anpassungen mit viel kräftigeren Waffen ausgerüstet und von weit kriegerischerer Natur gewesen sein müssen als gegenwärtig. Überdies würde diese Voraussetzung nicht nur für die Ameisen bestimmter Gegenden gelten, sondern für die aller Weltteile und der verschiedensten Himmelsstriche, da die geographische Verbreitung der Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen nach den bisherigen Beobachtungen eine sehr allgemeine zu sein scheint.

Nachteilige Folgen extrafloraler Zuckerausscheidungen.

Im speziellen Teil dieser Arbeit ist jeweils bereits darauf hingewiesen worden, welchen Einfluss die Ausscheidung von Honig für die betreffende Pflanze gehabt hatte. Übersichtshalber erscheint jedoch eine Zusammenfassung der gewonnenen Resultate an dieser Stelle nicht überflüssig, ebensowenig die Besprechung einiger Fälle, welche selbst den Beweis lieferten, dass es in der Tat die Sekretion von Zucker war, die für die Pflanzen verhängnisvolle Folgen nach sich zog.

Wie bereits gezeigt worden ist, befand sich unter der von mir beobachteten Reihe von Pflanzen kein einziger Fall, wo die Zuckerekretion der Pflanze einen Vorteil gewährte, häufig dagegen liess sich ein direkter oder indirekter Nachteil derselben nachweisen.

In Buitenzorg schienen die Ameisen, abgesehen von einer grossen schwarzen Art, welche die Blätter einiger Pflanzen auffrass, ihren Wirten keinen anderen direkten Schaden beizubringen, als dass sie mit dem Honig bisweilen auch die Nektarien selbst verzehrten. Nach den Beobachtungen anderer, z. B. Leefmans' ¹⁾), folgen auch die europäischen Ameisen dieser

1) (1906) pag. 130—131.

Gewohnheit. Indirekt verursacht der Besuch der Ameisen den Pflanzen jedoch den Nachteil, dass sie, wie bekannt, die ausgedehntesten Läusezuchten auf denselben anlegen.

Einen weit grösseren Schaden als durch die Ameisen erleiden die zuckersezernierenden Pflanzen jedoch durch die Anlockung von anderen Tieren, wie Käfern, Wanzen, Raupen, Hymenopteren und Larven aller Art, die sich oft nicht mit dem Zucker allein begnügen, sondern zugleich die Nektarien selbst auffressen und gerade die jüngsten Organe, Knospen und junge Blätter, an denen die Sekretion in der Regel am stärksten ist, bisweilen gänzlich vernichten.

Erwähnenswert sind vielleicht noch die Parasiten, Bakterien und Pilze, welche die Pflanzen häufig in ihren Nektarien zu ernähren haben.

Bei ungefähr einem Drittel der hieraufhin von mir untersuchten Pflanzen hatte die Zuckerabscheidung unzweifelhaft sehr nachteilige Folgen; bei einem zweiten Drittel waren diese von geringerer Bedeutung, während sich beim letzten Drittel nicht nachweisen liess, dass die Pflanzen mit extrafloralen Nektarien den übrigen gegenüber schlechter dran waren. Bemerkenswert ist, dass zu diesem letzten Drittel gerade diejenigen Arten gehörten, die eine kleinere Anzahl von Nektarien trugen, deren Drüsen wenig produktiv waren oder nur sehr kurze Zeit sezernierten oder ein Sekret hervorbrachten, das sowohl bei Ameisen als anderen Tieren keinen oder wenig Beifall fand. In einigen Fällen waren Pflanzen mit Honigdrüsen auf Blättern und Kelchen bereits durch die Beschaffenheit ihrer Blätter vor Tierfrass so gut wie geschützt, so z. B. *Malpighia coccifera* mit ihren dicken, ledrigen, stachelspitzen Blättern. Im allgemeinen lässt sich behaupten, dass mit der Menge des produzierten Zuckers und der damit gesteigerten Anziehungskraft der Pflanze auf allerhand Tiere, zugleich auch der Schaden wächst, den die Wirtspflanze von den Besuchern erleidet.

So machte ich denn, nachdem ich einige Zeit die sog. myrmecophilen Pflanzen im Buitenzorger Garten beobachtet hatte, die Erfahrung, dass häufig gerade durch ihr schlechtes Aussehen

auffallende Stöcke sich als Pflanzen mit extrafloralen Nektarien erwiesen. Dies war z. B. bei verschiedenen *Triumfetta*- und *Luffa*-Arten, sowie bei den im folgenden zu behandelnden Pflanzen der Fall.

Auf den *Luffa*-Stöcken war oft kein heiles Blatt zu finden. Die Schädlinge waren zum kleinsten Teil Raupen, zum grössten Käfer und Wanzen, die zwischen den nebeneinander stehenden *Luffa*- und *Coccinea*-Stöcken hin- und herflogen, unablässig bemüht, die Nektarien aus den Blättern und Kelchen herauszufressen. Dass die Ameisen die Pflanzenfeinde nicht vertrieben, sondern sich mit ihnen gemeinsam am Honig labten, ist anderen Ortes bereits erwähnt worden. Konnte in diesem Fall zwar nicht der Beweis erbracht werden, dass die Pflanzen weniger zu leiden gehabt, wenn sie keinen Zucker sezerniert hätten, so ergab sich derselbe in den folgenden Fällen ganz von selbst.

So z. B. bei *Spathoglottis plicata* Bl., einer im indischen Archipel allgemein verbreiteten Orchidee. Man findet sie auch bei Buitenzorg, u. a. auf dem Salak, auch wird sie im botanischen Garten zur Einfassung der Beete im Orchideenquartier gebraucht. Ihre bodenständigen Blätter sind nach Smith bis 1.20 m. lang, schmal, lang zugespitzt und mit Längsfalten versehen; die aufrechten, bis 2 m. hohen Infloreszenzen tragen an ihrem Ende eine Anzahl Blüten, deren Farbe zwischen rot-violett und weiss wechselt. Die Spitzen der Bracteen und Sepalen sind stumpf, verdickt und dunkler gefärbt. Die Blüten wimmeln stets von Ameisen, einer kleineren und einer viel grösseren Art, welch letztere stets in weit geringerer Anzahl vorhanden ist. Sind die Blütenknospen noch geschlossen, so findet man die Ameisen bereits auf den Bracteen, und kaum öffnen sich die Blüten, so fallen die Ameisen auch über die Blütenblätter her. Eine Prüfung mit Fehlingscher Lösung ergab, dass die Bracteen und Sepalen, vielleicht auch die Petalen, Zucker sezernieren, der wahrscheinlich durch die Epidermis oder die Spaltöffnungen nach aussen gelangt.

Während die kleine Ameise auf den Blüten bleibt und sich mit dem von ihnen ausgeschiedenen Honig begnügt, steigt die

grosse, sehr behende Ameise zwischen den Blütenständen und Blättern auf und nieder und greift diese an, häufig so stark, dass nur ein Gerippe übrig bleibt. Die grosse Ameise wird durch die viel zahlreichere kleine durchaus nicht vertrieben. Es zeigte sich ferner sehr deutlich, dass die Zuckerabscheidung in der Tat Schuld daran ist, dass so wichtige Organe wie die Blätter durch die grosse Ameise aufgefressen werden. Den Beweis lieferten nämlich diejenigen Stöcke, welche ausgeblüht hatten und Früchte trugen, oder sich kurz vor der Blüte befanden; bei diesen fand keine Zuckerabscheidung statt und die Blätter, die in dieser Periode entstanden, blieben unverletzt. Hier war es also gerade die Nektarsekretion in der Blütezeit, welche die Ameisen anlockte, während die Blätter allein augenscheinlich keine genügende Anziehung auf die Ameisen ausübten.

Erwähnenswert ist das Verhalten, das die *Spathoglottis*-Exemplare des Leidener Herbariums zeigten. Während die Blätter einiger ganz junger, aus Java stammender Pflanzen unversehrt waren, hatten die älteren, besonders der Spitze zu, stark durch Tierfrass gelitten. Von zwei Exemplaren aus Tjihandjawar (Java) fand ich das junge, blütenlose unbeschädigt, das alte, blütentragende dagegen verletzt. Ähnlich verhielten sich die aus Banda, Sumatra und Singapore herrührenden Exemplare. Da die betreffende Orchidee in grösseren Beständen vorkommt und man wohl stets die am wenigsten geschädigten Exemplare zur Konservierung aussuchen wird, beweist das Verhalten der Herbariumspflanzen, dass diese Orchidee auch an verschiedenen anderen Standorten im indischen Archipel von Feinden stark zu leiden hat, trotzdem sie ihrer überreichen Zuckerkretion wegen zu den sehr vollkommenen „Ameisenpflanzen“ gerechnet werden müsste.

Sehr charakteristische Verhältnisse in bezug auf Ameisen-schutz zeigten auch einige im Buitenzorger Garten und ausserhalb desselben vorkommende *Malvaceen*-Bäume und Sträucher. Einige besassen nur auf den Blättern Nektarien, andere zugleich auch auf den Deckblättern und Kelchen. Während nun

einige so gut wie garnicht von Schädlingen zu leiden hatten, wurden andere stark von Wanzen und Käfern heimgesucht, welche mit dem Honig zugleich auch die Nektarien aus den Blättern und Kelchen herausfrassen. Die Ameisen waren auf diesen Bäumen sehr zurückgedrängt, bisweilen fand man sie nur an den allerjüngsten Blättern und Blütenknospen, deren Honigdrüsen noch nicht zu stark gelitten hatten. Dabei bieten einige dieser *Malvaceen* den Ameisen vorzügliche Wohnungen in Gestalt grosser Nebenblätter, welche zu je zweien einander zuneigen. Dies ist z. B. bei der auf Tafel XXIV, Fig. 46 abgebildeten *Malvacea-Indochinu* der Fall. Die Nebenblätter werden auch in der Tat von Ameisen bewohnt, jedoch nicht in dem Masse, als man erwarten sollte, vermutlich, weil die Ameisen auch hier nicht gegen die Wanzen aufkommen, die ihnen durch die Zerstörung der Nektarien auch den Honig rauben. *Malvacea Karato* (Taf. XXIV, Fig. 41) verhält sich wie die vorige Art, nur sind ihre Nebenblätter kleiner.

Während nun einige *Malvaceen* ihrer Zuckersekretion wegen so stark von Wanzen und Käfern zu leiden haben, erfreuen sich andere Arten eines eigentümlichen Schutzmittels gegen dieselben. Dieses besteht in einem Pilz¹⁾), der im Drüsengewebe der Nektarien wuchert und diesen eine schwarze Farbe verleiht. Er überfällt bereits sehr junge Drüsen und verhindert eine Sekretion. Hierdurch wird aber der nachteilige Einfluss der Honigabscheidung aufgehoben und die Pflanzen werden nicht mehr um derentwillen von so vielen Schädlingen aufgesucht. Sehr auffällig war diese Erscheinung bei *Hibiscus rosa sinensis* und den Hybriden dieses Strauchs. Das auf dem Hauptnerv der Blätter befindliche Nektarium erscheint äusserlich wie ein schwarzer, scharf begrenzter Strich. Nur sehr selten beobachtete ich Ameisen auf diesen Sträuchern, sie stachen aber auch durch ihr unverletztes Aussehen von vielen anderen *Malvaceen* vorteilhaft ab. Der gleiche Pilz bewohnt auch die

1) Raciborski untersuchte diesen Pilz. (Parasitische Algen und Pilze Java's. III Theil pag. 4—5. Batavia 1900).

Nektarien des überall verbreiteten Baumes *Hibiscus tiliaceus*, der zur Zeit meiner Beobachtung ebensowenig wie die vorige Art seiner Nektarien wegen von Schädlingen aufgesucht wurde.

Hibiscus Geroldianus, *H. vulpinus* und einige *Gossypium*-Arten, deren Nektarien vom Pilze nicht bewohnt wurden, hatten, wie anderen Ortes bereits gezeigt worden ist, stark von Käfern, Wanzen und Larven zu leiden.

Der Pilz findet sich auf einigen Arten ausnahmslos, auf anderen überhaupt nicht, während wieder andere ihm nur halb zuzusagen scheinen, wie z. B. die erwähnten *Malva*-Bäume aus Indo-China, welche daher auch keinen nachweisbaren Nutzen von ihm geniessen.

Ein höchst merkwürdiges Verhalten zeigt der zu den *Melastomaceen* gehörige Baum *Memecylon floribundum* Lam., von dem 2 Exemplare im Buitenzorger Garten stehen. Wenn ich die Burckschen¹⁾ Beobachtungen über diesen Baum auch zum grössten Teil bestätigen kann, so brachten mich diese doch zur Überzeugung, es hier mit auffallend unzweckmässigen Einrichtungen zu tun zu haben, während Burck diesen Baum gerade seiner zweckmässigen Anpassungen an den Ameisenschutz wegen interessant findet.

Der betreffende Baum trägt dunkelgrüne, lederige, ganzrandige Blätter, in deren Achseln in dichten Wirteln kleine dunklviolette Blüten stehen. Wie Burck festgestellt hat, sezernieren die Connectivsporne der Antheren Honig, der von kleinen Fliegen, nach Burck den richtigen Blütenbesuchern, geholt wird. Auch der fleischige, rosafarbige Kelch scheidet nach aussen Nektar ab, der zur Anlockung einer Ameisentruppe dienen soll. Diese hat nach Burck den Zweck, eine viel grössere, sehr behende Ameise mit sehr kräftigen Mundwerkzeugen, welche die Blüten aufbeisst oder gar fortschafft, fernzuhalten. Diese grosse Ameise ist zugleich auch der ärgste Feind der Blätter, welche sie wie bei der vorhin besprochenen *Spathoglottis plicata* sämtlich anfrisst.

1) (1891) pag. 419—427.

Auch ich habe konstatiert, dass die *Memecylon*-Blüten am Kelch Honig ausscheiden, der von zahlreichen Ameisen stets begierig aufgenommen wird, doch bemerkte ich niemals, dass die kleine Ameise die grosse anfeindet; im Gegenteil, beide Arten geniessen gemeinsam den Nektar, ausserdem aber auch noch die ausgedehnten Läusekolonien, die sie zwischen den Blütenwirtern züchten. Nebenbei bemerkt liefert dieser Fall einen Beweis für die Unrichtigkeit der Kernerschen Ablenkungstheorie. Obgleich der Baum nämlich das ganze Jahr über eine grosse Menge Blüten hervorbringt, die ständig Honig produzieren, züchten die Ameisen doch noch grosse Läusekolonien.

Für die grosse Ameise, die an Zahl weit hinter der kleinen zurücksteht, besitzt der Baum noch ein besonderes Anziehungs-mittel in seinen Blättern. Es fiel mir auf, dass die grossen Ameisen, die bereits über die jüngsten Blätter herfallen, sich mit dem Rand derselben begnügen und die Mitte stets unverletzt lassen. Hält man ein junges Blatt gegen das Licht, so erscheint der Rand als zarter, durchsichtiger, blassgrüner Streifen, der sich scharf von der undurchsichtigen tiefgrünen Mitte abhebt.

Schnitte unter dem Mikroskop ergaben, dass der Rand völlig aus sehr grossen, langen, dünnwandigen Zellen besteht, welche mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt sind. Von dem chlorophyllhaltigen Füllgewebe der Blattmitte werden diese Zellen durch eine grosse Anzahl Sklerenchymzellen getrennt. Die grossen Ameisen fressen die Blattränder, auf deren augenscheinlich wohlschmeckenden Inhalt sie sehr erpicht sind, genau bis zu diesen festen Zellen auf und werden somit durch diese und nicht durch die Schutztruppe daran verhindert, ausser den Zellen des Randes eventuell auch noch die der Blattmitte anzugreifen. An lebendem Material, das Prof. Janse so freundlich war, für mich im Treib-hause kultivieren zu lassen, hoffe ich diesen eigentümlichen Fall eingehender untersuchen zu können.

Dass die grosse Ameise sich trotz der Schutztruppe auf dem Baume zu Hause fühlt, spricht aus der auch von Burek angeführten Tatsache, dass sie zwischen den Blättern ihre Nester baut. Zur Zeit meiner Beobachtung trug der eine Baum über-

reich Blüten und Früchte, während der andere hierzu noch zu jung war. Die Blätter des letzteren, auf dem sich keine Schutztruppe befand, weil weder Honig noch Läuse zu deren Anlokung vorhanden waren, wurden durchaus nicht in höherem Masse angefressen als die des Nachbarbaumes, sondern ebenfalls genau nur bis zu den schützenden Sklerenchymzellen. Nach einer brieflichen Mitteilung des Herrn J. J. Smith in Buitenzorg blüht jetzt auch der zweite Baum, doch haben seine Blätter noch stets in gleicher Weise zu leiden.

Auf die Burcksche Hypothese über die Entstehung der Myrmecophilie bei *Memecylon* glaube ich nach dem Ausgeföhrten nicht eingehen zu müssen. Es versteht sich von selbst, dass, unter den augenblicklich herrschenden Verhältnissen eine Nektarsekretion an den Kelchen nur nachteilige Folgen haben kann, da sie zwei Ameisentruppen anlockt und unterhält, die überdies noch ausgedehnte Läusezuchten anlegen.

Dass der Baum ausserdem durch die Beschaffenheit seiner Blätter Feinde anzieht, kann unter den obwaltenden Umständen vom biologischen Standpunkt aus nicht anders als höchst unzweckmässig bezeichnet werden.

Memecylon floribundum ist nach Krasser¹⁾ eine Varietät der im asiatischen Gebiet sehr verbreiteten Art *Memecylon edule* Roxb. Nach Koorders und Valeton kommt die Art auf einer Insel bei Java wild vor.

Die Exemplare im Leidener Herbarium zeigten ein sehr verschiedenes Verhalten; während einige unverletzt waren, hatten die Blätter anderer mehr oder weniger ebenfalls durch Tierfrass gelitten.

Die in diesem Kapitel angeführten Beispiele zeigen zur Genüge, dass, wie die Verhältnisse gegenwärtig für die Pflanzen im indischen Archipel liegen, eine extraflorale Zuckerausscheidung für sie in den günstigsten Fällen nutzlos, in anderen dagegen äusserst nachteilig ist. Die grosse Verbreitung, welche

1) Engler u. Prantl.

einige derselben trotzdem geniessen, spricht allerdings dafür, dass die schädlichen Folgen der Sekretion bei diesen durch andere, günstige Umstände geschwächt oder aufgehoben werden müssen, doch ist der Fall immerhin denkbar, dass eine Spezies infolge ihrer Honigausscheidung in ihrem Bestehen so schwer beeinträchtigt wird, dass sie allmählich zu Grunde geht.

Schwankungen in den Sekretionsverhältnissen und im Tierbesuch.

Vergleicht man die in der Literatur verstreuten Angaben über das Verhalten der Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen, so fallen nicht nur im Verhalten von bestimmten Familien, Gattungen und Arten in verschiedenen Weltgegenden, sondern sogar von Arten und Individuen an gleichem Standort Abweichungen auf. Diese beruhen wohl seltener auf fehlerhaften Beobachtungen als auf Verschiedenheiten und Schwankungen in den natürlichen Verhältnissen der Pflanzen. Diese Schwankungen betreffen erstens das Verhalten der Pflanzen selbst, die an einem bestimmten Ort, zu bestimmter Tages- oder Jahreszeit reichlich Zucker ausscheiden, an einem anderen Ort oder zu anderer Zeit dagegen keine Spuren einer Sekretion bemerken lassen, zweitens die pflanzenbesuchenden Tiere, deren Betragen örtlich und zeitlich ebenfalls die grösste Verschiedenheit aufweisen kann.

Die Sekretionsverhältnisse stehen natürlich mit dem Besuch, den die Pflanze erfährt, in engem Zusammenhang, d. h. wenn ein Nektarium überhaupt nicht sezerniert, so wird es nicht von Tieren besucht, doch kommt es auch umgekehrt vor, dass trotz reicher Zuckerausscheidung kein Tier das Sekret wegholen kommt. Dies beobachtete ich z. B. bei *Quamoclit*, einigen *Passiflora*- und *Erythrina*-Arten u. a. Schimper¹⁾ teilt den Fall mit, wo zwei *Cassia*-Arten in Amerika durcheinander

1) (1888) pag. 67.

als Unkraut wuchsen und die Nektarien der einen ganz von Ameisen bedeckt waren, während die andere überhaupt nicht besucht wurde, trotzdem ihre Nektarien mit grossen Tropfen versehen waren. Auch bei *Sapium sp.* sollen die Nektarien reichlich sezernieren, ohne dass sie von Ameisen besucht würden.

Sehr wahrscheinlich beruht diese Erscheinung darauf, dass einige Pflanzen eine zu geringe Zuckermenge ausscheiden, um irgend welche Tiere anlocken zu können, oder sie sezernieren außer dem Zucker noch Stoffe, welche die Ameisen unangenehm finden.

Bei *Gmelina asiatica* beobachtete ich die eigentümliche Erscheinung, dass die Kelchdrüsen reichlich Nektar abschieden und von Ameisen wimmelten, während die gleichgebauten Drüsen an der Blattunterseite auch unter einer Glasglocke nicht zum Sezernieren zu bringen waren und auch niemals von Ameisen besucht wurden.

Schwankungen in den Sekretmengen, welche ein und dieselbe Pflanze ausschied, beobachtete ich öfters; sie schienen von der Tageszeit und den Feuchtigkeitsverhältnissen abzuhängen. Nektarien, die morgens zwischen 6 und 9 Uhr überliefen, waren um die Mittagszeit gewöhnlich trocken. Es müssten jedoch hierüber viel eingehendere und sorgfältigere Beobachtungen gemacht werden, bevor sie zu irgend einem Schluss berechtigen könnten, auch müssten sie unter Ameisenausschluss vorgenommen werden, denn das Leben und Treiben der Ameisen ist in den ersten Morgenstunden weniger rege als gegen Mittag und wird der Nektar dann auch eifriger weggeholt als früh morgens.

Berücksichtigt man, dass selbst beim gleichen Individuum Schwankungen und Eigentümlichkeiten in den Sekretionsverhältnissen vorkommen, so nimmt es nicht Wunder, wenn auch die Nektarien von Pflanzen derselben Art, Gattung oder Familie in verschiedenen Gegenden ein verschiedenes Verhalten zeigen.

So führt Schimper¹⁾ an, dass in Amerika die Drüsen

1) (1888) pag. 67.

einer dort heimischen unbestimmten *Stigmaphyllum*-Art gar nicht sezernierten. Trotz ihrer unzweitadelhaften Homologie mit Nektarien will Schimper sie daher doch nicht zu diesen rechnen. Bei den *Stigmaphyllum*-Arten des Buitenzorger Gartens sezernierten nach meiner Beobachtung sowohl die Drüsen der Laubblätter als die der Deckblätter und Kelche reichlich und wurden auch stets von Ameisen besucht. Dasselbe gilt für alle von mir beobachteten *Malpighiaceen*-Arten, während nach einer brieflichen Mitteilung von Dr. Fritz Müller an Schimper¹⁾ in Brasilien die Wülste an den Kelchen der *Malpighiaceen* keinen freien Honig ausscheiden und daher nicht zu den Honigdrüsen gerechnet werden dürfen, welche Ameisen anlocken. Diese Erscheinung ist umso merkwürdiger, als nicht nur die Gattung *Stigmaphyllum*, sondern auch die anderen von Schimper und Müller an ihrem Standort untersuchten *Malpighiaceen* nicht auf Java, sondern gerade in Amerika heimisch sind.

Die *Dioscorea*-Arten des Buitenzorger Gartens zeigten eine deutliche Zuckerabscheidung an den Blättern, während Gentner²⁾ bei verschiedenen in Europa kultivierten Arten und auch Janse bei *Dioscorea macroura* keinen abgeschiedenen Zucker an den Vorläuferspitzen konstatieren konnten. Nach dem über die Nektarien der *Malpighiaceen* Gesagten ist es sehr wohl möglich, dass auch die Blätter der *Dioscoreen* sich in bezug auf eine Zuckerabscheidung in den Tropen anders als in Europa verhalten.

Dass Pflanzen, denen ihre natürlichen Lebensbedingungen entzogen sind, häufig keinen Zucker mehr ausscheiden, erscheint sehr begreiflich; unverständlich ist dagegen vom Standpunkt des Ameisenschutzes die Tatsache, dass auch in ihrer Heimat wachsende Pflanzen bisweilen ständig aus ihren Nektarien keinen Zucker abscheiden, wie die erwähnten *Malpighiaceen*-Arten in Amerika. Eine derartige Erscheinung müsste ihnen auf die Dauer zum Nachteil oder gar Verhängnis werden, falls sie wirklich auf Ameisenschutz zu ihrer Lebenserhaltung angewiesen wären.

1) (1888) pag. 65.

2) 1905.

Ebenso grossen oder noch grösseren Schwankungen, als die Sekretionsverhältnisse der Pflanzen sie aufweisen, machen sich in bezug auf den Tierbesuch geltend, welchen die Pflanzen erleiden. Einige Beispiele mögen zur Erläuterung dienen.

Wie Schimper¹⁾ im Jahre 1898 schreibt, fand er im Buitenzorger Garten Exemplare von *Humboldtia laurifolia*, deren mit Hohlräumen versehene Zweige von Ameisen völlig frei waren. Aus einer Angabe von Raciborski²⁾ vom Jahre 1900 dagegen geht hervor, dass er die Zweige derselben Bäume reichlich von Ameisen besucht fand. Nach meinen eigenen Beobachtungen vom Jahre 1901 verhielt es sich so, dass diejenigen Zweige, auf denen sich Läuse befanden, einen regen Ameisenbesuch erfuhren, Zweige ohne Läuse dagegen gänzlich unbesucht blieben. Herr Smith teilte mir 5 Jahre später briefflich mit, dass die Ameisenverhältnisse bei *Humboldtia laurifolia* noch die gleichen wären, wie ich sie gefunden hätte. Nun ist es möglich, dass Schimper seiner Zeit zufällig Zweige ohne Läuse, Raciborski dagegen solche mit Läusen beobachtet hatte, doch ist es auch wohl möglich, dass die Ameisen aus irgend einem anderen Grunde zu manchen Zeiten die Bäume verlassen.

Während im Jahre 1901 sämtliche Stöcke von *Spathoglottis plicata* ständig von einer grossen und einer kleineren Ameisenart besucht wurden, die sich beide von den extrafloralen Zuckerausscheidungen der Blüten nährten, wobei die erstere überdies auch die Blätter schwer schädigte, wurde dieselbe Orchidee nach Herrn Smiths Angabe im vorigen Jahre von einem kleinen weissen Käfer heimgesucht, der sämtliche Blätter, auch die der nicht blühenden Stöcke bis zum Gerippe auffrass. Derselbe Käfer sollte auch den anderen Arten im Orchideenquartier grossen Schaden beibringen. Zu meiner Zeit beobachtete ich diesen Käfer nicht, während Herr Smith wiederum die grossen Ameisen nicht gefunden hatte. Die kleineren Ameisen sollten sich dagegen auch im vorigen Jahr reich-

1) (1898) pag. 160—161.

2) (1900) pag. 42.

lich auf den Infloreszenzen gefunden haben und vermochten den Käfer ebensowenig zu vertreiben, wie früher die grosse Ameisenart.

Dass nach Smiths Angabe im Juni 1906 die beiden Exemplare von *Memecylon gloribundum* weder von der grossen noch von der kleineren Ameisenart besucht wurden, ist mir unerklärlich. Erstere Art, die scheu ist und stets in geringer Individuenanzahl vorkommt, ist sehr wahrscheinlich von Smith übersehen worden, da auch er alle Blätter am Rande angefressen fand, von der kleinen Art wimmelten dagegen die Infloreszenzen ständig, wie auch Burek, Haberland u. a. beobachteten.

Die angeführten Beispiele zeigen, wie veränderlich das Verhalten der Pflanzen in bezug auf die extrafloralen Zuckerausscheidungen ist und welchen Schwankungen zugleich das Verhältnis der Tiere zu diesen Pflanzen unterworfen sein kann.

In den Tropen stossen Beobachtungen, die sich auf Anpassungen zwischen Pflanzen und Tieren beziehen, auf weit grössere Schwierigkeiten als in einer nördlichen Zone, weil die Vegetationszeit in dieser beträchtlich kurz ist, während sie in den Tropen das ganze Jahr umfasst und auch in der Fauna das ganze Jahr reges Leben herrscht. Beobachtet man eine Pflanze, welche ununterbrochen Blüten hervorbringt, während einer längeren Periode, so bemerkt man, dass neben einigen ständigen Besuchern bisweilen plötzlich auch andere Tierarten in grosser Menge auftreten, die nach längerem oder kürzerem Aufenthalt für eine bestimmte Zeit, vielleicht auch für ganz wieder verschwinden. Ein Beobachter, der sich seinen Untersuchungen nur vorübergehend widmen kann, kommt dadurch leicht in Versuchung, ein Insekt, das eine Blüte regelrecht besucht, für den wahren Kreuzungsvermittler oder ein anderes Insekt, das den Honig raubt oder die Blätter anfrisst, für den wahren Feind der Pflanze zu halten, gegen den die Schutzameisen angelockt werden und aufkommen sollen. Dergleichen fehlerhafte Beobachtungen werden natürlich auch in

Europa gemacht, doch kommt man ihnen hier nicht so leicht auf die Spur, weil das regste Leben in der Pflanzen- und Tierwelt sich in der nördlichen Zone in eine so viel kürzere Periode zusammendrägt. Bei der Nachforschung, für welche Tiere gewisse Einrichtungen einer Pflanze bestimmt sind, mahnen einen die tropischen Verhältnisse von selbst zur Vorsicht, denn es ist nicht gut denkbar, dass eine bestimmte Einrichtung für ein Tier entstanden sein könnte, das nur während einer kurzen jährlichen Periode auftritt.

Die von mir angestellten Beobachtungen erstrecken sich über eine Zeit von 8 Monaten, während welcher ich die erwähnten und andere Schwankungen in den Erscheinungen der sog. myrmecophilen Pflanzen und ihrer Besucher habe konstatieren können. Nichtsdestoweniger hat es sich als sicher erwiesen, dass die Ameisen während dieser Periode gegen Bienen, Wespen, Käfer, Wanzen, Raupen, Larven aller Art nicht aufkommen konnten. Sicher kann daher angenommen werden, dass sie es auch in den folgenden Jahren nicht werden tun können, weil sie hierzu eben überhaupt nicht im stande sind.

Zusammenfassung.

1. Struktur, Form und Stellung der extrafloralen Nektarien sprechen nicht dafür, in vielen Fällen sogar dagegen, dass sie als Anpassungen an den Ameisenschutz entstanden sind.
2. Verteilung und Vorkommen der Nektarien auf der Pflanze sind vom Standpunkt der Myrmecophilie aus häufig unzweckmäßig.
3. Zuckerausscheidungen treten oft erst in einem späteren Lebensalter der Pflanzen auf, so dass gerade die jungen Individuen eines Ameisenschutzes entbehren müssen.
4. In den meisten Fällen scheiden die Pflanzen nur an sehr jungen Organen Zucker aus und hört die Sekretion bereits zu einer Zeit auf, wo die betreffenden Pflanzenteile eines Schutzes noch sehr bedürftig sind.
5. Die Nektarien einiger Pflanzen, selbst wenn diese sich an

ihrem natürlichen Standort befinden, sezernieren oft nur zeitweilig, bisweilen überhaupt nicht.

6. Der Nektar mancher Pflanzenarten wird sowohl von den Ameisen als von anderen Tieren verschmäht und ist daher als Anlockungsmittel ungeeignet.

7. Die Blütendurchbohrung ist völlig unabhängig von dem Ameisenbesuch, den eine Pflanze infolge ihrer Zuckersekretion geniesst.

8. Die Bienen, Hummeln und Wespen lassen sich von den auf den Blüten befindlichen Ameisen bei der Perforation nicht stören.

9. Die Blütendurchbohrung ist abhängig vom Bau der Blüte und ihrer Stellung auf der Pflanze, von der Witterung, vom Standort der Pflanze u. s. w.

10. Einige Pflanzen, von deren Blüten 100 oder nahezu 100 % angebohrt werden, setzen trotzdem reichlich Früchte an.

11. Die honigsuchenden Ameisen gehören zu den harmlosen Arten, welche als Pflanzenbeschützer ungeeignet sind.

12. Die Ameisen treten nicht nur gegen allerhand Pflanzenschädlinge, wie Raupen, Wanzen, Käfer, Larven verschiedener Art nicht feindlich auf, sondern lassen sich in manchen Fällen sogar von diesen vertreiben.

13. Die Ameisen sind den Pflanzen dadurch schädlich, dass sie sich auf deren Kosten ernähren, ausgedehnte Läusezuchten auf ihnen anlegen, mit dem Zucker zugleich die Nektarien herausfressen und bisweilen auch die Blätter selbst angreifen.

14. Die Zuckersekretionen locken nicht nur Ameisen, sondern auch eine Menge andere Tiere an, welche den Pflanzen einen mehr oder weniger grossen Schaden beibringen.

15. Mit der Menge des produzierten Zuckers und der dadurch erhöhten Anziehungskraft der Pflanze auf allerhand Tiere wächst im allgemeinen auch der Schaden, den die Pflanze von den Besuchern erleidet.

16. Einige Pflanzen, bei denen die Zuckerausscheidung aus irgend welchen Gründen zeitweilig oder gänzlich unterbleibt,

haben von Schädlingen weniger zu leiden als bei normal verlaufender Nektarsekretion.

17. Nicht nur die Sekretionsverhältnisse der Pflanzen sind grossen Schwankungen unterworfen, sondern auch der Tierbesuch ist sehr ungleich und zeigt zu verschiedenen Perioden auch ein verschiedenes Bild.

Die in der vorliegenden Arbeit enthaltenen Beobachtungen und Untersuchungen haben gezeigt, dass die Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen durch einen Ameisenbesuch nicht nur keinen Vorteil geniessen, sondern häufig sogar grossen Schaden erleiden. Die bei so zahlreichen Pflanzen vorkommende Eigenschaft, auch an anderen Stellen als den inneren Blüten-teilen Zucker zu sezernieren, kann folglich nicht als eine nützliche Anpassung an den Ameisenschutz entstanden sein. Da, wie im geschichtlichen Teil dieser Arbeit dargelegt worden ist, auch alle anderen bis jetzt aufgestellten Theorien über den Zweck der extrafloralen Nektarien einer kritischen Prüfung nicht haben Stand halten können, müssen wir vorläufig noch eingestehen, dass wir über den Zweck dieser extrafloralen Zuckerausscheidungen heute ebenso im Unklaren sind wie etwa zu Linné's Zeiten.

Nachdem meine Arbeit bereits völlig zum Abschluss gelangt war, bin ich mit den neuesten Ergebnissen der Untersuchungen H. von Iherings¹⁾ über „Die *Cecropien* und ihre Schutzameisen“ bekannt geworden. Ihering gelangte auf Grund jahrelanger Beobachtungen über das Verhalten der Azteka-Ameisen und Blattschneider zu einander zu dem bemerkenswerten Ergebnis, dass die *Cecropien* eines Schutzes durch die Azteka-Ameisen nicht bedürfen, dass die Müllerschen Körperchen zur Ernährung der Ameisen nicht notwendig sind und — was das Wichtigste ist —, dass die Blattschneider das Laub gesunder *Cecropien* überhaupt nicht anschneiden, sondern die Blätter nur in welkem Zustand angreifen. Mit der Feststellung

1) Englers bot. Jahrbücher 1907. Heft V, pag 666—714

dieser Tatsache hat auch die Müller-Schimpersche Ameisenschutz-Theorie ihr Ende erreicht. Wenn Iherings Untersuchungen auch eine andere Gruppe der sog. myrmecophilen Pflanzen betreffen, so bilden sie immerhin eine willkommene Bestätigung für die Richtigkeit der von mir in Ost-Indien an den mit extrafloralen Nektarien ausgestatteten Pflanzen gewonnenen Resultate.

LITERATURÜBERSICHT.

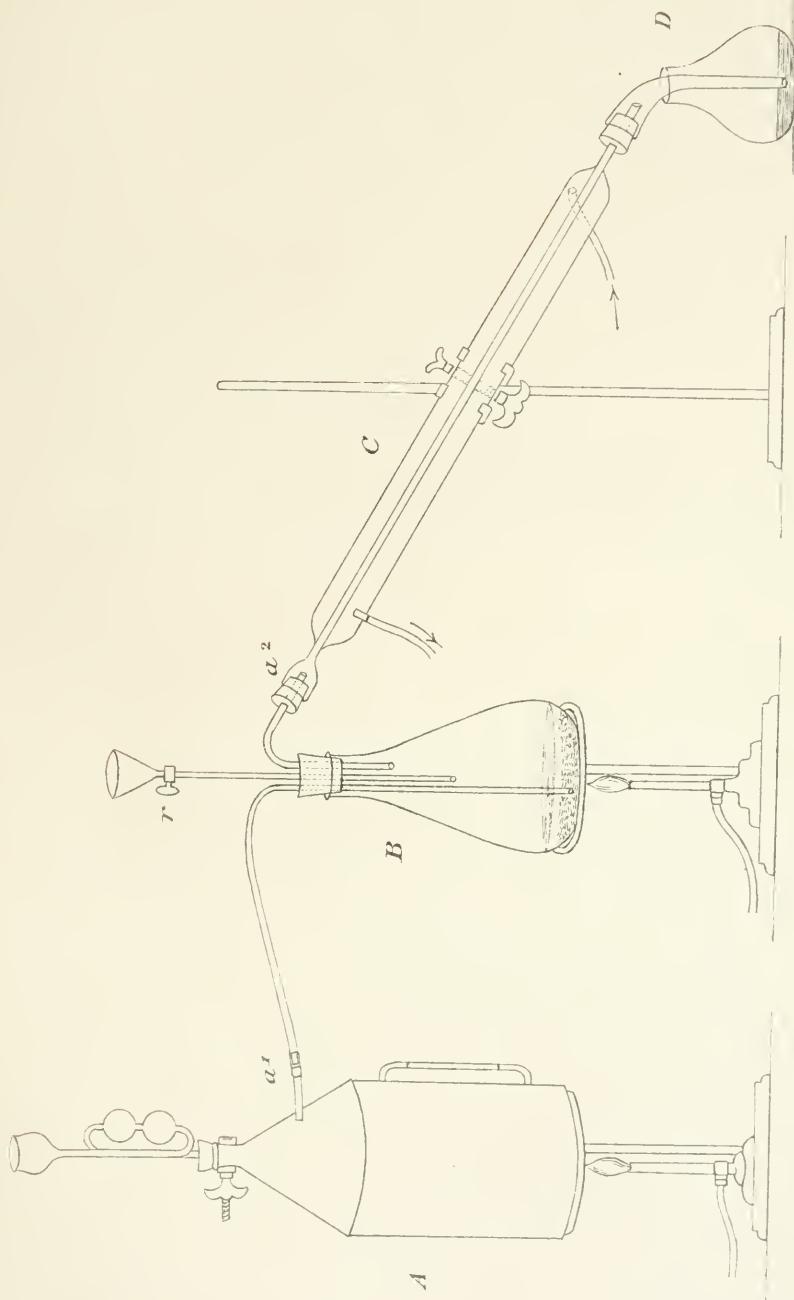
- Aufreicht, S.: Beitrag zur Kenntniss extrafloraler Nektarien. Inaug. Diss. 8^o, 44 pp. Zürich 1891.
Ref. Beih. Bot. Centb. II, 1892.
- Baccarini, P. e Buscemi, G.: Sul nettarii foliari della Olmediella Cesatina. Bolletino delle Sedute dell' Accademia Gioenia in Catania. Fase LVI, pag 10—13. Catania 1898.
Ref. Beih. Bot. Centb. IX, 1900.
- Bates, H. Walter: The Naturalist on the River Amazons. London 1864
- Belt, Th.: The naturalist in Nicaragua 1874.
- Beccari, Odoardo:
1884—1890 Malesia, Bd I u. II, 1884—1890.
1902: Nelle foreste di Borneo. Firenze.
- Bonnier, Gaston: Les nectaires. Annales des Sciences nat. 1878. Tome VIII.
- Bravais, L.: Sur les Nectaires. Annal. des Sciences nat. Tome 18, 2 Série (Botanique) 1842.
- Bulletin de L'Institut Botanique de Buitenzorg: 1904. N^o. XIX.
- Burek, W.: Beiträge zur Kenntniss der Myrmecophilen Pflanzen. Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg Vol. X, pag. 75—144. 1891.
- Buscalioni u. Huber: Eine neue Theorie der Ameisenpflanzen.
Peih. Bot. Zentb. 1900 IX, pag. 85—88.
- Büsgen, M.: Der Honigtau. Biolog. Centralblatt 1891. XI, Bd.
- Caspary, Dr. Robert: De nectariis. Bonn, 1838.
- Correns, C. E.: Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der extrafl. Nektarien von *Dioscorea*. Sitzungsbericht der Akad. d. Wissenschaften zu Wien 1889. XCVII Bd. pag. 651—674.
- Darwin, Francis: On the glandular bodies on *Acacia sphaerocephala* etc Journal of the Linnean Society. Botany 1877 Vol. XV.
- Delpino, F.: Funzione Mirmecofila nel Regno Vegetale. Memorie della Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna.
1886 Tomo VII. Serie 4, pag 215—392.
1887: Tomo VIII Serie 4, pag 601—659.
1889: Tomo X Serie 4, pag 415—147.
1887—88: Weitere Bemerkungen über myrmecophile Pflanzen. Monatl. Mittlg. aus dem Gesamtgebiet der Naturwissenschaften. Herausg. v. E. Huth. 5 Jahrg N^o. 2, pag. 25—26.
- 1890: Osservazioni e note botaniche. Decuria prima (Malpighia, Vol. III, p. 3—23 Tav. XIII).
Ref. Bot. Centb. Bd. XLIV, 1890.

- Doflein, Dr. F.: Beobachtungen an den Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*). Biolog. Centralblatt 1905. Bd. XXV, pag. 497—507.
- Emery, C.: Zur Biologie der Ameisen. Biologisches Centralblatt.
- 1891: pag. 165—180.
 - 1895: Beiträge zur Kenntnis der nordamerikanischen Ameisenfauna. Zool. Jahrb. Bd. 7 u. 8.
 - 1896: Formicides Récoltés à Buitenzorg. Annales de la Soc. entomol. de Belgique Vol. 40.
- Engler u. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien.
- Ewart, M. F.: On the leaf-glands of *Ipomoea paniculata*. — Annals of Botany 1895, pag. 275—288.
- Ref. Bot. Centb. 1896. Bd. VI, pag. 34.
- Forbes, Henri O.: A Naturalist's Wanderings in the Eastern Archipelago. London 1885.
- Forel, Aug.: Moers des fourmis de l'Amérique tropicale. Annales de la Société entomol de Belgique. Vol. 41, pag. 329—332.
- 1897 In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas-Gebiet und aus Peru. Zool. Jahrbücher Bd. 20 pag. 677—707.
 - 1904: Einige biologische Beobachtungen des Herrn Prof. Dr. E. Göldi an brasilianischen Ameisen. Biolog. Centralblatt. Bd. 25, pag. 470—481.
 - 1905: Einige biologische Beobachtungen des Herrn Prof. Dr. E. Göldi an brasilianischen Ameisen. Biolog. Centralblatt. Bd. 25, pag. 470—481.
- Gardiner, W. u. R. I. Lynch: On the secretary hairs on the stem of *Thunbergia laurifolia*. Proceedings of the Cambridge Philosoph. Society. Vol. V, pag. 184.
- Gardiner, W.: On the Physiological Significance of Water-Glands and Nektaries
- 1886 Ebenda: pag. 35—50.
 - 1889: On a peculiar organ of *Hedysonia heteroclita*. Ebenda Vol VI, pag. 31.
 - 1889: Note on the functions of the secreting hairs found upon the nodes of young stenii of *Thunbergia laurifolia* Ebenda Vol. VI, pag. 82—83.
 - 1889: On the occurrence of secreting glandular organs on the leaves of some Aroids. Ebenda pag. 83.
- Gentner, G.: Über den Bau und d. Funktion der Vorläuferspitzen von *Dioscorea macroura*. Berichte der Deutsch. Bot. Gesell. Bd. XXII, Heft 2.
- 1904 Über die Vorläuferspitzen der Monokotylen. Flora Bd. 95, Ergänzungsband, pag. 327—383.
- Goebel, K.: Morphologische u. biologische Studien. Ann. du Jard. Bot de Buitenzorg. Tome VII.
- 1887 Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg.
- Groot, J. J. M. de: Vruchtboomen kunstmatig onder Bescherming van Mieren buiten onzen Archipel. Teysmannia. Bd. IX, 1898, pag. 535.
- Haberland, G.: Eine botanische Tropenreise.
- 1893 Leipzig.
 - 1896: Physiologische Pflanzenanatomie.
 - Leipzig 2e Aufl.
- Hall, Birgerus M.: Nectaria florum. Upsala 1762. Amoenitates Academiae Vol. VI. Dissertatio.
- Hansgirg, A.: Phyllobiologie. Leipzig 1903.
- Haupt, Hugo: Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. Flora 1902. Bd. 90, pag. 4—14.
- Huth, Ernst: Pflanzenschutz durch Ameisen Monatl. Mittheil. aus dem Gesamtgebiet der Naturwissenschaft. Berlin. Heft 4—6.
- 1886 gebiet der Naturwissenschaft. Berlin. Heft 4—6.
 - 1887: Myrmekophile und myrmekophobe Pflanzen. Ebenda Heft 11—12.
 - 1888: Neue myrmekophile Pflanzen. Ebenda. 5 Band. pag. 219—220.

- Ihering, H. v.: Die Cecropien und ihre Schutzameisen. Englers Pot. Jahrbücher. Bd. 39. 1907, pag. 666—714. Taf. VI—X.
- Johow, F.: Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheims Jahrb. für wissensch. Botanik Bd XV, 1884.
- Karsten, H.: Ameisenpflanzen. Flora 1886. LXIX, №. 19. pag. 304—306.
- Kerner von Marilaun, Anton: Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1879.
- 1896: Pflanzenleben. Bd. I. Leipzig.
- 1898: » Bd. II. »
- Knuth, P.: Über den Nachweis von Nektarien auf chemischem Wege. Bot. Centb. 1898. LXXVI, pag. 76—83.
- Koorders u. Valeton: Bijdrage tot de kennis der Boomsoorten van Java. Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin. 1894—1903.
- Kurz, Dr. J. Gottlob: Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien in den Blumen. Stuttgart 1833.
- Leefmans, S.: Een mierenherberg. »De levende Natuur». Deel XI, Oct. 1906, pag. 130—131.
- Linsbauer, L.: Ameisenpflanzen. Zool. Bot. Gesellsch. Wien. 1897. Bd. XLVII, pag. 45—46.
- Lubbock, S. J.: On Ants, Bees, and Wasps. Journal of the Linnean Society. 1876 Bd. XII, pag. 445—514.
- 1876: Ebenda. Bd. XII, pag. 227—251.
- 1878: Ebenda. Bd. XIII, pag. 217—258.
- 1879: Ebenda. Bd. XIV, pag. 265—290.
- 1879: Ebenda, Bd. XIV, pag. 607—625.
- Martinet, J.: Organes de Sécrétion des Végétaux. Annales des Sc. naturelles (Botanique). Tome XIV, 1872. 5 ième série.
- Martius, C. u. J. Spix: Reise nach Brasilien. Teil I, 1823; II, 1828; III, 1831.
- Mayr, Dr. G. L.: Adnotationes in Monograph. Formicidarum Indo-Neerlandicarum. 1867 Tijdschr. voor Entomologie der Nederl. entomol. Vereeniging 1867, pag. 83—417.
- 1878: Formiciden gesammelt in Brasilien von Prof. Trail. — Verhandl. Zool. Bot. Gesellsch. Wien. Bd XXVII, pag. 867—878.
- 1878: Beiträge zur Ameisen-Fauna Asiens. — Verhandl. Zool. Bot. Gesellsch. Wien, pag. 645—686.
- Meyen: Die Sekretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837.
- Mirabella, A.: I nettari estranuciali nelle varie specie di Ficus. Ref. Bot. Centb. Beihefte VI, 1896, pag. 434.
- Morini, Fausto: Contributio all' Anatonia ed Alla Fisiologia dei Nettarii Estranuziali. Memorie della Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna 1886. Serie IV, 7, pag. 325—392.
- Müller, Fritz: Die Imbauba und ihre Beschützer. Kosmos. Bd. VIII, pag. 1880—1881 108—415.
- 1888: Zur Frage der myrmecophilen Pflanzen. Monatl. Mittheil aus d. Gesammtgebiet der Naturwissenschaft. 5. Bd. Berlin, pag. 113—144.
- Müller, Herm: Gaston Bonniers angebliche Widerlegung der modernen Blumentheorie. Kosmos, VII. Bd. 1880, pag. 219—236.
- Pechuel-Loesche: Die Loanga-Expedition 1873—1876. Leipzig. Bd. 2. Teil III. pag. 292.

- Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. Band I. Leipzig 1897.
- Poulsen, V. A.: Das extraflorale Nectarium bei Batatas edulis. Bot. Zeitg. pag. 1877 780—782.
- 1879—80: Det extraflorale Nektarium hos Capparis cynophallophorus. (Naturh. Foren. Vidensk. Meddel. Heft 1). Ref. Bot. Centb. 1880 I, pag. 45.
- 1881: Om nogle ny og lidet kendte Nektarier. (Naturh. Foren. videnskab. Meddelelser 1881). — Ref. Bot. Centb. Bd. VI, pag. 7, 1881.
- 1897: »Nogle extraflorale Nektarier. Studier fra Java". Videnskabelige Meddelelser fra Naturh. Forening i Kjöbenhavn. 1897, pag. 356—371. — Ref. Bot. Centb. 1898. LXXIII, pag. 454.
- Raciborski, M.:
- 1898 Biologische Mittheilungen aus Java. Flora 1898. Bd. 85.
 - 1900: Über myrmecophile Pflanzen. Flora 1900.
 - 1900: Parasitische Algen u. Pilze Javas. III Theil. Bot. Institut zu Buitenzorg. Batavia 1900.
- Rathay, E.: »Ueber nectarabsondernde Trichome einiger Melampyrum-Arten". 1880 Wiener Akad. d. Wiss. Math. naturwiss. Cl. XVII, 1880. N°. IV pag. 26. — Ref. Bot. Centb. 1880 I, pag. 45.
- 1889: »Ueber extraflorale Nektarien". Verhandl. der Zool. Bot. Gesellschaft Wien 1889. XXXIX. Bd. pag. 14—21.
- Reinke, J.: Beiträge zur Anatomie d. an Laubblättern etc. vorkomm. Sekretionsorgane. — Pringsheims Jahrb. f. Wissenschaftl. Botanik X. 1876, pag. 117—177.
- Rettig, E.: Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen. Beihefte z. Bot. Centralblatt Bd. XVII, 1904.
- Rothney, G. A. J.: Notes on Indian Ants. — Transactions of the Entom. Society 1889 1889, pag. 347—374.
- 1895: Notes on Indian Ants. — Ebenda, pag. 195—213, 1895.
- Rumphius, G. E.: Amboinsch Kruidboek. 6e deel. Boek XI, p. 419—420.
- Schimpfer, A. W. F.: Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen u. Ameisen im trop. Amerika. G. Fischer. Jena.
- 1888 Zur Frage der Myrmecophilie von Myrmecodia u. Hydnophytum. Bot. Zeitung 47 Bd. pag. 507.
- 1898: Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. — Jena G. Fischer, pag. 147—170.
- Schlechtendal, Dr. F. L.: Über den Zucker auf den Blättern. Flora 1844, pag. 6—9.
- Schomburgk, R.: Reisen in Britisch-Guiana. Leipzig 1848. Teil II.
- Schumann, K.: Einige weitere Ameisenpflanzen Verhandl. Bot. Vereins Brandenburg. Jahrg. 31—32, pag. 413—423.
- 1889—90 1894: Ueber afrikanische Ameisenpflanzen. Berichte der Deut. Bot. Gesell. Bd. IX. pag. 54—72.
- Sernander, R.: Entwurf einer Monographie der europ. Myrmekochoren. — Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handl. Bd. 44, N°. 7. 1906.
- Smith, J. J.: Die Orchideen von Java. 1905. Band VI der Flora von Buitenzorg.
- Solereder, H. Dr.: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
- Steinen, Karl von den: Unter den Naturvölkern Zentral-Brasiiliens. Berlin 1894, pag. 34—35.
- Taiiew, W.: Bemerkungen über einige russische myrmecophile Pflanzen. — Bot. Centb. Beihefte. Bd. VIII, 1898, pag. 93.
- Trelease, William: Nectar, its nature, occurrence and uses. — Ref. Bot. Centb. 1881 1881. Bd. VI, pag. 6.

- Trelease, W.: The foliar nectar glands of *Populus*. — The Pot. Gaz. Vol. VI, 1882 1881. №. 11, pag. 284—290. — Ref. Bot. Centb. 1882 IX, pag. 82.
- Treub, M.: Sur la *Myrmecodia echinata* Gand. Annales du Jard. Pot. de Buitenzorg. Bd. III, pag. 129.
- 1888: Nouvelles Recherches sur la *Myrmecodia* de Java. — Ebenda. Bd. VII.
- Treviranus, L. Ch.: Physiologie der Gewächse. Bd. II. Bonn 1838.
- Ule, E.: Verschiedenes über den Einfluss der Thiere auf das Pflanzenleben. — Berichte d. Deutsch. Bot. Gesell. Bd. XVIII.
- 1905: Wechselbeziehungen zwischen Ameisen u. Pflanzen. — Flora Bd. 94, pag. 491—497.
- 1906: Ameisenpflanzen. — Englers Pot. Jahrb. Heft III. Bd. 37, pag. 334—352.
- Unger, Dr.: Über Zuckerdrüsen der Blätter u. einige von den Blättern überhaupt ausgehende Zuckerabsonderungen. Elora 1844. №. 41.
- Urban, : Monographie der Turneraceen. — Jahrb. des Königl. Bot. Gartens zu Berlin, 1883. Bd. II.
- Vorderman, A. G.: Mangga's kunstmatig onder bescherming van mieren te Tjilintjing. — Teysmannia 1895. 6e Deel, pag. 673.
- Wallace, A.: Natural Selection and tropical Nature, 1891. London.
- Warburg, O.: »Ameisenpflanzen" — Biolog. Centralblatt. Bd. XII, 1892, pag. 129—142.
- Wasmann, E.: Zur Frage nach dem Gehörvermögen der Ameisen. Biolog. Centralblatt 1891. XI. Bd.
- Wettstein, R. v.: Ueber Compositen der österreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabsch. Hüllschuppen. — Sitzungsbs. d. Kaiserl. Akademie der Wissensch. Math.-naturw. Classe. Bd. XCVII. 1 Abth. 1889, pag. 570—589.
- Wildeman, E. de: Une plante myrmécophile nouvelle. — Bull. Herb. Boissier. V, 1897, pag. 521—526.
- Winkler, Dr. H.: Beiträge zur Morphologie u. Biologie tropischer Blüten u. Früchte. — Englers Bot. Jahrbücher. Bd. 38. Heft III, 1906, pag. 233—271.
- Zimmermann, A.: Über die extranuptialen Nektarien einiger Fagraea-Arten. — Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg. Sér. 2. III, 1901.







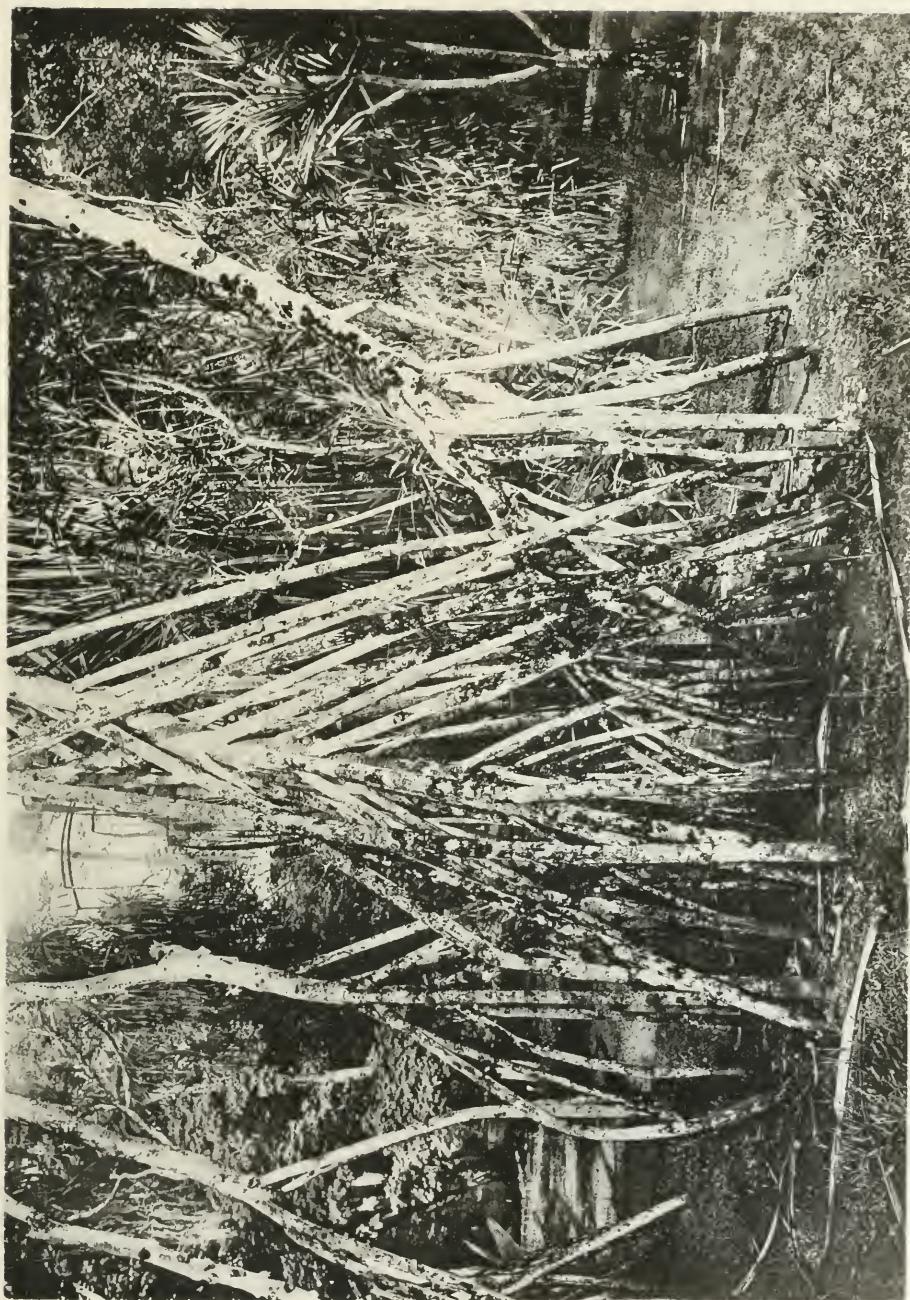
Prunus javanica Miq.



Erythrospermum phytolaccoides Gärtn.

|





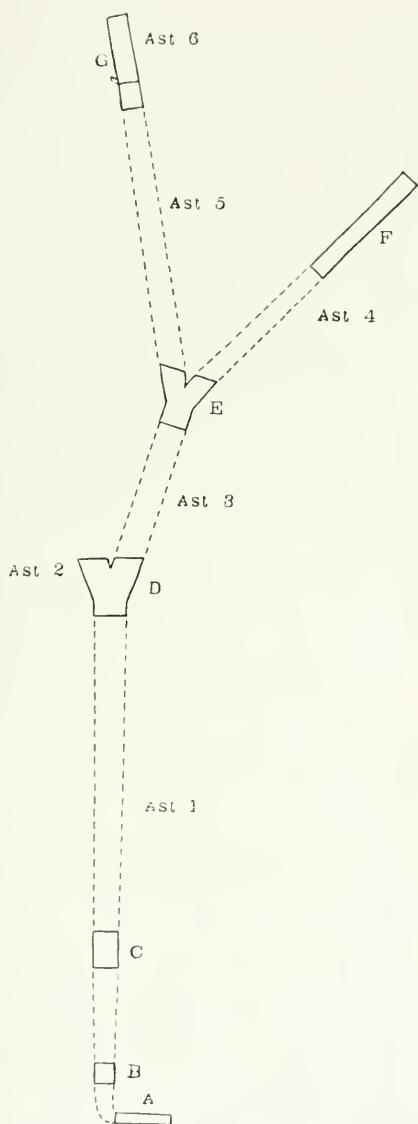
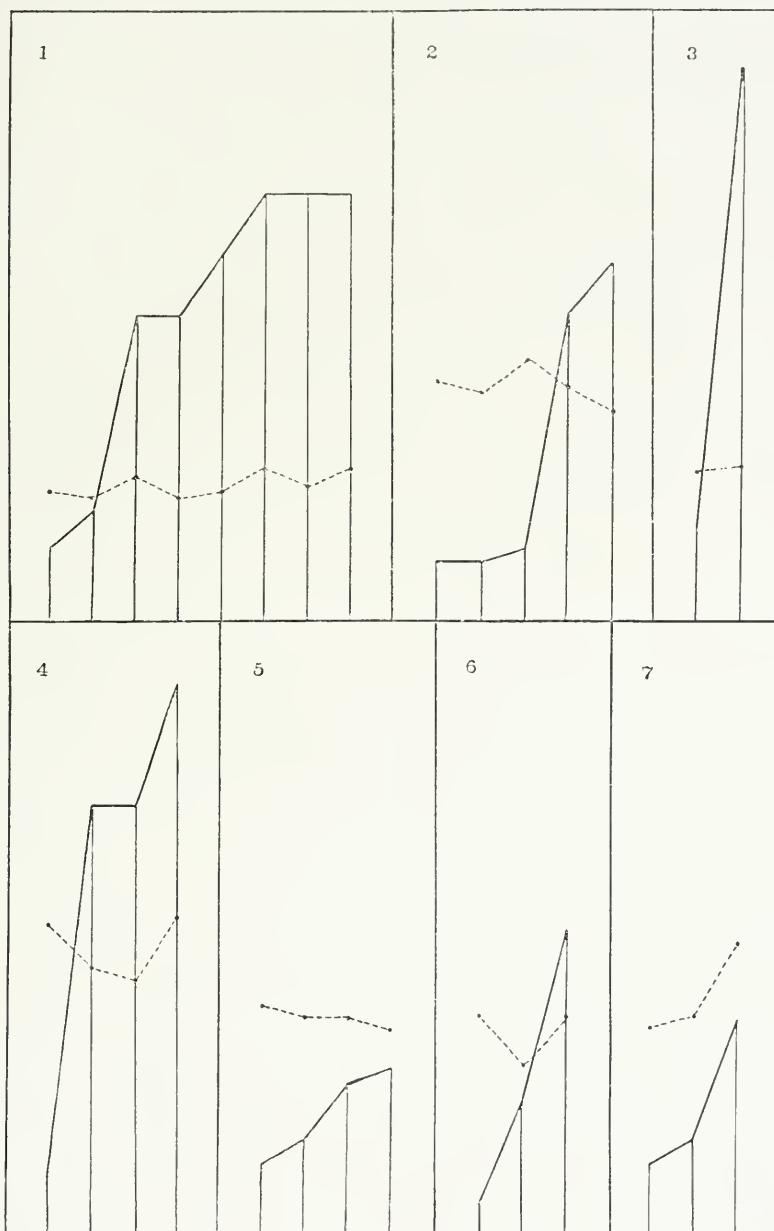
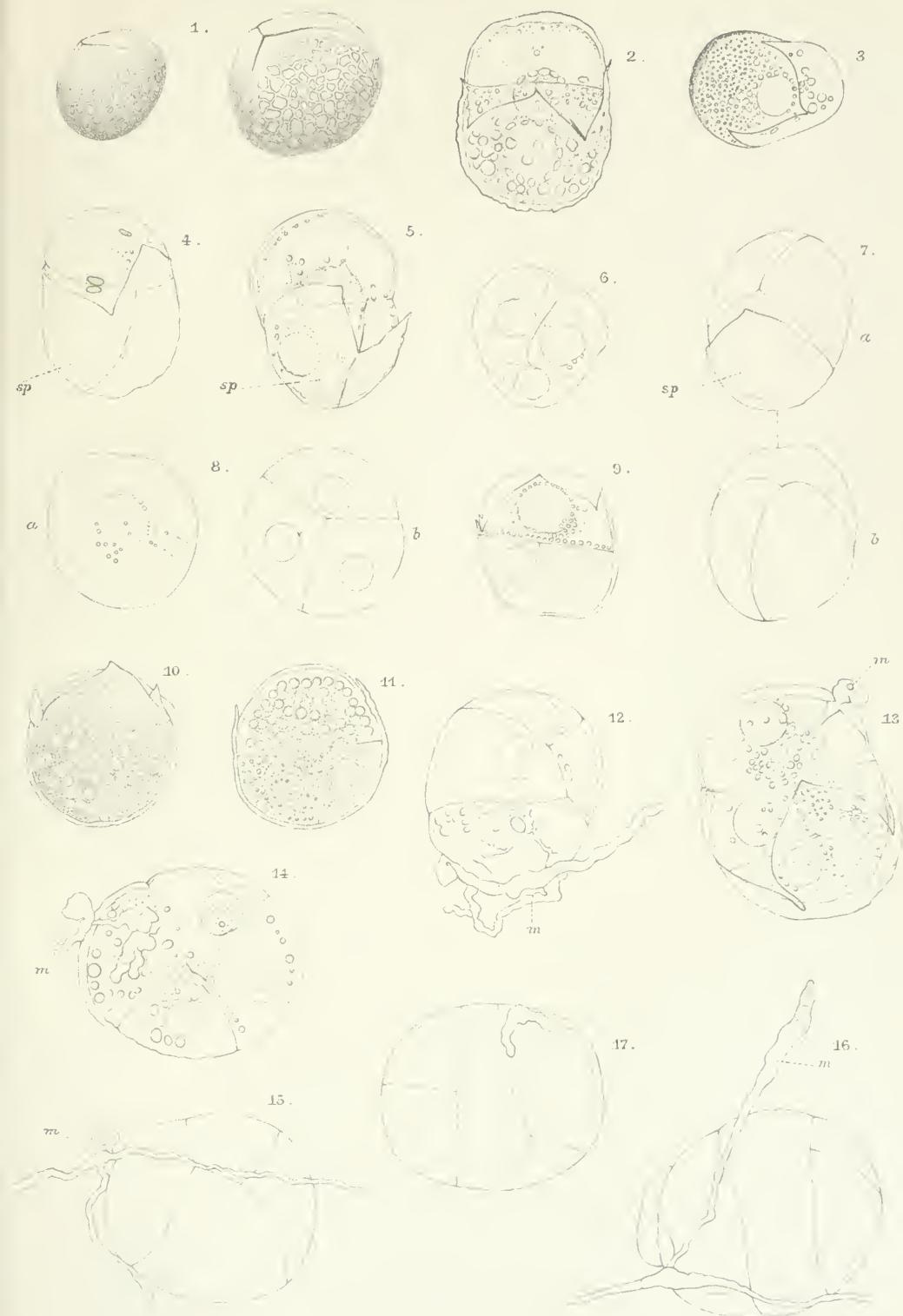


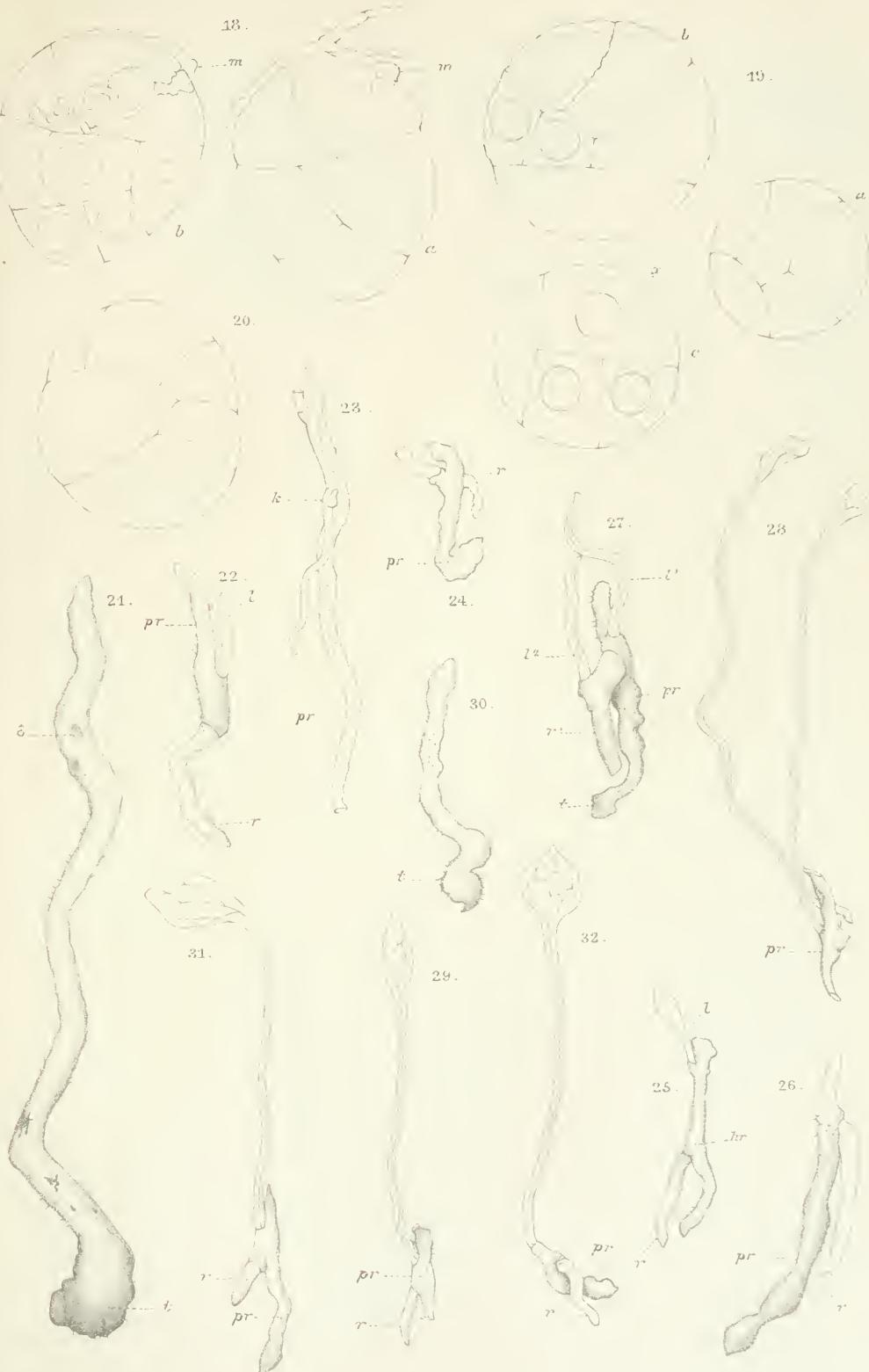
Fig. 1.

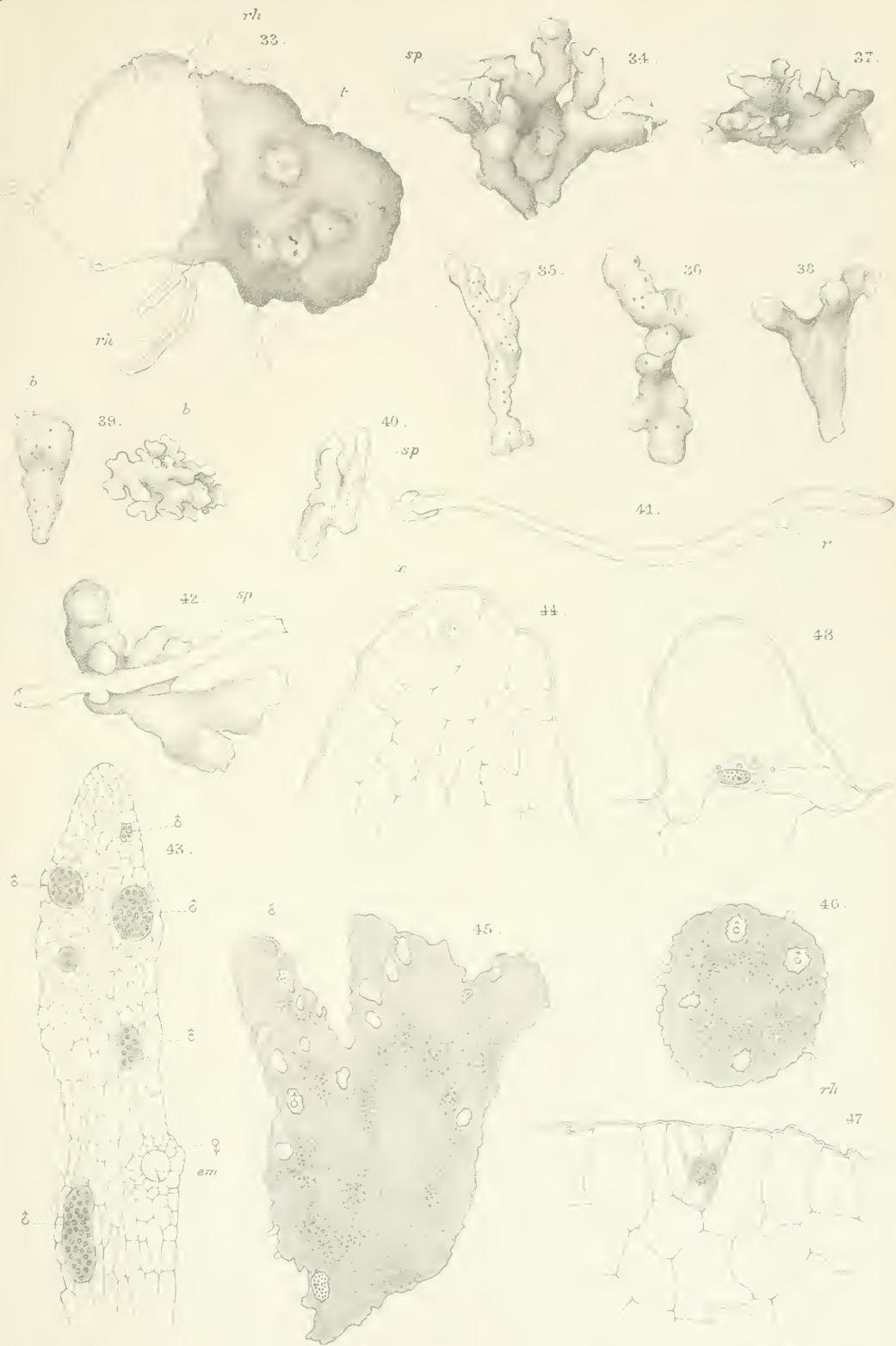


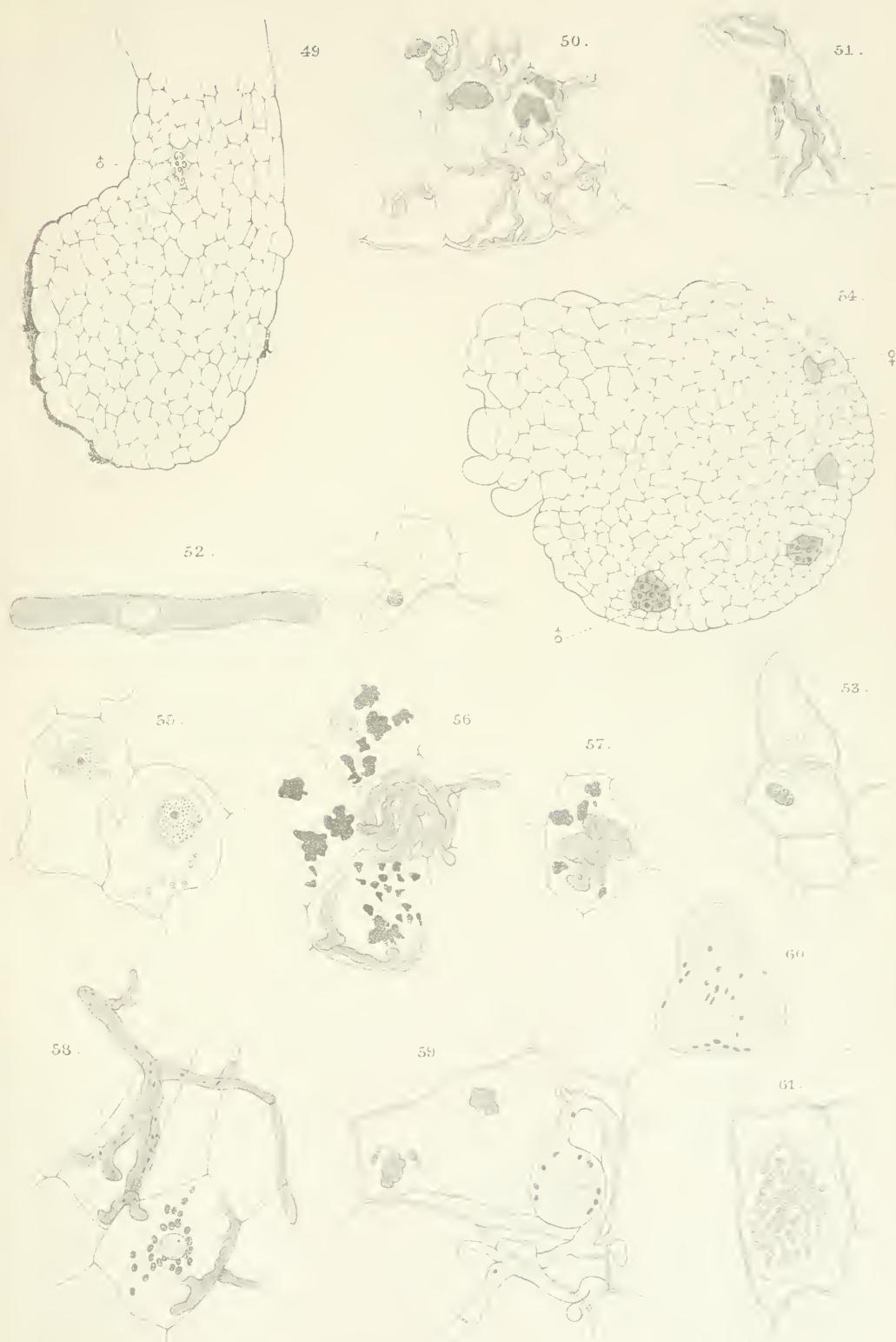
Fig. 2.





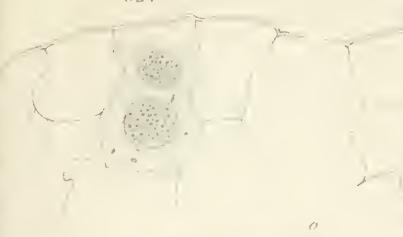




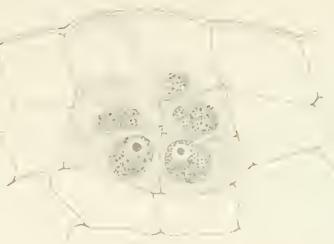


Fa P. W. M. Trap impr.

62.



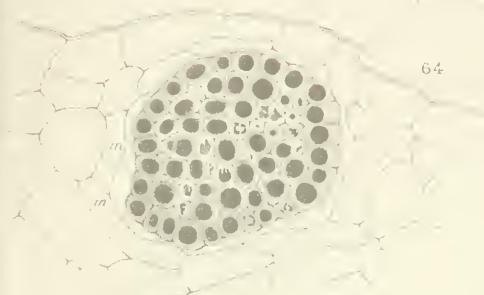
63.



66.



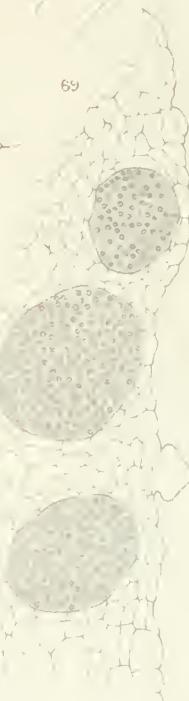
64.



67.



69.



65.



70.



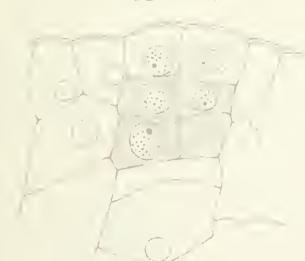
71.

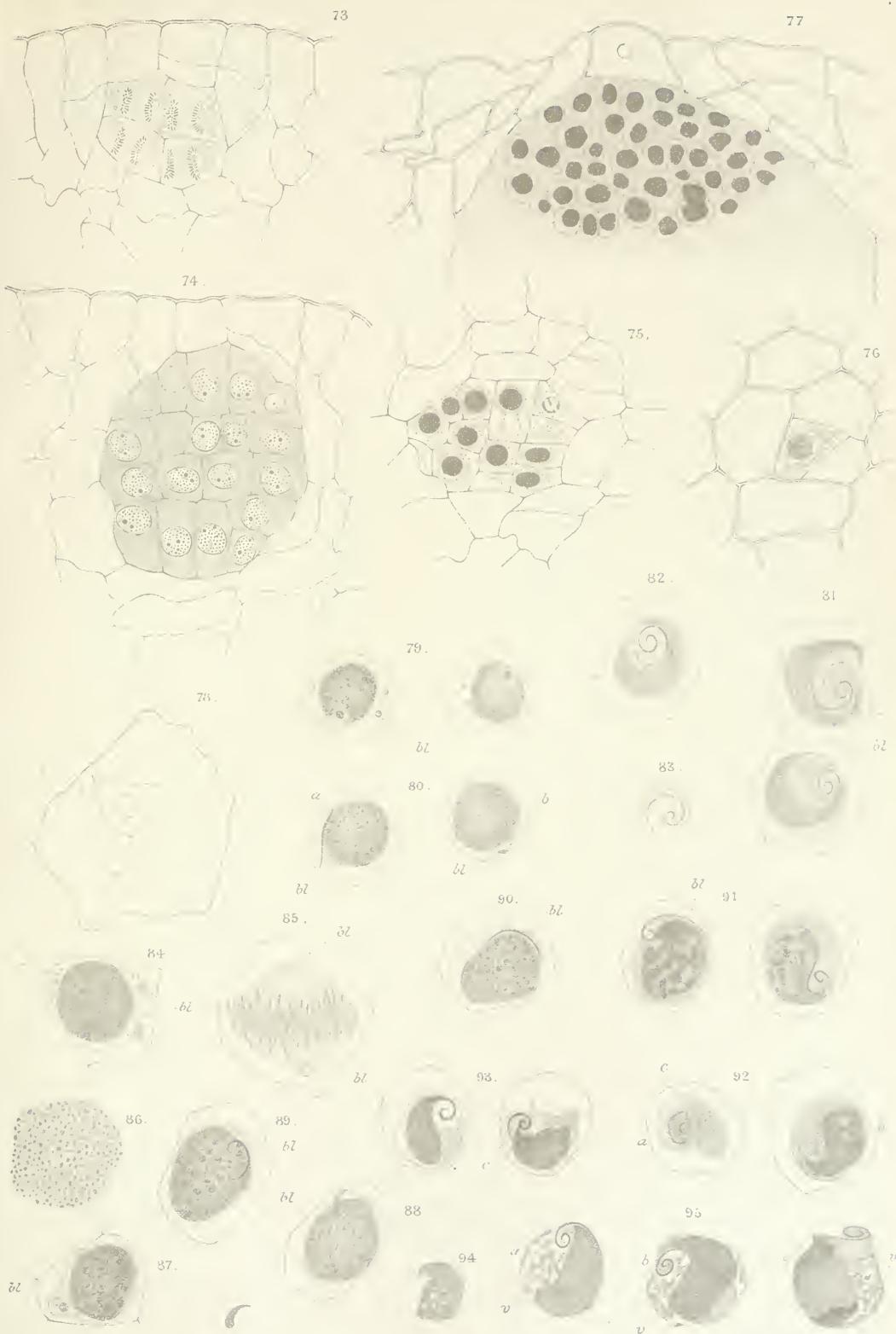


68.



72.



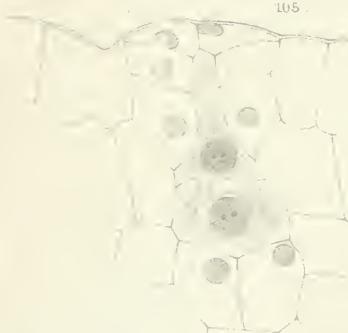




101.



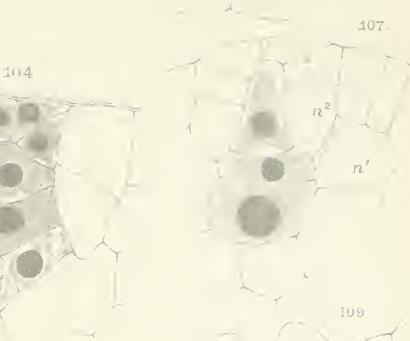
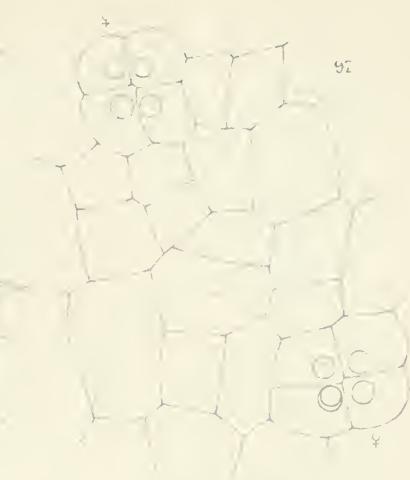
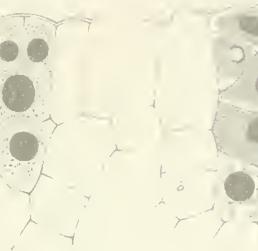
113.

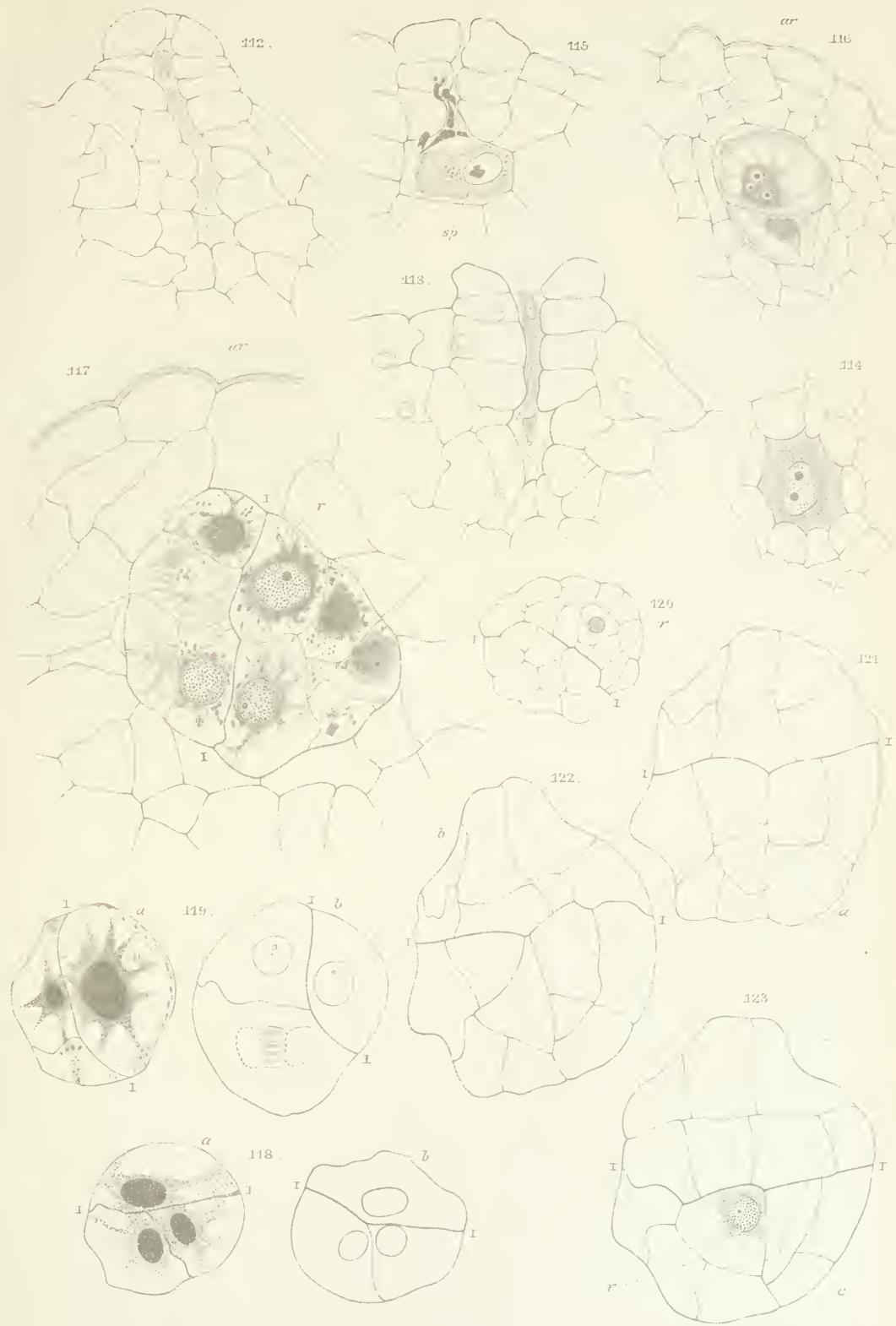


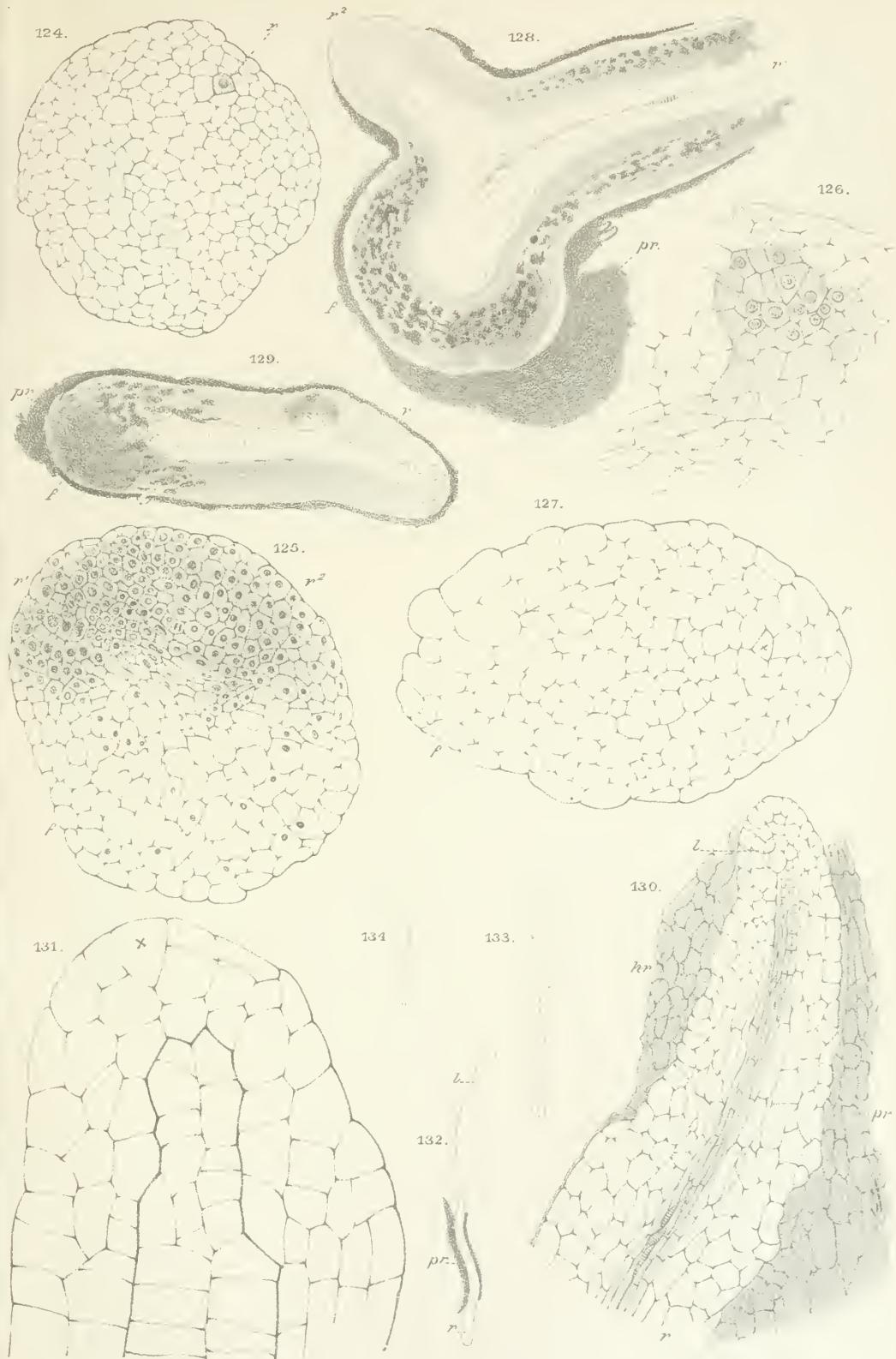
106.



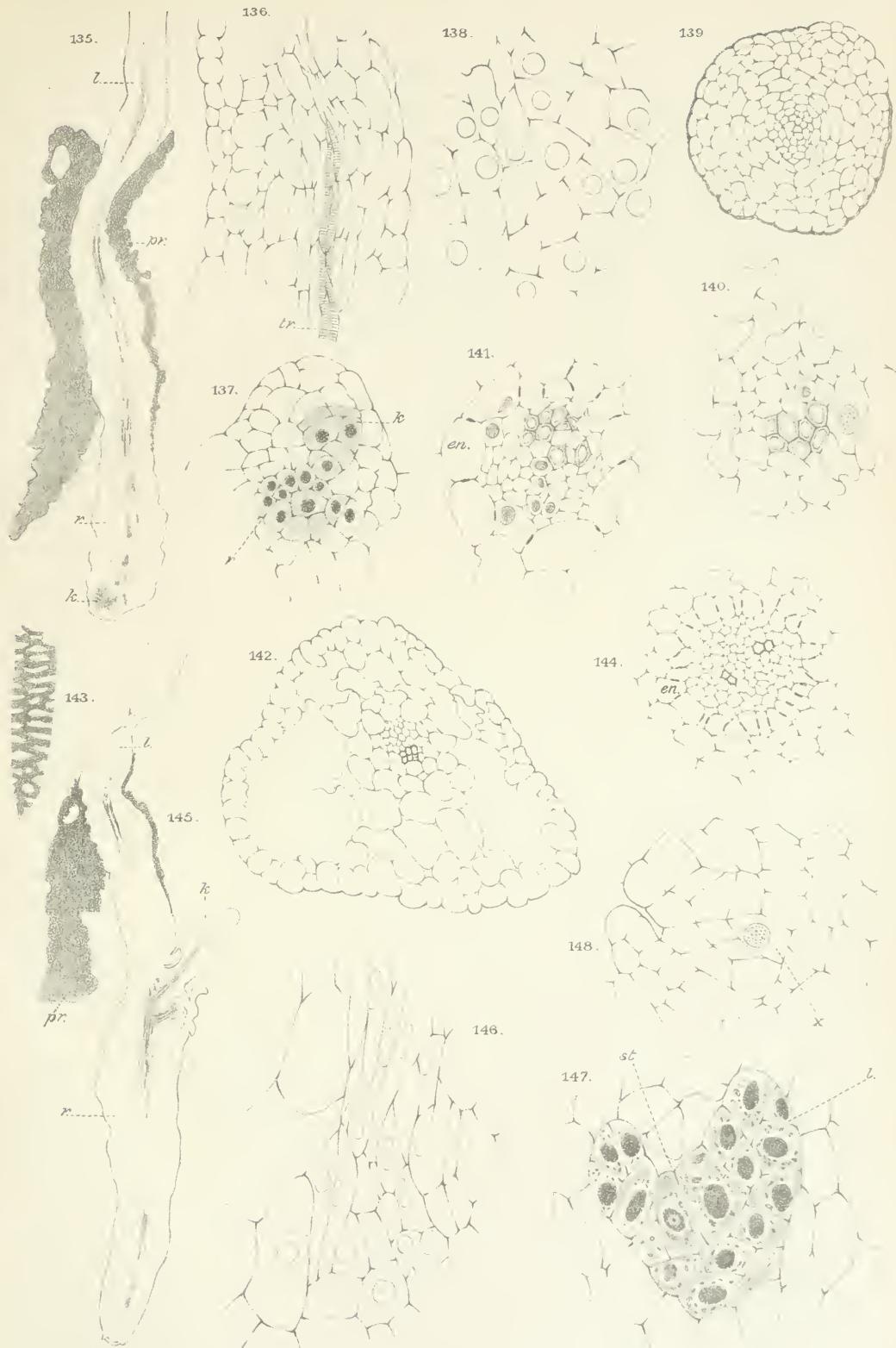
102.





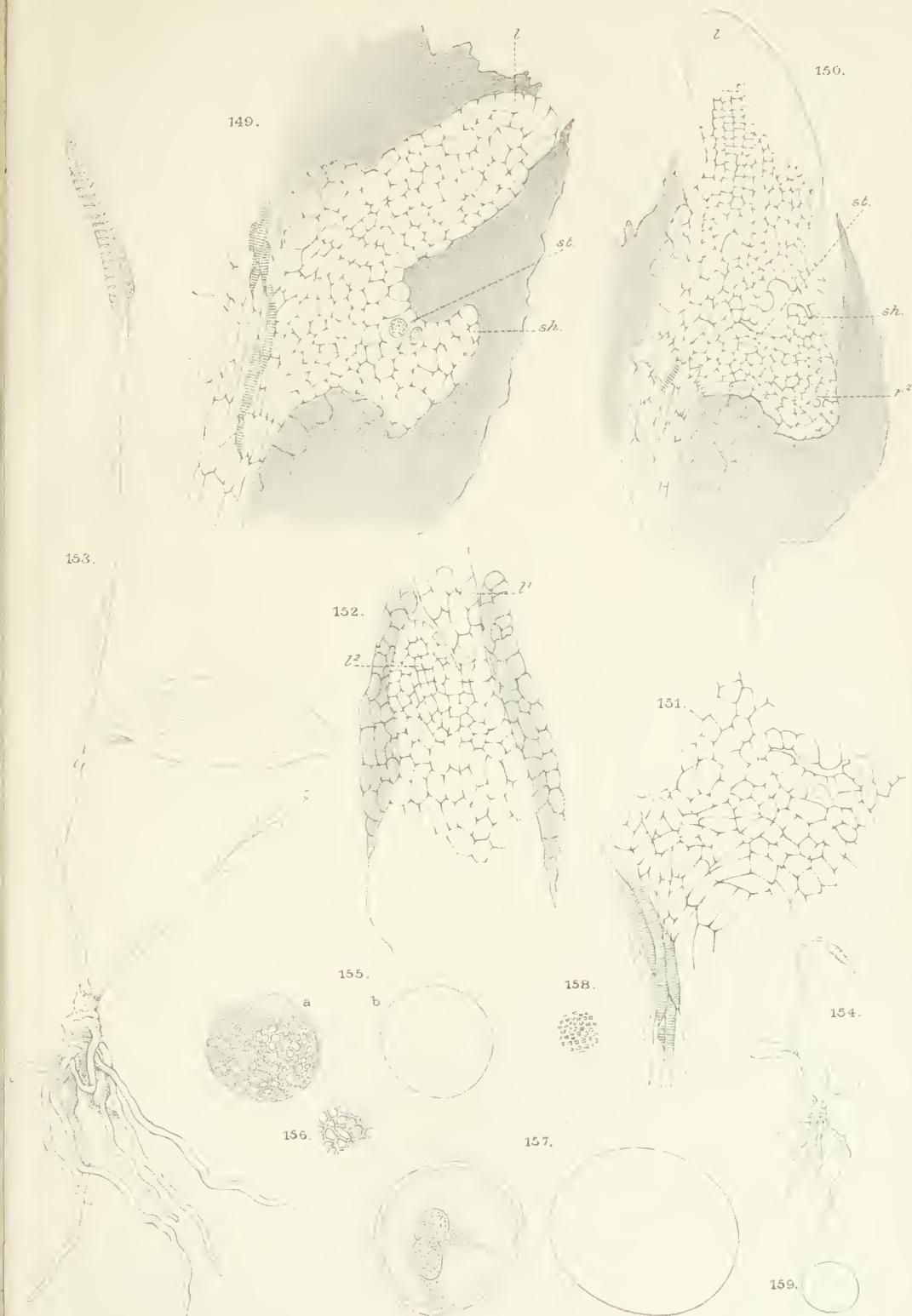


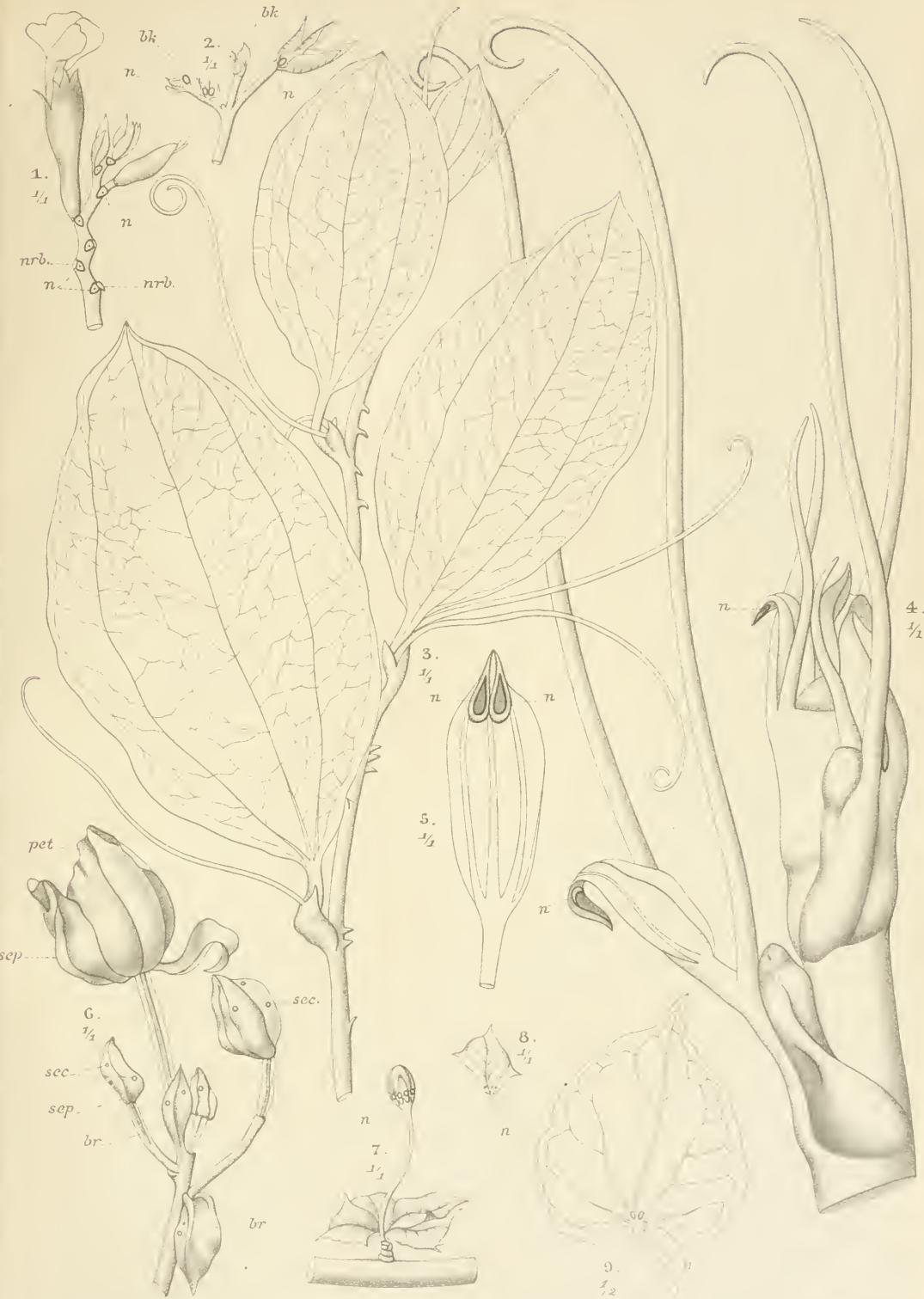




Fa P. W. M. Trap impr.

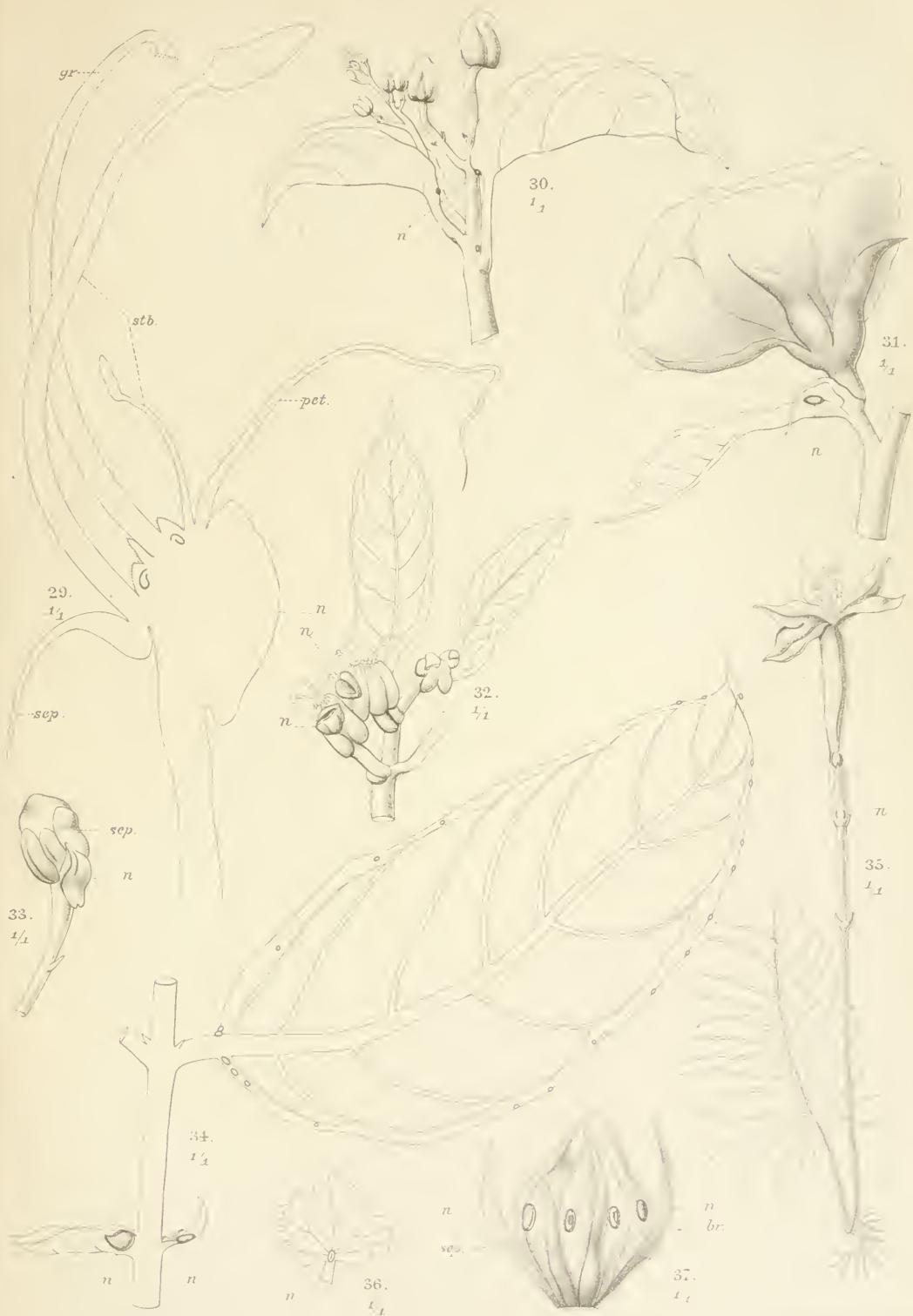




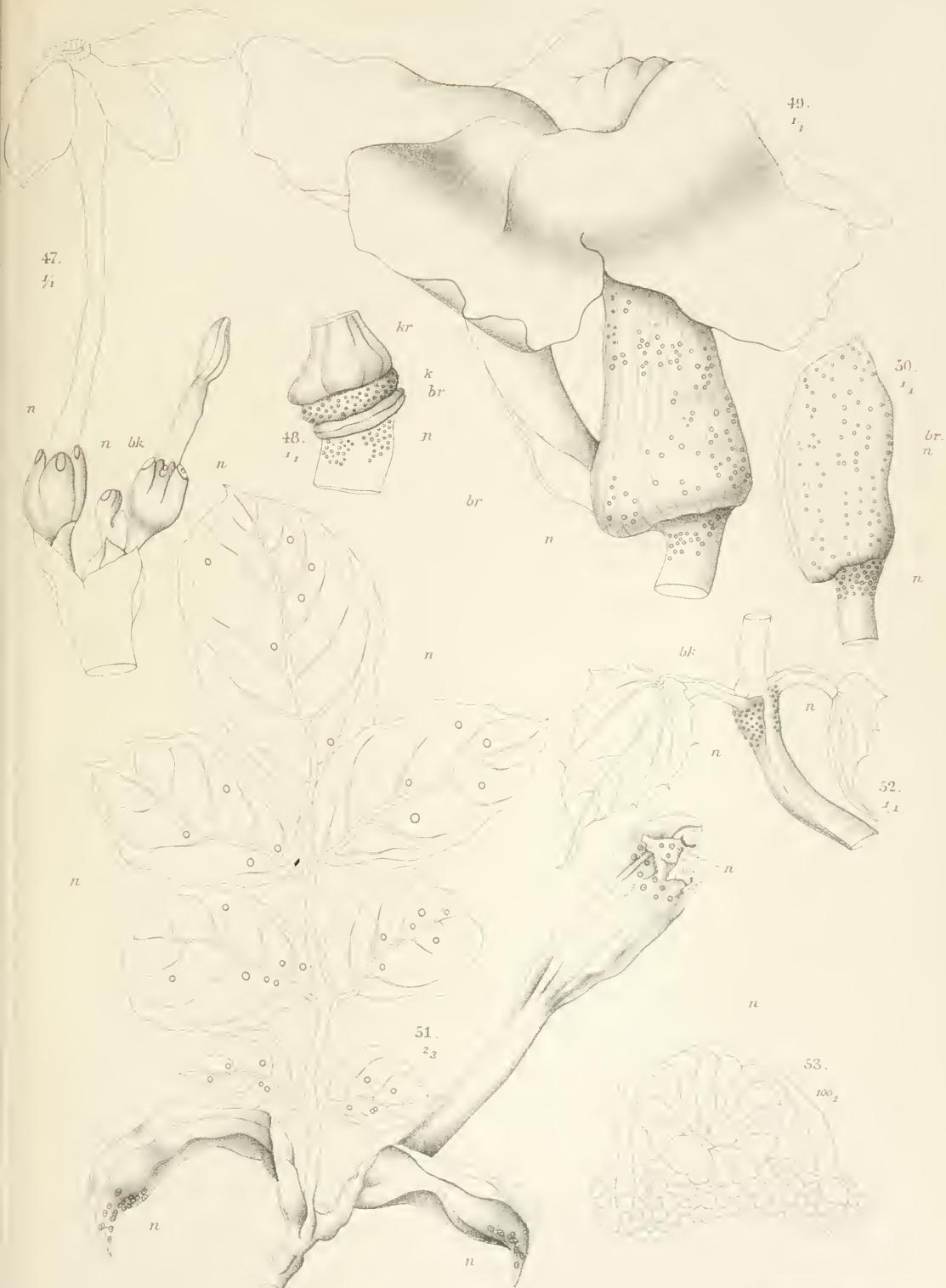






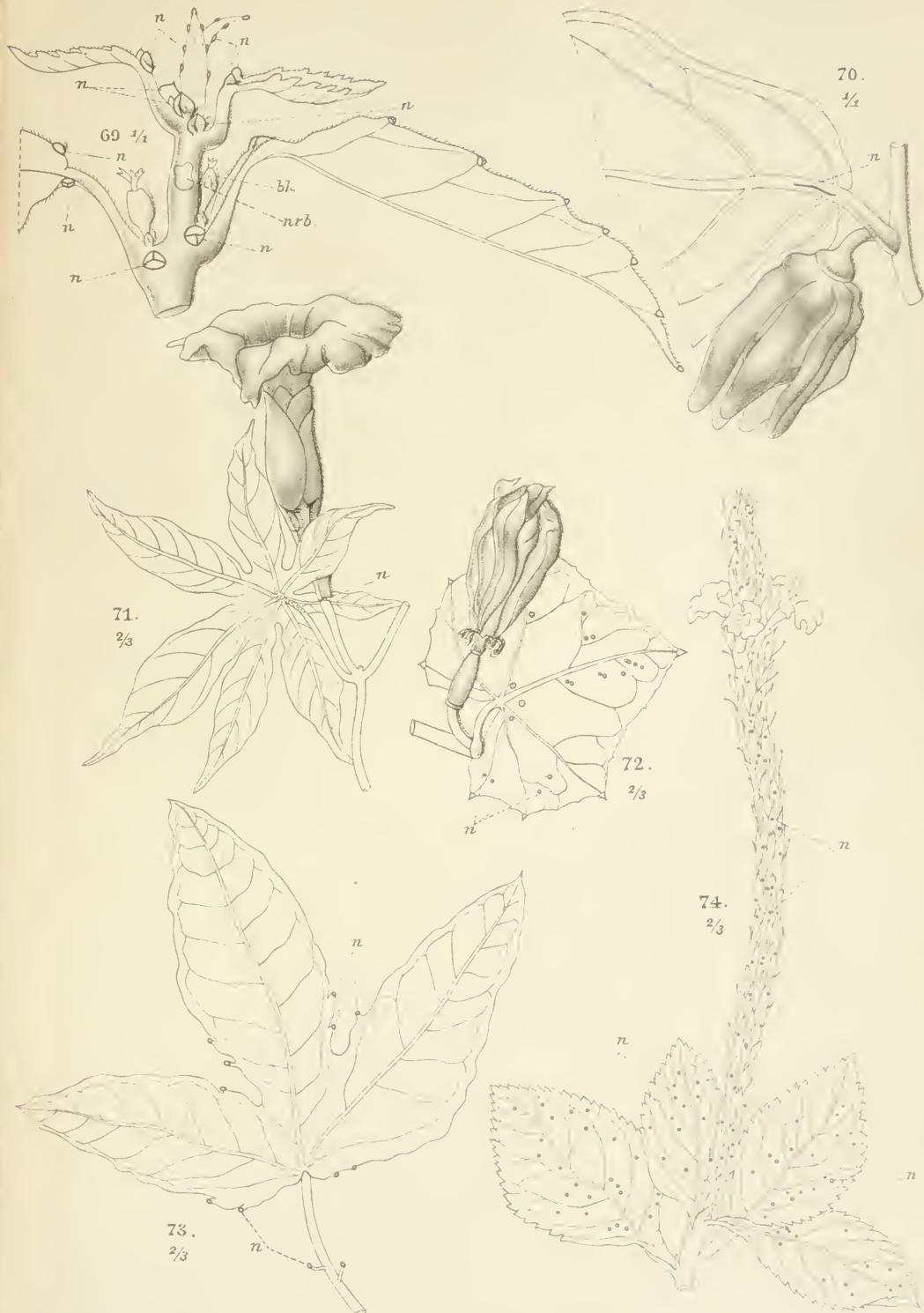














LISTE DER UNTERSUCHTEN ARDEN.

	pag.
<i>Baliospermum axillare</i> Bl.	238—239
<i>Bignonia Chamberlainii</i> Sims.	263—264
» <i>sp. Hila</i>	264
<i>Buetneria pilosa</i> Roxb.	248
<i>Canavalia gladiata</i> D. C.	232—233
<i>Cassia bacillaris</i> L. f.	228—229
» <i>tomentosa</i> L. f.	229
<i>Clerodendron inerme</i> Gaertn.	258
» <i>Blumeanum</i> Schauer	258—259
<i>Coccinea cordifolia</i> Cogn.	273
<i>Dicellostyles axillaris</i> Bth.	245—246
<i>Dioscorea</i> sp. Soerakarta	225—226
<i>Entada</i> sp. <i>Hila</i> (Amboin)	229—230
<i>Erythrina (Hypaphorus) subumbans</i> Hssk.	231—232
<i>Fagraea litoralis</i> Bl. amboinensis	252—253
<i>Faradaya papuana</i> Scheff.	259
» <i>species</i>	259—260
<i>Gmelina asiatica</i> L.	260—261
» <i>species</i> Banka	261
<i>Gossypium vitifolium</i> Linn.	246—247
<i>Helicteres hirsuta</i> Lour.	247
<i>Hibiscus Geroldianus</i> Paxt.	241
» <i>rosa sinensis</i> L. × <i>schizopetalus</i> Veitsch	242
» <i>vulpinus</i> Rnwdt.	242—243
» <i>tiliaceus</i> L.	243
<i>Hiptage Madablotia</i> Gaertn.	236—237
<i>Impatiens Balsamina</i> L.	239—240
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	254—255
» <i>pes caprae</i> Sweet.	255—256
» <i>tuberosa</i> Linn.	256
<i>Kopsia fruticosa</i> A. de C.	253
<i>Luffa cordifolia</i> Bl.	272—273
<i>Malpighia coccifera</i> Linn.	235
<i>Malpighiaceae</i> species	235—236
<i>Malvacea</i> sp. Karato	243—244
» <i>sp. Indo-China</i>	244—245
<i>Maranta dichotoma</i> Wall.	226

ZEICHENERKLÄRUNG.

n = Nektarium.	kr = Krone.
d = Drüse.	br = Bractee.
sec = Secret.	sep = Sepale.
ep = Epidermis.	pet = Petale.
stip = Stipulum.	stb = Staubfaden.
blk = Blattknospe.	gr = Griffel.
bk = Blütenknospe.	abr = Abgeschnittene Bractee.
k = Kelch.	nrb = Narbenspur.

TAFELERKLÄRUNG.

TAFEL XX.

- Fig. 1. Infloreszenz von *Helicteres hirsuta* Lour.; nrb = Narbenspur der abgefallenen Blüten.
Fig. 2. Blütenpross von *Cassia bacillaris* L. f.
Fig. 3. Junger, nicht myrmecophiler Laubzweig von *Smilax ovalifolia* Roxb.
Fig. 4. Junger, myrmecophiler Laubzweig von *Smilax ovalifolia* Roxb.
Fig. 5. Junges, Zucker sezernierendes Blatt (Unterseite) von *S. ovalifolia* Roxb.
Fig. 6. Infloreszenz von *Spathoglottis plicata* Bl.
Fig. 7. Blütenknospe u. Blätter von *Malpighia coccifera* L.
Fig. 8. Blatt (Unterseite) von *Malpighia coccifera* L.
Fig. 9. Blatt (Unterseite) von *Tinospora cordifolia* Miers.

TAFEL XXI.

- Fig. 10. Junge Infloreszenz von *Erythrina subumbrans* Hssk. vn = vertrocknetes Nektarium.
Fig. 11. Laubspross von *Pithecellobium* sp. Kei Tocal.
Fig. 12. Nektarium aus den Blattachseln von *Canavalia gladiata* D. C.
Fig. 13. Infloreszenz von *Canavalia gladiata* D. C.; nrb = Narbenspur der abgefallenen Blüten auf dem Nektariumpolster.
Fig. 14. Blattnekterium von *Erythrina subumbrans* Hssk.
Fig. 15. Laubspross von *Dioscorea* sp. Soerakarta.
Fig. 16. 2 Kelchdrüsen von *Gmelina asiatica* L.
Fig. 17. Blatt (Unterseite) von *Erythrina subumbrans* Hssk.
Fig. 18. Blütenknospen und Blätter (Unterseite) von *Gmelina asiatica* L.
Fig. 19. *Canavalia gladiata* D. C.; Zweigstück mit Nektarium, Blatt- u. Blütenknospe in der Blattachsel (das obere bk = blk, Blütenknospe zu lesen).

TAFEL XXII.

- Fig. 20. Infloreszenz von *Maranta dichotoma* Wall.
Fig. 21. Laubspross von *Stygnaphyllum periplocacifolium* A. Juss.
Fig. 22. Knospe u. Blüte von *Stygnaphyllum periplocacifolium* A. Juss.
Fig. 23. Bractee mit 2 Nektarien von *Stygnaphyllum periplocacifolium* A. Juss. (Grösse: $\frac{3}{4}$ statt $\frac{1}{4}$).
Fig. 24. Junges Zweigende von *Entada Hila* (Amboin).
Fig. 25. Junges Blatt von *Cassia tomentosa* L. f. mit axillären Blütenknospen.
Fig. 26. Blütenknospe von *Spathodea campanulata* Beauv.

- Fig. 27. Junges Blatt (Unterseite) von *Spathodea campanulata* Beauv.
 Fig. 28. Blatt (Unterseite) u. Blüte von *Impatiens Balsamina* L.

TAFEL XXIII.

- Fig. 29. Längsschnitt durch eine Blüte von *Hiptage Madablota* Gärtn.
 Fig. 30. Knospen u. Blätter (Unterseite) von *Tristellatia australasiae* A. Rich.
 (Nektarien unten an der Blattstielbasis auf der Tafel unrichtig angegeben).
 Fig. 31. Blüte u. Blatt von *Turnera triniflora* Sims.
 Fig. 32. Infloreszenz von *Poinsettia pulcherrima* R. Grh.
 Fig. 33. Blütenknospe mit Nektarium von *Hiptage Madablota* Gärtn.
 Fig. 34. Unterste Blätter (Unterseite) eines Laubtriebes von *Hiptage Madablota* Gärtn.
 Fig. 35. Blatt u. Blüte von *Quamoelit pinnata* Boj.
 Fig. 36. Junges Blatt (Unterseite) von *Hibiscus Geroldianus* Paxt
 Fig. 37. Blütenknospe von *Hibiscus Geroldianus* Paxt.

TAFEL XXIV.

- Fig. 38. Infloreszenz von *Sesamum indicum* Linn.
 Fig. 39. Blatt (Unterseite) u. Nebenblatt von *Luffa cordifolia* Bl.
 Fig. 40. Blütenknospen von *Ipomoea carnea* Jacq.
 Fig. 41. Infloreszenz mit Blatt (Unterseite) von *Malvaceae Karato*.
 Fig. 42. Infloreszenz von *Luffa cordifolia* Bl.
 Fig. 43. Blatt (Unterseite) von *Ipomoea carnea* Jacq.
 Fig. 44. Blattstück (Unterseite) von *Clerodendron inerme* Gärtn
 Fig. 45. Blütenknospen von *Clerodendron inerme* Gärtn.
 Fig. 46. Blatt (Unterseite) u. Nebenblätter von *Malvaceae sp.* Indochina.

TAFEL XXV.

- Fig. 47. Infloreszenz von *Kopsia fruticosa* A. de C.
 Fig. 48. Blütenstiel, Kelch (= Nektarium) und Kronröhre von *Thunbergia grandiflora* Roxb. nach Entfernung der Bracteen.
 Fig. 49. Blüte von *Thunbergia grandiflora* Roxb.
 Fig. 50. Blütenknospe von *Thunbergia grandiflora* Roxb.
 Fig. 51. Blüte und Blatt von *Spathodea serrulata* T. et B.
 Fig. 52. Junge Blätter von *Thunbergia grandiflora* Roxb. mit Honigdrüsen an der Blattstielbasis.
 Fig. 53. Honigdrüse von der Blattstielbasis von *Thunbergia grandiflora* Roxb.

TAFEL XXVI.

- Fig. 54. Blütenknospen und Blätter von *Bignonia Chamberlainii* Sims.
 Fig. 55. Blatt (Unterseite) u. Blütenknospen von *Gossypium vitifolium* L. An der unteren Knospe ist eine Bractee entfernt worden, um die Kelchnektarien sehen zu lassen.
 Fig. 56. Junge Infloreszenz von *Faradaya papuana* Scheff.
 Fig. 57. Blatt (Unterseite) und Blüte von *Hibiscus rosa sinensis* L.
 Fig. 58. Blatt (Unterseite) von *Faradaya papuana* Scheff.
 Fig. 59. Blatt (Unterseite) und Infloreszenz von *Ipomoea pes caprae* Sweet.

TAFEL XXVII.

- Fig. 60.** Laubspross von *Fagraea litoralis* Bl. *amboinensis*.
Fig. 61. Endblatt (Unterseite) eines Fiederblattes von *Parmentiera cereifera* Seem.
Fig. 62. Blatt und Blütenknospen von *Triumfetta* sp. Soemba.
Fig. 63. Junges Laubblatt (Unterseite) von *Hibiscus vulpinus* Rnwdt.
Fig. 64. Deckblatt (Unterseite) von *Hibiscus vulpinus* Rnwdt.
Fig. 65. Blatt (Unterseite) u. Blütenknospe von *Passiflora lunata* Willd.
Fig. 66. Blattgrund (Unterseite) von *Buettneria pilosa* Roxb.
Fig. 67. Blütenknospe von *Fagraea litoralis* Bl. *amboinensis*.
Fig. 68. Infloreszenz mit Blatt von *Tecoma ceramensis* T. et B.

TAFEL XXVIII.

- Fig. 69.** Blatt- und Blütenspross von *Baliospermum axillare* Bl.
Fig. 70. Blattstück (Unterseite) und Knospe von *Dicellostyles arillaris* Bth.
Fig. 71. Blatt (Unterseite) und Blüte von *Ipomoea tuberosa* Linn.
Fig. 72. Blatt (Unterseite) und Blüte von *Coccinea cordifolia* Cogn.
Fig. 73. Blatt (Oberseite) von *Passiflora violacea* Loisl.
Fig. 74. Infloreszenz mit Blättern von *Stachytarpheta mutabilis* Vahl.

TAFEL XXIX.

- Fig. 75.** Infloreszenz mit Blättern von *Uroskinnera spectabilis* Lindl.
Fig. 76. Infloreszenz mit Blatt von *Nyctocalos macrosiphon* T. en B.
Fig. 77. Blattdrüse von *Clerodendron Blumeanum* Schauer.
Fig. 78. Blatt (Oberseite) von *Clerodendron Blumeanum* Schauer.
Fig. 79. Knospe u. Blüte von *Clerodendron Blumeanum* Schauer.
Fig. 80. Infloreszenz u. Blatt (Unterseite) von *Malpighiaceae species*.

INHALT.

Kritische Übersicht der wichtigsten bis jetzt aufgestellten Theorien über den Zweck extrafloraler Zuckerausscheidungen	Seite. 497
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------

SPEZIELLER TEIL.

Beobachtungen an 63 Arten von Pflanzen mit extrafloralen Zuckerausscheidungen	223
An welchen Pflanzenteilen und in welchen Kombinationen derselben treten extraflorale Zuckerausscheidungen auf?	273
Struktur und Form der extrafloralen Nektarien	277
Ist die Stellung der extrafloralen Nektarien an den verschiedenen Teilen der Pflanzen zur Anlockung von Ameisen geeignet und zweckmässig?	279
In welchem Alter der Pflanzen treten extraflorale Zuckerausscheidungen zuerst auf?	280
In welchem Alter befinden sich die Organe einer Pflanze beim Eintritt der Zuckerekretion und wann ist diese am lebhaftesten?	280
Scheiden alle Nektarien Zucker aus?	282

ALLGEMEINER TEIL.

Blütendurchbohrung und Ameisenschutz	284
Verhalten der sog. Schutzameisen zu anderen Pflanzenbesuchern	290
Nachteilige Folgen extrafloraler Zuckerausscheidungen	301
Schwankungen in den Sekretionsverhältnissen und im Tierbesuch	309
Zusammenfassung	314
Literaturübersicht	318
Liste der untersuchten Arten	323
Tafelerklärung	325

TABLE DES MATIÈRES.

	Pag.
NIEUWENHUIS-UXKÜLL (M.), „Extraflorale Zuckerausscheidungen und Ameisenschutz“	195
Tafelerklärung XX—XXIX	325

New York Botanical Garden Library



3 5185 00258 6459

