

ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE
BEOBACHTUNGEN AN EXTRAFLORALEN
NEKTARIEN VON *VICIA FABA* L.

Mit 6 Tafeln

M. WRISCHER

(Aus dem Institut »Ruder Boskovic«, Zagreb. Physikalisch-chemische Abteilung.
Laboratorium für Elektronenmikroskopie)

Eingegangen am 26. Mai 1961.

INHALTSÜBERSICHT

I. Einleitung	76
II. Material und Methode	77
III. Untersuchung der Dünnschnitte	78
A. Drüsen und subepidermales Gewebe	78
1. Cuticula und Zellwand	78
2. Grundplasma	80
a) Grundplasma s. str.	80
b) Endoplasmatisches Reticulum	80
c) Plasmodesmen	81
d) Vacuolen	82
3. Golgi-Körperchen	83
4. Mitochondrien	83
5. »Zellkomponente A«	84
6. Leucoplasten	84
7. Zellkern	85
B. Mesophyll und obere Epidermis des Nebenblattes im Bereich des Nektariums	86
C. Verschiedene Bemerkungen	86
IV. Besprechung der Ergebnisse	87
V. Zusammenfassung	89
VI. Literatur	90
VII. Tafelerklärung	92

I. EINLEITUNG

Während der Versuche, die eine Verbesserung der Einbettungs- und Schneidetechnik für elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Ziel hatten, wurden verschiedenste pflanzlichen Gewebe untersucht, darunter auch die extrafloralen Nektarien von *Vicia faba*. Obschon die submikroskopische Morphologie der Nektarien nicht das Ziel unserer Untersuchungen war, scheinen die gelegentlich der oben erwähnten Versuche gemachten Beobachtungen an extrafloralen Nektarien von *Vicia faba* einer Mitteilung wert zu sein.

Mit der Anatomie der extrafloralen Nektarien befasste sich eine Anzahl von Autoren. Schwendt (1907) untersuchte eine Reihe extrafloraler Nektarien, darunter auch jene von *Vicia faba*, die im Bau mit den Nektarien von *Gossypium brasiliense* übereinstimmen sollen. Eine Gruppierung der extrafloralen Nektarien führte Zimmermann (1932) in seiner Monographie durch, indem er gestaltlose und gestaltete Nektarien unterscheidet. Die gestalteten Nektarien teilt er in vier Gruppen ein: 1) Nektarien mit einfachem Nektargewebe, 2) Nektarien mit Palisadenepidermis, 3) Nektarien trichomatischer Natur und 4) in Nektarien umgewandelte Organe.« Böhmker (1916) befasste sich, unter anderem, auch speziell mit den Nektarien von *Vicia faba*. Sperlich (1939) gab eine Übersicht der älteren Arbeiten über die Nektarien im allgemeinen.

Die Nektarien an den Nebenblättern von *Vicia faba* sind, nach Zimmermann (1932), gestaltete Nektarien trichomatischer Natur. Das eigentliche Drüsengewebe besteht aus dem Basal-, Stiel- und Köpfcenteil (Abb. 1 B, S, K). Sämtliche Basalzellen eines Trichomlagers formieren eine kontinuierliche Zellschicht. Jedes Trichom hat weiter eine Stielzelle und vier bis acht Köpfcenzellen, die in zwei Schichten geordnet sind. Die beträchtlich verdickten äusseren (antiklinalen) Zellwände der Stielzellen sind stark cutinisiert, die dünnen Aussenwände des Köpfchens jedoch nur wenig (Zimmermann 1932). Dem Drüsengewebe folgen zwei bis drei Schichten des subepidermalen (Böhmker 1916) [subglandularen (Schwendt 1907), hypodermalen (Zimmermann 1932)] Gewebes (Abb. 1 SE) mit kleinen inhaltsreichen Zellen (Zimmermann 1932), die, nach Schwendt (1907) jedoch noch nicht typisch drüsenartig entwickelt sind. In den subepidermalen Zellen ist der Chlorophyllgehalt reduziert (Böhmker 1916). Stärke konnte Böhmker (1916) in den Köpfchen (»Papillen«) nicht finden, in den subepidermalen und basalen Zellen aber nur wenig.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Nektarien wurden m. W. bis jetzt nicht durchgeführt. Die einzige mir bekannte elektronenmikroskopische Arbeit, die sich mit pflanzlichen Drüsen befasst, ist die Untersuchung von Schnepf (1960) an Drüsenzellen von *Drosophyllum lusitanicum*.

II. MATERIAL UND METHODE

Die Pflanzen wurden aus gut keimenden Samen bei künstlicher Beleuchtung (Fluoreszenz-Licht) aufgezogen. Für die Fixierung wurden ausgewachsene Nektarien im Stadium der Sezernierung ausgesucht, d. h. solche die mit mehr oder weniger grossen Nektartröpfchen bedeckt waren. Für vergleichende Untersuchungen wurden auch, der Reihenfolge nach, alle Nektarien einer Pflanze fixiert und ihre Lage auf der Pflanze notiert. In diesem Falle wurde von jedem Nodium ein Nektarium für elektronenmikroskopische Untersuchungen mit OsO_4 fixiert, das andere aber in Formol aufbewahrt und für lichtmikroskopische Kontrolluntersuchungen benützt, die wegen der Interpretation elektronenmikroskopischer Bilder vergleichsweise durchgeführt werden mussten. Lebenduntersuchungen waren wegen des sehr inhaltsreichen Protoplasmas bei diesem Objekt schwierig. Lebendes und formolfixiertes Material leistete jedoch gute Dienste bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen der Zellwand.

Für elektronenmikroskopische Zwecke wurde das Material folgendermassen präpariert: Mit einer scharfen Rasierklinge wurden unter einer Binokularlupe $0,5 \times 0,5$ bis etwa $1,5 \times 1,5$ mm grosse Stückchen des Nebenblattes samt den Nektarien schnell ausgeschnitten und in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Während der Fixierung wurde das Material einige Male auch mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe entlüftet (Vakuuminfiltrationsmethode) um ein schnelleres Eindringen des Fixatives zu ermöglichen. (Dieses Verfahren ergab erfahrungsgemäss jedoch keine merklich besseren Resultate.)

Die Fixierung (in 1%igem gepuffertem OsO_4 + Rohrzucker 0,15 M), Ddehydrierung, Einbettung (in Methacrylat) und Polymerisation erfolgte wie dies in einer früheren Arbeit (Dev id é und W r i s c h e r 1960) mitgeteilt wurde. Das Material wurde während der Dehydrierung (in 70%igem Alkohol) nachträglich zerkleinert, d. h. auf die für die Einbettung gewünschte Grösse zugeschnitten.

Das Methyl-Buthyl-Methacrylatgemisch wurde ausser im Verhältnis 1:9 auch im Verhältnis 1:4 und 3:7 angewendet um eine bessere Schneidbarkeit des Objektes zu erzielen. Das Material schneidete sich dennoch sehr schwierig. Besonders die Schnitte durch die Köpfchen- und Stielzellen, namentlich durch ihre cutinisierten Teile, konnten nur sehr schwer ohne Schädigungen erhalten werden.

Für die Herstellung der Dünnschnitte wurde ein Reichert-Ultramikrotom nach H. Sitte benutzt. Zum Schneiden wurden Glasmesser verwendet. Die Untersuchungen und Aufnahmen der Schnitte erfolgten mit dem elektrostatischen Elektronenmikroskop der Firma Trüb-Täuber & Co (Model KM-4). Es wurden nur sehr dünne d. h. graue Schnitte benutzt. Das Material wurde parallel und normal zur Blattoberfläche geschnitten. Wegen der Unregelmässigkeit des Gewebes verliefen die Schnitte durch die einzelnen Trichome in der Tat jedoch meistens etwas schräge.

III. UNTERSUCHUNG DER DÜNNSCHNITTE

Da die subepidermalen (subglandularen) Zellen (bei vorliegendem Material: eine oder zwei Zellschichten) elektronenmikroskopisch einen ähnlichen Zellbau aufwiesen wie die Basalzellen, sollen sie hier gemeinsam mit den Drüsen, das Mesophyll und die obere Epidermis des Nebenblattes jedoch gesondert geschildert werden.

A. DRÜSEN UND SUBEPIDERMALLES GEWEBE

1. Cuticula und Zellwand

Wegen ihrer speziellen Lage und Funktion wurde der Cuticula der Nektarien viel Interesse gewidmet. Böhmer (1916) gibt an, dass bei *Vicia faba* der Nektar durch Diffusion ausgeschieden wird. In welcher Weise dies geschieht ist jedoch nicht bekannt. Man glaubte in der Cuticula bzw. in den Cuticularschichten von Nektarien mit speziellen Färbungsmethoden lichtmikroskopisch sichtbare Poren nachgewiesen zu haben (siehe die Übersicht bei Sperlich 1939). Volz (1952) konnte jedoch an isolierten Cuticulen von verschiedenen Nektarien im Elektronenmikroskop keine echten Poren, sondern nur stellenweise besser durchstrahlbare Stellen nachweisen. Auch Schnepp (1960) konnte an Ultradünnschnitten durch die *Drosophyllum*-Drüsen in der Cuticula keine Poren finden. Die Cuticula zeigte aber eine feine Schichtenstruktur mit einer dunkleren Schicht auf der Aussenseite.

An den Köpfchen der Nektarien von *Vicia faba* zeigt die Cuticula in elektronenmikroskopischen Aufnahmen (abhängig auch von der Schnitt- richtung) eine Dicke von ca 0,2—0,6 μ (Abb. 4, 5). Daraus lässt sich schliessen, dass sie in der Regel nicht dünner als 0,2 μ sein kann. Gegen die Zellwand ist ihre Begrenzung oft mehr oder weniger wellig oder auch zahnartig. An der Aussenseite ist sie manchmal auch etwas kontrastreicher. Die Cuticula wird beim Schneiden sehr leicht verletzt. Da jedoch poren- ähnliche Bildungen in ihr nur stellenweise u. zw. nur an geschädigten Stellen gefunden werden konnten, an ungeschädigten Stellen aber niemals, ist es anzunehmen, dass keine eigentlichen Poren vorkommen. Man kann aber bemerken, dass an einzelnen Stellen die elektronenoptische Dichte der Cuticula etwas schwankt (Abb. 5). Gelegentlich wurden Stellen gefunden, wo die Cuticula oder ihre äussere Schicht von der Zellwand abgehoben war (Abb. 4). Ob die vorgefundenen Abhebungen der Cuticula Artefakte, die während der Einbettung und Polymerisation entstanden, oder naturtreue Bildungen sind, ist z. Zt. schwer zu sagen. Um ein Artefakt, das während des Schneidens entstanden ist, sollte es sich nicht handeln, da der Zwischenraum in der Regel mit Plexiglas ausgefüllt ist.

Bei lichtmikroskopischen Kontrolluntersuchungen, am lebenden wie auch am fixierten Material, wurde gelegentlich ebenfalls dieselbe Erscheinung beobachtet. Auch Frey-Wyssling (1935) erwähnt, dass der Nektar die cutinisierte Wandschicht von der cellulosischen Unterlage absprennen und sich in den entstandenen Hohlräumen ansammeln kann.

Ebenso bemerkte S c h w e n d t (1907), dass die Cuticula an den Köpfchen der Nektarien von *Gossypium brasiliense* stellenweise abgehoben war. Andererseits fand B a u e r (1956) an isolierten Cuticulen der Moosblättchen von *Physcomitrium acuminatum* elektronenmikroskopisch einen Bau aus zwei Schichten, die sich manchmal auch mechanisch trennen liessen. Es wäre demnach möglich, dass die Cuticula der Köpfchenzellen von *Vicia faba* nicht eine einheitliche Schicht darstellt.

Im Lichtmikroskop konnte die Cuticula mit Sudan III bzw. Chlorzinkjod nachgewiesen werden. In polarisiertem Licht erwies sie sich stellenweise (bei jüngeren Nektarien in der Regel seltener) als optisch negativ doppelbrechend in bezug auf die Tangentialrichtung. Da das Cutin optisch isotrop ist, ist dies nach F r e y - W y s s l i n g (1959) ein Zeichen, dass dieser Schicht stellenweise Wachse eingelagert bzw. aufgelagert sind. Die Anisotropie dieser Wandschicht konnte tatsächlich durch Erwärmung sowie durch Behandlung mit Wachslösungsmitteln beseitigt werden. Dickere Schnitte des in Plexiglas eingebetteten Materials zeigten im Polarisationsmikroskop wegen der Extraktion des Wachses während des Einbettungsprozesses ebenfalls eine optisch isotrope Cuticula.

Die elektronenoptisch gut durchstrahlbare Zellwand an der Aussen- seite des Köpfchens, unter der Cuticula, erscheint im Elektronenmikroskop (abhängig von der Schnitt- richtung) 0,1 — 0,6 μ dick. Sie sendet in das Zellinnere mehr oder weniger lange, manchmal auch verzweigte Gebilde (Abb. 1b, 2b, 4), die den von S c h n e p f (1960) bei *Drosophyllum lusitanicum* als Protuberanzen bezeichneten Bildungen gleichen. Diese Gebilde scheinen bei *Vicia faba*, nach der Struktur und nach dem Kon- trast urteilend, der Zellwand gleich zu sein. Sie entsprechen also zentri- petalen Wandverdickungen, deren Abmessungen meist submikroskopisch sind. Diese Protuberanzen befinden sich nur an den Aussenwänden der Köpfchenzellen. Die Zellwände zwischen zwei benachbarten Köpfchen- zellen besitzen dagegen in der Regel keine Protuberanzen. Sowohl die Zellwand als auch die Protuberanzen erscheinen im Elektronenmikroskop meist strukturlos; nur gelegentlich lassen sie Spuren einer Lamellierung erkennen.

An tangentialen Schnitten durch die basale bzw. subepidermale Zell- schicht liessen sich elektronenmikroskopisch gelegentlich ebenfalls ver- einzelte Zellen auffinden, deren Zellwände Protuberanzen in das Zell- lumen hineinsenden.

Die Protuberanzen an der Aussenwand der Köpfchenzellen konnten an günstigen Stellen auch lichtmikroskopisch bemerkt werden, besonders an mit Chlorzinkjod gefärbten Präparaten, aber auch an ungefärbten, namentlich im Polarisationsmikroskop.

Die cellulosische Natur der Zellwand konnte man im Lichtmikroskop mit Chlorzinkjod nachweisen. Die Färbung war allerdings sehr zart. Im Polarisationsmikroskop erwies sich die Zellwand als optisch positiv doppelbrechend zur Tangentenrichtung. Die mit Chlorzinkjod gefärbten Schnitte zeigten trotz der zarten Färbung einen auffallenden Dichroismus, der ebenfalls die cellulosische Natur bestätigte.

Die äusseren periklinalen Wände der Basalzellen (die nicht an die Stielzellen grenzen) sind ziemlich dick (0,4 — 1 μ). Ihre Cuticula ist gewöhnlich dünn (0,1 — 0,4 μ), und öfters gegen die Zellwand gezähnt.

Die Zellwand über Stielzellen bei ausgewachsenen Nektarien scheint im Elektronenmikroskop, nach dem Kontrast urteilend, durchwegs cutinisiert zu sein und (abhängig von der Schnittrichtung) eine Dicke von 0,6 — 1,5 μ zu erreichen (Abb. 1c, 2c). Dies kann man auch im Lichtmikroskop beobachten, was schon frühere Forscher bemerkten (Schwendt 1907, Zimmermann 1932). Nach darin übereinstimmenden eigenen Beobachtungen färbte sich die Zellwand der Stielzelle im Lichtmikroskop mit Sudan III orangerot und mit Chlorzinkjod gelb. Im Polarisationsmikroskop erwies sie sich als optisch negativ doppelbrechend zur Tangentialrichtung, nach Erwärmen bzw. Behandlung mit Wachslösungsmitteln aber als optisch isotrop oder stellenweise sogar schwach positiv (Cellulosegehalt!). Auch an dickeren Schnitten des im Plexiglas eingebetteten Materials waren diese Zellwände stets optisch isotrop.

2. Grundplasma

a) Grundplasma s. str.

Das Grundplasma im Sinne von P. Sitte (1958) besteht in den Nektarienzellen aus den gleichen Elementen wie in anderen pflanzlichen Zellen, d. h. aus einer elektronenmikroskopisch homogenen Matrix* und aus einer mehr oder weniger grossen Anzahl kleiner Körnchen (mit einem Durchmesser von ca 100 — 200 Å), den Meiosomen (Höfler 1957). Die Zahl der Meiosomen in den Drüsenzellen, besonders in den Köpfchenzellen, ist gewöhnlich bedeutend hoch.

b) Endoplasmatisches Reticulum

Das endoplasmatische Reticulum ist in pflanzlichen Zellen in der Regel schwach entwickelt.

In den Köpfchenzellen der Nektarien von *Vicia faba* trifft man eine mehr oder weniger grosse Zahl von kleinen Bläschen (mit einem Durchmesser von ca 500 — 2000 Å) bzw. kurzen Lakunen an, die mit einer einschichtigen distinkten Plasmamembran vom Grundplasma abgegrenzt sind (Abb. 6, 17). Der Inhalt dieser Bläschen bzw. Lakunen ist elektronenmikroskopisch leer. In Fällen, wo die Zahl der Meiosomen im Grundplasma etwas geringer ist, kann man stellenweise den Meiosomenbesatz an der Aussenseite der Bläschen bemerken. Dies sollte ein Zeichen dafür sein, dass diese Gebilde dem endoplasmatischen Reticulum angehören. Man kann nicht mit Sicherheit sagen, ob diese Bläschen und Lakunen ein kontinuierliches System (Netz) bilden oder vereinzelt im Grundplasma

* In gewissen Zellen der Basal- und Subepidermalschicht, die weniger Meiosomen führen, war das Grundplasma s. str. stellenweise nicht ganz homogen. Siehe die Bemerkung an S. 82—83.

liegen. Da die Schnittdicke (ca 300 — 500 Å) im Vergleich zur Grösse der Bläschen bzw. Lakunen relativ klein ist, ist nämlich eine sichere Entscheidung darüber nicht möglich.

In den Basal- und Subepidermalzellen ist das endoplasmatische Reticulum teils in Form von kleinen Bläschen mit einem Durchmesser von ca 500 — 2000 Å (Abb. 1d, 7, 9, 10), deren Zahl und Dichte im Grundplasma manchmal sehr gross ist (Abb. 7), teils jedoch in Form von kurzen (2 — 3 μ langen) flachen, Zisternen entwickelt, die einen Meiosomenbesatz an der Aussenseite tragen (Abb. 1e, 8, 19, 21). In Zellen mit dem endoplasmatischen Reticulum in Bläschenform kann man bemerken, dass stellenweise einige Bläschen miteinander kommunizieren. Es scheint jedoch, dass diese Gebilde im Grundplasma kein kontinuierliches System bilden, da solche Anastomosen nur sehr selten gefunden werden konnten.

Zwischen den oben erwähnten zwei Typen von endoplasmatischen Reticulum findet man in den Basal- bzw. Subepidermalzellen auch Übergänge, indem die flachen Zisternen manchmal (abhängig vom Material) stellenweise mehr oder weniger eingeschnürt sind (Abb. 11), oder man findet statt den Zisternen in kurze Ketten angeordnete Bläschen (Abb. 12). Der Inhalt der Bläschen bzw. Zisternen ist elektronenoptisch leer. Nur stellenweise kann man in ihnen kleine, vereinzelte feinkörnige Einschlüsse beobachten.

In den Stielzellen gleichen die Verhältnisse im Grundplasma meist jenen in den Basal- bzw. Subepidermalzellen.

Es ist zu bemerken, dass auch S c h n e p f (1960) in den Drüsenzellen von *Drosophyllum lusitanicum* das endoplasmatische Reticulum in Bläschenform fand, nur waren der Besatz, als auch die Konzentration der Meiosomen im Grundplasma spärlich. S i t t e (1958) konnte in ganz jungen Zellen der Wurzelspitze von *Pisum sativum* mit kleinen Bläschen erfüllte Plasmazonen beobachten, die er als endoplasmatisches Reticulum auffasst. Er hält die Entstehung der flachen Zisternen des endoplasmatischen Reticulums aus Bläschen, nach der Theorie von H o d g e, M c L e a n und M e r c e r (1956), als möglich. Die oben beschriebenen Übergangsformen in den Drüsenzellen von *Vicia faba* bestärken diese Hypothese.

c) Plasmodesmen

Die Plasmodesmen der pflanzlichen Zellen sind elektronenmikroskopisch bereits mehrmals untersucht worden. S t r u g g e r (1957) vertritt die Auffassung dass die plasmatische Natur der Plasmodesmen ausser Zweifel steht. B u v a t (1957a, 1958, 1960) berichtet über eine Kontinuität des endoplasmatischen Reticulums von einer Zelle in die andere durch die Plasmodesmen. Andere Autoren (W h a l e y, M o l l e n h a u e r und K e p h a r t 1959, P o r t e r und M a c h a d o 1960), die mit $KMnO_4$ fixierten, konnten dies jedoch nicht mit Sicherheit nachweisen.

Die Drüsenzellen von *Vicia faba* zeichnen sich durch zahlreiche Plasmodesmen aus (Abb. 5, 13, 14, 15, 16). Sie sind häufig zwischen den benachbarten Zellen im Köpfchen, sehr häufig zwischen Stiel- und

Köpfchen (Abb. 1h, 5), sowie Stiel- und Basalzellen zu finden. In basalen und subepidermalen Zellschichten ist ihre Struktur stellenweise etwas komplizierter, was vermutlich die Folge von Verzweigung und unregelmässigen Verlauf dieser Gebilde ist (Abb. 14, 15). Stellenweise lassen die gewonnenen Aufnahmen in den Plasmodiesmen die Andeutung einer inneren feineren Struktur erkennen, die sich aber wegen beschränkter Bildauflösung nicht mit Sicherheit deuten lässt. Ein Kommunizieren der Zisternen des endoplasmatischen Reticulums von einer Zelle in die andere konnte aus diesen Gründen nicht mit völliger Sicherheit nachgewiesen werden. Die Verbindung einzelner Zisternen mit den daneben anliegenden Plasmodiesmen konnte jedoch oft festgestellt werden (Abb. 13, 15, 16, 22).

d) Vacuolen

Die Zellen des Drüsengewebes sind in der Regel vacuolisiert. Im Köpfchen hat jede Zelle meistens einige grössere und oft auch mehrere kleinere Vacuolen. Die Basal- und Subepidermalzellen haben ebenfalls meistens mehrere Vacuolen je Zelle.

Der Tonoplast ist in gut fixiertem und erhaltenem Material kontinuierlich. Eine Verbindung der Vacuole mit den Elementen des endoplasmatischen Reticulums wie sie B u v a t (1957b, 1958) fand, konnte nicht beobachtet werden (gleich in den Köpfchen- wie auch in den Basal- bzw. Subepidermalzellen).

B ö h m k e r (1916) fand im Lichtmikroskop an fixiertem Material in den Vacuolen der Nektarien von *Vicia faba* Ausfällungen, die er für Gerbstoff hielt. Die gelegentlich an den Nektarien von *Vicia faba* auf Gerbstoffe durchgeführte Reaktionen fielen bei den vorliegenden Untersuchungen jedoch nicht durchwegs bei allen Nektarien positiv aus. In jenen Fällen, in den die Gerbstoffreaktionen positiv ausfielen, war entweder der Vacuoleninhalt der Köpfchenzellen homogen schwach gefärbt, oder es war eine intensive Färbung auf die körnigen Einschlüsse in den Vacuolen lokalisiert (siehe unten). Z i m m e r m a n n (1932) konstatierte, dass wegen der sauren Reaktion in den Köpfchenzellen von *Vicia faba* roter Zellsaft vorkommt, in Basal- und Subepidermalzellen dieser dagegen blau, d. h. alkalisch ist. Eigene Beobachtungen bestätigen das und zeigen, dass auch zwischen den oberen und unteren Köpfchenzellen ein Unterschied in der Farbe des Anthocyans besteht, indem die Vacuolen in den oberen Köpfchenzellen nicht oder nur hellrosa, die in den unteren Köpfchenzellen dagegen dunkelrosa bis dunkelrot gefärbt sind.

Elektronenmikroskopisch lassen die Ultradünnschnitte in den Vacuolen des Drüsengewebes zwei Arten von Einschlüssen erkennen: grössere, kugelförmige, kontrastreiche Gebilde (mit einem Durchmesser von 1—2 μ) (Abb. 1f, 2f), die beim Schneiden fast immer ein »Chatter« erfahren, und eine feinkörnige, flockige Komponente (Abb. 1g, 9). Die Menge und die Art dieser Einschlüsse ist in den Vacuolen verschieden. Es scheint jedoch, dass die grossen, kugelförmigen Gebilde in den Köpfchenzellen, die feinkörnigen, flockigen Einschlüsse in den Basal- und

Subepidermalzellen häufiger sind. Es ist bemerkenswert, dass eine ähnlich aussehende feinkörnige Komponente öfters auch im Grundplasma dieser Zellen (Basal- und Subepidermalzellen) zu finden ist (Abb. 9, 10).

Es ist schwer zu entscheiden ob beide Arten der hier beschriebenen Einschlüsse als während der Fixierung entstandene Fällungsprodukte, oder als in lebenden Zellen bestehende Gebilde zu deuten sind. Am lebenden Material konnten jedoch in den Vacuolen der Nektarienzellen, besonders der Köpfchenzellen, grössere bzw. kleinere kugelförmige Gebilde beobachtet werden, die sich als gerbstoffhaltig erwiesen haben und allem Anschein nach, den im Elektronenmikroskop gesehenen grossen kontrastreichen Einschlüssen entsprechen. Eine feinkörnige Komponente wurde andererseits auch von Schnepf (1960) in den Vacuolen der Drüsenzellen von *Drosophyllum lusitanicum* gefunden. Sitte (1958) fand in den Vacuolen älterer Zellen der Wurzelspitze von *Pisum sativum* ebenfalls feinste Ausfällungen, die er als Koagulate von Zellsaftkomponenten auffasste.

3. Golgi-Körperchen

Für die Golgi-Körperchen wird eine aktive Tätigkeit bei der Stoffabscheidung bzw. Sekretion oder Zelle vermutet (Übersicht bei Oberling 1959 und Whaley, Kephart und Mollenhauer 1959).

In den Nektarienzellen von *Vicia faba* sind diese Organellen, ähnlich wie in anderen pflanzlichen Zellen (Sitte 1958), aus 4—6 flachgedrückten (mehr oder weniger runden), parallelen Zisternen, deren Ränder aufgebläht sind, ausgebildet (Abb. 25). Die Bläschen bzw. Ampullen sind elektronenoptisch leer, gegensätzlich den Befunden von Schnepf (1960), der in den Ampullen der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum* einen dichten Niederschlag fand. Es ist jedoch zu betonen, dass wegen des oft sehr inhaltsreichen Grundplasmas in vielen Zellen die Golgi-Körperchen, besonders aber ihre Ampullen, überhaupt schwer bemerkbar sind.

4. Mitochondrien

Pflanzliche Mitochondrien erscheinen im Elektronenmikroskop an Dünnschnitten als rundliche oder ovale Gebilde mit einer äusseren zweischichtigen plasmatischen Membran, deren innere Schicht Einstülpungen (= Sacculi mitochondriales nach Sitte 1958) in das Mitochondrieninnere sendet. Meistens ist die Zahl der Sacculi im Mitochondrium klein, was auf eine geringe Stoffwechselftigkeit dieser Organellen schliessen lässt (Sitte 1958). In einigen Fällen, so in den Blättern mit starker photosynthetischer Aktivität (Buvat 1958, Buvat und Lance 1958) und in Drüsenzellen (Schnepf 1960), ist die Zahl der Sacculi je Mitochondrium jedoch bedeutend grösser.

Auch in Nektarienzellen von *Vicia faba* fand ich (namentlich in ausgewachsenen Köpfchenzellen) Mitochondrien, deren Inneres mit den Sacculi dicht erfüllt war (Abb. 6, 17, 25). Die Zahl der Sacculi war auffallend grösser als in den Mitochondrien der Wurzelzellen, wie dies an

Hand der Untersuchungen von Heitz (1957) an *Vicia faba* zu schliessen ist. In einigen Fällen zeigte auch die Mitochondrienmatrix, d. h. die zwischen den Sacculi sich befindliche Substanz, eine beträchtlich starke Elektronenstreuung (Abb. 17). Die Mitochondrien in basalen und subepidermalen Zellen enthalten gewöhnlich ebenfalls zahlreiche Sacculi.

5. »Zellkomponente A«

Seltener wurden in den Köpfchenzellen kugelige oder unregelmässig geformte Gebilde beobachtet, die den Mitochondrien ähnlich, jedoch kleiner und mit einer einschichtigen Membran begrenzt waren, und deren Inhalt mit einer homogenen oder feinkörnigen Substanz erfüllt war (Abb. 18). Sie sind sehr ähnlich den Gebilden, die von anderen Forschern in den pflanzlichen Zellen gefunden wurden und als »Zellkomponente A« (Sitte 1958), oder, nach ähnlichen Gebilden in tierischen Zellen, als »Lysosome« bzw. »dense bodies« (Genevès, Lance und Buvat 1958) bezeichnet wurden.

6. Leucoplasten

Schon Böhmker (1916) bemerkte, dass das Gewebe unterhalb der sezernierenden Zellen bei extrafloralen Nektarien von *Vicia faba* chlorophyllarm bleibt.

Die Leucoplasten in den Basal- und Subepidermalzellen sind ähnlich den Proplastiden, wie sie Heitz in den Wurzelzellen von *Vicia faba* fand (1957), oder — wenn sie Stärke führen — den Leucoplasten in den Wurzelzellen von *Lens culinaris* (Caporali 1958). Da es sich in vorliegendem Fall um differenzierte Zellen handelt, könnte man hier jedoch nicht von Proplastiden sprechen. Frey-Wyssling und Kreuzer (1958a) konnten feststellen, dass in gewissen Stadien selbst eine Unterscheidung von Leuco-, Chloro- und Chromoplasten auf Grund der submikroskopischen Morphologie nicht möglich ist. Eine ähnliche Schwierigkeit tauchte auch bei der Beurteilung der submikroskopischen Morphologie der Leucoplasten in den basalen und subepidermalen Zellen der Nektarien von *Vicia faba* auf. Es handelt sich hier um rundliche bzw. amöboide, mit einer zweischichtigen plasmatischen Membran begrenzte Gebilde, die mit einer feingranulären oder homogenen Matrix, vereinzelt Bläschen und einigen zweischichtigen Lamellen erfüllt sind. Gewöhnlich enthalten sie einige Stärkekörner (im Schnitt) (Abb. 1k, 20), jedoch findet man auch Leucoplasten ohne Stärkekörner (Abb. 1l, 19). In den etwas tieferen Zellschichten trifft man junge Plastiden mit einer beginnenden Lamellation an (die Granapakete enthalten nur 2—3 Lamellen) und oft mit mehreren Stärkekörnern (Abb. 21).

Nur in den Köpfchenzellen sehr junger Nektarien findet man Proplastiden bzw. Leucoplasten, wie sie für die Basal- und Subepidermalzellen soeben beschrieben wurden d. h. mit einer homogenen oder feingranulären Matrix und vereinzelt Lamellen. Stärke ist in ihnen jedoch seltener anwesend.

Die Leucoplasten ausgewachsener Köpfcenzellen sind besonders durch ihre kugelförmigen oder verzweigten, mit einer gut bemerkbaren einschichtigen Membran begrenzten und aus einer homogenen Substanz bestehenden Einschlüsse (Abb 22, siehe auch Abb. 3a—f) gekennzeichnet, die wegen ihrer hohen elektronenmikroskopischen Dichte keinesfalls Stärkekörner sein können. Einige Aufnahmen zeigen Leucoplasten, deren Einschlüsse stellenweise lichter erscheinen (Abb. 23) oder sogar in der Mitte hohl sind (Abb. 24). In diesen Leucoplasten wurden auch manchmal Strukturen gefunden, die vermutlich, nach den im Schnitte erscheinenden ringförmigen bzw. elliptischen Figuren, durchgeschnittene Tubuli sind (Abb. 24, 3b, c, e, f). Tubuläre Elemente wurden auch von anderen Forschern in Proplastiden bzw. Leucoplasten beobachtet (Menke 1960, Schnepf 1960). Andererseits sind tubuläre Elemente (Filamente) auch für gewisse Chromoplasten nachgewiesen worden (Frey-Wyssling und Kreuzer 1958b). Einige Aufnahmen der Leucoplasten in den Köpfcenzellen von *Vicia faba* sind diesen Chromoplasten sehr ähnlich (z. B. Abb. 3f). In den Leucoplasten wurden ausserdem stellenweise stark elektronenstreuende Tröpfchen gefunden, wie sie auch in allen anderen Plastiden zu finden sind (siehe z. B. Sitte 1958).

Das Vorkommen von Stärke in den Leucoplasten der Basal- und Subepidermalzellen ist sehr variabel. Ein Zusammenhang zwischen ihrer Menge und der Nektarausscheidung konnte nicht bemerkt werden. Es scheint nur, dass bei schwächer entwickelten Pflanzen in den Drüsenzellen wenig Stärke enthalten ist.

7. Zellkern

Drüsenzellen haben bekanntlich oft verhältnismässig grosse Kerne. In vielen Fällen handelt es sich um eine endomitotische Polyploidisierung (Übersicht bei Tschermak-Woess 1956). Nach Deufel (1954) erleiden jedoch die Kerne der Zellen, welche Schleime und Zucker ausscheiden, nur eine Zunahme des Volumens und der Karyolymphe, nicht aber eine Vermehrung des Chromosomensatzes. An elektronenmikroskopischen Aufnahmen der Nektarien von *Vicia faba* zeigte das Kerninnere oft ein im Lichtmikroskop der Chromonemastruktur entsprechendes Bild.

Die Kernmembran wird heute im allgemeinen als ein Teil des endoplasmatischen Reticulums angesehen (Sitte 1958, Buvat 1958, u. a.), und die Poren in ihr als eine direkte Kommunikation zwischen Kern und Grundplasma betrachtet. Bei den untersuchten Objekten konnte eine direkte Verbindung der Kernmembran mit dem endoplasmatischen Reticulum nicht mit völliger Sicherheit beobachtet werden. Die Poren in der Kernmembran waren wegen des oft sehr inhaltsreichen Grundplasmas ebenfalls nur schwer erkennbar. Manchmal konnte man einen Meiosomenbesatz an der Aussenseite der Kernmembran bemerken.

B. MESOPHYLL UND OBERE EPIDERMIS DES NEBENBLATTES IM BEREICH DES NEKTARIUMS

Die Zellen dieser Zone sind gross und enthalten eine grosse Zentralvacuole, deren Inhalt von der (wie beim Drüsengewebe beschrieben) feingranulären Komponente erfüllt ist. Seltener kommen in den Vacuolen auch gröbere Einschlüsse vor. Das Grundplasma enthält wenig Meiosomen, das endoplasmatische Reticulum ist in Form von flachen Zisternen, bzw. Reihen von Bläschen entwickelt. Die Mitochondrien führen oft noch eine grössere Zahl von Sacculi, und die Golgi-Körperchen sind jenen im Drüsengewebe ähnlich. Jede Zelle hat (im Schnitt) mehrere Plastiden, die ein gut ausgebildetes Lamellensystem und meistens einige Stärkekörner enthalten (Abb. 26).

Die obere Epidermis hat eine sehr dicke Zellwand (1—1,2 μ dick) und eine dünne Cuticula (ca 0,1 μ dick). Die Centralvacuole ist dicht mit feinkörnigen Einschlüssen erfüllt. Das Grundplasma ist jenem der Mesophyllzellen ähnlich.

C. VERSCHIEDENE BEMERKUNGEN

Zwischen den Köpfchentrichomen findet man bei *Vicia faba* stellenweise dreizellige lange Haare, die nach Zimmerman (1932) den ausgeschiedenen Nektar festhalten sollen. Die Ultrastruktur dieser Zellen ist jener des Drüsengewebes ähnlich, nur besitzen sie eine sehr dicke Zellwand. Die Zellwand ihrer Stielzelle ist ebenso wie bei den Köpfchentrichomen stark cutinisiert.

Gelegentlich wurden auch Nektarien in verschiedenen Stadien der Entwicklung untersucht. Die Köpfchenzellen sehr junger Nektarien haben eine etwas abweichende Ultrastruktur. Die Aussenzellwände enthalten wenig Protuberanzen. Das Grundplasma dieser Zellen ist dicht mit Meiosomen erfüllt und das endoplasmatische Reticulum (in Form von Bläschen bzw. Lakunen) schwach entwickelt. Die Kerne sind verhältnismässig sehr gross. Die Zellen haben kleinere Vacuolen. In den Mitochondrien kommen nur wenige Sacculi vor. Die Proplastiden bzw. Leucoplasten haben ein ähnliches Aussehen wie jene in den Wurzelzellen von *Vicia faba* (Heitz 1957). Es sind dies alles Merkmale charakteristisch für junge bzw. meristematische Zellen.

Pekarek (1929, zitiert nach Aghte 1951) fand in den Nektarien von *Vicia faba*, dass die Leitbündel im Drüsengewebe enden. Nach Aghte (1951) und Frey-Wyssling (1955) sind Nektarien, die eine hochprozentige Zuckerlösung als Nektar ausscheiden, mit Phloemelementen innerviert, jene, deren Nektar wenig Zucker enthält, aber mit Phloem- und Xylem-, oder auch nur mit Xylemelementen versehen. An Ultradünnschnitten durch das Nektariumgewebe von *Vicia faba* trifft man gelegentlich an Elemente des Gefässbündelsystems, und zwar in der Zone zwischen Mesophyll und der subepidermalen Zellschicht. Die Untersuchung dieser Gewebeteile an Hand von Dünnschnitten wurde jedoch nicht angestrebt.

IV. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Der Nektar wird heute allgemein als ausgeschiedener Phloemsaft betrachtet (A g h t e 1951, F r e y - W y s s l i n g 1955 u. a.). Der eigentliche Zweck der Nektarausscheidung soll darin bestehen, dass örtlich überschüssige Kohlenhydrate, die den wachsenden Teilen der Pflanze zugeführt wurden, nach der Wachstumsbeendigung eines Organs als Nektar ausgeschieden werden (Z i m m e r m a n n 1932, F r e y - W y s s l i n g 1935, A g h t e 1951, V i s 1958). Nur die Nektarien junger Blätter und Blüten scheiden Nektar aus. Nach F r e y - W y s s l i n g (1935) erlischt so bei *Vicia faba* die Nektarausscheidung nach abgeschlossenem Wachstum der Pflanze.

Der Nektar ist jedoch ein modifizierter Phloemsaft indem (wenigstens bei höher entwickelten Nektarien) organische Stickstoff-Verbindungen fast quantitativ, die Phosphate zumindest weitgehend von dem Nektariumgewebe zurückgehalten werden (Z i e g l e r 1956). Die Nektarien sind, nach L ü t t g e (1961), also Organe, die speziell Zucker ausscheiden, wobei sie andere Stoffe zurückzuhalten vermögen. An Hand von Versuchen mit markierten C¹⁴- bzw. P³²-Verbindungen meint er »dass die Verarmung des Nektars an Stickstoff- und Phosphatverbindungen gegenüber dem Siebröhrensaft nicht auf einer Filtrationsleistung der Drüsen beruht, sondern durch spezifische Rückresorption bestimmter Stoffgruppen zustande kommt, ähnlich wie dies für die Wirbeltiere nachgewiesen ist.«

Nach den Untersuchungen von F r e y - W y s s l i n g, Z i m m e r m a n n und M a u r i z i o (1954) sind die Nektarien jedoch nicht nur Ventile, die den Zuckersaft ausscheiden, sondern echte Drüsen mit einem eigenständigen aktiven Stoffwechsel. Es sollten sich in Nektariengeweben komplizierte enzymatische Prozesse (vor allem der Phosphorylierung und Dephosphorylierung) abwickeln (L ü t t g e 1961), da hier entsprechende Enzyme nachgewiesen wurden. So fand Z i e g l e r (1955, 1956) saure Phosphatase im Nektariumgewebe von *Abutilon striatum*. Auch konnte er erhöhten Sauerstoffverbrauch in diesen Geweben während der Ausscheidung beobachten. Mit Atmungsinhibitoren konnte er die Sekretion des Nektars vermindern. An Hand dieser Tatsachen konstatierte er, dass die Nektarausscheidung ein aktiver Prozess spezifischer Zucker- und Wasserabscheidung ist, dessen Mechanismus im einzelnen noch wenig klar ist.

Alle oben erwähnten Angaben sprechen für eine grosse Stoffwechselfähigkeit dieser Zellen.

In der Literatur findet sich über die Art der Nektarausscheidung bei *Vicia faba* m.W. nur bei B ö h m k e r (1916) eine Angabe, der zufolge sie durch Diffusion stattfinden sollte. In der Cuticula der Drüsenzellen konnte ich keine im Elektronenmikroskop sichtbare Poren bemerken. Nach V o l z (1952) und S c h n e p f (1960) könnten eventuelle submikroskopische Poren in der Cuticula vielleicht auch während des Präparierungsprozesses zugeschlossen werden. Andererseits scheint die Cuticula bei den Nektarien von *Vicia faba* nicht überall gleich homogen

zu sein. Der Befund dass stellenweise die Cuticula, oder auch ihre äusseren Teile, abgehoben gefunden wurden spricht dafür, dass sich zumindest gelegentlich der Nektar in den Höhlräumen zwischen der Membran und der abgehobenen Cuticula ansammelt. Ob er dann ausschliesslich nur durch das Aufreissen der Cuticula frei wird oder ob er z. T. auch durch die intakte Cuticula hinauswandern kann, ist z. Zt. schwer zu entscheiden.

Die mehr oder weniger stark entwickelten Protuberanzen kommen in der Regel nur an den äusseren Zellwänden der Köpfcenzellen vor, was mit einer Vergrösserung der für die Ausscheidung nötigen Oberfläche im Zusammenhang stehen konnte. Ähnliches vermutet auch Sch ne p f (1960) für die gefundenen Protuberanzen an den Zellwänden der *Drosophyllum*-Drüsen. Den beschriebenen Protuberanzen ähnliche Bildungen sind am Plasmalemma junger Zellen gefunden worden (B u v a t und L a n c e 1957, B u v a t 1958), wo sie als Pynocytose bzw. Zelloberflächenvergrösserung gedeutet werden.

Der submikroskopische Bau der Protoplasten extrafloraler Nektarien von *Vicia faba* lässt ebenfalls manche Besonderheiten erkennen.

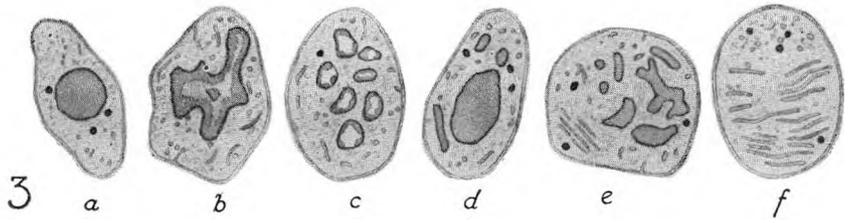
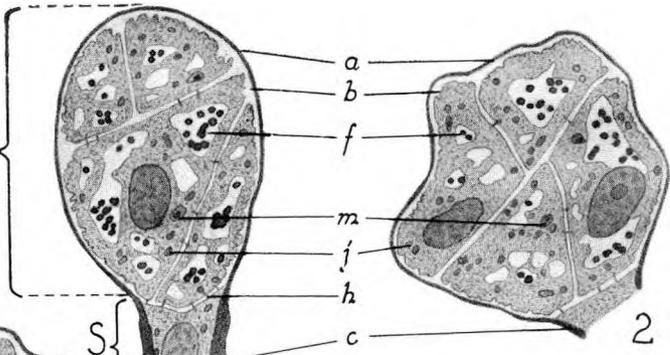
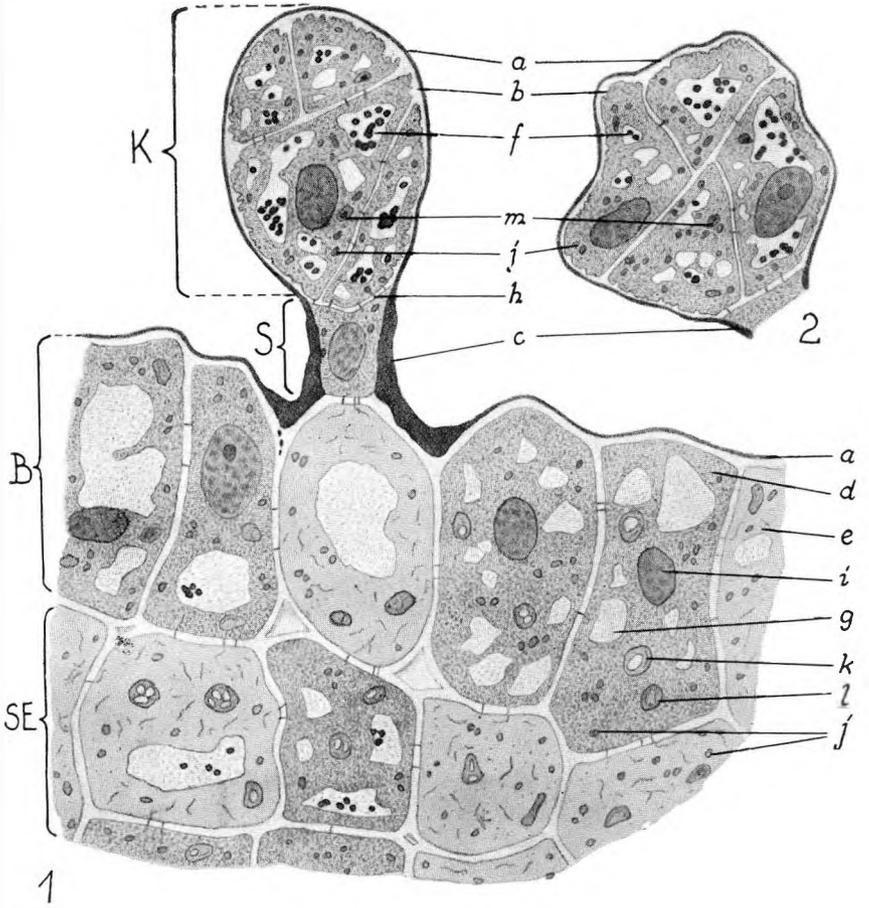
Die starke Entwicklung der Mitochondriensacculi in den Nektarienzellen, d.h. die Vergrösserung ihrer inneren Oberfläche und vielleicht die zuweilen dichte Mitochondrienmatrix sprechen für eine sehr intensive Tätigkeit dieser Organellen bei dem Stoffwechsel der Zelle.

Die grosse Zahl der Plasmodesmen, und ihr Kontakt mit den Elementen des endoplasmatischen Reticulums sowie ihr häufiges Vorkommen an den periklinalen Zellwänden der Stielzellen weisen auf den sehr regen Stofftransport dieser Zellen hin.

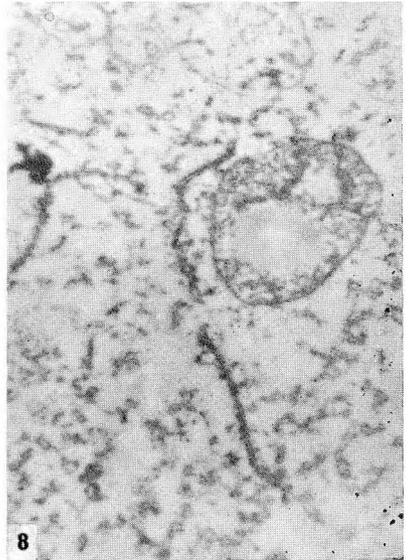
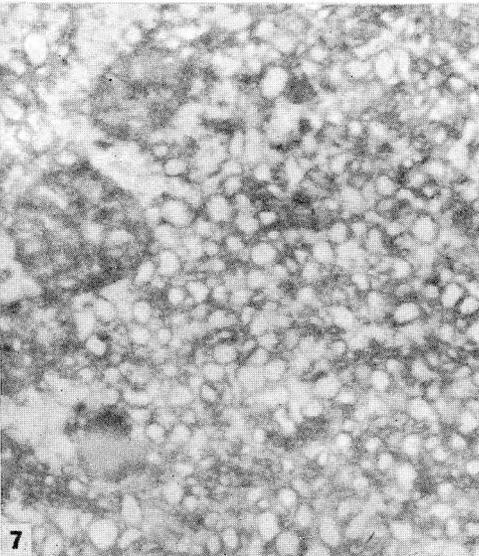
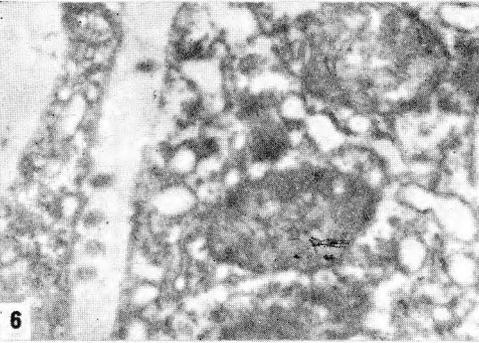
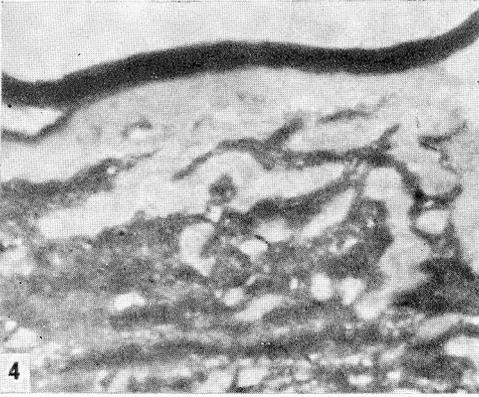
Die Struktur der Golgi-Körperchen in den Nektarienzellen ist jenen in anderen pflanzlichen Zellen ähnlich. Sch ne p f (1960) vermutet für die Drüsenzellen bei *Drosophyllum lusitanicum*, dass ein Teil der kleinen Bläschen, die er im Grundplasma dieser Zellen fand und als endoplasmatisches Reticulum interpretierte, von Golgi-Körperchen stammen konnte. Wie bereits erwähnt, waren wegen des inhaltsreichen Grundplasmas der Drüsenzellen von *Vicia faba* diese Organellen, besonders aber ihre Ampullen, von der Umgebung überhaupt schwer zu unterscheiden.

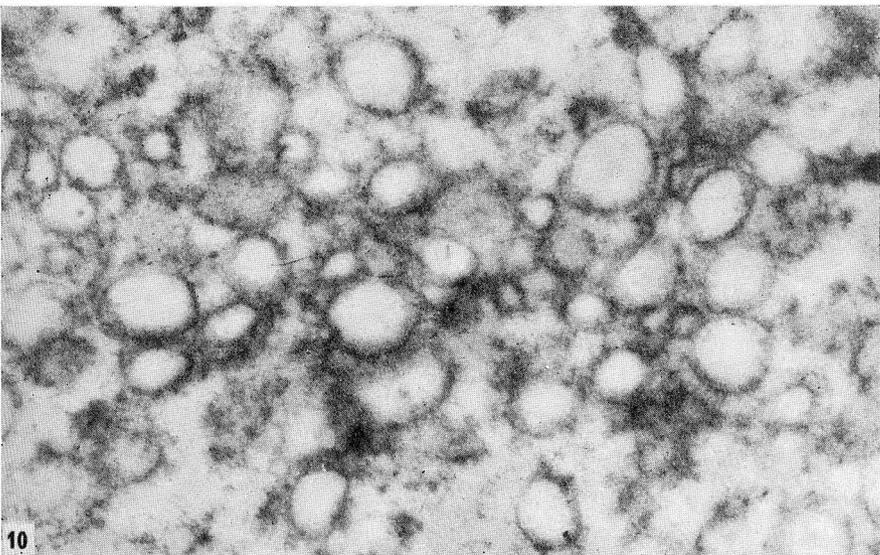
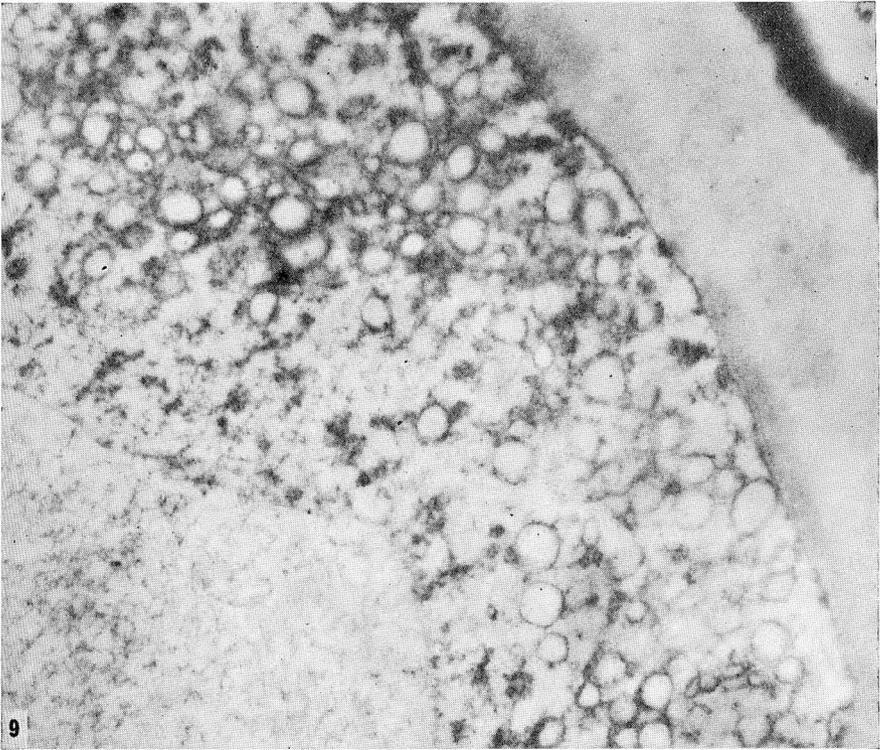
Über die Bedeutung des endoplasmatischen Reticulums und der Golgi-Körperchen für die Zellfunktion gibt es sehr verschiedene Angaben. Nach einigen Forschern sollten die Tätigkeiten dieser Organellen (in tierischen Zellen) miteinander verknüpft sein (W o h l f a r t h-B o t t e r m a n n und M ö r i c k e 1959, H i r s c h 1960), nach anderen komplementär (H a g u e n a u 1958). In den Nektarienzellen von *Vicia faba* konnte ich einen Zusammenhang in der Tätigkeit dieser Organellen nicht konstatieren. Die mannigfaltige Ausbildung des endoplasmatischen Reticulums in den Nektarienzellen erweckt jedoch einen Eindruck von sich sehr rasch abspielenden Formveränderungen und scheint ein Zeichen seiner aktiven Tätigkeit bei der Ausscheidung des Nektars zu sein.

Die charakteristische Entwicklung des endoplasmatischen Reticulums in den Nektarienzellen führt uns zur Theorie von H o d g e, M c L e a n

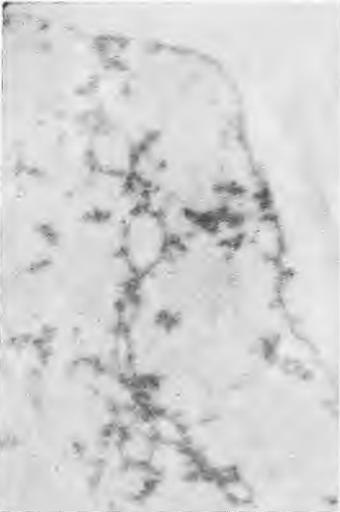


TAFEL II

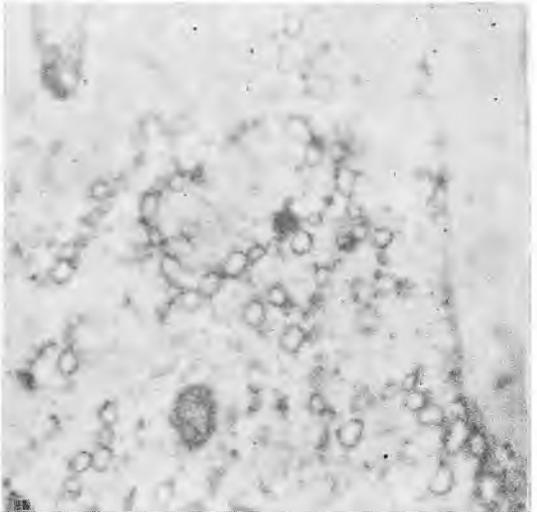




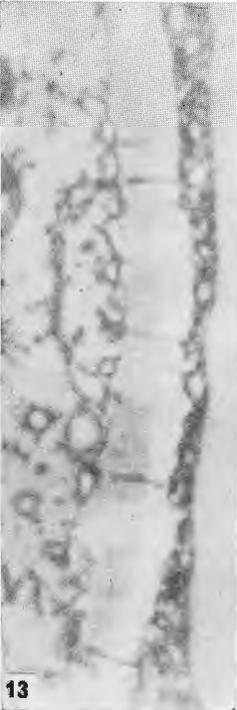
TAFEL IV



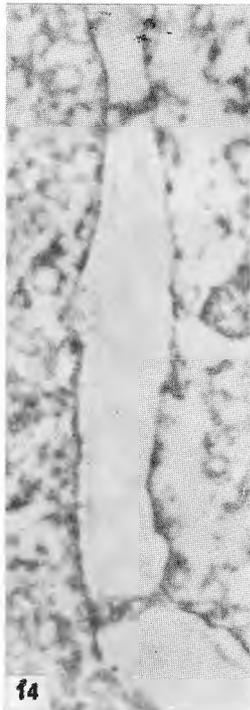
11



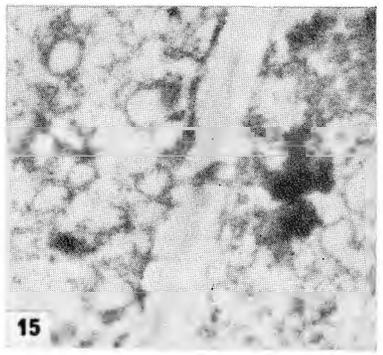
12



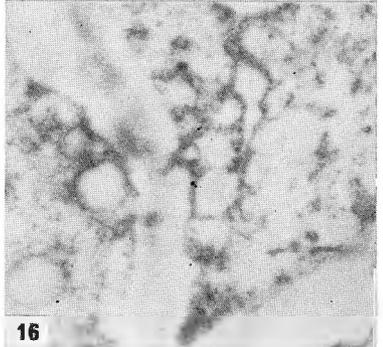
13



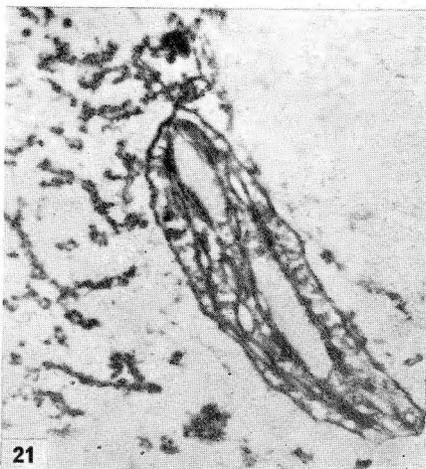
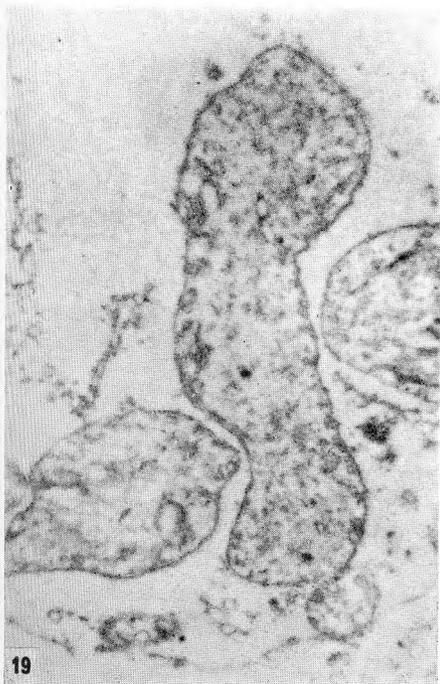
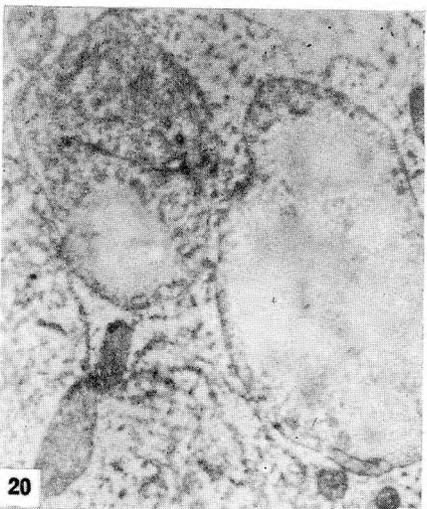
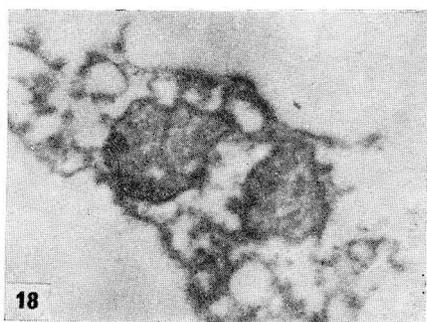
14

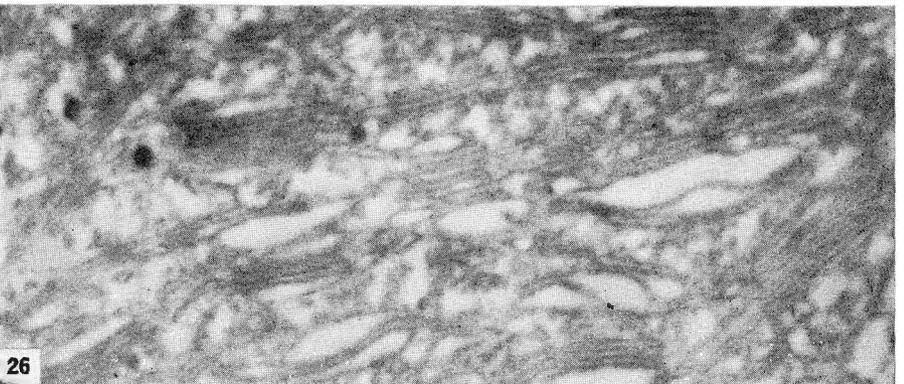
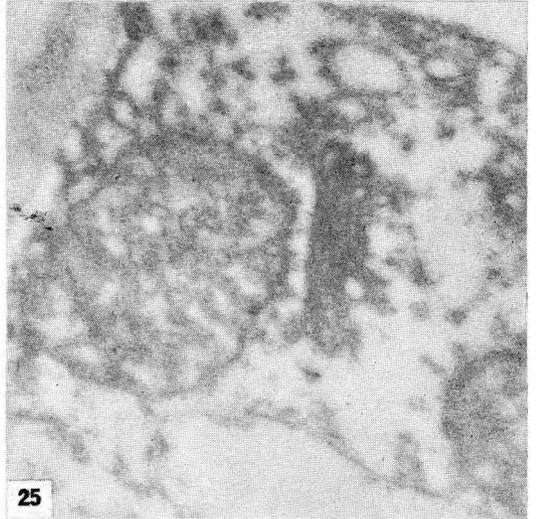
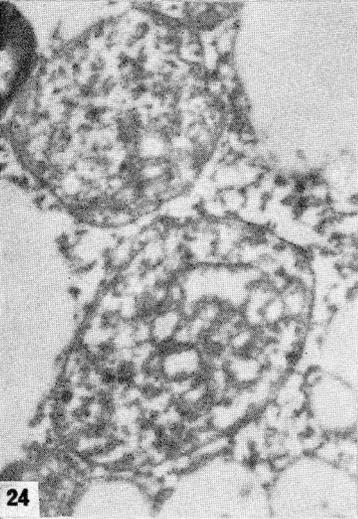
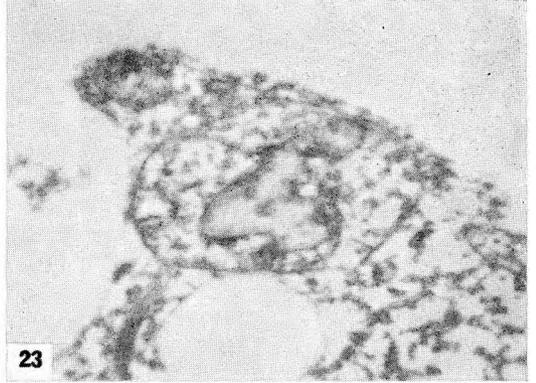
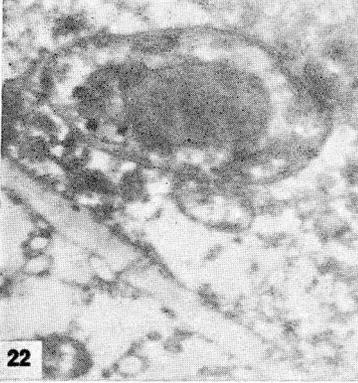


15



16





und Mercer (1956) über die Entstehung der Zisternen bzw. Doppellamellen in pflanzlichen Zellen aus kleinen Bläschen. Hodge konnte diesen Prozess für die Doppellamellen der Plastiden als sicher feststellen, für Zisternen des endoplasmatischen Reticulums dagegen nur mit geringerer Sicherheit annehmen. Die gefundenen Übergangsformen in den Nektarienzellen von *Vicia faba* widersprechen nicht seiner Theorie über die Entstehung des endoplasmatischen Reticulums. Es ist jedoch möglich, dass der Prozess in umgekehrter Richtung (d. h. Zisterne → Bläschen) oder auch in beiden Richtungen (d. h. Bläschen \rightleftharpoons Zisterne) verläuft, was aus elektronenmikroskopischen Aufnahmen nicht entschieden werden kann.

Die beschriebenen charakteristischen Einschlüsse in den Leucoplasten der Köpfchenzellen waren m.W. bis jetzt nirgends beobachtet. Ob sie mit der speziellen Funktion dieser Zellen irgendwie im Zusammenhang stehen ist z. Zt. schwer zu sagen.

Die oft grosse Konzentration der Meiosomen in den Nektarienzellen fällt gleich auf. Ob sie irgendwie auch im Zusammenhang mit der Nektarausscheidung steht, konnte nicht festgestellt werden. Es konnte nur eine gewisse Abhängigkeit der Ultrastruktur dieser Zellen von äusseren Faktoren beobachtet werden. In den Pflanzen, die in nicht optimalen Bedingungen aufgewachsen waren, waren die Konzentration der Meiosomen und die Anwesenheit der Stärke in den Leucoplasten etwas geringer, und die Bläschenform des endoplasmatischen Reticulums mehr betont. Dies könnte mit dem Befund Frey-Wysslings (1935), dass die Nektarausscheidung stark von äusseren Faktoren abhängig ist, zusammenhängen.

Abschliessend kann man feststellen, dass der submikroskopische Bau der Zellen extrafloraler Nektarien von *Vicia faba* mit dem an Hand physiologischer Untersuchungen nachgewiesenen regen Stoffwechsel dieser Organe in guter Übereinstimmung steht.

Herrn Prof. Dr. Z. Devidé, dem Leiter des Laboratoriums für Elektronenmikroskopie des Institutes »Ruder Bošković«, danke ich bestens für die vielseitige Unterstützung, die er mir während der Durchführung meiner Untersuchungen geboten hat.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Dünnschnitten durch mit OsO_4 fixierte extraflorale Nektarien von *Vicia faba* zeigen, dass die Ultrastruktur der Zellen dieser Bildungen folgende Eigentümlichkeiten aufweist:

a) Die Cuticula der Köpfchenzellen lässt an Dünnschnitten elektronenmikroskopisch keine Poren erkennen.

b) Die äusseren Zellwände der Köpfchenzellen senden stark verästelte Fortsätze, s. g. Protuberanzen, in das Zellinnere, was eine Vergrösserung

der für die Ausscheidung des Nektars nötigen Zelloberfläche zur Folge hat. Diese Protuberanzen konnten in günstigen Fällen auch am lebenden Material lichtmikroskopisch wahrgenommen werden.

c) Das Grundplasma der Drüsenzellen sowie der subepidermalen Zellen ist meistens dicht mit Meiosomen erfüllt. Das endoplasmatische Reticulum ist in Form von Bläschen oder kurzen Zisternen ausgebildet und steht mit den Plasmodesmen oft in Berührung.

d) Die Mitochondrien sind durch zahlreiche Sacculi ausgezeichnet.

e) Die Leucoplasten der Köpfcenzellen unterscheiden sich in ihrem Bau von den Leucoplasten der übrigen Zellen des Drüsengewebes sowie der Proplastiden in allgemeinem, indem sie besondere, stärker elektronenstreuende, mit einer einschichtigen, distinkten Membran umgrenzte Gebilde unbekannter Natur enthalten.

Die meisten der gefundenen Besonderheiten stehen mit dem regen Stoffwechsel dieser Zellen in Einklang.

Der Feinbau anderer Zellorganellen (Kerne, Plasmodesmen, Vacuolen, Golgi-Körperchen, und »Zellkomponente A«), der im wesentlichen mit jenem bei anderen pflanzlichen Zellen übereinstimmt, wird kurz besprochen.

VI. L I T E R A T U R

- Aghte, C., 1951: Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. Ber. schweiz. bot. Ges. 61, 240—273.
- Bauer, L., 1956: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Cuticula des Laubmooses *Physcomitrium acuminatum*. Z. Naturforschg. 11b, 673—675.
- Böhmker, H., 1916: Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beih. Bot. Zbl. I. 33, 171—247.
- Buvat, R., 1957a: L'infrastructure des plasmodesmes et la continuité des cytoplasmes. C. R. Acad. Sci. (Paris) 245, 198—201.
- Buvat, R., 1957b: Relations entre l'ergastoplasme et l'appareil vacuolaire. C. R. Acad. Sci. (Paris) 245, 350—352.
- Buvat, R., 1958: Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. Ann. Sci. natur. Bot. XI. sér. 19, 121—161.
- Buvat, R., 1960: L'infrastructure des plasmodesmes, dans les cellules parenchymateuses des cordons conducteurs jeunes de *Cucurbita pepo* L. C. R. Acad. Sci. (Paris) 250, 170—172.
- Buvat, R. et Lance, A., 1957: Configuration submicroscopique de la pellicule ectoplasmique (ou membrane cytoplasmique) de diverses cellules végétales. C. R. Acad. Sci. (Paris) 245, 2083—2085.
- Buvat, R. et Lance, A., 1958: Évolution des infrastructures de mitochondries au cours de la différenciation cellulaire. C. R. Acad. Sci. (Paris) 247, 1130—1132.
- Caporali, L., 1958: Infrastructure et évolution des plastes du méristème radicaire de *Lens culinaris* L. C. R. Acad. Sci. (Paris) 246, 1263—1265.
- Deufel, J., 1954: Zytologische Untersuchungen an sezernierenden Zellen. Naturwissenschaften 41, 41—42.
- Devidé, Z. und Wrischer, M., 1960: Versuche über gasblasenfreie Plexiglas-Einbettung von pflanzlichen Objekten für Ultramikrotomie. Mikroskopie 14, 337—342.
- Frey-Wyssling, A., 1935: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin (Springer).

- Frey-Wyssling, A.**, 1955: The Phloem Supply to the Nectaries. *Acta Bot. Neerlandica* 4, 358—369.
- Frey-Wyssling, A.**, 1959: Die pflanzliche Zellwand. Berlin (Springer).
- Frey-Wyssling, A., Zimmermann, B. und Maurizio, A.**, 1954: Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien. *Experientia* 10, 490—492.
- Frey-Wyssling, A. und Kreutzer, E.**, 1958a: Die submikroskopische Entwicklung der Chromoplasten in den Blüten von *Ranunculus repens* L. *Planta* 51, 104—114.
- Frey-Wyssling, A. und Kreutzer, E.**, 1958b: The Submicroscopic Development of Chromoplasts in the Fruit of *Capsicum annum* L. *J. Ultrastruct. Research* 1, 397—411.
- Genevès, L., Lance, A. et Buvat, R.**, 1958: Sur la présence, dans le cytoplasme végétal, et sur la nature ergastoplasmique de constituants figurés analogues aux »lysosomes« ou aux »dense bodies« des cellules animales. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 247, 2028—2030.
- Haguenau, F.**, 1958: The Ergastoplasm: Its History, Ultrastructure and Biochemistry. *Intern. Rev. Cytol.* 7, 425—483.
- Heitz, E.**, 1957: Die Struktur der Chondriosomen und Plastiden im Wurzelmeristem von *Zea Mays* und *Vicia Faba*. *Z. Naturforschg.* 12b, 283—286.
- Hirsch, G. C.**, 1960: Die Fließbandarbeit in der exokrinen Pankreaszelle bei der Produktion von Enzymen. Mit einem Exkurs über Ergastoplasma und Golgi-Körper. *Naturwissenschaften* 47, 25—35.
- Hodge, A. J., McLean, J. D. and Mercer, F. V.**, 1956: A Possible Mechanism for the Morphogenesis of Lamellar Systems in Plant Cells. *J. Biophysic. and Biochem. Cytol.* 2, 597—608.
- Höfler, K.**, 1957: Mikrosomen und Meiosomen. *Protoplasma* 43, 167—169.
- Lüttge, U.**, 1961: Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion. I. *Planta* 56, 189—212.
- Menke, W.**, 1960: Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Plastiden von *Elodea canadensis*. *Z. Naturforschg.* 15b, 800—804.
- Oberling, Ch.**, 1959: The Structure of Cytoplasm. *Intern. Rev. Cytol.* 8, 1—31.
- Pekarek, J.**, 1929: Vitalfärbung von Nektarien. *Kolloidchem. Beih.* 28, Hefte 7—10. (Zitiert nach Agthe 1951).
- Porter, K. R. and Machado, R. D.**, 1960: Studies on the Endoplasmic Reticulum. IV. Its Form and Distribution during Mitosis in Cells of Onion Root Tip. *J. Biophysic. and Biochem. Cytol.* 7, 167—180.
- Schnepf, E.**, 1960: Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. *Planta* 54, 641—674.
- Schwendt, E.**, 1907: Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. *Beih. Bot. Zbl.* I, 22, 245—286.
- Sitte, P.**, 1958: Die Ultrastruktur von Wurzelmeristemzellen der Erbse (*Pisum sativum*). *Protoplasma* 49, 447—522.
- Sperlich, A.**, 1939: Das trophische Parenchym. B: Exkretionsgewebe. Berlin (Borntraeger).
- Struger, S.**, 1957: Der elektronenmikroskopische Nachweis von Plasmodemen mit Hilfe der Uranylprägnierung an Wurzelmeristemen. *Protoplasma* 43, 231—236.
- Tschermak-Woess, E.**, 1956: Karyologische Pflanzenanatomie. *Protoplasma* 46, 798—834.
- Vis, J. H.**, 1958: The Histochemical Demonstration of Acid Phosphatase in Nectaries. *Acta Bot. Neerlandica* 7, 124—130.
- Volz, G.**, 1952: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Porengrößen pflanzlicher Zellwände. *Mikroskopie* 7, 251—266.
- Whaley, W. G., Kephart, J. E. and Mollenhauer, H. H.**, 1959: Developmental Changes in the Golgi-apparatus of Maize Root Cells. *Am. J. Botany* 46, 743—751.

- Whaley, W. G., Mollenhauer, H. H. and Kephart, J. E., 1959: The Endoplasmic Reticulum and the Golgi Structures in Maize Root Cells. *J. Biophysic. and Biochem. Cytol.* 5, 501—506.
- Wohlfarth-Bottermann, K. E. und Moericke, V., 1959: Gesetzmässiges Vorkommen cytoplasmatischer Lamellensysteme in Abhängigkeit vom Funktionsrythmus einer Zelle. *Z. Naturforschg.* 14b, 446—450.
- Ziegler, H., 1955: Phosphataseaktivität und Sauerstoffverbrauch des Nektariums von *Abutilon striatum* Dick s. *Naturwissenschaften* 42, 259—260.
- Ziegler, H., 1956: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. *Planta* 47, 447—500.
- Zimmermann, J. G., 1932: Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beih. Bot. Zbl.* 49, I., 99—196.

VII. TAFELERKLÄRUNG

TAFEL I.

- Abb. 1—3. Gezeichnet nach verschiedenen elektronenmikroskopischen Aufnahmen der Dünnschnitte durch extraflorale Nektarien von *Vicia faba*.
- Abb. 1. Schnitt durch das Nektarium (normal zur Blattoberfläche).
- Abb. 2. Schräger Schnitt durch ein (etwas grösseres) Köpfchen.
- K — Köpfchen
 S — Stiel
 B — Basale Zellschicht
 SE — Subepidermale Zellschicht
 a — Cuticula
 b — Zellwand mit Protuberanzen
 c — Cutinisierte Zellwand der Stielzelle
 d — Zelle mit endoplasmatischem Reticulum in Bläschenform
 e — Zelle mit endoplasmatischem Reticulum in Zisternenform
 f — Vacuole mit grobkörnigen Einschlüssen
 g — Vacuole mit feinkörnigen Einschlüssen
 h — Plasmodesme
 i — Zellkern
 j — Mitochondrium
 k, l — Leucoplast der Basalzelle
 m — Leucoplast der Köpfchenzelle
- Abb. 3. a—f. Leucoplasten aus den Köpfchenzellen mit Tubuli und Einschlüssen unbekannter Natur.

TAFELN II—VI = elektronenmikroskopische Aufnahmen der Dünnschnitte durch extraflorale Nektarien von *Vicia faba*.

TAFEL II.

- Abb. 4. Teil der Köpfchenzelle. Zellwand (lichter) mit Protuberanzen. Cuticula (dunkler) von der Zellwand abgehoben (links und rechts oben). 21000:1.
- Abb. 5. Zellgrenze zwischen Köpfchen und Stiel. Übergang der Cuticula in die cutinisierte Zellwand (oben, dunkel; beachte die Inhomogenität dieser Schicht). Querwand von mehreren Plasmodesmen durchsetzt. 21000:1.
- Abb. 6. Grundplasma der Köpfchenzelle. Endoplasmatisches Reticulum in Bläschen- bzw. Lakunenform ausgebildet. Rechts zwei Mitochondrien mit grosser Zahl von Sacculi. Links Zellwand zwischen zwei Zellen mit schräg durchschnittenen Plasmodesmen. 31500:1.

- Abb. 7. Grundplasma einer Zelle aus der Basalschicht. Endoplasmatisches Reticulum in Bläschenform. Links drei Mitochondrien. 31500:1.
- Abb. 8. Teil einer Zelle der Basalschicht. Leucoplast (Mitte rechts) mit zwei Stärkekörnern. Endoplasmatisches Reticulum in Form von flachen Zisternen ausgebildet, an der Aussenseite mit Meiosomen besetzt. 15800:1.

TAFEL III.

- Abb. 9. Teil einer Zelle der Basalschicht. Endoplasmatisches Reticulum in Bläschenform. Links unten Vacuole mit feinkörnigem Inhalt. Rechts oben dicke Zellwand und dünnere Cuticula (dunkel). 31500:1.
- Abb. 10. Ausschnitt aus der Abb. 9. 63000:1.

TAFEL IV.

- Abb. 11. Teil einer Zelle aus der subepidermalen Schicht. Zisternen des endoplasmatischen Reticulums stellenweise eingeschnürt. Meiosomenbesatz an der Aussenseite der Zisternen. 21000:1.
- Abb. 12. Teil einer Zelle aus der Basal- bzw. Subepidermalschicht. Endoplasmatisches Reticulum aus Reihen von Bläschen bestehend. 21000:1.
- Abb. 13. Zellgrenze zwischen zwei Zellen der Basalschicht. Plasmodesmen. Links Zisternen des endoplasmatischen Reticulums im Kontakt mit den Plasmodesmen. 21000:1.
- Abb. 14. Zwei kompliziert gebaute Plasmodesmen in der Zellwand zwischen zwei Zellen der Basalschicht. 21000:1.
- Abb. 15. und 16. Die Berührung des endoplasmatischen Reticulums mit den Plasmodesmen in der Zellwand zwischen zwei Basalzellen. Die Plasmodesme in Abb. 15. ist verzweigt. 31500:1.

TAFEL V.

- Abb. 17. Ausschnitt aus einer Köpfcenzelle (Teil eines Plasmastranges). Mitochondrien mit zahlreichen Sacculi. Mitochondrienmatrix elektronenoptisch dicht. Endoplasmatisches Reticulum in Lakunenform. 42 000 : 1.
- Abb. 18. Teil einer Köpfcenzelle mit den der »Zellkomponente A« entsprechenden Gebilden. 42000:1.
- Abb. 19. Leucoplasten einer Basalzelle. Endoplasmatisches Reticulum in Zisternenform. 15800:1.
- Abb. 20. Teil einer Basalzelle. Leucoplasten mit Stärkekörnern. Leucoplast rechts fast völlig mit Stärke erfüllt. 15800:1.
- Abb. 21. Ausschnitt aus einer Zelle der subepidermalen Schicht. Junger Chloroplast mit zwei Stärkekörnern. Endoplasmatisches Reticulum in Zisternenform. 15800:1.

TAFEL VI.

- Abb. 22. Teil einer Köpfcenzelle. Leucoplast (oben) mit charakteristischen Einschlüssen unbekannter Natur. Zellwand mit Plasmodesmen. 21 000 : 1.
- Abb. 23. Leucoplast aus einer Köpfcenzelle. Der unbekannte Einschluss in der Mitte lichter. 21000:1.
- Abb. 24. Leucoplasten einer Köpfcenzelle. Die fraglichen Einschlüsse in der Mitte hohl. Stellenweise durchgeschnittene Tubuli sichtbar. 21000:1.
- Abb. 25. Ausschnitt aus einer Köpfcenzelle. Links und rechts unten Mitochondrien mit grosser Zahl von Sacculi. Golgi-Körperchen (in der Mitte). 52500:1.
- Abb. 26. Mesophyllzelle. Ausschnitt eines voll entwickelten Chloroplasten mit Grana- und Stromalamellen. 52500:1.

S A D R Ź A J

ELEKTRONSKO-MIKROSKOPSKA OPAŽANJA NA EKSTRAFLORALNIM NEKTARIJIMA BOBA (*Vicia faba* L.)

M. Wrischer

Prigodom usavršavanja elektronsko-mikroskopskih preparativnih metoda upotrebljeni su također razni biljni objekti, među njima i ekstrafloralni nektariji na palistićima boba (*Vicia faba* L.). Budući da te tvorevine dosad nisu bile istražene elektronskim mikroskopom, objavljuju se rezultati izvršenih opažanja.

Ultratanki prerezi kroz ekstrafloralne nektarije na palistićima boba pokazuju nakon standardne fiksacije osmijevim tetroksidom u ultrastrukturni stanica ove osobitosti:

a) Kutikula stanica glavice ne pokazuje na ultratankim prerezima nikakve pore.

b) Vanjska stanična membrana glavice ima brojna razgranjena centripetalna odebljanja (protuberance). Time je znatno povećana površina stanice za izlučivanje nektara.

c) Osnovna plazma stanica nektarija, kao i subepidermalnih stanica, često ima mnogo mejosoma, a endoplazmatski retikulum razvijen je u obliku submikroskopskih mjehurića (alveolice) odnosno kratkih plosnatih cisterni. Zapaženi su prelazni oblici stapanja mjehurića u cisterne, što podupire teoriju *Hodg*e-a i suradnika o stvaranju cisterni u biljnim stanicama stapanjem mjehurića.

d) Unutrašnjost mitohondrija ispunjena je brojnim sakulima. Time je površina potrebna za izmjenu tvari znatno povećana.

e) Leukoplasti stanica glavice odlikuju se nepoznatim elektronsko-optički gustim uklopinama ograničenim jasnom jednoslojnom membranom. (Leukoplasti u bazalnim i subepidermalnim stanicama građeni su međutim slično proplastidima drugih biljaka i biljnih organa.)

Opisana je i kratko raspravljena također fina građa ostalih dijelova stanice, koja se uglavnom podudara s dosad poznatim činjenicama:

Stanične jezgre ne pokazuju s obzirom na svoju građu nekih osobitosti. Plazmodezmije su naročito česte u istraživanim žljezdastim stanicama. Vakuole žljezdastih stanica sadrže uz veće osmiofilne uklopine i vrlo fine pahuljičaste uklopine submikroskopskih dimenzija. Golgijeva tjelešca ne pokazuju nikakva odstupanja u građi. U citoplazmi stanica nektarija nađene su tvorevine slične organelima opisanim od drugih istraživača kao »stanična komponenta A« odn. »lizosomi« ili »dense bodies«. Submikroskopska građa stanica mezofila iznad nektarija slična je onoj normalnog lista.

Iz svega izloženog jasno je vidljivo da su utvrđene osobitosti ultrastrukture stanica nektarija bez sumnje u najužoj vezi s intenzivnom izmjenom tvari koja se u tim organima vrši.