

SANAJALAN (PTERIDIUM AQUILINUM (L.) KUHN.)
NEKTAARIOIDEN AKTIIVISESTA TOIMINNASTA

EINO OINONEN

SUMMARY:
ON THE ACTIVE FUNCTION OF NECTARIES OF BRACKEN
(PTERIDIUM AQUILINUM (L.) KHUN.)

HELSINKI 1963

Sisällysluettelo

	Sivu
Yleistä	5
Sanajalan nektaariot	7
Tutkimushypoteeseista	10
Kirjallisuusluettelo — <i>References</i>	14
<i>Summary</i>	16

Yleistä

Nesteiden vuotaminen haavoitetuista putkilokasveista on kasvifysiologian vanhimpia tutkimuskohteita (LEPESCHKIN 1906). Ensimmäiset tutkijat päätyivät selitykseen, että juuripaine aiheuttaa veden nousun kasvin maanpäällisiin osiin ja erittymisen niistä. Viime vuosisadan loppupuolella todettiin kuitenkin, että nesteiden erittymistä voi tapahtua rajoitetusti myös juuristosta riippumatta, katkaistujen kasvin osien rauhasmaisista elimistä, ns. aktiivisista hydatodeista. Näihin kuuluvat nektaariot, joilla ymmärretään sokeripitoisia nesteitä erittäviä rauhasia (FREY-WÜSSLING 1935).

Erotukseksi kukkien nektaarioista (floraalisista l. nuptiaalisista) lehdillä sijaitsevia nektaarioita nimitetään ekstraloraalisiksi tai ekstranuptiaalisiksi (FELDHOFEN 1933). Jälkimmäisiä voidaan pitää fylogeneettisesti alkuperäisempinä kuin kukkien nektaarioita (FREY-WÜSSLING 1933). Kasvikunnasta todella löytyykin tällaista kehityssuuntaa osoittavia väliasteita (BROWN 1938, FAHN 1953).

Saniaiskasvien ryhmässä nektaariot ovat verraten harvinaisia. Tunnettuja ovat erityisesti sanajalan nektaariot (ekstranuptiaaliset), jotka sijaitsevat lehtiruodin ja lehdyköitten liitoskohdissa. Nektaarioita on myös *Drynaria ridigulalla*, mutta ne ovat tällä lajilla alempana, varsinaisella lehtiruodilla. *Photinopteris speciosalla* on taas nektaarioita sekä lehdyköitten tyvillä että lehtiruodilla (GOEBEL 1930). Nesteiden eritystä esiintyy lisäksi muillakin saniaisilla, esim. *Polypodium*- ja *Dryopteris*-suvuissa lehtisuonten pätekohtissa (BOWER 1923, FREY-WÜSSLING 1935), mutta nämä rauhaset eivät ole nektaarioita, vaan tavallisia hydatodeja.

Nektaarioiden erittämän nesteen sokeripitoisuus vaihtelee eri kasvilajeilla huomattavasti, ollen vain 2—8 % *Fritillaria imperialiksen* kukissa ja n. 30 % *Euphorbia pulcherriman* kukissa (AGTHE 1951). Jälkimmäisen lajin osalta mainitaan mitatun jopa yli 60 %:n väkevyyksiä (VANSELL 1940), mutta selityksenä näin korkeisiin arvoihin on AGTHEN arvelun mukaan se, että nektaarioeritteestä on ehtinyt ennen mittausta haihtua vettä. Kuinka suuri on sanajalan nektaarioeritteen sokeripitoisuus, on yhä selvittämättä. FREY-WÜSSLING ja HÄUSERMANN (1960) ovat tosin saaneet kokeistaan toistuvasti negatiivisia tuloksia, mutta heidän mittauksensa lienevät olleet pistokokeen luontoisia ja oli-

vat tehdyt erittymisen loppuvaiheessa. On tunnettua, että nektarioeritteen sokeripitoisuus yleensä saavuttaa maksiminsa eritystoiminnan voimakkaimmassa vaiheessa — kasvun suuren periodin aikana — ja saattaa olla huomattavasti alhaisempi erityksen alussa ja lopulla. Lisäksi esiintyy vaihtelua sääsuhteiden ja vuorokaudenaikojen mukaisesti (BEUTLER 1930, FREY-WÜSSLING 1935).

Nektarioeritteen sokerit ovat glukoosia, fruktoosia ja sakkaroosia (FREY-WÜSSLING 1935, FREY-WÜSSLING, ZIMMERMANN ja MAURIZIO 1954). Eritteellä on suuriarvoinen merkitys ravintoaineena erityisesti lukuisille hyönteislajeille, ja hyönteisillä on puolestaan tärkeä merkitys kukkien pölytykselle. Sitä vastoin on arveltu, että hyönteisten vierailu ekstranuptiaalisissa nektarioissa olisi ko. kasvien kannalta merkityksetöntä. Toisaalta on kuitenkin todettu, että hyönteisten suorittama meden imeminen (myös keinollisesti kapillaariputken avulla) kiihoittaa nektarioita runsaampaan erittämiseen (BOETIUS 1948, MATILE 1956). Koska erittymisellä on kasville fysiologinen merkityksensä, jonka laatua ei tosin vielä varmuudella tunneta, seuraa tästä, että myös hyönteisten aiheuttamalla nektariotoiminnan vilkastumisella ja ehkä myös eritepisaran poistamisella saattaa olla jonkinlaista fysiologista vaikutusta.

Erittyminen on aerobinen tapahtuma, johon hengitysmyrkyt vaikuttavat ehkäisevästi (LEPESCHKIN 1906, MATILE 1956). Myöskin ZIEGLER (1955) on todennut erittymisen olevan riippuvuussuhteessa hengitykseen. Nektarioiden toimintaa on lisäksi voitu säädellä heteroauksiinin ja askorbiinihapon avulla (MATILE 1956).

Nektarioita on verrattu eräänlaisiin nesteventtiileihin (ks. esim. FREI 1955), joiden avulla kasvi säätelisi rakennusaineittensa käyttöä, poistaen tarpeettomia aineita ja haitallista ylijäämää. On katsottu, että tällainen toiminta ilmaisisi epäsuhdetta rakennusaineita mobilisoivien ja niitä käyttävien kudosten välillä (FREY-WÜSSLING 1933, 1935). Tässä yhteydessä on kuitenkin aihetta huomata, että eritteen määrä on usein sangen pieni (ZIMMERMANN 1932) — ja suuremmat määrät ovat »lypsämällä» saatuja — ja että vertailevia kvantitatiivisia analyyseja on toistaiseksi tehty niin vähän, että tällainen otaksuma omaa arvoa etupäässä vain työhypoteesina (FREY-WÜSSLING tunnustaa tämän, 1933). FREY-WÜSSLING ja HÄUSERMANN (1960) olettavat, että sanajalan nektariot toimisivat tavallisina hydatodeina, koska heidän tutkimissaan eritepisaroissa ei ollut sokeria.

FREY-WÜSSLING, ZIMMERMANN ja MAURIZIO (1954) sekä MATILE (1956) eivät hyväksy varaventtiilihypoteesia sokeria erittävien nektarioiden osalta, vaan katsovat, että aktiivinen rauhaseritys noudattaa muunlaista säätelyä. Heidän päätelmänsä perustuvat siihen, että irtileikatut nektariot suorittavat aktiivista eritystä, kun ne asetetaan veteen tai sokeriliuoksiin kellumaan, ja että nektarioiden entsyymit vaikuttavat tällöin muuntavasti glukoosiin.

Nektarioiden pinnalla on vaihteleva määrä huulisolupareja (muodostavat mesirakoja), joiden välitse neste erittyy pisaraksi niiden päälle. Nämä mesiraot

johtavat alla olevaan vähäiseen mesikammioon, jota ympäröi ohutseinäinen ja plasmarikas solukko. Tähän solukkoon työntyy syvemmältä johtojänteen haarroja. Varaventtiilihypoteesin mukaan siiviläputkien sokeripitoista nestettä puristuisi paineella solunväliverkoston kautta nektaarion pintaa kohti ja purkautuisi ulos niistä kohdista, missä vastus on pienin, siis erityisesti mesirakojen kohdalta ja osaksi myös kutikulan (ks. FREY-WÜSSLING 1935, s. 329) lävitse. FREY-WÜSSLING ja HÄUSERMANN (1960) ovat päätyneet sellaiseen käsitykseen, että itse nektariokudos toimisi eräänlaisena pumppulaitoksena. Mikäli neste työntyy tällä tavoin mesirakojen kautta, täytyisi niissä olla jonkinlainen sulkijamekanismi, joka olisi koordinoitunut nektariokudoksen pumpputoiminnan kanssa. Mesiraohan ovat sulkeutuneina rauhasen ollessa lepotilassa. Yleisrakenteeltaan mesiraot ovat samanlaisia kuin ilmaroot, ja koska jälkimmäiset ovat koordinoituneet yhteytystoimintaa säätelevien tekijöiden kanssa, voitaisiin ajatella, että mesirakojen toimintaperiaate olisi samankaltainen. Tätä mahdollisuutta em. tutkijat pitävät kuitenkin epätodennäköisenä, koska neste-erityksen säätelevät otaksuttavasti eri tekijät. Samasta syystä he katsovat, että ilma- ja mesiraoillaikin täytynee olla jonkinlaista eroavuutta. Onkin todettu, että mesirakojen huulisoluilta puuttuvat usein ilmarakojen huulisoluille ominaiset seinäpaksunnokset.

BEHRENS (1879, ks. FREY-WÜSSLING ja HÄUSERMANN 1960) on kuvannut *Parnassian* kukkien mesirakoja eri avautuneisuus-sulkeutuneisuusasteissa, mikä viittaa siihen, että tämän kasvin mesiraoissa olisi jonkinlainen säätelymekanismi. Monien kasvilajien kukkien mesiraot ovat kuitenkin liikkumattomia, ts. ne ovat aina avoimia huokosia (FREI 1955).

Millä tavoin mesiraot avautuvat ja sulkeutuvat, on toistaiseksi jäänyt kokonaan selvittämättä. Tämä asiantila on jossakin määrin omituinen. On tutkittu monien vuosikymmenien aikana nektarioiden rakennetta ja fysiologista toimintaa suorittaen työläitä ja erinomaisen taitavasti suunniteltuja analyyseja, mutta ei ole mainittavasti tarkasteltu elävien kasvien nektarioiden erittämistapahtumaa mikroskoopin avulla. Myöskin BROWN (1938) kiinnittää huomiota siihen, että olisi enemmän käytettävä hyväksi elävän materiaalin tarjoamia mahdollisuuksia.

Sanajalan nektariot

Sanajalan nektariot ovat saaneet osakseen suhteellisen vähän huomiota kirjallisuudessa. Tähän toteamukseen on päätynyt myös TRYON (1941, s. 4—5). Viitaten FRANCIS DARWINIIN (1876), joka ensimmäisenä kuvannee havaintojaan sanajalan nektarioista, hän sanoo: »The only other original observation I have seen is that of VICTORIN, Les Filicinées du Quebec. Contrib. Lab. Bot. Univ. Montreal No. 2,71 (1923), who says: »Au printemps les nectaires basilaires des segments sont presque toujours visités par une grosse fourmi noire.» —.» Muitakin

havainnoitsijoita sentään löytyy ko. ajanjaksolta, mainittakoon erityisesti FIGDOR (1891) ja SCHWENDT (1907). BRAID (1959) huomauttaa sanajalkakirjallisuutta koskevassa katsauksessaan, että olisi vihdoin selvitettävä sanajalan nektarioiden, kuten myös tämän kasvin juurakoissa olevien erikoislaatuisten pneumatoforien merkitys.

Mielenkiinnon virittäjinä sanajalan nektarioihin lienevät useimmissa tapauksissa olleet muurahaiset. Ne ohjaavat tarkkaavaisuuden näihin muuten huomiota herättämättömiin kasvin osiin. Muurahaisten puuhailusta muistetaan melkein säännöllisesti mainita, kun on puhetta tämän kasvilajin mesirauhasta. Missä sanajalkaa kasvaa, siellä on yleensä muurahaisiakin, ja nämä käyttävät sängen halukkaasti hyväkseen nektarioeritettä. Olen todennut, että kulkemalla ristiin rastiin sanajalkakasvustoissa nektarioiden toimintavaiheen aikana, voidaan nopeasti saada varsin edustava läpileikkaus ko. kasvustoalueen muurahaislajistosta. Yleensä vain maan sisällä piileskelevää elämää viettävät lajit jäävät tällöin pois kokoelmasta. Ympäristön laadusta riippuu suuresti, millainen lajikokoomus keräyksen tuloksena on. *Myrmica*-sukuun kuuluvien lajien yleisyys mitä erilaisimmilla sanajalan kasvupaikoilla aiheuttaa sen, että tämä suku tulee keskimäärin ehkä kaikkein voimakkaimmin esiin. *Myrmica*-lajeja tapasi CHARLES DARWININ nektarioissa avustaessaan havaintojen teossa poikaansa FRANCIS DARWINIA (1876). Varsin yleisiä vierailijoita sanajalan nektarioissa ovat lisäksi *Lasius niger* (L.) FABR., *Formica fusca* L., *Leptothorax acervorum* (FABR.) NYL., *Formica exsecta* NYL. ja *Formica rufa* -lajit. Joskus olen nähnyt myös *Formica truncorum* FABR. ja *Camponotus herculeanus* (LATR.) MAYR -yksilöitä niissä. Muurahaisten ohella käyttävät nektarioiden eritettä hyväkseen useat kovakuoriaislajit (mm. Coccinellidae-, Elateridae- [CH. DARWININ mainitsee] ja Cerambycidae-lajeja). Usein olen havainnut myös eräiden kärpäs- ja lehtipistiäislajien tutkivan näitä rauhasia.

Muurahaiset eivät tyydy yksinomaan eritepisaroihin, vaan kaivavat nektarioihin syviä kuoppia (havainnut myös CH. DARWIN). Näin menettelevät eräät *Myrmicat* ja *Lasius niger*, jotka samalla tavoin turmelevat kukkapenkeissä esim. pionin (*Paeonia*) nuppujen nektarioita¹⁾. Tällainen vioitus on paikotellen sanajalkakasvustoissa niin yleistä, että eristystoiminnan päätyttyä saattaa enimmäksä osassa lehtiä olla ruskettuneet kuopat alimpien nektarioiden paikalla.

Sanajalan nektariot erittävät jo siinä vaiheessa, jolloin lehtilavan aihe on vielä kuin nyrkkiin koukistuneena mehevän lehtiruodin kärjessä. Eritystä tapahtuu ensinnä vain alimmassa nektarioparissa. Nämä rauhaset näkyvät tällöin kaljuina ja kirkkaan vihreinä tai ruskeina täplinä (rodullinen tunnus) lehtiruodin harmahtavan tai ruskehtavan karvapeitteen lomasta. Erittymisen on voimakkainta lehtiruodin pituuskasvun ollessa suurimmillaan, siis yleensä vasta sitten kun ruodin pituus on ylittänyt n. 20—30 cm. Viimeistään lehtiruodin

¹⁾ Ks. myös HÖLLDOBLER 1937.

pituuskasvun suuren periodin lopulla, jolloin lehtilavan aihe kääntyy koukistuneesta asennostaan pystyyn ja kiertyy tyvipäästään lähtien auki, on toinenkin nektariopari yleensä toiminnassa (usein jo varsin aikaisinkin) ja myöhemmin poikkeuksellisesti vielä kolmaskin pari. Nestepisarat ovat näissä kuitenkin hyvin pieniä. Nektarioiden aiheet ovat olemassa vielä seuraavienkin lehdyköitten hangoissa.

Kiinnittäessäni ensi kertaa huomiota sanajalan nektarioihin, olivat oppaini muurahaiset. Havaitsin, että nektarioista erittyy varsin nopeasti uusia pisaroita muurahaisten hyväkseen käyttämien tilalle. Silloin kun pisarat saivat olla rauhassa muurahaisilta ja muilta hyönteisiltä, ne kasvoivat enintään n. nektariopinnan suuruisiksi. Suurimpia pisaroita esiintyi pahviputkien sisällä hyvin heikossa valossa kasvattamissani lehdissä. Haihtuminen oli tässä melkein suljetussa tilassa ilmeisesti vähäistä. En havainnut milloinkaan, että erittymistä olisi jatkunut siinä määrin, että neste olisi alkanut valua alaspäin pitkin ruotia. Katkaisemalla lehtiruoteja tarkistin, onko erittyminen ehkä juuripaineesta johuttavaa guttaatiota, kuten esim. TRYON (1941) arvelee. Totesin, että pisaroimista jatkui ainakin n. puolen tunnin ajan, vaikka tavan takaa kuivasin nektarioiden pinnan imupaperilla. Eräessä irroitettu ruodissa ollut *Myrmica lobicornis* NYL. -yksilö jatkoi häiriintymättä kiertokäyntiään vuorotellen neljässä samanaikaisesti erittävässä nektariossa kymmenisen minuuttia, kunnes poimin sen pois lajinmäärittystä varten. Erittymistä jatkui niissäkin tapauksissa, jolloin ruoti oli katkaistu vain muutamia senttimetrejä nektarioiden alapuolelta. Päätelin, että guttaatiosta ei ole tässä kysymys, vaan että erittyminen johtunee itse nektarioiden toiminnasta ja että nektarioerite lienee mettä, koska muurahaiset ovat sille ahnaita (näin päättelee myös TRYON 1941). Ne eivät ole kiinnostuneita haavoitetuista ruodeista valuvista nesteistä eivätkä sadevesipisaroista (nämä seikat tarkistin kokeellisesti).

Koska erittyminen oli varsin nopeata, arvelin että sitä tuskin voidaan pitää osmoottisena ilmiönä, vaan että tapahtuman täytynee olla aktiivista laatua. Erittävien nektarioiden mikroskooppinen tarkastelu luonnossa tuottikin mielenkiintoista nähtävää. Katselin ensiksi sellaista nektariota, jonka päällä oli suuri pisara. Tässä ei ollut havaittavissa koon kasvua tarkastelun aikana, eikä itse nektarion pinnalla näkynyt aukkoja, joista neste olisi voinut tunkeutua esiin todetulla nopeudella. Kuivasin sitten pisanan, ja ehkä n. 10 sekunnin kuluksella havaitsin, että eräs huulisolupari alkoi ikään kuin pumpata esiin pisaraa. Solujen välinen rako avautui ja sulkeutui suurella nopeudella sykkien, arviolta n. 3—5 kertaa sekunnissa. Tätä jatkui muutamien sekuntien ajan ja liike päättyi sitten raon sulkeutumiseen yhtäkkisesti. Hetken kuluttua eräs toinen mesirako alkoi toimia samalla tavoin. Esiin työntyneet pisarat yhtyivät, ja jälleen muutaman sekunnin kuluttua tämä toinen huulisolupari lakkasi toimimasta. Vaikka nektarion pinnalla oli lisäksi muutamia muita toimintakykyisiltä näyttäviä mesi-

rakoja, en havainnut niiden toimivan kertaakaan. Tarkastelin joitakin muita nektarioita ja totesin, että näissä tapahtui erityis samalla tavoin. Eräissä nektarioissa toimi useampia kuin kaksi mesirakoa, mutta joukossa oli sellainenkin, jossa vain yksi ainoa mesirako »pumppasi» esiin pisaran. Eritteen kuivattamisen jälkeen ryhtyi ensiksi toimimaan milloin mikin mesirako ilman mitään havaittavaa vuorojärjestystä, mutta joissakin tapauksissa oli jokin niistä selvästi aktiivisin, toimien useammin ja erittäin runsaammin kuin muut. Useissa nektarioissa oli osa huulisolupareista ilmeisesti kuolleita ja jotkut niistä olivat mekaanisesti vahingoittuneita. — Katkaistuani muutamia ruoteja vein ne sisälle huoneeseen (asettamatta niitä veteen) ja tutkin niiden nektarioiden erittämistä n. puolen tunnin ajan. Näytti siltä, että imupaperilla kuivaaminen olisi ratkaisevasti aktivoinut mesirakoja toimimaan. Jollen pisaraa kuivattanut, jäivät mesiraot lepotilaan, mutta kun kuivatin erittyneen nesteen tavan takaa, uusiutui eritystoiminta yleensä melkein välittömästi. Näiden tarkastelujen aikana syntyneet pisarat olivat kuitenkin verraten pieniä. On mahdollista, että mesiraot voivat toimia yhtäjaksoisesti pitempäänkin kuin vain muutamien sekuntien ajan tai ehkä ne rupeavat uudelleen toimimaan jo erittyneen nestepisaran alla, sillä muuten on suurten pisaroiden muodostumista vaikea ymmärtää. Lehtiruodit olivat tutkituissa tapauksissa 50—60 cm pituisia, joten erittymisen voimakkain vaihe oli jo tullut sivuutetuksi tässä lehtien pituuden puolesta keskinkertaisessa kasvustossa.

Edellä esitettyjen havaintojen perusteella herää helposti kysymys: toimiiko nektariokudos pumppulaitteena ja ovatko mesiraot sulkijan asemassa (FREY-WÜSSLINGIN ja HÄUSERMANNIN päätelmä, 1960), vai onko niin, että mesiraot toimivat pumppumekanismina ja nektariokudos vain eritteen valmistajana?

Tutkimushypoteeseista

Nektariotutkimuksissa saavutettujen tulosten tulkinnoissa on nojaututtu suuresti määrin erilaisiin työhypoteeseihin. Niin paljon kuin näiden varaan on voitu rakentaakin, on nektarioiden toiminnan merkitystä yhä pidettävä ratkaisuaan odottavana ongelmana. On todettu, että nektarioilla ei ole mainittavaa vaikutusta niitä omaavien kasvin osien kasvuun ja kehitykseen. Kauan käytössä ollut oletus hylkyaineiden poistamisesta ei ole osoittautunut kestäväksi. MATILE (1956, s. 239) sanoo: »Ganz klar folgt aus diesen Angaben, dass der Drüsenstoffwechsel niemals nur zur Sekretion irgendwelcher überschüssiger Stoffe eingesetzt wird; vielmehr muss angenommen werden, dass unbekannte Regulatoren die internen physiologischen Abläufe mitbestimmen, wie dies wohl allgemein für lebende Zellen zutrifft.»

Eteenpäin pääseminen sangen pulmallisessa nektariotutkimuksessa vaatii siis uusia työhypoteeseja ja niiden kantavuuden tarkistuksia. Kirjallisuudessa esiintyviä viitteitä »seulomalla» käy ilmi, että eräs tutkimisen arvoinen linja

voidaan perustaa nojautumalla GOEBELIN (1930) päätelmään *Drynaria ridigulan* nektarioiden toiminnasta, josta hän sanoo (s. 1175): »Dass die Sekretion dieser Nektarien mit Entfaltungsvorgängen in Bezug steht, scheint mir unzweifelhaft.» Myöskin eräät muut tutkijat viittaavat kasvuliikkeisiin. FREY-WÜSSLING (1933) mainitsee, että nektarioiden runsain eritystoiminta on mm. *Hevea brasiliensis* lehdillä ja monien kasvilajien kukilla rinnakkaista voimakkaimmillaan esiintyvien kasvuliikkeiden kanssa. Tästä näkökulmasta ei ongelmaa liene tutkimuksessa vielä mainittavasti lähestytty.

Omat orientoivat kokeeni (OINONEN 1948), joita olen vain vähäisessä määrässä päässyt myöhemmin (1950—52) jatkamaan, perustuivat em. GOEBELIN ajatukseen sekä lisäksi havaintoihini pisaroiden valoa kondensoivasta ominaisuudesta. Tällainen pisaroiden linssivaikutus näkyy selvästi esim. kielon (*Convallaria majalis*) lehdillä, kun niitä katsellaan sateen jälkeen alapuolelta valoa vasten. Männyntaimien latvasilmujen päällä olevat pihkapisarat (esiintyy myös muilla puulajeilla) valaisevat puolestaan lämpöisessä auringonpaisteessa sulaessaan silmujen sisustan erittäin valoisaksi. Ilmiö ei liene vailla merkitystä, koska puiden latvasilmut ovat elintoiminnossaan suuresti määrin valosta riippuvaisia (BENECKE ja JOST 1923). Pienestä koostaan huolimatta ovat myös nektarioiden pisarat valoa keskittäviä. On huomattavaa, että sadevesi ei muotoudu pisaroiksi sanajalan lehdillä, vaan peittää lehden pintaa laakeasti. Useilla kasvilajeilla sadepisarat tulevat torjutuiksi karvapeitteen avulla niin etäälle lehden pinnasta, että ne eivät pääse vaikuttamaan siihen linssiominaisuudellaan. Suhteessaan vesipisaroihin eri kasvilajit ovatkin äärimmäistapauksissa ikään kuin pisaran suosijoita ja hylkijöitä. — Tässä otaksuttu kasvien mukautuminen nestepisaroiden linssiominaisuuteen ei vaikuta epätodennäköiseltä. Onhan sanajalan ja muiden saniaisten koko suvullinen lisääntyminen vesipisaroiden varassa! Näilähän vesipisara toimii yhdistävänä nestesiltana, joka mahdollistaa siittiöiden uimisen munapesäkkeisiin alkeisvarsikoissa.

Asettamalla valokuvaustarkoitukseen valmistetun Prinsen-merkkisen (hollantilainen valmiste) valotusmittarin lukemataulukon millimetripaperista tehdyn asteikon ja laatimalla lux-mittarin avulla lukemien muuntotaulukon sain aikaan laitteen, jonka avulla saatoinkin karkeasti mitata valaistuksen voimakkuutta pientenkin pisaroiden lävitse. Prinsen-mittarin valoaukko on läpimitaltaan 2.9 mm. Aukon suuruuden säätelemiseksi tein ohuesta alumiinilevystä kaksi diopteria, jotka voitiin asettaa mittarin aukon eteen. — Mittaustuloksesta mainittakoon esimerkkinä, että valaistuksen ollessa kielon lehtien päällä 2.300 lx-yksikköä oli se lehden alla 350—400 lx ja pisaroiden kohdalla 550—700 lx. Kun pisaroiden peittävyysprosentti saattaa toisinaan olla varsin huomattava, voinee niiden tuottamalla valaistuksen lisäyksellä olla merkitystä varsinkin heikossa valaistuksessa. — Sanajalan nektariopisaran yleistä suuruusluokkaa oleva vesipisara (1.5 mm:n pisara huopakeltanon karvojen varassa) tuotti lukeksi 1650 lx, kun valaistuksen voimakkuus oli pisaran päällä 800 lx. Nämä

mittausarvot ilmaisevat karkeudestaan huolimatta, että pisarat voivat keskitää valoa sangen tuntuvasti alustana olevaan kasvin osaan.

Työhypoteesini lähtökohtana on, että nektariopisararat eivät siis olisi hylkytuotteita, vaan että nimenomaan niiden muodostumisesta olisi kasvifysiologisia seurauksia. On aihetta tarkastella, mitä tämä asettelu voi saada tuekseen.

Sanajalan nektariot ovat parillisia elimiä. Mikäli ne reagoivat jollakin tavoin valoon, niin valon epäsuhtainen jakaantuminen aiheuttaa eri puolilla lehtiruotia olevissa nektarioissa erilaisen ärsytyksen. Jos valon nektarioissa mahdollisesti aiheuttamat reaktiot ovat tekemisissä kasvuliikkeiden kanssa, niin pisarat, keskittäessään valoa nektarioihin, jyrkentävät eri puolilla symmetria-akselia olevien nektarioiden ja niiden toimintaan kytkeytyneiden vastakkaisten osien välillä vallitsevia ärsytystilan eroja. — Sanajalan lehtiruodit kiertyvät kasvunsa aikana pituusakselinsa ympäri edes-takaisin »heilahdellen». Tämä liike voimistuu, kun ruodin kärkiosa nektarioineen peitetään. Seurauksena on lisäksi ruodin taipumisliikkeitä. Alustavien kokeiden mukaan näyttää myös nektarioiden leikkaaminen aiheuttavan muutoksia kiertymistavassa. Nämä kokeet, kuten myöskin luonnossa suorittamani valaisukokeet sisältävät kuitenkin eräitä virhemahdollisuuksia, joten niitä olisi tehtävä runsaammin, ennenkuin niistä voitaisiin tehdä johtopäätöksiä. Erittämisellä sinänsä ei liene mainittavaa riippuvuutta valosta, vaan toimintaa tapahtuu sekä valoisassa että varjoisassa ympäristössä. Eri kasvilajit ovat kuitenkin tässä suhteessa varsin vaihtelevasti erilaisia (FELDHOFEN 1933).

BÖHMKER (1916) ja FELDHOFEN (1933) kiinnittävät huomiota useiden kasvilajien mesirakojen soluissa oleviin arvoituksellisiin valoa taittaviin palloisiin, jotka tulevat erityistoiminnan aikana käytetyiksi. Näillä voidaan ajatella olevan, niinkuin myös erilaisilla kasvien lehtien ja varsien sisäisillä kidemuodostumilla, merkitystä valon suuntautumisen ja keskityksen muuntajina. Kidemuodostumia on yleisesti pidetty hylkytuotteina, mutta tämä käsitys nojautuu elämänilmiöiden fysikaalis-kemialliselta perustalta yksipuolisesti johdettuun tulkintaan, joka ei ole kaikkiin tapauksiin riittävä (FREY-WÜSSLING 1935).

Monien kasvilajien nektarioissa on erityisiä pisarankiinnityslaitteita (FELDHOFEN 1933), joten eritteen muotoutuminen pisaroiksi ja valumattomuus näyttää jossakin määrin ominaispiirteeltä. Eritteen sokeri vaikuttaa jarruttavasti pisaran haihtumiseen. Sokeripitoisuus on suurimmillaan (jatkuvasti uusituissa pisaroissa) samaan aikaan, jolloin kasvuliikkeet ovat vilkkaimmillaan. Erittymisen heikentyminen tai päättyminen sitten kun pisara on peittänyt alleen koko nektarion, ja toisaalta herkästi uusiutuva erityyminen, kun pisarat on kuivattu pois, viittaavat itse pisaran merkityksellisyyteen, ja nimenomaan juuri nektarion kohdalla olevana. Suuret eritemäärät eri kasvilajien nektarioista on saatu, kuten jo edellä mainittiin, »lypsämällä» kapillaariputkien avulla. Kuinka suureksi muodostuisi kokonaisuus yhtäjaksoisesti »lypsäen» ja toisaalta kuinka pieneksi se jäisi, jollei pisaroihin kajota, ts. vastaisiko erityyminen vain haihduntaa,

on tuntematonta. Rajatapausta edustavat eräät kasvilajit, joiden nektariot erittävät vain nimeksi ja tämänkin vain poikkeusolosuhteissa (FELDHOFEN 1933). Kirjallisuudessa esiintyvät maininnat yli 30 %:n sokeriäkevyyksistä, jota arvoa AGTHE (1951) pitää ylärajana, viittaavat sokeriäpitoisuuden vähittäiseen kasvuun nektariopisaroissa haihdunnan vuoksi silloin kun pisaraa ei välillä poisteta, ts. ei aiheuteta sen uusiutumista. VANSSELLIN (1940) tutkimuksissa todetut 60—70 %:n sokeriäkevyydet ovat siis mahdollisesti olleet peräisin iäkkäistä primääripisaroista. — Sokeri ja eritteen lima-ainekset auttavat osaltaan pisaramuodon säilymistä. Huomattavaa on, että luonnossa mesipisararat uusiutuvat tuostakin sateen huuhtelun ja hyönteisten suorittaman imemisen vuoksi.

Rakenteellisten linssimuodostumien hyväksikäytöstä kasvukunnassa tunnetaan joukko esimerkkejä. Niiden katsotaan toimivan valon voimistajina ja valoärsytysten vastaanottamisen tehostajina. Hyvin tunnettu on tässä mielessä *Pilobolus*-sienen suuntautumismekanismi (ks. BÜNNING 1939).

Näyttää siis siltä, että pisaran muodostumisella saattaa olla ensiarvoista merkityksellisyyttä. Minkä laatuista fysiologiaa seurauksia pisara olinpaikallaan ehkä aiheuttaa, ja ovatko nämä tekemisissä kasvuliikkeiden kanssa, jää kuitenkin avoimeksi kysymykseksi.

Kirjallisuusuuttelo — References

- AGTHE, CLAUS, 1951. Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 61.
- BEHRENS, W. J., 1879. Die Nektarien der Blüten. Flora 62.
- BENECKE, W. und JOST, L., 1923. Pflanzenphysiologie. II. Berlin.
- BEUTLER, R., 1930. Biolog.-chem. Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. Zschr. f. vergl. Phys. 12.
- BOËTIUS, J., 1948. Über den Verlauf der Nektarabsonderung einiger Blütenpflanzen. Beih. Schweiz. Bienenztg. 2.
- BOWER, F. O., 1923. The ferns (Filicales). I. Cambridge.
- BRAID, K. W., 1959. Bracken: a review of the literature. Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops, Mimeo. Publ. 3.
- BROWN, WILLIAM H., 1938. The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. Proc. Amer. Phil. Soc. 79.
- BÜNNING, E., 1939. Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie von E. Bünning, K. Mothes und F. v. Wettstein. Berlin.
- BÖHMKE, H., 1916. Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beih. Bot. Centralbl. 33, I Abt.
- DARWIN, FRANCIS, 1876. On the glandular bodies on *Acacia sphaerocephala* and *Cecropia peltata* serving as food for ants. With an appendix on the nectar-glands of the common brake fern, *Pteris aquilina*. J. Linnean Soc. Bot. 15. 1877.
- FAHN, A., 1953. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetic trend. Phytomorphology 3.
- FELDHOFEN, EDUARD, 1933. Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen. Beih. Bot. Centralbl. 50, I Abt.
- FIGDOR, W., 1891. Über die extranuptialen Nektarien von *Pteridium aquilinum*. Österr. Bot. Z. 41.
- FREI, EVA, 1955. Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 65.
- FREY-WÜSSLING, A., 1933. Über die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42.
- 1935. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.
- und HÄUSERMANN, E., 1960. Deutung der gestaltlosen Nektarien. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 70.
- ZIMMERMANN, M. und MAURIZIO, A., 1954. Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien. Experientia 10.
- GOEBEL, K., 1930. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. II. Bryophyten — Pteridophyten. III Aufl. Jena.
- HÖLLDOBLER, KARL, 1937. Über die wirtschaftliche Bedeutung der roten Knotenameise, *Myrmica rubra laevinodis* Nyl. Zschr. angew. Entom. 24, 2.
- LEPESCHKIN, W. W., 1906. Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. 19.
- MATILE, PHILIPPE, 1956. Über den Stoffwechsel und die Auxinabhängigkeit der Nektarsekretion. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 66.
- OINONEN, EINO, 1948. Tutkimuksia Eupteris aquilinasta. Konekirjoite. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteellinen laitos. Helsinki.
- SCHWENDT, E., 1907. Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. Beih. Bot. Centralbl. 22, I Abt.
- TRYON, R. M. JR., 1941. A revision of the genus *Pteridium*. Rhodora 43.
- VANSELL, G. H., 1940. Nectar secretion in *Poinsettia* blossoms. J. Econ. Entom. 3.
- VICTORIN, 1923. Ks. s. 7 ja TRYON 1941.
- ZIEGLER, H., 1955. Phosphataseaktivität und Sauerstoffverbrauch des Nektariums von *Abutilon striatum* Dicks. Naturwiss. 42.
- ZIMMERMANN, JOHAN GEORG, 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beih. Bot. Centralbl. 49, I Abt.

SUMMARY:

ON THE ACTIVE FUNCTION OF NECTARIES OF BRACKEN
(*PTERIDIUM AQUILINUM* (L.) KUHN.)

This paper begins with a review of results in the study of nectaries. The author points out that the mechanism of opening and closing of stomata in extranuptial nectaries remains to be explained. FREY-WÜSSLING and HÄUSERMANN (1960) have advanced a hypothesis according to which the nectarial tissue itself functions as a kind pumping apparatus; this presupposes that the guard cells of stomata work in coordination as kinds of shutters.

The author (1950) has examined microscopically the secretory function of nectaries of bracken in nature and made the following observations. When a drop was dried out with blotting paper, in a few seconds some pair of guard cells on the nectary started functioning and as if pumped forth a drop of nectar. The slit between the cells opened and closed pulsating with a great speed, approximately 3—5 times per second. This went on for a few second and then the movement stopped with a sudden closing of the slit. After a short while another stoma began to function in the same manner. The newly formed drops joined together, and again the action stopped in a few seconds. There were other stomata, seemingly able to function, on the nectary, but they were inactive during the time of observation. Secretion in other nectaries studied took place in the same way. In some nectaries several stomata were active and in one case one stoma only. Nectaries of cut petioles secreted for at least about half an hour without having been placed into water. In some cases two pairs of nectaries were active at the same time. On a petiole secreting this way, an ant (*Myrmica lobicornis* NYL.) specimen moved around each nectary and sucked up the drops as soon as they appeared. Taken into a dusky room the nectaries of petioles continued to secrete. It seemed that drying with blotting paper decidedly activated the functioning of stomata. There was no pumping motion in stomata under large drops after a drop had covered the whole surface of the nectary. No nectar was seen trickle down along petioles even in nature. There was some difference between the activity of different stomata in that some of them functioned more frequently and secreted more than others. However, no clear alternation in

secretion between different stomata was observed after different stages of drying. In many nectaries some stomata were dead and damaged by insects.

These observations raise a question: does the nectarial tissue function as a pumping apparatus and do stomata work as shutters, or do stomata function as pumping apparatuses and the nectarial tissue only as a producer of secretion?

The interpretation of results of studies on nectaries are to a large extent based on different working hypotheses. These have, however, contributed a great deal to the clarification of this subject. The long accepted supposition that nectaries function as valves for liquids and secrete waste products, has been proved untenable (FREY-WÜSSLING, ZIMMERMANN and MAURIZIO 1954, and MATILE 1956). It seems justifiable at this stage of investigations to examine a thought presented by GOEBEL (1930) that the secretion of nectaries is connected with growth movements.

The author in some tentative experiments in 1948—1952 has approached the problem by assuming that nectary drops are not waste products, but lenses condensing light; thus light would have significance through nectaries in the orientation of plant parts. These tentative experiments, conducted in nature, contain so many possible sources of error that no conclusions can be based on them.

It is worth the effort, however, to examine what additional evidence can be adduced to support this thought. The nectaries of bracken are glands in pairs. If light stimulates them, this causes, in assymmetric light, different stimuli on different sides of the symmetric axis. Thus drops, when condensing light, would increase differences in the degree of stimulus. The petioles of bracken, during the long period of growth, turn once around their long axis; covering the tip of a petiole intensifies this two-way twisting movement and, in addition, it causes bending movements.

The author, having measured intensities of light that has penetrated small drops, has observed that the drops effectively concentrate light on their sites. This phenomenon can be seen clearly when looking, after rain, at a leave of lily-of-the-valley (*Convallaria majalis*) from below against a source of light. In their relation to rain drops different plant species, in extreme cases, so to speak, favour or reject drops. Bracken is an intermediate form: rain drops on its fronds spread into a flat layer. Some species, on the other hand, i.g. by their hairy covering keep drops at such a distance from their surface that their lense-effect does not reach it. — Also resin drops common on top buds of coniferous trees illuminate the inside of buds effectively, which must have some significance. Plants have also structural lense formations, which are significant in focussing light and intensifying light stimuli. The orientation mechanism of the fungus *Pilobolus* is well known (cf. BÜNNING 1939).

The adaptation of plants to the lense-like property of liquid drops does not seem unlikely. The whole sexual reproduction of bracken and other ferns depends

on rain drops! In these plants a rain drop under the prothallium functions as a liquid bridge, which makes possible the swimming of the spermatozoids to the archegoniums.

It is stated that nectaries of several plant species have special »drop attachers» (cf. FELDHOFEN 1933). The fact that the secretion turns into the form of drops expressly at nectaries and that it does not trickle without external disturbances, seems to be characteristic. It is to be borne in mind that the large amounts of secretion, mentioned in literature, from nectaries of different plant species have been obtained by sucking continually with capillary tubes, that is, by »milking». This action has, at the same time, activated stomata and brought about new drops. It is well known that secretion becomes more intensive when insects frequent nectaries (BOETIUS 1948). It is not known how small the total secretion remains when drops are not disturbed, in other words, whether it generally makes up for evaporation only. Border-line cases are certain plant species whose nectaries secrete insignificantly and even this takes place under exceptional conditions only (cf. FELDHOFEN 1933).

Replacing a drop with a new one because of a loss through evaporation, washing off by rain and disappearance for sucking by insects seems to be an essential feature in secretion. Evaporation is counteracted by sugar in the secretion; its concentration in primary drops of nectaries protected from rain and insects increases because of evaporation. The high concentrations of sugar (over 60 per cent, VANSELL 1940) mentioned in literature can probably be thus explained. Sugar and the mucous components of the secretion help maintain the drop-form. The secretion of sugar is most intensive at the same time as growth movements are liveliest.

It seems possible on the basis of these examinations that the formation of the drops in question is of primary importance. What kinds of physiological consequences such drops with their positions in nectaries possibly bring about and whether these consequences have some connection with growth movements, remains to be studied.