© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Entwickelungsgeschichte der Blasen der Utricularien.

Von Dr. Fr. Müller in Varel a/d. Jade.

Hierzu Tafel VI.

Eine Bemerkung Darwin's[1]) über die Entwickelung der Schläuche der Utricularien: „Mein Sohn und ich verwandten viel Zeit auf diesen Gegenstand, aber mit geringem Erfolge" veranlasste mich, da mir Utricularia minor und Utr. vulgaris in den benachbarten Moorgräben täglich zu Gebote standen, diesem Gegenstande etwas näher zu treten um an diesen Species die bisherigen Untersuchungen möglichst zu vervollständigen, zumal auch in der kurz vor dem Darwin'schen Werk erschienenen Abhandlung von Cohn[2]) auf die Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Schläuche nicht näher eingegangen, sondern auf frühere Arbeiten von Meyen, Göppert, Benjamin und Pringsheim Bezug genommen ist, Arbeiten, die wie Cohn sagt, die Organisationsverhältnisse dieser Gebilde nicht vom richtigen Gesichtspunkte aufgefasst haben, da sie deren Verhältniss zu den Wasserthieren nicht berücksichtigten. Im Laufe meiner Untersuchungen konnte ich den Aufsatz von Göppert[3]) und die ausführliche Arbeit von Benjamin[4]) studiren und deren Ergebnisse zum Theil bestätigen. Da aber diesen Arbeiten die für das Verständniss dieses Gegenstandes so nöthigen Abbildungen fehlen und auch manches nicht mit den Resultaten meiner Untersuchungen übereinstimmt, so halte ich es geboten, meine Aufzeichnungen zu veröffentlichen. Ich finde hierzu jetzt um so mehr Grund als mir nachträglich die Arbeit von Pringsheim[5]) vorliegt, die zwar rundweg die Unter-

---

[1]) Insektenfressende Pflanzen von Charles Darwin. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. Stuttgart 1876.

[2]) Ueber die Function der Blasen von Aldrovanda und Utricularia von Dr. Ferdinand Cohn in Breslau in Beiträge zur Biologie der Pflanzen von Dr. Ferdinand Cohn I. Bd. 3. Heft. Breslau 1875.

[3]) Ueber die Schläuche von Utricularia vulgaris und einen Farbstoff in denselben von H. R. Göppert in Breslau. Botanische Zeitung Jahrg. 1847 Stück 41.

[4]) Ueber den Bau und die Physiologie der Utricularien von Ludwig Benjamin. Bot. Zeitung Jahrg. 1848 Stück 1—5.

[5]) Ueber die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von Utricularia vulgaris von Pringsheim; Monatsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Februar 1869 pag. 92—116.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

suchungen Benjamin's — bis auf einen Punkt — als unbrauchbar bezeichnet, deren Ergebnisse, was die Schläuche anbetrifft, aber entschieden nicht das Richtige treffen.

Die nachfolgenden Untersuchungen sind im wesentlichen an Utricularia minor gemacht und zwar aus dem Grunde, weil diese Species die immerhin sehr complicirten Verhältnisse relativ am leichtesten und deutlichsten erkennen lässt. Zur Vergleichung wurde indessen auch M. vulgaris genau untersucht, was ausserdem zur Beurtheilung der Ansichten von Pringsheim ja ebenfalls nothwendig war.

Zunächst mögen hier noch einige erinnernde Bemerkungen über die Utricularien Platz finden. Die bei uns vorkommenden Utricularien sind sämmtlich untergetauchte Wassergewächse, die im Hochsommer ihren Blüthenschaft über den Wasserspiegel hervortreiben. Eine Wurzel ist an ihnen nicht aufzufinden.*) Die schwimmende Hauptaxe oder deren Verzweigungen, welche auf dem Querschnitt den Bau von Elatine, Myriophyllum und anderer Wasserpflanzen zeigen, ist bei den einheimischen Arten mit meist gabelig getheilten, wechselständigen Blättern besetzt, welche die dieser Gattung eigenthümlichen Schläuche tragen, deren Entwickelungsgeschichte uns näher beschäftigen soll. Alle früheren Untersuchungen hatten ergeben, dass diese Schläuche, welche später eine Gasblase enthalten, lediglich dazu dienten, die Pflanzen im Wasser steigen und sinken zu lassen; nach den fast gleichzeitigen Untersuchungen von Cohn und Darwin aber ist ohne Zweifel festgestellt, dass die Schläuche der Utricularien hauptsächlich den Zweck haben Wasserthierchen in sich aufzunehmen, dieselben gefangen zu halten bis sie verenden und sich zersetzen, um dann organische Substanz aus ihnen aufzunehmen. Um dies zu können haben sie folgenden äusserst complicirten Bau.**) Sie sind im

*) Der Güte des Herrn Böckeler in Varel, welcher diese Arbeit durch vielfache persönliche, anregende Mittheilungen, sowie durch die mir zur Verfügung gestellten Bücher wesentlich gefördert hat, verdanke ich eine Einsicht in dessen reichhaltiges Herbar, sodass ich Gelegenheit hatte, ausser Utricularia vulgaris L. und U. minor L in getrockneten Exemplaren U. neglecta Lehm, U. intermedia Hayne, U. Bremii Heer, ferner U. obtusa Sw., U. monanthos Hook. f., U. nova Zelandia Hook. f., U. Capensis Spreng., U. biflora Lam., U. personata Leconte, M. inflexa Forsk und U. stellaris L. in wohlerhaltenen und theils vollständigen Exemplaren einzusehen. Höchst interessante Species müssen die beiden zuletzt genannten sein, die an ihrem Blüthenschaft — also wohl ausserhalb des Wassers — einen Quirl von grossen Blättern tragen, die vielleicht Luftinsekten zu fangen befähigt sind, während die Schläuche ihrer untergetauchten Theile Wasserinsekten fangen. Bei U. nova Zelandia Hook. f, U. Capensis Spreng., U. biflora Lam., und U. personata Leconte fanden sich keine Blätter, wohl aber wurzelartige Gebilde; vermuthlich wuchern diese scheinbaren Wurzeln jener terrestrischen Formen in der Nähe des Blüthenschaftes und treiben gelegentlich Blätter und Schläuche in ähnlicher Weise wie es kürzlich von Schimper in der Botanischen Zeitung 1882 Nr. 14 u. 15 von U. cornuta beschrieben worden ist. Ich habe leider nur das Referat über diese Abhandlungen im Botanischen Centralblatt von Uhlworm und Behrens, 1882 Nr. 50, lesen können.

**) Vorzügliche Abbildungen der Schläuche von Utricularia vulgaris giebt Cohn in dem oben angeführten Werke.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Umriss eiförmig (Fig. 1 u. 2) seitlich zusammengedrückt, kurzgestielt und haben eine Mundöffnung, welche in den inneren Hohlraum des Schlauches führt. Die Mundöffnung ist nach innen zu durch das sogenannte Ventil verschlossen. Letzteres bildet mit dem Kragen einen fast trichterförmigen, reusenartigen Eingang, der von kleinen Wasserthieren wohl von aussen nach innen passirt werden kann; durch die Reuse in den Schlauch einpassirte Thiere vermögen dagegen den Weg rückwärts nicht wieder zu machen. An der Mundöffnung steht eine Anzahl langer Antennen, die mehr oder weniger verästelt sind und eine Art Reuse bilden um im Wasser umherschwimmende Thierchen nach der Mundöffnung hinzudirigiren. Auf dem Ventil und in der trichterförmig nach innen ragenden Mundöffnung sind Drüsenhaare, (Fig. 3, 4, 5) deren Secret offenbar zur Anlockung der Insekten dient, angebracht. Die Schlauchwand besteht aus zwei Zellschichten, nur da, wo das Ventil aufliegt, am Kragen, ist sie aus mehreren Zellschichten gebildet. In das Innere der Blase ragen eine grosse Menge vierzelliger und zweizelliger Fortsätze (Fig. 3) bestimmter Zellen, welche die Oberfläche des Innern mit einer Hechel vergleichen lassen. Im Alter führen die Schläuche ein Gasblächen und meist finden sich in ihnen lebende und abgestorbene Wasserthierchen und Wasserpflänzchen oder deren Reste. Später, im Herbst, bevor die Pflanze bis auf die jüngsten Spitzen, die Turionen, abstirbt, fallen die Schläuche entweder von den Blättern ab, oder sie gerathen mit diesen zusammen auf den Boden des Gewässers, wo sie dem Verwesungsprozess anheimfallen. — Es ist begreiflich, dass diese so eigenthümlichen Gebilde seit langer Zeit die Botaniker beschäftigt haben und dass ihre Entwickelungsgeschichte von besonderem Interesse sein muss.

Da die Schläuche unserer einheimischen Utricularien sich an deren Blättern finden, ist die Entwickelungsgeschichte derselben mit derjenigen der Blätter auf das engste verknüpft und wird es deshalb einleuchten, dass wir bei der Beschreibung ihrer Entwickelungsgeschichte den Anfang machen mit der jüngsten Veranlagung der Blätter, d. h. mit dem Vegetationspunkt. Um die ersten Blätter der Pflanze zu beobachten, präparirt man die Turionen der im Herbst den Moorgräben entnommenen Pflanzen. Diese finden sich bei U. minor an der Spitze der Verzweigungen; die grössten haben im Oktober etwa die Grösse eines Pfefferkorns — bei U. vulgaris sind sie weit grösser —, sind äusserlich kugelartig, eingerollt, sodass die jüngsten Theile im Centrum, die ältesten Blätter die Oberfläche der Kugel bilden. Dementsprechend liegen die Blattzipfel der äusseren Blätter auch noch nicht in einer Ebene, wie man es an den entwickelten Blättern im grossen und ganzen findet, sondern sie sind auf der inneren, späteren oberen, Fläche concav, auf der äusseren convex gekrümmt. Die äussersten Blätter des Turio, welche häufig keine Schläuche oder höchstens einen solchen tragen, pflegen durch ihre röthlich braune Färbung von den inneren reingrünen unterschieden zu sein, und dienen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

letzteren und den centralen jüngsten Anlagen zum Schutz. Bei manchen Species, z. B. U. intermedia und U. vulgaris, sind die Ränder der Blätter der Turionen dicht mit steifen Haaren besetzt. Diese Haare findet man ja auch an den Spitzen und Rändern der völlig entwickelten Blätter, hier aber sind die Stellen, wo die Haare stehen, weit auseinander. Da die Spitzen und auch die Vorsprünge am Rande der Blätter des Turio dicht bei einander liegen, so sind die Haare hier auch sehr gehäuft und der Turio ist wie eine Bürste rauh und dadurch vielleicht vor den Angriffen mancher Wasserthiere geschützt.

Das äusserste, beziehungsweise innerste Ende des Turio, welches über die jüngste Blattanlage hinaus auf der convex gekrümmten Seite mit, den Utricularien eigenthümlichen, Papillen dicht besetzt ist, zeigt sich stets spiralig eingerollt (Fig. 6). Bei hinreichender Vergrösserung erkennt man, dass in dem Urmeristem die Zellen sowohl an der Wand wie im Innern des Vegetationskegels gebildet sind. Es ist mir nicht möglich gewesen, Theile der Pflanze aufzufinden, in welchen eine Zellbildung nicht stattgehabt hätte und in sofern kann ich die Beobachtung Benjamin's, der selbst bei den jungen Schläuchen noch von einem „Cytoblastem", aus welchem sich erst später die Zellen entwickeln sollen, spricht, nicht bestätigen.[1]) Die Zellen an den Wänden des Vegetationskegels haben senkrecht zu der Längsaxe desselben ihren grössten Durchmesser. Wenig unterhalb der äussersten Spitze des Vegetationskegels tritt durch Vermehrung der Zellen nach einer Richtung, die mit der Hauptaxe des Vegetationskegels einen Winkel bildet, die erste wulstartige Verdickung auf, welche die jüngste Veranlagung eines Blattes ist. Auch bei ihr sind die äusseren Randzellen als solche bei ihrer Form leicht zu erkennen. Bei einem wenig älteren Stadium des Blattes, etwas vom Vegetationspunkt entfernt, hat dieses bereits die ursprüngliche Richtung in der Zellvermehrung als Hauptrichtung vernachlässigt und neue Richtungen eingeschlagen, wodurch die Anlage zu einer gabeligen Theilung des Blattes hervorgebracht wird und ovale Lappen entstehen, die später durch wiederholte Gabelungen zu lanzettlichen Blattzipfeln auswachsen. Sind zu Anfang die einzelnen sich bildenden Lappen des Blattes im Wesentlichen nicht von einander verschieden, so fällt in einer etwas späteren Entwickelungsstufe des Blattes die Absonderlichkeit eines Lappens entschieden auf (Fig. 6 c). Während nämlich die übrigen normalen Lappen sich bald wieder theilen und ihre Gabelläppchen, von denen der eine das andere immer in der Entwickelung voraus ist und an Grösse überragt, schon jetzt nach zwei Richtungen des Raumes vornehmlich ausgedehnt sind und dadurch die normale Form des Blattes annehmen, ist jener eine Lappen, der etwa die Grösse zweier normaler Läppchen hat, nicht nur nach zwei Richtungen des Raumes,

---

[1]) Eine Zeichnung des Vegetationskegels von Utricularia vulgaris L. findet sich bei Pringsheim in dem oben angeführten Werk.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sondern an seiner Spitze scheinbar nach allen drei Richtungen des Raumes fortgewachsen und scheint am äussersten Ende mehr oder weniger die Gestalt einer Kugel angenommen zu haben, die dann also an dem basalen, nicht verdicktem Theil, als an einem kurzen Stiel sitzt. (Fig. 7). Bei genauer Beobachtung aber ergibt sich, dass auch bei diesem Lappen in einem sehr frühen Stadium, während er sich an der Spitze verdickt, eine Theilung stattfindet; aber die Rinne, welche durch jene Theilung auf dem kugelartigen Gebilde entsteht, und welche im Innern der Kugel zu dem späteren Hohlraum*) des Schlauches wird, liegt nicht gerade dem Stiele gegenüber auf der Kugeloberfläche, sondern tritt, da auch bei diesem abnormen Lappen, gerade wie bei den normalen, der eine Theil dem andern in der Entwickelung etwas voraus ist, zwischen Pol und Aequator der Kugel auf. (Fig. 12). Beide Theile des Lappens wachsen nicht in einer geraden Richtung fort, haben auch keine vordere Spitze, sondern sind vielmehr vorn abgerundet; sie neigen sich der Axe, aus welcher sie entsprungen sind, wieder zu und wachsen sogar noch darüber hinaus, und zwar krümmt sich der eine rascher wachsende Theil stärker als der andere. Ersterer bildet die spätere dorsale, letztere die ventrale Fläche des Schlauches, die am Peristom mit ihren Rändern sich berühren. Bei diesem abnormen Wachsthum nimmt das die beiden Blattsegmente verbindende Gewebe an der Entwickelung Theil, so dass diese von der Basis bis zu ihrem Vegetationsrande mit einander verbunden sind und so zusammen die erste Anlage jener eigenthümlichen Schläuche bilden. (Fig. 12 a, b, c).

Hatte anfangs die junge Anlage des Schlauches mit der Ausdehnung der anderen normalen Lappen des jungen Blattes noch gleichen Schritt halten können, so hört dies bald auf. Während jene die Neubildung der Zellen im wesentlichen nur zu einer schmalen ebenen Fläche vor sich gehen lassen, werden die Flächen des dorsalen und ventralen Theils des Schlauches bei ihren Krümmungen, selbst wenn sie auch vielleicht die gleiche Zahl und Grösse der Zellen bilden, einen kleinen Schlauch hervorbringen, der naturgemäss an Länge gegen diejenige den übrigen Blattzipfel weit zurückstehen muss. Daher sind die kleinen Schläuche, an den äusseren Blättern des Turio mit unbewaffnetem Auge noch kaum zu erkennen, während die einzelnen normalen Blattzipfel als solche schon deutlich ausgebildet und mit ihrer Spitze versehen sind. (Fig. 10).

---

*) Die Freundlichkeit des Herrn Professor Dr. Buchenau ermöglichte mir nach Beendigung meiner Untersuchungen noch einen Einblick in den Aufsatz von P. Reinsch (Ueber den Bau und die Entwickelung der Blätter und der Schläuche von Utricularia vulgaris L. sowie über die physiologische Bedeutung der Schläuche dieser Pflanze, „Denkschrift der Königl. Bayr. Bot. Gesellschaft zu Regensburg 1859)“ thun zu können. Dabei fand ich, dass weder der Text noch die Abbildungen in Bezug auf die Entwickelung der Schläuche das Richtige erkennen lassen. Nach Reinsch soll z. B. der innere Hohlraum des Schlauches und auch das Peristom durch „Zerreissungen im Zellgewebe“ entstehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aus der beschriebenen Beobachtung der Entwickelung des Schlauches geht also unzweifelhaft hervor, dass der Schlauch der Utricularien ein metamorphosirter Blatttheil ist, der aus den Gabelästen eines Segmentes, welches ein abnormes Wachsthum zeigt, sich gebildet hat. Es ist daher die von Benjamin citirte Erklärung Meyen's aus dessen Physiologie „Jeder Utricularien-Schlauch entwickelt sich aus einem bestimmten Theile des Blattes oder vielmehr aus einer gewissen Zahl von Aestchen der Blätter, welche sich mit ihren Spitzen zusammenkrümmen, später verwachsen und so einen gestielten Sack bilden, dessen Oeffnung dann durch einen Deckel verschlossen wird" im allgemeinen als richtig anzuerkennen. Nur das Zusammenkrümmen der Spitzen und das spätere Verwachsen ist dahin zu ändern, dass sie von Anfang an mit ihrer Basis verwachsen sind und dies bei ihrer Weiterentwickelung bleiben. Dass sich aber, wie Benjamin berichtigen wollend angibt, in der Regel nur ein Segment zusammenkrümmt, kann nur bedingungsweise zugegeben werden, und ist, in Benjamins Sinn aufgefasst, falsch. Anfangs ist es allerdings nur ein Segment, dieses aber gabelt sich ja, den anderen Segmenten derselben Ordnung analog wieder, und aus den beiden jüngeren Segmenten, deren weiteres Wachsthum ein modificirtes ist, geht der Schlauch hervor. Auch die Betrachtung eines entwickelten Blattes, wie wir es am äusseren Theil eines Turio finden, muss uns überzeugen, dass der Schlauch ein Blatttheil ist, der bei der gabelästigen Blattbildung mit anderen Segmenten des Blattes correspondirt. Fig. 10, die ein solches Blatt darstellt, zeigt uns dies aufs deutlichste.[1]) Der sich an die Axe ansetzende Blattstiel ist äusserst kurz und lässt daher die erste Gabelung des Blattes kaum erkennen. Die drei Zipfel links und der kleine Schlauch bilden den einen Theil, die mittleren drei und die beiden Zipfel rechts bilden den andern Theil der ersten Gabelung; den drei Zipfeln links entsprechen bei der zweiten Gabelung die drei Zipfel rechts, während den zwei Zipfeln rechts der kleine Schlauch, der an den drei Zipfeln links sitzt und weit geringer an Grösse ist als der mit ihm correspondirende Blatttheil, entspricht. Dass diese Auffassung der morphologischen Natur der Schläuche die richtige sein muss, wird noch bestätigt durch den Verlauf der Gefässe wie er sich aus der Fig. 10 ergiebt. Den Gefässen in den beiden Blattzipfeln rechts entsprechen die in der Zeichnung nicht zu erkennenden Gefässe des Schlauches, die, im Stiel noch vereint, einerseits in der Mitte des dorsalen, andererseits in der Mitte des ventralen Theils des Schlauches verlaufen. Später lässt sich auch bei ihnen noch eine Gabelung beobachten. (Fig. 2). Sonderbarerweise nimmt Benjamin für die Entstehung der Schläuche zweierlei Arten an: entweder sollen sie aus zusammengekrümmten Blättern hervorgehen und zwar im Frühjahr und Sommer, oder aus abortirten Blättern

[1]) Ein ähnliches Blatt in einem jüngeren Theil der Hauptaxe, völlig entwickelt, findet man von Utr. minor in der Bot. Zeit. Jahrgang 1865 Nr. 8 Taf. III. C. Fig 11 von Buchenau gezeichnet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

während des Herbstes und Winters im Turio. So unwahrscheinlich es an und für sich auch sein muss, dass dasselbe Organ von ein und derselben Pflanze auf zweierlei Weise sich bildet, so glaube ich aufs deutlichste gezeigt zu haben, dass die Bildung der Schläuche aus Blattsegmenten, wie sie nach Benjamin im Frühjahr und Sommer vorkommen soll, gerade auch im Herbst im Turio vor sich geht. Dass sich aber ganze Blätter zu Schläuchen zusammenkrümmen, hat von mir überhaupt nicht beobachtet werden können.

Abweichend von den dargelegten Verhältnissen hat Pringsheim entgegen den Ansichten früherer und neuerer Untersucher der Utricularien die Behauptung aufgestellt, dass die Schläuche der Utricularien „eigenthümlich modificirte Sprosse sind, die den rankenartigen Sprossen am nächsten verwandt noch eine grössere Metamorphose als diese erlitten haben.“ In wie weit die Untersuchungen Pringsheims das Richtige über die verschiedenen Sprosse der Utricularien ergeben haben, darüber will ich nicht urtheilen, erklären aber muss ich, dass dessen Angaben in jenem Aufsatz, was die Entwickelung der Schläuche anbetrifft, durchaus unrichtig sind. Die der Beschreibung beigegebenen Figuren 7 und 8 zeigen eine falsche Auffassung der jungen Stadien der Schläuche; denn das in den Figuren angedeutete Blatt (b) existirt in der Wirklichkeit gar nicht. Ebenso ist es mir trotz eifrigen Suchens nicht geglückt ein Object, das der räthselhaften Pringsheim'schen Fig. 6 entspricht oder die jungen Ranken von Fig. 1 und Fig. 2, die wohl junge Blattanlagen sein dürften, aufzufinden. Auch die Zeichnung des trichterförmigen Ventils in Fig. 6 zeigt, dass das Wesen dieses Gebildes nicht richtig erkannt ist. Dass Pringsheim, dessen Untersuchungen an einer Species (Utr. vulgaris), deren vollständige Entwickelung er noch nicht einmal beobachtet hat, gemacht worden sind, die ausgedehnten Untersuchungen Benjamin's als (bis auf einen Punkt) in jeder Beziehung unbrauchbar bezeichnet, ist nicht recht zu begreifen.

Wenden wir uns nach dieser Abschweifung den jungen Schläuchen selber wieder zu. Durch die Krümmung der Segmente, welche den Schlauch bilden, wird von ihnen ein Hohlraum eingeschlossen, der durch das fernere Wachsthum namentlich des dorsalen Segmentes zu dem späteren Lumen des Schlauches wird, in welches gleich näher zu besprechende Gebilde hineinragen. Fig. 11, welche einen jungen Schlauch bei Medianeinstellung zeigt, und die im wesentlichen mit der von Darwin gegebenen Abbildung, die nach einem medianen Schnitt entworfen ist, übereinstimmt, wird diese Verhältnisse erläutern. Da die gegen einander gerichteten Ränder der Segmente nicht in der eingeschlagenen Richtung weiter entwickelt werden können, weil sie gegen einander stossen, so muss in der Folge entweder der vordere Rand sich nach dem Innern des jungen Schlauches oder nach Aussen wenden; oder aber er kann nach beiden Richtungen sich entwickeln. Das dorsale Segment bekommt nach dem Innern zu einen dünnen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schleierartigen Anhang, das spätere Ventil (Fig. 12 c), seine Hauptentwickelung geschieht indessen, indem es zunächst den oberen Rand des ventralen Segmentes überdeckt (Fig. 8), nach aussen. Es gabelt sich dann noch die beiden Zapfen (Fig. 9) bildend, nach denen zu sich später auch eine Gabelung des in der Mitte des dorsalen Segmentes verlaufenden Leitbündels geltend macht. Die Entwickelung des ventralen Segmentes hingegen geht nur nach dem Innern der Blase zu unterhalb des dorsalen Segmentes vor sich. Es verdickt sich durch Zellenvermehrung der vordere Rand des unteren Segmentes und bildet die Grundlage des weiter unten genauer zu beschreibenden Kragens. Nach aussen am Schlauche stehen, wie an den übrigen Theilen der Pflanze, eine Anzahl schon früh veranlagter Papillen; auf der dorsalen Fläche sind sie bei der grösseren Streckung dieses Segmentes mehr auseinander gerückt, an der ventralen Fläche, die im Verhältniss zur dorsalen in der Entwickelung zurück gehalten ist, stehen sie dicht gedrängt. Im Innern des Schlauches sind in diesem Entwickelungstadium keine Haare oder Papillen wahrzunehmen, ein Umstand, der das Erkennen der einzelnen Theile des Schlauches, die völlig entwickelt ja mit den ihnen charakteristischen Haaren versehen sind, erschwert. Es ist einigermassen schwierig in den jungen Stadien bei dem überaus complicirten Bau des Schlauches das nach innen gerichtete Ventil und den Kragen deutlich zu erkennen. Uebt man aber auf den frei präparirten zarten Schlauch während der mikroskopischen Beobachtung mittelst des Deckgläschens einen gelinden Druck aus, so kann man den Schlauch zum Auseinanderweichen bringen; und zwar wird das dorsale Segment nach der einen, das ventrale nach der andern Seite entweichen. Dadurch tritt das veranlagte Ventil unter dem äusseren Rande des dorsalen Segmentes deutlich hervor.

Sind die im Herbst eingesammelten Turionen bei ihrer Festigkeit — die einzelnen Blätter liegen sehr dicht umeinander — nur schwierig zu präpariren und erfordern zur Präparation viel Zeit und Geduld, so gelingt das Auseinanderlegen der im warmen Zimmer gepflegten oder im Frühjahr eingesammelten bedeutend leichter, da durch die eingetretene Weiterentwickelung die Turionen locker geworden sind. Die äussersten Blätter lösen sich von Turio bis auf die Insertionsstelle los; ihre einzelnen Segmente kommen aus der gekrümmten Lage mehr in eine gerade Ebene. Untersuchen wir die Schläuche solcher zurückgeschlagenen Blätter, so ergiebt sich, dass der Schlauch nicht mehr die Kugelgestalt beibehalten hat, sondern dass er mehr und mehr eine Form annimmt, die ihn wohl mit einem Magen vergleichen lässt. Die beiden Zapfen des dorsalen Segmentes verlängern sich alsdann und reichen mit ihren Spitzen eine Zeit lang bis an den Grund des Schlauchstieles; dabei zeigen die Zapfen an einzelnen ihrer Zellen bereits blasige Auftreibungen aus denen binnen Kurzem die langen Haare der Antennen hervorgehen. Aber auch der Stiel des Schlauches und die ventrale Fläche nehmen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bald noch ein wenig an Grösse zu, dadurch wird der Schlauch mehr von dem Blatte abgehoben, wird freier und tritt deutlicher hervor, sodass ein scharfes Auge seine Form schon ohne optische Hülfsmittel erkennen kann. Sowie man äusserlich eine rasche Entwickelung des Schlauches wahrnimmt, findet auch in seinem Innern eine solche statt. Mit der Vergrösserung des ganzen Schlauches tritt eine weit ausgedehnte Haarbildung auf. Es entstehen auf den zwischen der grossen polygonalen Zellen der inneren Schlauchwand gelegenen kleinen, rundlichen Zellen jene viertheiligen Haare, es entstehen die diesen entsprechenden zweitheiligen Haare auf der nach dem Innern der Blase zugekehrten Seite des Kragens und es bilden sich gleichzeitig mit der Vergrösserung des Ventils und Kragens, die man jetzt an ihren charakteristisch geformten Zellen deutlich erkennen kann, die in dem Peristom stehenden Papillen und Haare. Alle diese Organe entwickeln sich bei hinlänglicher Temperatur ganz ungemein rasch.

Die bei U. minor bereits im Herbst veranlagten, bei U. vulgaris aber erst im Frühjahr auftretenden beiden Zapfen (Fig. 9) an dem dorsalen Segment schreiten bei der neu beginnenden Vegetation der Pflanze in der Entwickelung ebenfalls rasch vor. Dabei bleibt der eine Zapfen wohl immer etwas hinter dem andern an Grösse zurück, ein Umstand der auch an den aus den Zapfen hervorgehenden ausgebildeten Antennen der völlig entwickelten Schläuche bemerkt werden kann, und der Darwin veranlasste, die Antennen als Analoga von Blattsegmenten, bei denen ja die Entwickelung auch eine ungleiche ist, anzusehen. Dass diese Auffassung die einzig richtige ist, beweist ferner noch, dass der Leitbündelstrang des dorsalen Segments nicht bis an das nach Innen geschlagene Ventil tritt, sondern sich schon vorher gabelt und seine Arme in der Richtung nach den beiden Antennen sendet. (Fig. 4). Die auf dem Querschnitt ihres basalen Theiles mehrere Zellen zeigenden Antennen entsprechen also den letzten normal ausgebildeten Blattzipfeln. Beide Antennen krümmen sich bei U. minor bald nach unten, sodass sie vom Stirnrande des dorsalen Segmentes ausgehend über das Peristom hinweg sich erstrecken und nach unten dem Schlauchstiel zu — aber nicht etwa unter die Klappe, wie Darwin bei den englischen Exemplaren beobachtet hat — sich wenden. Die sich an ihnen bildenden langen, mehrzelligen, spitzen Haare sind durchweg so gestellt, dass eine Verlängerung von ihrer Spitze über die Basis hinaus nach dem Peristom führt. Die beiden die Spitze der Antennen fortsetzenden Haare sind die längsten. (Fig. 1 u. 2).

Auch die ventrale Fläche führt einen aus dem Stiel kommenden Strang einfacher Leitzellen, der sich unterhalb des Peristoms zu einer Gabelung mit kurzen Armen, die in der Richtung der beiden Theile des Kragens erweitert. (Fig. 4). Antennen können selbstverständlich von der ventralen Fläche nicht gebildet werden, wohl aber deuten uns die an jeder Seite des Peristoms stehenden 3—4 mm langen mehrzelligen Haare (Fig. 1) die Grenze

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des unteren Segmentes, welches in dem hufeisenförmigen Kragen auch eine Gabelung erfahren hat, an.

Während bei den im Turio eingeschlossenen Schläuchen der vordere Stirnrand des dorsalen Segmentes den unteren Rand des Peristoms weit überdeckt und das junge Ventil dicht unter der oberen Schlauchwand liegt, hebt sich bei der Weiterentwickelung des Schlauches im Frühjahr der Stirnrand, wogegen das kräftiger werdende Ventil durch sein eigenthümliches Wachsthum nach unten gedrückt wird. Der Kragen des unteren Segmentes wölbt sich nach innen wachsend mehr und mehr, und bei der Vorderansicht des Schlauches erkennt man jetzt das Peristom als eine fast trichterförmige nach dem Innern zu enger werdende Vertiefung. Dabei werden in diesem Trichter ringsum, also sowohl auf der äussern Seite des Ventils als auch auf dem Kragen, jene charakteristischen dreizelligen Haare gebildet, wie sie einzeln von Cohn gezeichnet worden sind. Mit ihnen gleichzeitig entwickeln sich die vier etwas divergirenden Haare im Centrum des Trichters, (Fig. 4), welche in der Nähe des unteren Randes des Ventiles, auf letzterem fast senkrecht stehend, aus dem Trichter vorn herausragen. Im Innern des Schlauches kommen zu dieser Zeit die vierzelligen und zweizelligen Haare zur vollen Ausbildung. Bekanntlich hat U. minor die Eigenthümlichkeit alle 4 Zellen jener Haare nach einer Richtung, dem Grunde des Schlauches zu, zu entwickeln. (Fig. 3). Die Bildung dieser Haare sowie der zu ihnen gehörenden zweizelligen Haare der inneren Seite des Kragens ist bereits von früheren Beobachtern genau beschrieben worden.

Wie oben angegeben ist, wird durch die fernere Ausbildung des Ventils dessen unterer, hinterer Rand mehr und mehr nach unten und vorn gegen den Kragen gedrückt, während sich der innere Rand des Kragens ein wenig hebt. Auf diese Weise wird ein fester Verschluss des Schlauches hergestellt, ohne dass etwa Ventil und Kragen nachträglich mit einander an ihrem inneren Rande verschmelzen. Verwachsen sind diese Gebilde allerdings mit einander, aber von Anfang an, da, wie die geschilderte Entwickelung des jungen Schlauches uns lehrt, beide Gebilde aus zusammenhängendem Gewebe hervorgehen. Wir finden anfangs nur noch nicht die charakteristische Ausbildung der einzelnen Zellen dieser Theile; diese tritt erst später auf und dann erst kann von einem Peristom die Rede sein.

Was das Ventil anbetrifft, so ist es genauer beschrieben und abgebildet worden, und verweise ich daher auf die erwähnten Arbeiten von Benjamin, Cohn und Darwin. Dagegen halte ich es für nöthig, den Kragen etwas eingehender zu besprechen.

Es ist weiter oben bereits angeführt worden, dass bei den im Herbst beobachteten Schläuchen der jungen Turionen die ventrale Fläche sich an ihrem vorderen Rande einwärts krümmt. Aus dieser Einwärtskrümmung geht der Kragen — von Cohn Hufeisen genannt — hervor. Vor der nach dem winterlichen Ruhestadium eintretenden raschen Weiterentwickelung sind die Zellen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Kragens alle nicht von den übrigen Zellen der Schlauchwand unterschieden. Sie sind polyedrisch und haben ebenso wie jene einen körneligen Inhalt. Mit dem Beginn der Weiterentwickelung im Frühjahr aber treten an dem jungen Kragen Veränderungen auf, die wesentlich dazu beitragen ihn, trotz der verwickelten Verhältnisse, leicht von den übrigen Schlauchtheilen zu unterscheiden. An den polyedrischen Zellen kommen an der Aussenfläche auf den Seitenwänden des Schlauches etwa 4 oder 5 lange mehrzellige, spitze Trichome zur Ausbildung, die, wie die Haare der Antennen wohl dazu dienen, den im Wasser in der Nähe des Schlauches schwimmenden kleinen Wasserthieren den Weg nach dem Peristom zu zeigen und die wohl ebenso das ventrale Segment beenden wie die Haare der Antennen das dorsale. Da, wo diese Haare also mit ihrer Basis auf den Zellen des Schlauches stehen, haben wir aussen am Schlauch das Ende des ventralen Segmentes zu suchen. — Nach dem Innern des Schlauches zu gehen aus den sich entwickelnden kugligen Zellen der innersten Zellenschicht des Kragens jene zweizelligen langen, auf einem kleinen Stiel sitzenden Haare hervor, deren Entwickelung mit den vierzelligen der übrigen Schlauchwand Hand in Hand geht (Fig. 4 u. 5). Vorn am Eingange des Peristoms treten auf einzelnen Zellen dreizellige Trichome auf, die vollständig denen an der oberen Kante des Ventils gleichen, auch insofern als sie nach vorn gerichtet und an den Seiten des Peristoms länger sind als auf dessen Grunde. Schon vor der Haarentwickelung hat eine Bildung von eigenthümlichen Zellen auf der oberen, das Peristom begrenzenden, Fläche des Kragens begonnen (Fig. 5). Diese wie eine auf dem Kragen abgelagerte Schicht erscheinenden Zellen verhindern einmal, dass das mit seinen unteren, hinteren Rande auf dem Kragen ruhende Ventil von Innen des Schlauches aus nach vorn gedrückt und dadurch der Schlauch geöffnet werden kann, sodann tragen sie auch noch in anderer Weise zum gehörigen Functioniren des ganzen Mundapparates wesentlich bei. Es zeichnet sich diese oberste Zelllage vor den übrigen polyedrischen. chlorophyll-führenden Zellen durch dickwandige, braungefärbte Zellen aus, deren Entwickelungsheerd auch bei dem ausgebildeten Kragen noch im Grunde desselben erkannt werden kann. Aehnlich wie bei dem Ventil findet man die Zellen mehr oder weniger strahlig und reihenweise angeordnet. ((Fig. 3). Diejenigen der mittleren Schichten sind die kleinsten, die, welche mehr nach der Mündung, also nach aussen zu gelegen sind, stossen scharfkantig an einander und haben stark verdickte Wände, sie übertreffen die andern an Grösse und sind nach einer Richtung, parallel mit dem Peristomrand, besonders ausgedehnt. Diejenigen, welche fast bis an den inneren Rand des Kragens sich erstrecken, sind rundlich bis eiförmig und zeigen eine äusserst zarte zu dem auf ihnen ruhenden Ventil senkrecht stehende Scheidewand. Diese Zellschicht des Kragens, die nach dem dorsalen Segment hufeisenartig fortgesetzt ist und geradezu in das Ventil an dessen Seiten-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rändern übergeht, erinnert mit ihren eigenthümlichen Zellen an Korkbildung.

Durch die Anordnung und Struktur der gesammten Zellen des Trichters, d. h. desjenigen Organes, welches durch Ventil und Kragen gebildet wird, ist eine Verschiebung seiner Theile ohne dessen Organisation zu stören leicht zu bewerkstelligen und vermag sich daher ein durch das Peristom in den Schlauch einwanderndes Thier leicht einen Durchgang nach dem Innern zu verschaffen. Vermöge der grossen Elasticität der Zellen des Trichters nehmen nach dem Eingehen des Thieres die einzelnen Theile die normale Lage wieder ein, somit den Verschluss des Schlauches wiederherstellend. Wie soeben bemerkt, lässt die braune Zellschicht den inneren Rand des Kragens frei. (Fig. 3 u. 4). Dadurch wird in der Nähe des Randes auf dem Kragen ein Absatz gebildet, auf welchen sich der untere freie Rand des Ventils legt, sodass ein vom Innern des Schlauches gegen das durchsichtige Ventil drückendes Thier eine Oeffnung nicht erzielen kann.

Somit ist denn also für die Pflanze ein Organ gebildet, welches in vorzüglicher Weise dazu geeignet ist kleine Wasserthiere in sich aufzunehmen und gefangen zu halten und welches auch, wie die Untersuchungen von Cohn und Darwin lehren, im Stande ist, mit Hülfe seiner eigenthümlichen Haargebilde aus den in demselben abgestorbenen und in Zersetzung begriffenen Thieren Stoffe aufzunehmen.

Ergebnisse der Untersuchung.

1. Der Utricularienschlauch ist ein Theil des Blattes.
2. Mit dem Blatte findet sich der Schlauch bereits in den Winterknospen am Vegetationskegel veranlagt.
3. Das Wachsthum der ersten Schläuche der Pflanze ist kein continuirliches, sondern wird durch die Winterruhe unterbrochen.
4. Die untersten Blätter der Hauptaxe (die äusseren Blätter des Turio) tragen keinen oder nur einen nicht völlig entwickelten Schlauch, die späteren mehrere.
5. Ursprünglich aus einem Segment des Blattes, welches sich wiederum gabelt, hervorgehend, zeigt der entwickelte Schlauch in seiner dorsalen und ventralen Fläche, sowie in den Antennen und dem Kragen Analoga zu den Blattsegmenten des übrigen Theiles des Blattes.
6. Dorsaler und ventraler Theil des Schlauches sind von Anfang an mit einander verwachsen; durch auftretende besondere Wachthumsrichtungen wird der Hohlraum des Schlauches und das Peristom gebildet (Ein Zerreissen oder späteres Verwachsen einzelner Theile findet nicht statt).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

7. Den Bildungen des Ventils am dorsalen Theil entspricht die Zellwucherung der hufeisenförmigen Fortsetzung des Kragens am ventralen Theil. Beides zusammen bildet den Trichter des Peristoms.

Erklärung der Tafel.

(Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Utricularia minor L. und sind nach der Natur aus freier Hand gezeichnet: Fig. 10 bei Lupenvergrösserung, Fig. 1, 2 und 6 bei 136facher, die übrigen bei 480facher Vergrösserung.)

Fig. 1. Ein fast völlig entwickelter Schlauch von der Seite gesehen.

Fig. 2. Derselbe von vorn gesehen; mit abgeschnittenem Stiel.

Fig. 3. Vorderer, unterer Theil eines der Länge nach durchschnittenen Schlauches den Kragen mit dessen obersten elastischen Zellschicht zeigend. Die Fortsätze, welche mit dem Kragen das Hufeisen bilden, sind mit fortgeschnitten. Im Innern des Schlauches die vierzelligen, am Kragen die zweizelligen Haare. An der Mündung seitlich längere, mitten kürzere Papillen.

Fig. 4. Verticaler Längsschnitt durch den vorderen mittleren Theil der Schlauchmündung von vorn gesehen. a) dorsaler Theil der Schlauchwand mit dem sich gabelnden Leitbündel; b) dreizellige Papillen des Ventils; c) die vier am unteren, hinteren Rande des Ventils stehenden Borsten; d) zweizellige Haare des Kragens; e) elastische Zellschicht des Kragens gegen dessen innerste mit dünnen Querwänden versehenen Zellen der untere Rand des Ventils sich legt; f) dreizellige Papillen des ventralen Randes; g) ventraler Theil der Schlauchwand mit sich gabelndem Leitbündel.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Kragen eines jungen Schlauches von der Seite gesehen. Die elastische Zellenschicht sowie die vier- und zweizelligen Haare im Innern des Schlauches beginnen sich zu entwickeln. Die Papillen des Peristoms theilweise fast ganz ausgebildet.

Fig. 6. Aus dem Innern des Turio frei präparirte Spitze der Hauptaxe. Der Vegetationskegel von den Blattanlagen (a) eingeschlossen. Durch gelinden Druck sind die beiden Blättchen b und c mit den jungen Schlauchanlagen flach ausgebreitet.

Fig. 7. Ein junger Schlauch von vorn gesehen; mit auftretender Höhlung im Innern.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig 8. Ein solcher etwas weiter entwickelt: das dorsal Segment überragt das ventrale.

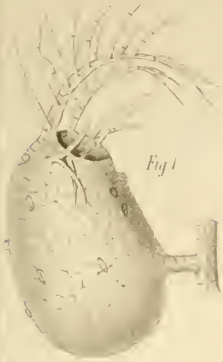
Fig. 9. Ein ebensolcher etwas älter und von der Seite gesehen: das dorsale Segment bildet die beiden Zapfen, aus denen später die Antennen werden.

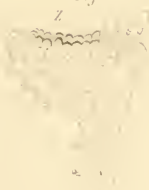
Fig. 10. Ein äusseres Blatt des Turio mit einem kleinen Schlauch bei a.

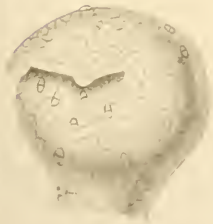
Fig. 11. Ein junger Schlauch bei Medianeinstellung; das veranlagte Ventil als eine Fortsetzung des dorsalen Segmentes nach dem Innern des Schlauches zeigend.

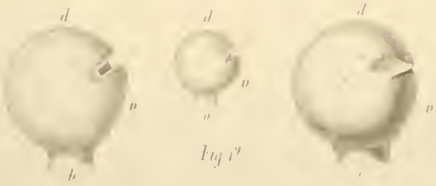
Fig. 12. Drei junge Schläuche von der Seite gesehen; Bildung des inneren Hohlraums und des Ventils; d dorsaler, v ventraler Theil.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen

Jahr/Year: 1882-1883

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Müller Fr.

Artikel/Article: Zur Entwickeliingsgescliiclite der Blasen der Utricularien. 499-512