Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen.

Von **Kurt Stern.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Die vorliegenden Untersuchungen gliedern sich folgendermaßen:

I. Morphologisch-anatomischer Teil.
   1. Same und Keimung.
   2. Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Sprosses.
   3. Blütenbau.
   4. Anatomische Verhältnisse.
   5. Systematische Stellung.

II. Biologisch-physiologischer Teil.
   1. Biologisches über die Insektivorie.
   2. Versuche über Wasserausscheidung und Wasseraufnahme.
   3. Versuche über Stecklingbildung und künstliche Erzeugung von Primärblättern.
   4. Reizphysiologisches, besonders über den Geotropismus und Dorsiventralität der Kanne.

I. Morphologisch-anatomischer Teil.

1. Same und Keimung.

Im August 1913 wurden mehrere tausend Samen von Nepenthes mpullaria und melamphora ausgesät. Es keimten nur etwa 30 von epenthes ampullaria. Der Same von Nepenthes ist ein langgestrecktes pindelförmiges Gebilde. Er wiegt nach den Angaben eccaris — zitiert nach Goebel — im Durchschnitt ur 0,000035 g. Die Testa ist einschichtig und ihre ellen zeigen auf der Außenwand Verdickungsleisten und ach allen Seiten gerichtete Vorsprünge und Zacken (Fig. 1). ie liegt dem inneren Gewebe nur in der Mitte des mens dicht an, nach den Enden zu tritt je ein luftfüllter Hohlraum zwischen Samenschale und -innern auf. in medianer Längsschnitt zeigt noch Spuren des stark rlängerten inneren Integuments, das ebenso wie der ucellus durch die Entwicklung des Embryosacks zerört worden ist. In einem wenigschichtigen Endosperm

Fig. 1. Stück der Testa in Oberflächenansicht.

liegt der längliche Embryo, der Stärke, Fett und Eiweiß gespeichert enthält (Fig. 2).

Die Keimung ist epigäisch. Die Samenschale reißt der Länge nach auf und durch Krümmung und nachherige Geradstreckung des Keimlings werden die Kotyledonen aus der Samenschale herausgezogen (Fig. 3). Die beiden länglichen grünen Kotyledonen sitzen einem zylindrischen Gebilde auf, das ein Mittelding zwischen Hypokotyl und Wurzel ist. Einmal führt es reichlich Chlorophyll und zeigt keinen ausgesprochenen Geotropismus, andererseits ist das in der Mitte verlaufende sehr schwache Gefäß-

Fig. 2.

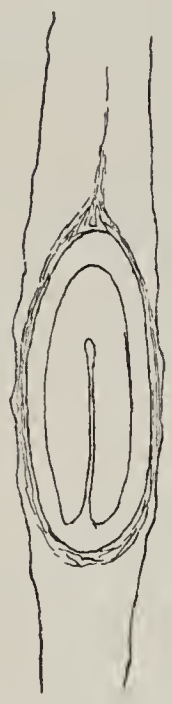
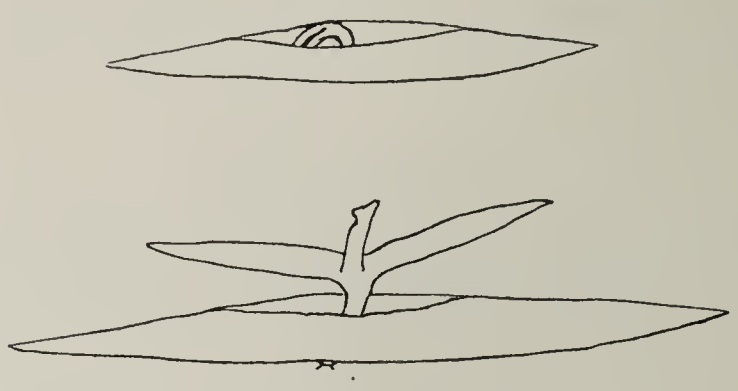


Fig. 3.



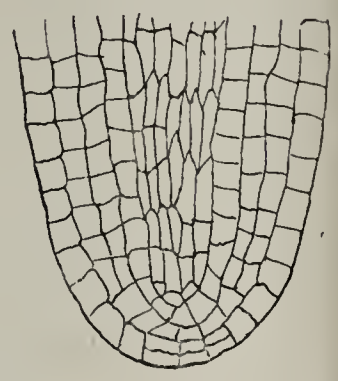


Fig. 2. Längsschnitt durch den Samen.
Fig. 3. 2 Stadien der Keimung.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Radicularteil des Keimlings.

bündel radiär gebaut und finden sich Andeutungen einer Wurzelhaube, indem das Dermatogen an der Spitze einige wenige perikline Teilungen von wechselnder Zahl aufweist (Fig. 4). Die untersten Zellen bräunen sich rasch und wachsen zum Teil zu Rhizoiden aus. Später bilden sich in akropetaler Folge Seitenwurzeln. Die langgestreckte Gestalt des Samens mit ihrer relativ zum Volumen sehr großen Oberfläche, die Bildung lufterfüllter Räume gewährleisten eine gute Verbreitung durch den Wind und ermöglichen es dem Samen auch, sich längere Zeit auf der Wasseroberfläche zu halten. Da Endosperm und Keimling sehr klein sind, so sind sie auf den raschen Erwerb organischen Baumaterials, auf Assimilation, angewiesen. Dementsprechend ist die Keimung epigäisch und auch das Hypokotyl wird der Assimilation dienstbar gemacht. Infolgedessen kann es nicht viel zur Befestigung der Keimpflanze beitragen, und diese wird nun äußerst wirksam durch die Zacken der Testa besorgt, an der der Keimling so lange hängt, bis durch Seitenwurzelbildung eine genügende Befestigung im Substrat erreicht ist. Zugleich dient aber die Samenschale auch der Wasserzufuhr; denn ihre kapillare Gestalt wird ja einerseits die Wasseraufnahme begünstigen, andererseits der Wasserverdunstung hinderlich sein, und so wird die

Testa einen Teil der sonst dem Hypokotyl und Wurzel zufallenden Arbeit der Wasserversorgung übernehmen.

Vom systematischen Standpunkt aus ist die große Ähnlichkeit mit den Keimungsverhältnissen der Droseraceen bemerkenswert, wie diese von Heinricher und Diels geschildert und abgebildet werden. Auch bei Drosera wird durch entsprechende Wachstumsverhältnisse der Keimling aus der länglichen Testa herausgezogen. Auch bei Drosera bleibt die Testa noch längere Zeit am Keimling haften, ebenso ist die Primärwurzel stark reduziert, so daß Heinricher sie nicht als Wurzel sondern als Protokorm bezeichnen möchte.

2. Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Sprosses.

Bereits die ersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter tragen Kannen. Sie stehen in Rosetten, mehr oder weniger horizontal. Im

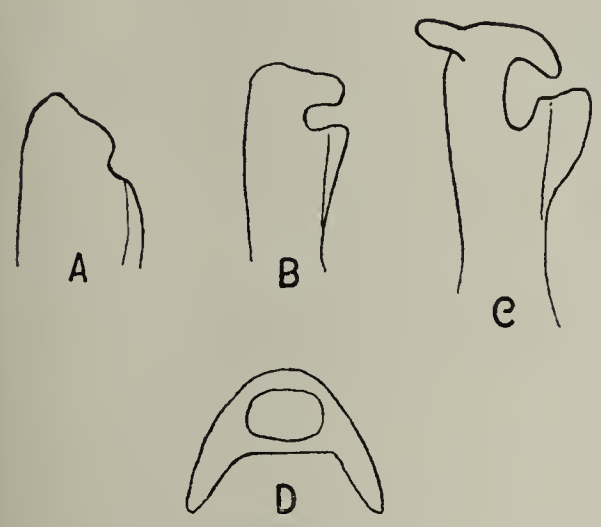


Fig. 5. Entwicklungsgeschichte der Primärkanne. *A*, *B*, *C* Aufeinanderfolgende Stadien im Längsschnitt. *D* Querschnitt einer etwas älteren Kanne.

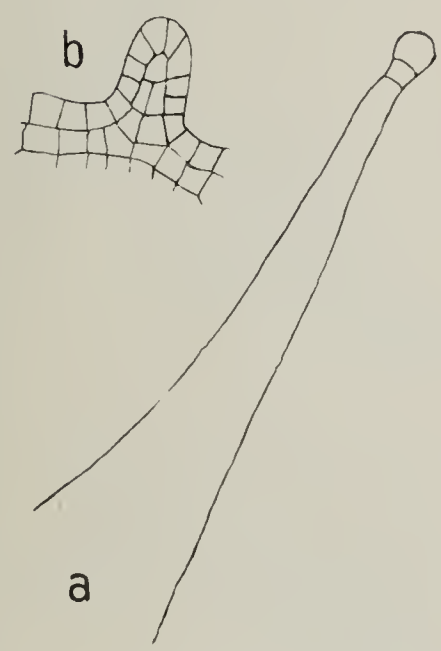


Fig. 6. *a* Tentakel mit Drüse, *b* Junges Entwicklungsstadium eines Tentakels.

Dunkeln verlängern sich die Internodien. Die Entwicklungsgeschichte der Blätter bietet folgendes Bild. Zunächst sieht man, wie der konische Blattkegel wenig unterhalb seiner Spitze eine kleine Vertiefung ausbildet, die Anlage der Kanne, und wie gleichzeitig der ursprünglich kreisförmige Querschnitt des Kegels eine immer mehr sichelförmige Gestalt annimmt (Fig. 5 a). Ein etwas älteres Stadium zeigt, wie die Kannenöffnung sich vertieft und nach unten zu ausbaucht, wie ein schon vorher über der Kannenvertiefung sichtbarer Wulst sich in zwei Wülste differenziert, die später den Deckel bilden, und wie die Ränder des Blattes zunächst nur unterhalb der Kanne zu spreitenartigen Flügeln auswachsen (Fig. 5 b, c). Die eigentliche Blattspitze biegt sich

nach hinten zurück und bildet sich zu einem eine Drüse tragenden Tentakel aus, auch verzweigt sie sich gelegentlich in mehrere Tentakel. Die zwei Auswüchse auf der Vorderseite des Blattes über der Kannenhöhlung verschmelzen aber und wachsen weiter nach vorn, bis sie allmählich die Kannenmündung verschließen. Dieser Deckel trägt nun gleichfalls sowohl auf seiner Oberseite wie an seinen Rändern zahlreiche Tentakel. Ein Querschnitt zeigt, daß diese Tentakel nicht epidermale Bildungen sind, sondern daß sich auch tiefer liegendes Gewebe an ihrer Bildung beteiligt (Fig. 6). An ihrer Spitze tragen sie eine kleine Drüse. Gleichgebaute Drüsen findet man auch auf der Blattfläche sitzen. Auf ihre Funktion komme ich später zu sprechen. Dadurch, daß die Kanne aus einer ursprünglich flachen Höhlung, deren Öffnung nach der Vorderseite, deren Grund nach der Hinterseite des Blattes liegt, in eine tiefe Höhlung übergeht, deren Öffnung nach oben, deren Grund nach unten zu sieht, kommt es, daß allmählich auch die Blattflügel auf die Kanne selbst heraufrücken. Nur ein schmaler Ring unterhalb der Öffnung bleibt im Querschnitt zylindrisch. In diesem Stadium zeigt ein Querschnitt in der Kannenregion ein sichelförmiges Bild (Fig. 5 d), dann breiten sich allmählich die Flügel in der Richtung der Kannenvorderfläche aus. Die Flügel, die, wie der Deckel, Tentakel tragen, sind anfangs auf der Oberfläche des Blattes nicht verschmolzen. Später aber treten auf der Kannenoberseite eine Reihe von Tentakeln auf und es bildet sich ein Wulst, der die oberen Ränder der Flügel verbindet (Fig. 7). Eine solche Verbindung ist bereits mehrfach beschrieben worden, so von Hooker und Macfarlane; letzterer legt auf sie besonders deshalb Wert, weil er eine solche Verbindung als schildförmige Bildung ansieht. Und da er nun gefunden hat, und ich kann diese Beobachtung bestätigen, daß an den Blättern der fertigen Pflanze die Spreitenteile oben oft so verwachsen sind, daß die Ranke an sie ansetzt wie der Stiel eines schildförmigen Blattes an dessen Spreite, so sieht er also am Nepenthaceen-Blatte ein mehrfaches Auftreten von schildförmigen Bildungen, nicht nur ein einfaches, wie Goebel, in der Kanne, und führt dies als Stütze für seine Ansicht an, daß das Nepenthaceen-Blatt ein mehrfach zusammengesetztes ist. Ohne hier auf diese Deutung einzugehen, muß hervorgehoben werden,

Fig. 7. Junge Kanne von Nep. ampullaria, die Verwachsung der Flügel auf der Kannenvorderfläche zeigt. Tentakeln an dieser Kanne nur auf dem Deckel.

daß diese Verwachsung der oberen Kannenränder keine allgemeine Erscheinung ist. Der Vorwurf Macfarlane's, Goebel habe sie übersehen, ist unbegründet; denn die von Goebel untersuchten Keimpflanzen von Nepenthes destillatoria (?), die sich noch jetzt unter den Alkoholpräparaten des Münchener botanischen Instituts befinden, zeigen keine Spur von ihr. Hat das Blatt annähernd seine endgültige Gestalt angenommen, so öffnet sich der Deckel. Bei den ersten Kannen sitzt er fast am ganzen Kannenumfang an, so daß die Öffnung nur schmal ist. Allmählich verringert sich die Breite seines Ansatzes immer mehr, bis er schließlich nur noch an einem ganz schmalen Stück mit der Kanne in Verbindung bleibt.

An den ersten Kannen bleibt der blattartige Teil gegenüber dem kannenförmigen sehr klein, aber die Flügel der Kanne gehen, wie dies nach der Entwicklung nicht anders sein kann, vollkommen kontinuierlich in ihn über. Bei den folgenden Blättern vergrößert er sich immer mehr gegenüber der Kanne. Aber auch jetzt noch gehen Kanne und Spreite vollkommen kontinuierlich ineinander über, ja an der Übergangsstelle ist sogar das Blatt am breitesten. Man bemerkt indessen schon, wie sich die Flügel auf der Kanne allmählich herausdifferenzieren, indem ihr oberer Teil auf der Kanne sich verschmälert und rechts und links an seinen Rändern eine Reihe von Tentakeln ausbildet. So sieht

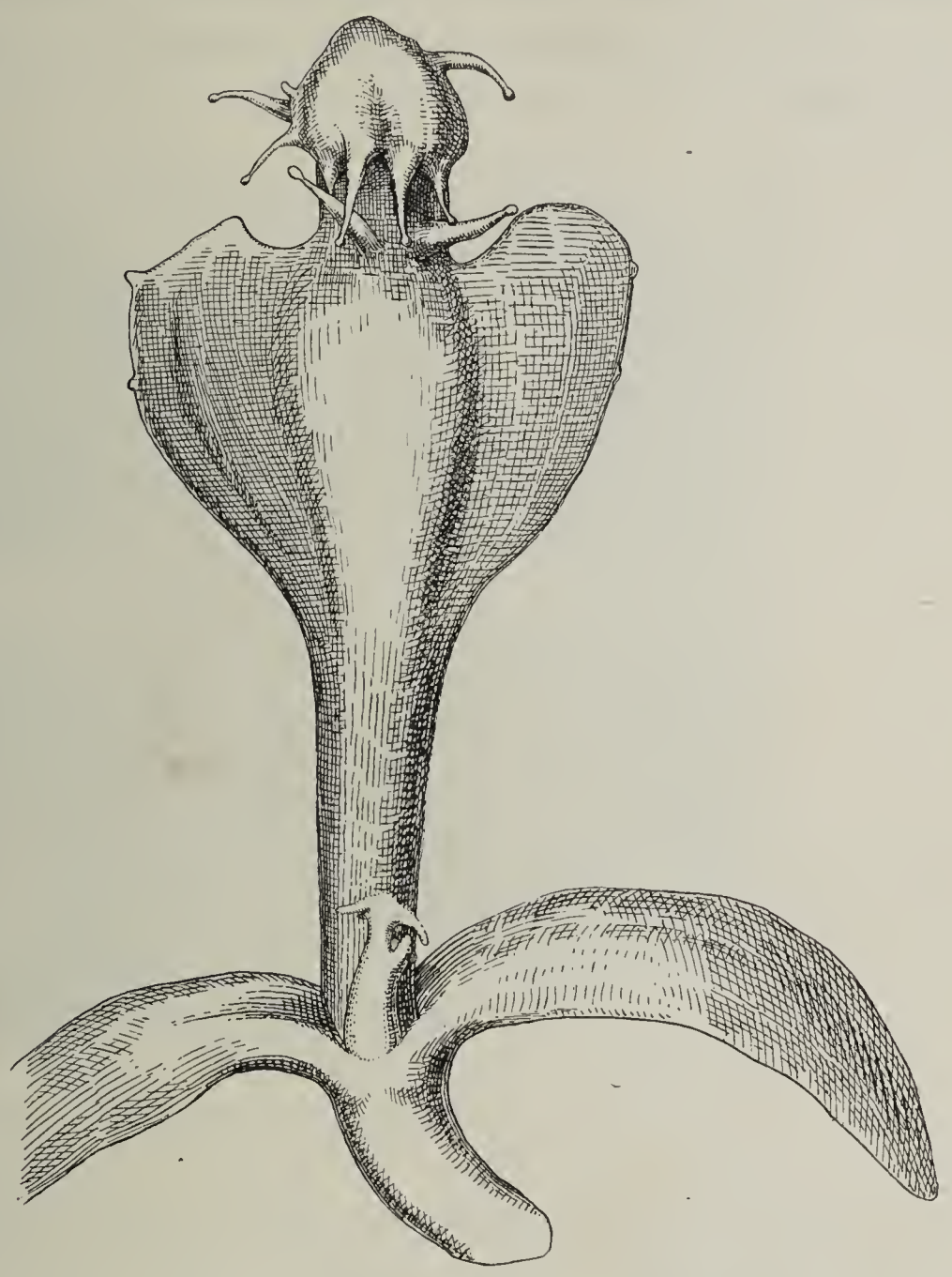


Fig. 8. Keimling von Nep. ampullaria.

man also auf diesem Stadium deutlich, daß die Flügel der Kanne den umgebildeten Teil der oberen Blattränder darstellen, da sie ja noch auf der Kanne in den Blattrand übergehen (Fig. 9). Bei den folgenden Blättern schreitet nun die Differenzierung so fort, daß einerseits der ganze auf der Kanne befindliche Blattrand in typische Flügel umgebildet wird, und daß andererseits an der Grenze von Kanne und Spreite ein deutlicher Einschnitt entsteht, die Stelle der späteren Ranke andeutend (Fig. 9). Somit hat das Blatt jetzt vollkommen alles Typische eines fertigen Nepenthaceen-Blattes angelegt. An diesen Blättern sieht man nun auch deutlich, wie die Kanne sich an ihrer Basis aufkrümmt,

Fig. 9. Keimpflanzen von Nep. ampullaria.

was an den ersten Blättern gar nicht, an den folgenden nur undeutlich zu erkennen war.

Ich gehe nun zur Schilderung der Blattentwicklung am Vegetationspunkt einer ausgewachsenen Pflanze über. Als Material hierzu diente mir hauptsächlich Nepenthes compacta. Auch einige andere Bastarde, wie Nepenthes mixta, habe ich untersucht, ohne irgendwie belangreiche Unterschiede aufzufinden. Führt man einen Querschnitt durch einen Vegetationspunkt, so sieht man deutlich, wie die ersten Blätter dekussiert angelegt werden, die folgenden am Scheitel bereits mehr oder weniger dekussiert stehen, so daß schließlich meist zwei Fünftel-

Stellung resultiert. Bei Keimlingen habe ich die Stellung leider nicht zeitig genug untersucht, um Angaben über die Blattstellung machen zu können. Auch am Vegetationspunkt ausgewachsener Pflanzen sieht man zuerst eine konische Blattanlage, die unterhalb ihrer Spitze eine Vertiefung bildet und deutlich ausgebildete Blattränder hervortreten läßt, die auch hier über die Oberseite der allmählich tiefer werdenden Kanne und über ein kurzes Stück, das später zur Ranke auswächst, hinweglaufen und sich so kontinuierlich in die Spreitenteile des Blattes fortsetzen (Fig. 10). Der hauptsächlichste Unterschied gegenüber den Primärblättern ist der, daß bei den Folgeblättern der Spreiteteil viel größer, relativ zum Kannenteil ist. So ist zu Beginn der Entfaltung einer Gipfelknospe — die Knospenlage ist in der Regel involut — der blattartige Teil meist schon über 1 dcm lang, während Ranke und Kanne erst einige Millimeter messen. Natürlich ist der Übergang von den Primärblättern zu den Folgeblättern ganz allmählich, indem bei jedem Primärblatt der Spreitenteil um so größer angelegt wird, je mehr Blätter der Keimling bereits gebildet hat. Während der Entfaltung des Blattes setzt nun ein stärkeres Wachstum des zwischen Blatt und Kanne gelegenen Teils, der Ranke, ein. Aus der Geraden, die ursprünglich Mittelrippe der Spreite, Ranke und Kanne bilden, wird allmählich ein abwärts gerichteter Bogen. Durch immer fortschreitendes Längenwachstum der Ranke geht schließlich Lage II in Lage III (Fig. 11) über. Die Kanne, die noch immer ziemlich geradlinig in der Verlängerung der Ranke liegt, ist mit dem Deckel nach unten gerichtet. Nunmehr setzt in der Zone, in der Kanne und Ranke ineinander übergehen, ein stärkeres Wachstum der Unterseite ein, wodurch die Kanne allmählich über die Horizontallage in die Vertikale geführt wird, so daß schließlich als Resultat eine nach unten hängende Ranke mit einer ihr parallel gerichteten, den Deckel nach oben tragenden Kanne ist, zwischen denen ein kleines, etwa halbkreisförmiges, mehr oder weniger kannenförmig, d. h. hohl ausgebildetes Stück sich befindet. Die Kanne war bis zur Erreichung der Horizontallage ein ganz flaches Gebilde. In der Horizontallage beginnt sie sich

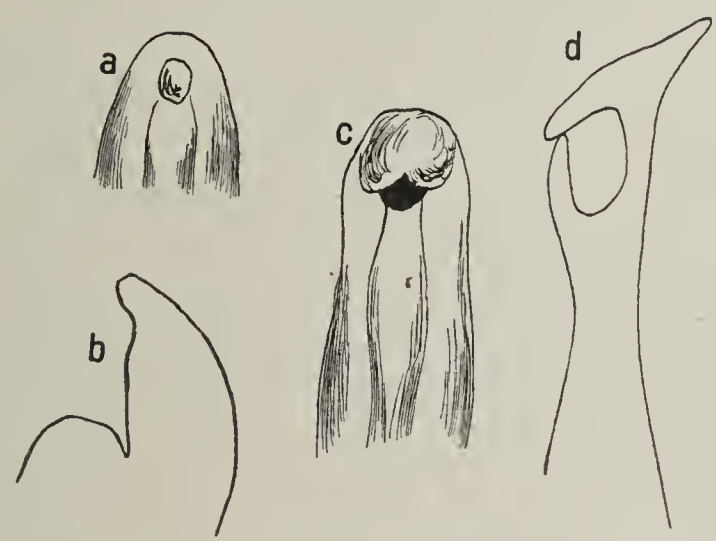


Fig. 10. Kannenentwicklung am Folgeblatt. *a*, *b* junges Stadium von vorn und im Längsschnitt, *c* älteres Stadium von vorn, *d* älteres Stadium im Längsschnitt.

allmählich auszubauchen und stark zu strecken. Doch ist die Ausbauchung auch noch nicht ganz vollendet, wenn die Kanne vertikal steht. Erst in der Vertikallage hebt der Deckel sich ab, der, solange die Kanne flach, nach innen eingefaltet war und nun auch allmählich einigermaßen eben — etwas nach außen konvex — geworden ist. Dies Öffnen wird durch verschiedene Momente bedingt, einmal dadurch, daß die Kannenöffnung schneller wächst wie der Deckel, so daß eine Spannung zwischen beiden entsteht, die den zwischen ihnen bestehenden sehr festen Haarverband zerreißt. Ferner vergrößern die Zellen an der Innenseite der Stelle, wo Deckel und Kanne zusammenstoßen, ihr Volumen und heben ihn ab, und zwar richtet er sich bis zu einem von Art zu Art verschiedenen Winkel auf, der geotropisch bedingt sein dürfte. Vielleicht wirkt bei der Öffnung auch etwas die gleichzeitig erfolgende Aufkrümmung des äußeren Kragenrandes mit, der sich, wenn die Kanne offen ist, nach außen umklappt. Doch muß ich zum Verständnis dieses Satzes erst die Randentwicklung schildern, und zwar schildere ich zur Vermeidung von Wiederholungen auch erst hier die Randbildung der Primärkannen. Wie erwähnt. ist der Rand bei den ersten Kannen sehr klein, da der Deckelansatz sehr breit ist, und vergrößert sich erst allmählich, indem die Ansatzstelle des Deckels sich immer mehr verschmälert. An der Mündung der Kanne biegt sich durch stärkeres Wachstum der Außenfläche der Kannenwandung der Kannenrand um, so daß ein Längsschnitt entsteht, wie es Fig. 12, IV zeigt. Der nach innen geschlagene Teil der Wandung rippt sich und unter den Rippen bilden sich Drüsen aus, die ich später beschreibe. Scheinbar recht abweichend verläuft die Randbildung bei den Folgeblättern. Das erste Stadium stimmt freilich bei Primär- und Folgeblättern überein (Fig. 12, I). Aber nun bildet sich am nach

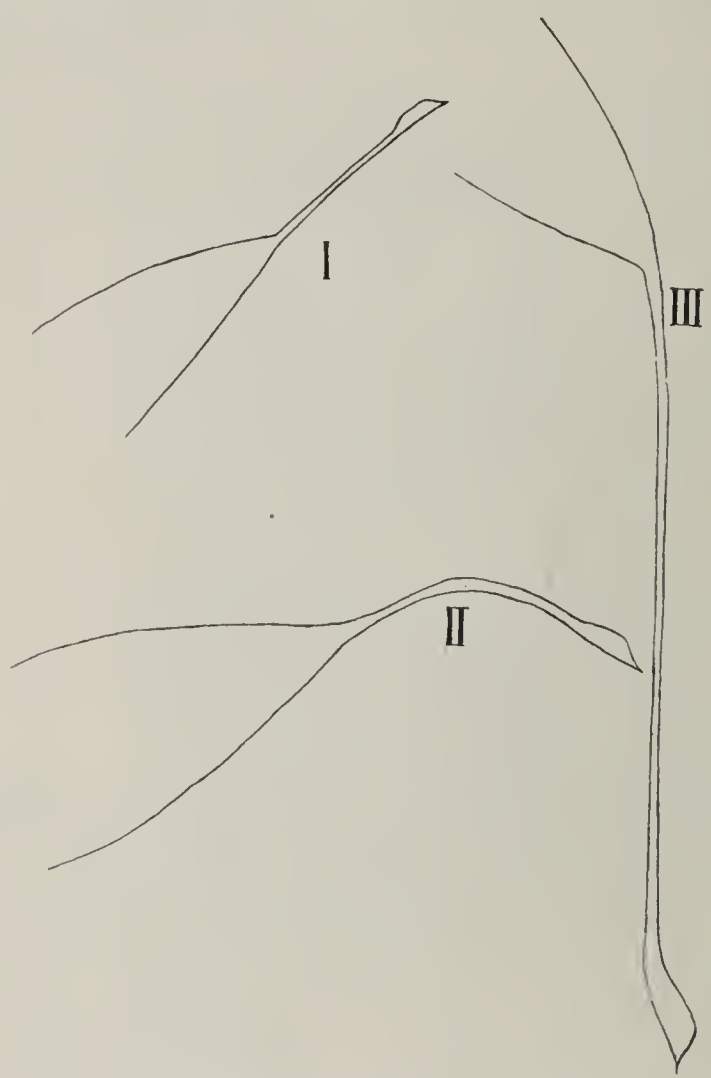


Fig. 11. Aufeinanderfolgende Stadien der Rankenentwicklung.

innen geschlagenen Teil eine ringförmige Wucherung. Allmählich vergrößert sie sich, rippt sich ebenso wie das über ihr liegende ringförmige Stück Kannenwand, aus dem sie hervorgegangen ist und legt unter jeder Rippe eine Drüse an. Bei der Öffnung richtet sich die anfangs nach unten geschlagene Kannenwand auf und stellt sich zunächst vertikal, so daß sie etwa in einer Ebene mit dem vertikal nach unten gerichteten Wulst liegt. Diese Aufkrümmung beschleunigt, wie gesagt, möglicherweise das Abheben des Deckels von der Kanne. Ist der Haarverband zwischen Deckel und Kanne gelöst, so wächst die Oberseite des Kannenrandes stärker und der Rand klappt sich allmählich nach außen um, so daß das Bild des fertigen Kragens entsteht. Das merkwürdige an dieser Bildung ist die Differenz von Primär- und Folgekannen. Kennt man die Entwicklung und den fertigen Bau des Randes der Primärkanne, sowie den der Folgekanne, so würde man für die Entwicklung des Folgekannenrandes zunächst annehmen, daß die Verdoppelung des Randes in einen nach außen und einen nach innen geschlagenen Teil gegenüber dem einfach nach innen geschlagenen Rand der Primärkanne darauf beruht, daß sich an der Außenseite des Randes ein Wulst gebildet und nach außen geklappt hat. Die Entwicklungsgeschichte zeigt indessen klar, daß der Prozeß im Laufe der Phylogenie nicht so verlaufen sein kann. Man kann sich aber eine ganz zwanglose Vorstellung von der phylogenetischen Entwicklung des Kragens machen, die den Verhältnissen der ontogenetischen Entwicklung vollkommen gerecht wird, wenn man annimmt, daß die Drüsen bei den Folgekannen zunächst einmal nicht mehr genau terminal, sondern etwas lateral nach dem Kanneninnern zu angelegt wurden, dann allmählich auf einer Wucherung emporgehoben wurden, und daß sich schließlich der obere terminale Randteil nach außen umgeschlagen hat. Demnach ist nicht der innere Teil des Folgekannenrandes, sondern der ganze Kragen dem nach innen umgeschlagenen Rand der Primärkanne zu homologisieren.

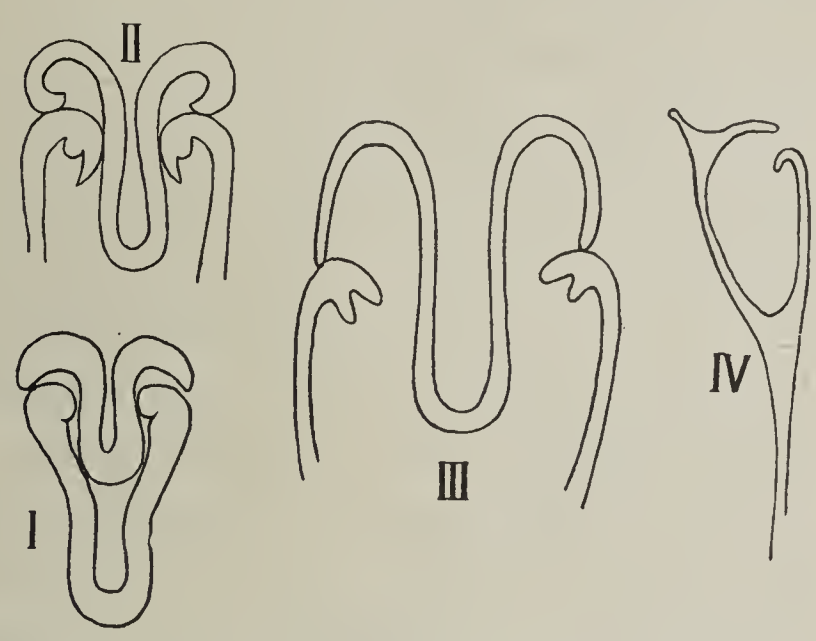


Fig. 12. *I—III* Randentwicklung der Folgekanne, *IV* Längsschnitt durch Primärkanne, zeigt den nach innen geschlagenen einfachen Rand. Nep. amp. Entwicklung des Kannenrandes bei Nep. compacta. *D* = Deckel, *K* = Kanne.

Ich will die wesentlichsten Unterschiede des Folgeblatts vom Primärblatt noch einmal zusammenfassend anführen: 1. Der Spreitenteil wird außerordentlich vergrößert; 2. ein stielförmiger Teil, die Ranke, zwischen Kanne und Spreite eingeschoben, so daß Kannenflügel und Spreite völlig getrennt sind; 3. ein zweiteiliger Kragen gebildet; 4. die Kanne ist während des größten Teils der Entwicklungszeit abgeflacht.

Was die Wachstumsverteilung betrifft, so kann man, nachdem alle Teile angelegt sind, drei Perioden der Ausgestaltung unterscheiden. In der ersten wird die Spreite mehr oder weniger vollkommen entwickelt, während Ranke und Kanne klein bleiben. Dann tritt eine Periode starken Rankenwachstums ein, und erst, wenn die Ranke nahezu ihr Längenwachstum beendet hat, tritt die große Wachstumsperiode der Kanne ein.

Ich gehe nun zur Diskussion der morphologischen Bedeutung der Blattbildung von Nepenthes über, und zwar erörtere ich nur die wichtigsten seit Bekanntwerden der Entwicklungsgeschichte dargelegten Ansichten und verweise für ältere Anschauungen auf Wunschmann's Dissertation. Hooker, der zuerst die Entwicklungsgeschichte untersucht hat, hat die Ansicht ausgesprochen, die Kanne sei eine umgewandelte terminale Drüse. Er begründet sie mit dem Hinweis auf andere Pflanzen, deren Blattspitze eine Drüse trägt, z. B. Arten der Gattung Limnocharis und Caladium, ferner damit, daß er beobachtet hat, daß das Gewebe, das die erste Anlage der Kanne darstellt, durchscheinender und lockerer als seine Umgebung ist, daß es von keiner Cuticula überzogen wird und daß seine Oberfläche schleimig ist. Von einer schleimigen Oberfläche konnte ich jedoch bei den von mir untersuchten Exemplaren nichts konstatieren. Die anderen Angaben hat bereits Kaufholz nicht bestätigen können, mit dessen Befunden meine übereinstimmen. So sind also irgendwelche anatomische Anhaltspunkte für Hooker's Auffassung nicht vorhanden. Auch läßt sich weder die Tatsache, daß an den Primärblättern fast das ganze Blatt von der Kanne gebildet wird, noch die hohe anatomische Differenzierung der Primär- und Folgekannen mit ihren umgebildeten Spaltöffnungen recht mit Hooker's Auffassung der Entstehung der Kanne aus einer Drüse in Einklang bringen, so daß die Ablehnung, die sie allgemein erfahren hat, durchaus berechtigt erscheint.

Bower hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Prinzipien der morphologischen Behandlung von Sproß und Stamm verschieden seien. Beim Sproß lege man den Hauptwert auf die Verzweigungsverhältnisse, beim Blatt auf die Resultate des interkalaren Wachstums. Er schlägt

auch die vier Gefäßbündel der vier oberen Staubbeutel ansetzen, und zwar verschmelzen zweimal zwei und zweimal drei Gefäßbündel in eins. An diese vier Gefäßbündel setzen sich nun im Blütenstiel auch die der Petala an und schließlich verschmelzen die vier Stränge allmählich zu einem. Ähnlich wie bei Nepenthes mixta liegen die Verhältnisse zweifellos auch bei anderen Formen, so gibt Eichler an, daß von den acht Staubbeuteln von Nepenthes destillatoria vier zwischen die Petala, vier vor die Petala fallen. Der anatomische Bau der extrorsen Antheren ist normal. Systematisch wichtig, weil übereinstimmend mit den Verhältnissen bei Drosera, ist, daß der Pollen zu Tetraden vereinigt bleibt. Die Pollenkörner sind also nicht „trilobed" wie Macfarlane angibt, der offenbar die Tetraden für einzelne Pollenkörner gehalten hat. Die Exine ist warzig, die Krone normal.

Die weiblichen Blüten enthalten einen fast stets aus vier Karpellen bestehenden, oberständigen Fruchtknoten; die Fruchtblätter stehen den Petala gegenüber. An ihrer Verwachsungsstelle bildet sich ein placentarer Wulst, der allmählich nach der Mitte des Fruchtknotens zu wächst, wo schließlich die vier Wülste aneinander stoßen (Fig. 20). Sie tragen nun rechts und links, und zwar vornehmlich nach der Fruchtknotenmitte zu, kleine Wülste, an denen die Samenanlagen in großer Zahl — mehrere hundert in einem Fruchtknoten — entstehen. Sie liegen an kurzem Funiculus dachziegelartig übereinander, sind anatrop dichlamydeisch, aufsteigend und haben dorsale Raphe. Die Narbe, die dem Fruchtknoten mehr oder weniger unmittelbar aufsitzt, ist vierlappig. Jeder Lappen ist wiederum oft zweilappig. Die Frucht ist eine loculizide Kapsel. Bei der Reife trennen sich die vier Scheidewände im Zentrum. Lecomte hat angenommen, daß die Kapsel septizid ist, er betrachtet also den plazentären Auswuchs nicht als Verwachsungsprodukt der Fruchtblatträndер, sondern als Auswuchs auf der Mitte des Fruchtblattes, und zwar deshalb, weil das an dem Auswuchs liegende Gefäßbündel des Fruchtblattes das größte ist. Diese Annahme ist aber, wenn sie auch, solange die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens nicht untersucht ist, nicht direkt zu entscheiden ist, als durchaus unwahrscheinlich zurückzuweisen. Denn 1. müßte man dann annehmen, daß die Samenanlagen auf dem Fruchtblatt entstehen, was sehr selten z. B. bei Nymphaeaceen und Butomus vorkommt, 2. müßten dann die Narbenlappen kommissural sein, ein ebenfalls nicht

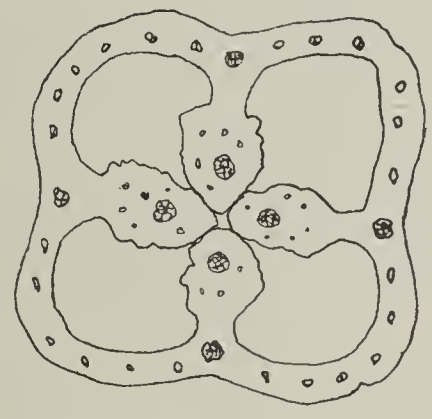


Fig. 20. Fruchtknotenquerschnitt.

normales Verhalten, 3. würde der Kapselbau dann verschieden sein von den den Nepenthaceen zweifelsohne systematisch sehr nahestehenden Sarraceniaceen und Droseraceen, die lokulizide Kapseln haben. Daß dagegen der Kommissuralnerv der Fruchtblätter am stärksten ausgebildet ist, ist keineswegs sonderbar, da er ja an der Placenta liegt, also an der Stelle, die die Zufuhr der meisten Nahrungsstoffe erfordert.

Ich habe nun auch versucht, die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen genauer zu verfolgen. Als Material dazu dienten mir von Herrn Dr. Doposcheg-Uhlar auf Java gesammelte Blütenstände von Nepenthes ampullaria und melamphora. Leider hat die Untersuchung, die systematisch Interessantes versprach, nicht viel ergeben, einerseits, weil die jüngsten Fruchtknoten nur verkümmerte Samenanlagen enthielten, andererseits, weil die älteren Fruchtknoten, obwohl vollkommen entwickelt, nur in den allerwenigsten Fällen Embryonen enthielten. Wir haben also hier den Fall vor uns, daß die Entwicklung der Frucht- und Samenschale von der des Embryo völlig unabhängig verläuft. Da dies bei einer größeren Anzahl Blütenstände so war und von den ebenfalls von Herrn Dr. Doposcheg-Uhlar mitgebrachten Samen derselben Spezies von vielen tausenden nur wenige nicht taub waren, so könnte dies Verhalten möglicherweise für die Nepenthaceen das normale sein. Obwohl die Erscheinung ziemlich häufig ist, scheint es doch interessant, daß sie Korschinsky — nach Diels — bei der systematisch nahestehenden Aldrovanda ebenfalls beobachtet hat.

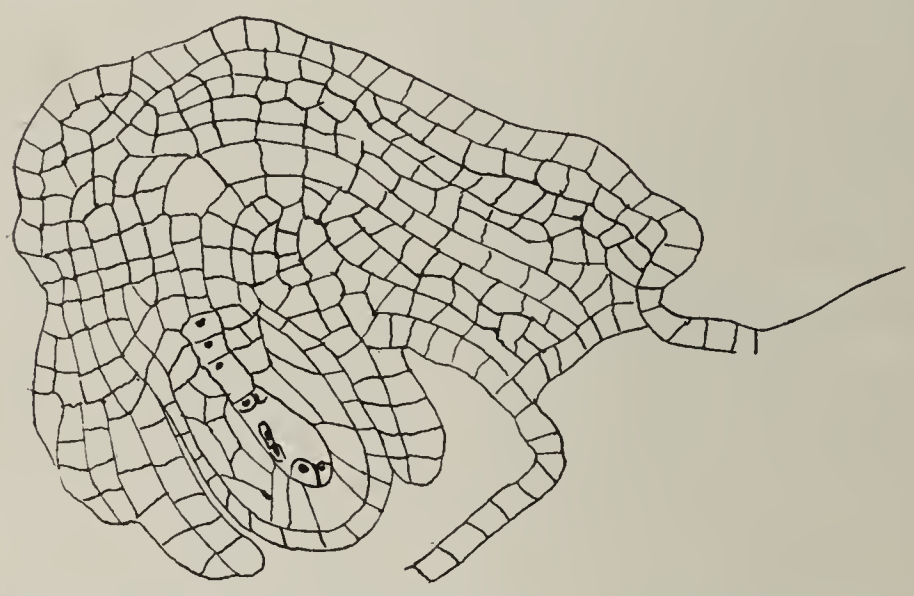


Fig. 21. Junge Samenanlage von Nep. ampullaria.

In den jüngsten Fruchtknoten, die bei der Untersuchung normale Samenanlagen zeigten, hatten diese das Aussehen von Fig. 21. Man sieht, daß die Samenanlage zwei Integumente besitzt, von denen das innere zuerst angelegt wird. Über die Teilung der Sporenmutterzelle kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da ich kein junges Vergleichsmaterial hatte. Es scheint so, als ob sie eine Zelle nach oben abgibt, die sich dann nochmals teilt. In diesem Stadium sieht man auch schon angedeutet, daß die Verlängerung des Samens nach der Chalazzaseite

daher vor, auch die Blätter nach dem Verzweigungsprinzipe zu behandeln und nicht nach Spreite, Stiel und Blattgrund zu fragen und zu homologisieren, sondern das Blatt exklusive seinen Verzweigungen als Phyllopodium, die vom Phyllopodium getragenen Verzweigungen erster Art als Pinnae zu bezeichnen. Von diesem Standpunkte aus untersucht er nun auch das Nepenthaceen-Blatt. Er kommt zu dem Schlusse, daß es besteht 1. of a phyllopodium winged throughout its length terminating in the spur and developing the pitcher itself as an involution of its upper surface; 2. a pair of pinnae, which show congenital coalescence across the frontal face of the phyllopodium and constitute the lid of the pitcher. Seine Auffassung des Deckels als Verwachsungsprodukt zweier Pinnae stützt Bower hauptsächlich auf die von ihm nachdrücklich hervorgehobene Zweilappigkeit der Deckelanlage. Ich habe die Angaben Bower's und Macfarlane's, der sich ihm anschließt, bei einer großen Anzahl von Bastarden und Arten nachgeprüft. In der Tat zeigen die meisten Formen die Zweilappigkeit sowohl an Keim- wie an Folgeblättern, doch hat Goebel bereits in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen" darauf hingewiesen, daß zu einer Auffassung wie der Bower's und Macfarlane's die Kenntnis verwandter Formen mit Fiederblättchen erforderlich wäre. Nimmt man nun noch dazu, daß nirgends auf der Blattfläche entstehende Fiederblättchen bekannt sind, und daß man die Zweiteiligkeit des Deckels sehr wohl ernährungsphysiologisch sich erklären kann, nämlich als bedingt durch die Zweiteiligkeit des ihm Nahrung zuführenden Blattes, womit der Einwand Macfarlane's hinfällig wird, die Goebel'sche Auffassung lasse die Zweiteiligkeit unerklärt, so wird man Goebel's Ablehnung der Bower'schen Anschauung zweifelsohne zustimmen müssen. Ich möchte schließlich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der meiner Meinung nach gegen die Bower-Macfarlane'sche Deutung spricht. Von fast allen Autoren wird die große Ähnlichkeit zwischen dem Blatt von Sarracenia und dem Primärblatt von Nepenthes hervorgehoben. Der wesentliche Unterschied bestehe nur darin, daß bei Nepenthes der Deckel ein Auswuchs der Blattoberseite, bei Sarracenia die Blattspitze sei[1]). Das ist natürlich von rein formalem morphologischem Standpunkte aus ganz richtig, aber man wird doch wohl versuchen müssen, die Nepenthaceen-Form von der einfacheren Sarracenia-Form abzuleiten. Man kann nun die Deckelbildung bei Nepenthes auch

1) Macfarlane faßt allerdings auch den Sarracenia-Deckel als Verwachsungsprodukt zweier Pinnae auf.

so auffassen, daß sich gewissermaßen das Meristem der Blattspitze parallel zur Fläche spaltet in einen hinteren Teil, der die Blattspitze, und einen vorderen, der den Deckel bildet.

Ich will nun noch mit einigen Worten auf den Einteilungsversuch von Bower eingehen. Er scheint auf den ersten Blick bestechend, denn man muß zweifellos zugeben, daß die herrschenden Einteilungsprinzipien für Blatt und Sproßachse verschieden sind. Aber ist es denn wirklich so, daß hier ein einheitliches Einteilungsprinzip vorzuziehen wäre? Die Einteilung der Phanerogamen nach der Staubblattzahl durch Linné war gewiß nach einem einheitlichen Prinzip durchgeführt, aber trotzdem oder vielmehr gerade deshalb war sie unnatürlich und schlechter als die unserer heutigen natürlichen Systeme, die innerhalb einzelner Gruppen nach ganz verschiedenen Gesichtspunkten klassifizieren. Übrigens hat schon Linné den Sachverhalt klar erkannt und prägnant in die Worte zusammengefaßt: „Nicht der Charakter — d. h. das Einteilungsprinzip — bestimmt die Gattung, sondern die Gattung den Charakter.“ Von vornherein kann also der Gesichtspunkt der mangelnden Einheitlichkeit unserer Einteilungsprinzipien von Blatt und Sproßachse nicht geltend gemacht werden. Es kommt eben darauf an, ob tatsächlich eine Klassifikation der Blätter nach denselben Prinzipien wie die der Sprosse eine natürliche wäre, d. h. ob die bei diesen beiden Grundformen vorkommenden Abwandlungen in der Tat derart sind, daß die Verzweigungsverhältnisse das Charakteristische der verschiedenen Unterformen von beiden ausmachen. Der Umstand, daß man tatsächlich bis jetzt den durch interkalares Wachstum bedingten Differenzen bei den Blättern eine große Bedeutung für die Klassifikation der Blattformen beigemessen hat, nicht aber für die der Sprosse, spricht sehr dafür, daß eben diese Differenzen das Charakteristische der verschiedenen Blattformen bedingen.

Ich gehe nun zur Diskussion der Anschauungen Macfarlane's über. Macfarlane faßt das Nepenthaceen-Blatt als mehrfach gefiedert auf. Nebenstehendes Schema (Fig. 13) erläutert dies näher. Ein Fiederblattpaar bilden die Spreitenteile der Lamina, ein zweites die Alae der Kanne, ein drittes der Deckel, schließlich repräsentieren noch eine unbestimmte Anzahl Fiederblättchen die kleinen Auswüchse an der Blattspitze und auch an der Blattbasis kann man oft noch Andeutungen eines Fiederpaares wahrnehmen. Bei den Primärblättern ist die Anzahl der Fiederpaare natürlich kleiner, weil hier Alae und Lamina noch nicht gesondert sind. Die Ansicht Macfarlane's ist durchaus nicht, wie man zunächst glauben möchte, ohne Kenntnis der Entwicklungs-

geschichte des Blattes entstanden. Im Gegenteil, Macfarlane hat diese sehr genau studiert. Wieso er doch zu seiner Auffassung gelangt, das geht aus seiner Definition von „Fiederblättchen" („leaflets") hervor. Er bezeichnet nämlich als Fiederblättchen alle Teile der ursprünglich zusammenhängenden Lamina, die in irgendeiner Entwicklungsperiode bis zum Reifestadium vollständig an der Mittelrippe voneinander getrennt werden. Er betrachtet es als Fehler, daß Bower und Goebel bei ihren Deutungen soviel Gewicht auf die frühesten Stadien legen. Demgegenüber kann man zunächst zum mindesten folgendes erwidern: Wenn es nach Macfarlane nur darauf ankommt, daß zu irgendeiner Periode Teile der Spreite getrennte Insertion an der Mittelrippe zeigen, so kann man umgekehrt mit genau demselben Rechte sagen, es kommt nur darauf an, daß Teile der Spreite in irgendeiner Periode zusammenhängend sind, um sie nicht als Fiederblättchen auffassen zu können. Dann hätten wir also zum mindesten zwei vollkommen gleichberechtigte Auffassungen, da beide nur definieren, aber keine näheren Gründe angeben, warum sie so oder so definieren. Die Sache liegt aber in der botanischen Morphologie anders, sie berührt den Kernpunkt der ganzen entwicklungsgeschichtlichen Morphologie. Warum schreiben wir den früheren Entwicklungsstadien eine größere Bedeutung für die Beurteilung der morphologischen Dignität eines Organs zu als den späteren? Die entwicklungsgeschichtliche Morphologie ist ein Kind der Deszendenztheorie. Vor deren Anerkennung war es in der Tat lediglich eine Zweckmäßigkeitsfrage, ob man die frühere oder spätere Ausgestaltung eines Organs als maßgebend für seine morphologische Bedeutung ansehen sollte. Die Deszendenztheorie hat aber der Morphologie eine ganz neue Aufgabe gestellt. Nicht darauf kommt es an, die Formen scholastisch nach ihrem Ähnlichkeitsgrade mit einem bestimmten Typus zu ordnen, sondern so, daß wir jede Form zurückführen auf die, aus der sie sich im

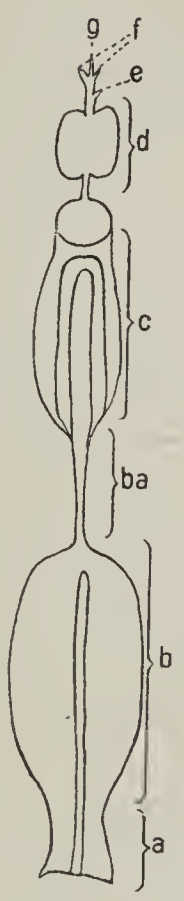


Fig. 13.

Fig. 13. Diagrammatic view of leaf of Nep. Rajah. *a* petiolar sheath. *b* basal laminar lobes. *ba* prolonged tendriliform midrib. *c* upper laminar lobes attached to, and fused together at the top of the pitchered continuation *of ba*. *d* fused pair of leaflets forming the pitcher-lid. *e* median process, growing out from the filiform midrib extremity. *f* pair of similar processes representing reduced leaflets. *g* apex of leaf midrib. (Nach Macfarlane, Vol. III, Fig. 7.)

Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Und nun hat sich eben gezeigt, daß, wenn ein Organ im Laufe seiner ontogenetischen Entwicklung eine Reihe von Veränderungen durchmacht, im allgemeinen stets die früher auftretenden Gestaltungen denjenigen näherkommen, aus denen es sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Das folgt schon daraus, daß ontogenetische und phylogenetische Entwicklung vom einfacheren zum differenzierteren fortschreiten. Deshalb geben uns die früheren Stadien den besten Anhaltspunkt für die Beurteilung der morphologischen Dignität eines Organs und deshalb ist die Voraussetzung, mit der Macfarlane an die Deutung des Nepenthaceen-Blattes herantritt, irrig und deshalb sind seine Folgerungen irrig; denn die ersten Entwicklungsstadien des Nepenthaceen-Blattes geben keinerlei Veranlassung dazu, das Blatt als mehrfach gefiedert zu bezeichnen.

Goebel deutet das Blatt so: Die Kanne stellt das Oberblatt dar, sie entspricht der Spreite anderer Blätter, der Deckel ist ein Auswuchs der Blattoberseite, die Alae nachträglich entstandene Wucherungen. Der Laminarteil stellt einen stark ausgebildeten Blattgrund dar, so daß die Ranke dem Blattstiel entsprechen würde. Der Satz Goebel's: „In allen Fällen sind die Flügel nachträglich entstandene Wucherungen" ist offenbar irrig und steht, wie bereits Macfarlane erwähnt hat, im Widerspruch zu seinen Abbildungen. Die Flügel sind nichts weiter wie die Blatträndер, sie sind schon angelegt, wenn die Kannenvertiefung entsteht und mit der Vertiefung der Kanne rücken sie auf ihre Oberfläche. In Übereinstimmung mit den Befunden aller übrigen Untersucher hat Goebel keinen abgegrenzten Blattgrund an den Primärblättern gefunden. Er bezeichnet als Blattgrund einfach den unterhalb der Kanne gelegenen Teil und weist darauf hin, daß eben die ganze Entwicklungsgeschichte der Primärblätter und die allmähliche Trennung des Blattes in Kanne und einen unter ihr liegenden Spreitenteil seine Auffassung nahelegt, indem er jedoch ausdrücklich betont, daß eine scharfe Grenze zwischen Blattgrund, Blattstiel und Spreite in vielen Fällen unmöglich gezogen werden könne. Bezeichnet man den Spreitenteil des Nepenthaceen-Blattes als umgewandelten Blattgrund, so ist darin nicht allein die Aussage enthalten, daß er durch stärkeres Wachstum der unteren Blattpartie sich allmählich entwickelt habe, wie es die Beobachtung zeigt, sondern es ist zugleich eine phylogenetische Behauptung aufgestellt, nämlich die, daß sich der Spreitenteil aus dem Blattgrund eines Blattes phylogenetisch entwickelt habe, dessen Spreitenteil in eine Kanne umgewandelt war. Diesen Schluß kann

man zweifellos aus der geschilderten Entwicklungsgeschichte ziehen. Da aber ein deutlich abgesetzter Blattgrund nicht vorhanden ist, kann man auch schließen, daß die Kanne aus dem oberen, die Spreite aus dem unteren und die Ranke aus dem in der Mitte liegenden Teil der Spreite eines sitzenden Blattes sich entwickelt habe, wie dies Wunschmann angenommen hat. Nach Goebel's Ansicht sollte man zum Schema I (Fig. 14) für die Entwicklungsgeschichte kommen und nach gewissen Blattformen bei Folgeblättern könnte man es für das Schema der stattfindenden Entwicklung halten (vgl. Abbildung in „Pflanzenbiol. Schilderungen"). Tatsächlich vollzieht sich aber die Entwicklung des Primärblattes nach Schema II. Spreite und Kanne liegen gleichsam zuerst aufeinander und werden in diametral entgegengesetzten Richtungen auseinandergezogen. Die Spreite ist an Primärblättern sogar am breitesten an der Übergangsstelle von Kanne und darunterliegendem Spreitenteil. Die Flügel differenzieren sich ganz allmählich aus dem oberen Teil des Spreitenrandes heraus. Das sind gewisse Schwierigkeiten für Goebel's Deutung. Dazu kommt noch, daß einige Nepenthaceen-Arten gestielte Blätter haben, so daß der Blattgrund hier außer der Lamina noch einen Stiel und inen zweiten Blattgrund gebildet haben müßte. Eine Entscheidung zwischen beiden, übrigens nicht wesentlich verschiedenen Ansichten läßt sich bei unserer Unkenntnis der phylogenetischen Entwicklung nicht fällen.

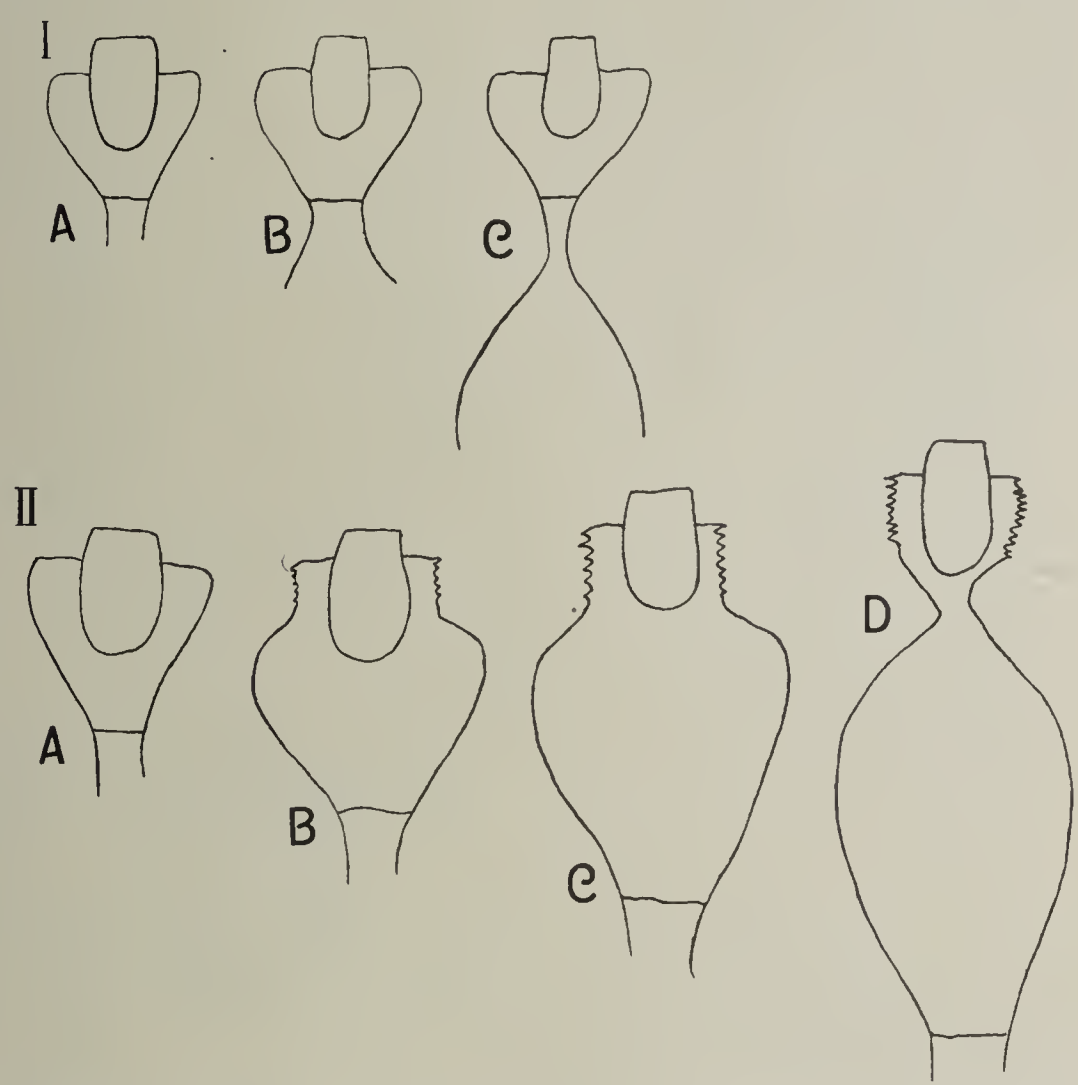


Fig. 14. Schemen der Blattentwicklung. Erklärung s. Text.

Bei den meisten Arten, so auch bei Nepenthes compacta bildet jedes Blatt eine Achselknospe. Sie wird von einer kappenartigen Um-

wallung umhüllt, die, wie auch die ersten Blätter der Knospe, außerordentlich stark behaart und dadurch vor dem Vertrocknen geschützt ist. Das Querschnittsbild einer typischen Umwallung zeigt rechts und links ein Gefäßbündel. Da nun die Kappe nicht nur von oben, sondern auch von rechts und links über die Knospe greift, so haben wir es hier offenbar nicht mit einer Emergenz, sondern mit dem Verwachsungsprodukt von zwei Vorblättern zu tun, die, wie dies ja bei den Dikotylen allgemein der Fall ist, senkrecht zum Tragblatt stehen. Die Ausbildung der Umwallung unterliegt großen Schwankungen. Einige Formen zeigt Fig. 15. Die ersten Blätter der Knospe haben ein halb Stellung, später verschiebt sich die Stellung zu zwei Fünftel, die für die meisten Nepenthaceen-Arten typisch ist; einzelne Arten haben ein halb Stellung. Auffallend ist, daß die zwei ersten Blätter der Knospe im allgemeinen keine Spur von Kannenanlagen zeigen.

Bisher habe ich nur „Primär- und Folgeblätter" einander gegenüber gestellt. Die Folgeblätter ihrerseits zeigen einen Dimorphismus,

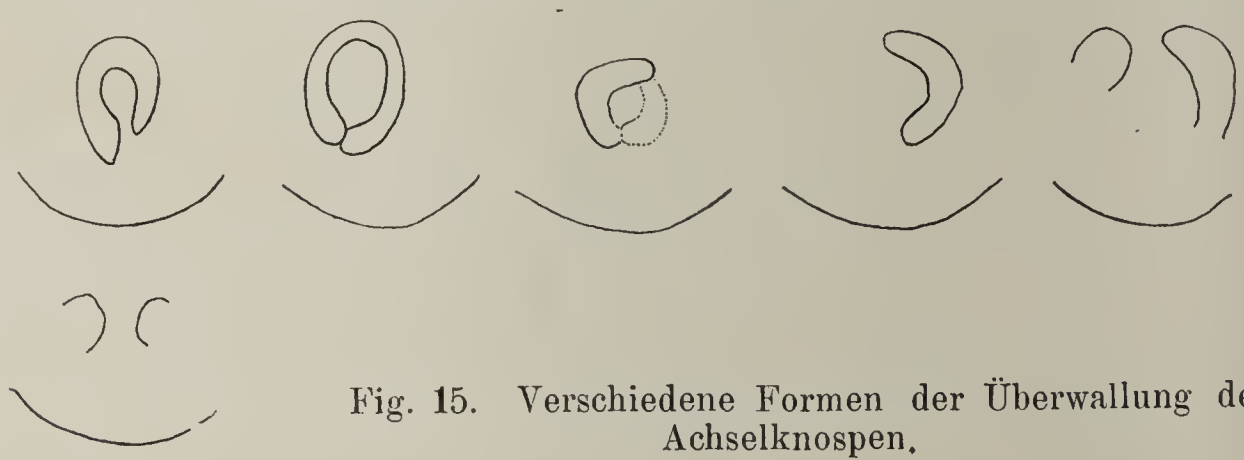


Fig. 15. Verschiedene Formen der Überwallung der Achselknospen.

der zur Aufstellung der Termini ascidia radicalia für die unteren, ascidia caulina für die oberen Blätter geführt hat. Als Beispiel will ich Nepenthes compacta benutzen, an der ich die meisten Untersuchungen ausgeführt habe. Die unteren Blätter, die dieser Bastard entwickelt, folgen genau dem bisher geschilderten Typus, nur muß noch erwähnt werden, daß die Ranke und Kanne bereits vor der Aufkrümmung nicht genau in einer Geraden liegen, sondern daß die Kanne einen sehr großen stumpfen Winkel mit der Ranke bildet und zwar ist die Krümmung so gerichtet, daß die Alae nach der Ranke hin stehen. In diesem Sinne verläuft dann auch die Weiterkrümmung in die Horizontale, so daß also die durch den Deckelansatz bezeichnete Unterseite der Kanne stets nach unten gerichtet ist. Nachdem die Pflanze eine Anzahl solcher Blätter produziert hat, wächst bei den folgenden die Ranke nicht mehr genau vertikal nach unten, sondern die Oberseite wächst stärker, wodurch der untere Teil zunächst in eine annähernd horizon-

tale Lage kommt, dann aber tritt einige Zentimeter von der ersten Krümmungsstelle ein stärkeres Wachstum der morphologischen Unterseite — topographischen Oberseite — ein, wodurch nunmehr der untere Teil der Ranke nebst Kanne wieder vertikal gestellt wird. Hat die Pflanze einige solche Ranken produziert, so geht das stärkere Wachstum der Rankenoberseite noch weiter, und es kommt zur Bildung eines Ringes in der Ranke, so daß, auch ohne daß die erste Krümmung

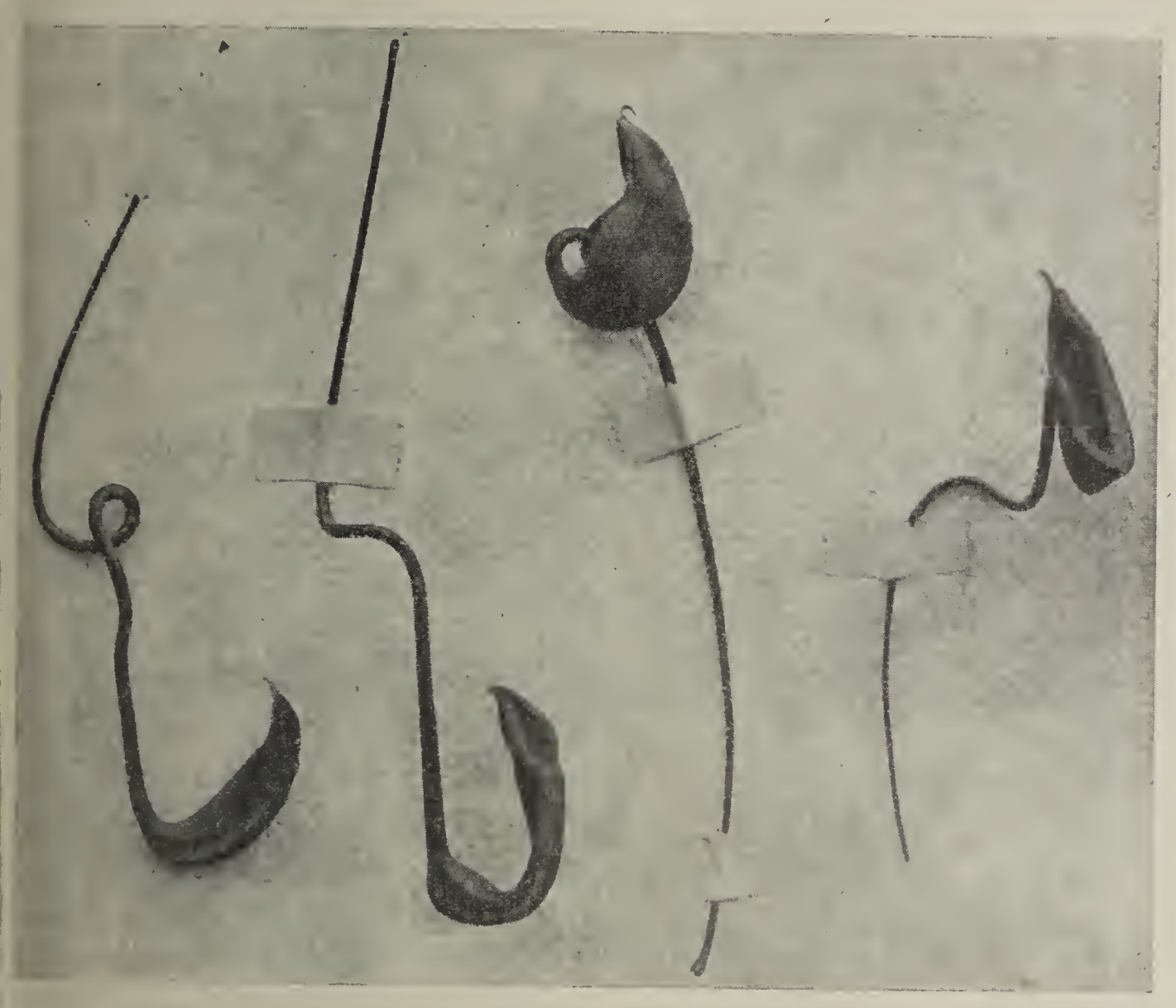


Fig. 16. *a* Kanne aus der oberen Region (Ascidium caulinum)
b „ „ „ mittleren „ („ intermedium)
c „ „ „ unteren „ („ radicale)

durch ein stärkeres Wachstum der entgegengesetzten Seite wettgemacht würde, hier der untere Teil der Ranke vertikal zu stehen kommt (Fig. 16). Diese Abwandlungsfolge ist für Nepenthes compacta die normale; indessen kommen hin und wieder Abweichungen vor, indem z. B. der zweite Typus übersprungen wird oder zunächst eine Ranke mit Ringbildung, dann eine mit zwei Knicken gebildet wird. Auch wird der Übergang zwischen Typ I und II oft durch Ranken vermittelt, die zwar zunächst durch stärkeres Wachstum der Oberseite einen

Bogen bilden, der sich aber dann wieder gerade streckt. Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen solche die Stellung der Kanne betreffend. Während nämlich, wie erwähnt, beim Typus I die Kanne mit ihrer Alaeseite schon vor der eigentlichen Aufkrümmung etwas nach der Ranke zu gebogen ist, ist sie in der Regel bei den folgenden Typen mit ihrer Alaeseite von der Ranke etwas weggebogen. Sie bildet auch jetzt wieder einen stumpfen Winkel mit der Ranke, aber so, daß jetzt die Alaeseite und die morphologische Oberseite der Ranke die äußere Umgrenzung des Winkels bilden, während sie im ersten Falle die innere Umgrenzung bildeten. Und nun tritt auch die Aufkrümmung in die Horizontale und die darauffolgende in die Vertikale nicht so ein, daß die Alaeseite nach oben gerichtet ist, sondern die Krümmung tritt umgekehrt so ein, daß die Alae nach unten gerichtet sind, während die morphologische Unterseite oben liegt. Dadurch kommt es, daß bei der schließlichen Vertikalstellung der Kanne die Alae nicht der Ranke zu, sondern von ihr abgekehrt sind, was einen der wesentlichen Unterschiede der Ascidia caulina gegenüber den Ascidia radicalia darstellt. Schon vor Beginn des Aufkrümmungsprozesses hat sich aber die Ranke um 180° tordiert, so daß trotzdem bei der Aufkrümmung die Alaeseite, die ja der morphologischen Oberseite entspricht, nach unten liegt, die Kanne nicht

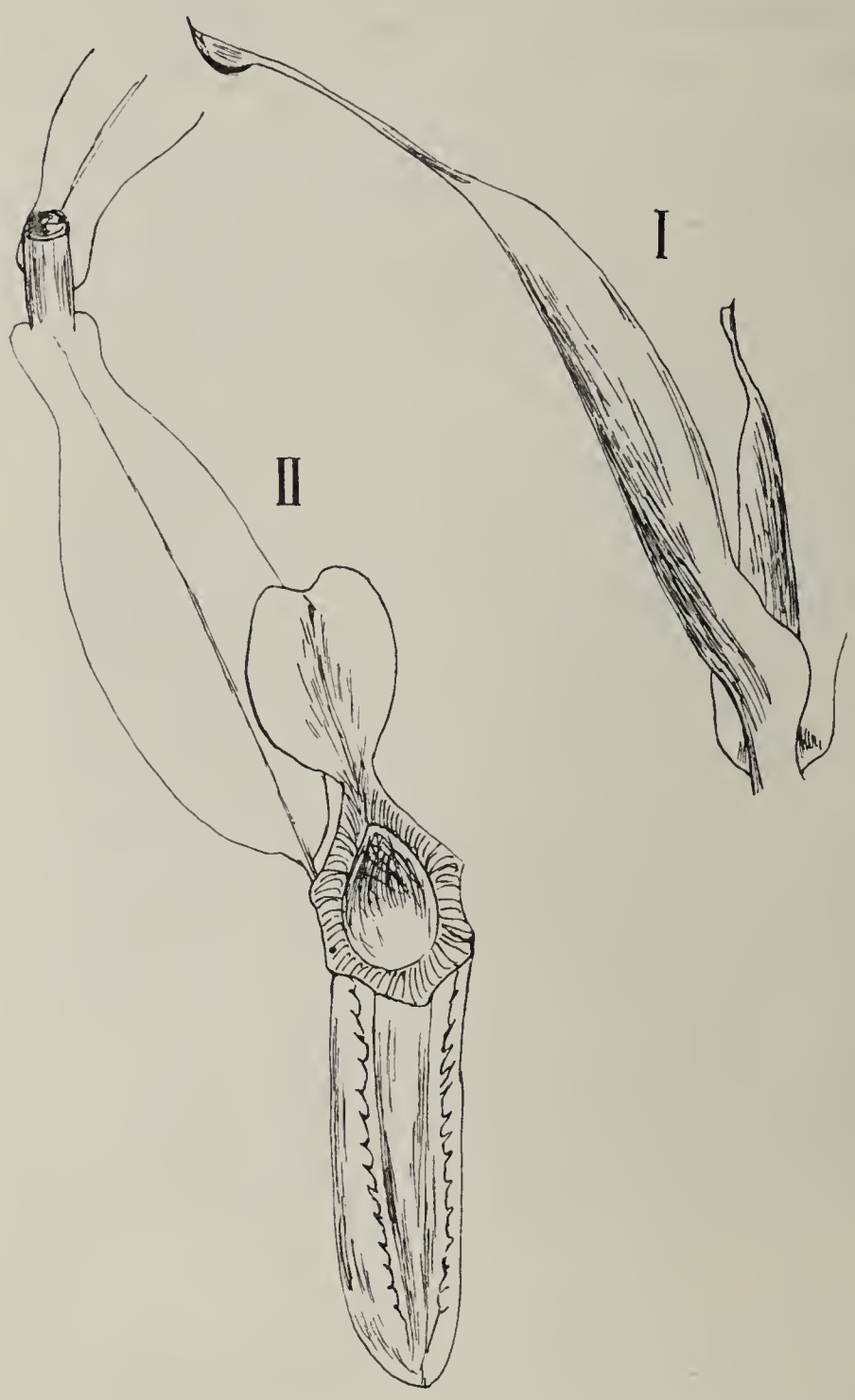


Fig. 17. Nep. mixta var. superba. *I* Sproßgipfel zeigt die beginnende Torsion der Ranke. *II* Kanne mit nach außen stehenden alae.

der Sproßachse zugekehrt wird, nicht zwischen Sproßachse und Ranke zu liegen kommt, wie bei den Ascidia radicalia, sondern von der Sproßachse weg nach außen aufgebogen wird (Fig. 17). Zwischen diese beide Formen wird nun aber bei Nepenthes compacta fast stets noch ein Typus eingeschoben, bei dem die Aufkrümmung aus der inversen Stellung in die Horizontale und weiter so erfolgt, daß die morphologische Ober- und Unterseite seitlich liegen, die Flanken aber zur topographischen Ober- bzw. Unterseite werden, so daß bei der aufgerichteten Kanne die Flügel neben der Ranke stehen. Meistens hat bei diesen Zwischenformen — ich will sie Ascidia intermedia nennen — eine Torsion der Ranke um 90° vor der Aufkrümmung stattgefunden, so daß die Medianebene der Kanne senkrecht zu der des Blattes zu stehen kommt. Auch hier habe ich hin und wieder Fälle beobachtet, bei denen entweder dieser Typus ganz unterdrückt war, oder bei denen eine solche seitlich aufgekrümmte Kanne erst nach einem Ascidium caulinum kam.

Mit dieser veränderten Stellung der Kanne zur Ranke geht Hand in Hand eine Veränderung in Gestalt und Färbung der Kanne, ja diese sind es überhaupt gewesen, die zur Aufstellung der Begriffe Ascidia radicalia und caulina geführt haben, während der Dimorphismus der Stellungsverhältnisse erst von Veitch und Solms hervorgehoben wurde. Wie bereits oft in der Literatur angegeben ist, werden allmählich die Alae immer mehr reduziert. Meist verlieren sie ihren fransigen Rand, so daß sie nur noch mehr oder weniger hervortretende Leisten an der Kanne bilden. Ferner wird die bauchige Gestalt der Ascidia radicalia gestreckter, zylindrischer. Ich will hier noch erwähnen, daß während bei Nepenthes compacta die Stecklinge auch von älteren Exemplaren wieder mit Ascidia radicalia beginnen und später Ascidia caudina bilden, bei Nepenthes mixta die meisten Stecklinge nur Ascidia caulina produzieren. Diese haben hier — ob die bei uns als „mixta“ gezogene Hybride wirklich Nepenthes mixta ist, konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln — breite gefranste Flügel, die von der Ranke abgewandt sind. Sie zeigt das von Solms für Nepenthes Curtisii erwähnte Verhalten, daß die beiden Kannenformen so verschieden aussehen, daß man sie als ganz verschiedenen Arten zugehörig ansprechen würde. Die unteren sind lebhaft purpurn gefleckt, abgeflacht zylindrisch, die oberen mattgrün und trichterförmig nach unten zugespitzt. Die Angaben von Solms, daß durchaus nicht alle Arten einen Kannendimorphismus aufzeigen, kann ich bestätigen, auch im Münchener Botanischen Garten bringen Nepenthes ampullaria und Nepenthes Veitchi stets

nur Ascidia radicalia hervor. Auch dürfte die Zahl der Unterschiede zwischen oberen und unteren Kannen variieren. Auf all diese Verhältnisse komme ich noch im physiologischen Teil genauer zu sprechen. Bemerkt sei hier noch, daß nach Macfarlane bei Nepenthes Boschiana, maxima und Vieillardii ein Kannentrimorphismus derart vorhanden ist, daß die unteren Ascidia bauchig, die darüber befindlichen schlauchförmig, die obersten trichterförmig sind. Doch fehlen Angaben über die Stellung der Alae zur Ranke und Achse und der Kannenmediane zur Blattmediane bei diesen Formen.

Um wieder auf die Blattfolge zurückzukommen, so folgen auf die Ascidia caulina Blätter, deren Kanne verkümmert ist. Die Ranke krümmt sich aber spontan ein und kann, wenn sie eine Stütze erreicht, als Ranke funktionieren. Einzelne Arten, wie Nepenthes Veitchi und Rajah scheinen solche Ranken nie zu bilden. Es ist schon vielfach in der Literatur darauf hingewiesen worden, daß die in der Nähe der Infloreszenz befindlichen Blätter fast stets die Kannen verkümmern lassen. Schneidet man nun den sich entwickelnden Blütensproß und dann die folgenden jeweils in der Achsel des nächst unteren Blattes entstehenden ab, so bringt man die Kannen leicht zur Entwicklung, woraus folgt, daß nicht die stofflichen Bedingungen in diesem Alter sich so geändert haben, daß die Ausbildung der Kannen nicht mehr möglich ist, sondern daß die Unterdrückung der Kannenbildung Folge des Nahrungsentzuges durch den heranwachsenden Blütensproß ist.

Auf ein eigentümliches Verhalten der fassenden Ranken hat bereits Solms aufmerksam gemacht. Die Ranke ist nämlich, wie Solms erkannt hat, nur ein kurzes Stück unmittelbar hinter der Kanne reizbar, und zwar, wie ich festgestellt habe, nur auf der morphologischen Unterseite. Hat sie nun gefaßt, so wird zwischen Kanne und Ranke noch ein starkes, rankenförmiges Stück eingeschoben, das deutlich die Fortsetzung der Flügel auf seiner Oberseite als Kanten zeigt. Es geht aus der unmittelbar an den Kannengrund grenzenden Zone hervor und biegt sich und damit die Kanne positiv geotropisch nach unten, also in die normale Lage. Die Ranken der Ascidia radicalia sind haptotropisch nicht reizbar. Die Ringbildung der Ranke der Ascidia caulina wird nicht durch Berührungsreiz hervorgerufen. Die Empfindlichkeit für Berührungsreize ist bei den Ranken sehr gering, so daß es sehr langer Reizung bedarf, um überhaupt Krümmungen hervorzurufen. Gelingt es künstlich, so geht die Einkrümmung in der Regel nach Aufhören des Berührungsreizes zurück, ohne zur Ringbildung zu führen. Sehr zahlreiche Beobachtungen zeigten mir, daß die Ring-

bildung auch bei solchen Exemplaren eintrat, die gar nicht durch Berührung gereizt sein konnten. Versuche mit chemischer und Wundreizung zwecks künstlicher Ringbildung verliefen ebenfalls erfolglos. Inwieweit aber geotropische oder epinastische Reaktionsweise an dieser Ringbildung beteiligt sind, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, doch glaube ich, daß die Krümmung sich als durch den Schwerereiz bedingt erweisen wird.

3. Blütenbau.

Die Infloreszenzen von Nepenthes entstehen terminal und bilden bald einfache Trauben, bald Trauben, deren Achsen I. Ordnung sich zymös verzweigen und meist zweiblütige Wickel bilden. Während bei einigen von mir untersuchten Formen, z. B. Nepenthes mixta, ampullaria, melamphora, die Achsen I. Ordnung ein Tragblatt zeigten, fehlten die Vorblätter bei diesen Formen vollständig; indessen hat Eichler für Nepenthes destillatoria gefunden, daß dort bei unverzweigten Blütenstielen die Vorblätter fehlen, bei verzweigten aber das fertile Vorblatt entwickelt wird. Die Infloreszenzen sind diözisch, doch hat Moore — zitiert nach Macfarlane — einen Fall beschrieben, bei dem die unteren Blüten der Infloreszenz weiblich, die oberen männlich waren. In unseren Gewächshäusern sind nicht alle Arten zum Blühen zu bringen, auch wenn sie in sehr kräftigen mehrjährigen Exemplaren vertreten sind; dagegen blüht von Nepenthes mixta jedes Jahr ein jedes Exemplar. Ganz besonders selten sind weibliche Blütenstände, was nach den Mitteilungen von Solms einerseits auf der im Verhältnis zu den männlichen Exemplaren geringen Zahl der weiblichen, andererseits auf ihrer geringeren Kräftigkeit und Kulturfähigkeit beruhen soll.

Fig. 18. Diagramm einer männlichen Blüte von Nep. mixta.

Die Blüten sind in der Regel vierzählig, selten drei- oder sechszählig. Das Perianth besteht bei den vierzähligen aus zwei Kreisen dekussierter Petala. Die Deckung ist teils in beiden Kreisen imbricat, teils beim äußeren valvat. Baillon und Lecomte haben auf die Verschiedenheit in der Größe der beiden Kreise hingewiesen. Die männlichen Blüten tragen auf einer Säule Staubbeutel, deren Zahl zwischen 4 und 20 schwankt, und die ein-, zweireihig oder unregelmäßig angeordnet sind (Fig. 18). Ich habe den Gefäßbündelverlauf

und die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüten genauer untersucht, und zwar bei Nepenthes mixta (Fig. 19). Die normale Zahl der Staubbeutel beträgt hier 14, doch variiert diese Zahl sehr, besonders nach unten, und zwar ohne eine bestimmte Regelmäßigkeit, etwa der Art, daß die Zahl der Antheren nach der Infloreszenzspitze hin abnähme. In ganz jungen Blüten ist der Blütenboden ein halbkuglig sich hervorwölbender Körper, allmählich wird er zu einem rechteckigen, etwas länglichen Viereck, so daß die Anlagen der vier ersten Staubbeutel sichtbar werden. Sie fallen zwischen die Perianthblätter. Nun treten zwischen diesen vier Staubbeuteln abermals Anlagen auf, und zwar an normalen 14zähligen Blüten je eine gegenüber den zwei äußeren Petala, je zwei gegenüber den inneren, schließlich treten auf der Oberfläche des allmählich immer größer werdenden Blütenbodens noch vier Staubbeutelanlagen auf. Die außerordentliche Variabilität der Staubblattzahl macht es indessen außerordentlich schwer mit Sicherheit

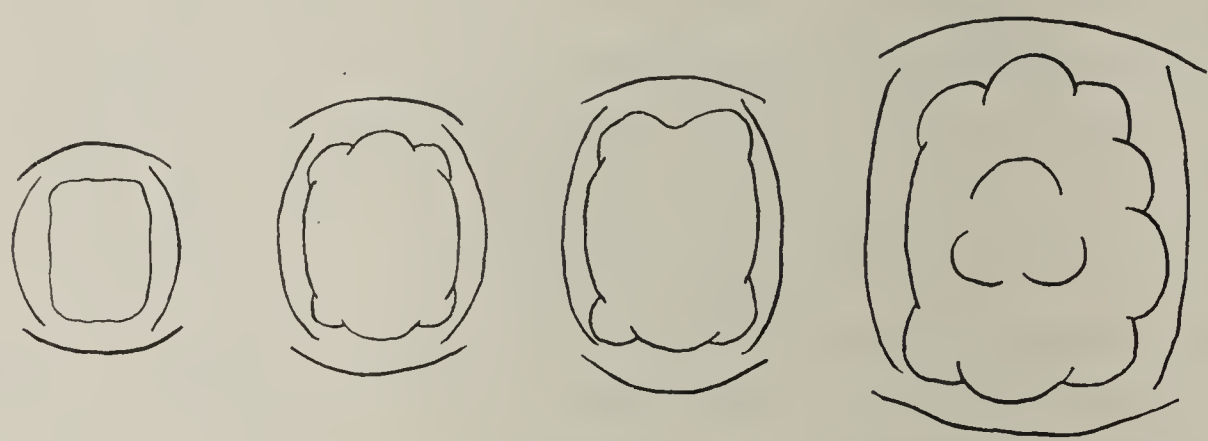


Fig. 19. Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte von Nep. mixta.

festzustellen, ob die Entstehungsfolge spiralig oder in Kreisen sich vollzieht. Allem Anschein nach haben wir hier einen Übergangstypus vor uns. Die geschilderte Entwicklung scheint mir, abgesehen von ihrer systematischen Bedeutung, auf die ich noch zurückkomme, deshalb einiges Interesse zu haben, weil sie zeigt, daß die Säule, die die Staubbeutel trägt, kein Verwachsungsprodukt der Staubfäden ist, sondern einfach der emporgehobene und später gestreckte Blütenboden ist; daß sie phylogenetisch aus einer der Staubbeutelzahl entsprechenden Zahl von Filamenten sich ableitet, soll nicht bestritten werden, aber die tatsächliche ontogenetische Entwicklung zeigt eben diesen Verschmelzungsprozeß nicht mehr.

In jeden Staubbeutel führt ein Gefäßbündel, das je einen sich wiederum in kleinere Stränge auflösenden Strang nach jeder Anthere zu führt. Die Gefäßbündel der den unteren Staubbeutelring der Säule bildenden Staubbeutel vereinigen sich nun zu vier Strängen, an die

hin, durch stärkeres Wachstum der Chalazaregion hervorgerufen wird Gegenüber der Mikropylengegend am Funiculus befindet sich ein Gewebevorsprung, von dem man zunächst annehmen könnte, daß er vielleicht etwas mit der Verlängerung des Samens nach der Mikropylenseite zu tun hätte. Dem ist aber nicht so; denn spätere Stadien zeigen deutlich, daß diese Verlängerung vom äußeren Integument gebildet wird. Auch kann man den Vorsprung noch am reifen Samen als solchen erkennen. Ein etwas älteres Stadium zeigt den Embryosack deutlich. Er scheint ganz normal zu sein, jedenfalls konnten mit Sicherheit zwei Synergiden, die große Eizelle, die beiden sekundären Kerne und Antipoden — ihre Zahl konnte ich nicht genau feststellen — nachgewiesen werden. Von der Entwicklung des Embryo habe ich kein einziges Stadium erhalten, sondern nur die schon nahezu reifen Samen, deren Bau oben beschrieben ist. Die Blüten der Nepenthaceen verbreiten einen unangenehmen Duft, der zahlreiche Insekten anlockt, so daß neben der Windbestäubung die durch Insekten zweifellos eine große Rolle spielt.

4. Anatomische Verhältnisse.

Wurzel. Der Bau der Primärwurzel ist bereits bei der Keimung besprochen worden. Einige Zeit nach der Keimung entstehen an ihr in akropetaler Reihenfolge Seitenwurzeln. Bei meinen einjährigen Keimpflanzen waren diese mehrere Zentimeter lang, während die Primärwurzel sich kaum verlängert hat, also nur etwa 1 cm lang ist. Macfarlane gibt indessen an, daß sie während des ersten Jahres etwa 10—15 cm lang wird. Mir erscheint es sehr zweifelhaft, ob nicht wie bei den Droseraceen später die Wasserversorgung durch Adventivwurzeln besorgt wird. Der Querschnitt älterer Wurzeln zeigt eine dickwandige wurzelhaartragende Epidermis mit gewölbten Außenwänden, zwei Lagen ebenfalls dickwandiger ziemlich großer Rindenzellen und eine Endodermis mit typischen Casparischen Streifen. Das Pericambium ist sehr schwach ausgebildet, meist einschichtig, indessen treten die Gefäße auch oft bis an die Endodermis heran. Die Zahl der radiären Gefäßbündel variiert nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wird, zwischen drei und sechs. Die Holzteile enthalten Tracheiden und Tracheen, deren Englumigkeit auffällt. Der Siebteil ist normal. Die Wurzeln zeigen Korkbildung und sekundäres Dickenwachstum. Während das Wurzelsystem meiner Keimpflanzen ziemlich schwach entwickelt ist, zeigen unsere älteren Pflanzen eine außerordentlich ausgiebige Bewurzelung.

Stamm. Die Anatomie des Stammes ist bereits mehrfach untersucht worden, speziell von Zacharias und Macfarlane, auf deren Darstellungen und Abbildungen ich verweise. Die Untersuchungen von Zacharias sind von Heinicher erweitert worden, der besonders den Lianentypus des Stammes hervorhebt, der sich in der Weite der Gefäße, in dem geschlängelten Verlauf der Grenze zwischen Rinde und Holzkörper und der dadurch angedeuteten Zerklüftung des Holzkörpers kundtut. Charakteristisch für den Nepenthaceen-Stamm ist das Auftreten eines Spiralfaserringes zwischen Rinde und Gefäßbündelring und das massenhafte Vorkommen von isoliert liegenden Spiralfasern im ganzen Gewebe. Die Bedeutung dieser Zellen als Wasserspeicher ist von Kny und Zimmermann erkannt worden. Holle hat gefunden, daß sie sich schon in Berührung mit mäßig welkem Parenchym entleeren.

Blatt. Das typische Nepenthaceen-Blatt besteht aus Kanne, Ranke und Lamina. Die Lamina hat monokotylenähnliche Nervatur. Sie zeigt nur auf ihrer Unterseite Spaltöffnungen. Auf die Epidermis der Oberseite folgt ein ein- oder mehrschichtiges Wassergewebe, dann ein mehr oder weniger ausgebildetes Palisadenparenchym, unter dem schließlich das Schwammgewebe liegt. Die Ranke besitzt keine Besonderheiten. Im allgemeinen liegen die Siebteile nach unten, die Holzteile nach oben, doch kommt auch eine gewisse Annäherung an die Stammstruktur vor. Die Kanne besteht aus Deckel und Kannenhöhlung. Der Deckel ist gewöhnlich in der Mitte des Randes eingekerbt und oft, besonders bei Nepenthes Veitchi, in der Mitte stark verdickt. Er wird von zahlreichen Gefäßbündeln durchzogen, deren Siebteile nach oben gerichtet sind. Auf der Unterseite trägt er Nektardrüsen und erhöht gelegene Spaltöffnungen, die auch auf dem Deckel der Primärblätter auftreten. Die Gefäßbündel des Deckels vereinigen sich in seinem Ansatzpunkte mit denen der Kanne und schließlich verlaufen die Bündel in der Blattspitze und deren seitlichen Auswüchsen. Die Kannenhöhlung wird begrenzt und ausgesteift von dem Kragen, in dem die Gefäßbündel ohne Ordnung verlaufen. Das Kanneninnere läßt zwei Typen unterscheiden, Formen mit und ohne Gleitzone. Die Gleitzone ist eine mit wachsartiger Cuticula überzogene drüsenfreie Zone. Keine Gleitzone haben z. B. Nepenthes ventricosa, Lowii, deutliche Gleitzonen zeigen Nepenthes gracilis, alata. Bei manchen Arten differiert dies Verhalten bei den ascidia radicalia und caulina. So sind nach Macfarlane bei Nepenthes Raflesiana und melamphora die unteren Kannen ganz drüsig, die oberen haben eine Gleitzone. Bei Nepenthes ventricosa,

die im Münchener Garten nur eine Kannenform produziert, die keine Gleitzone hat, habe ich eine Kanne gefunden, die eine wohl ausgebildete Gleitzone besaß. Schon Oudemans und Wunschmann haben auf solche Vorkommnisse aufmerksam gemacht. Besonders interessant ist das Verhalten, das ich bei Nepenthes ampullaria beobachten konnte. Diese Form bringt nach Macfarlane sowie in allen von mir untersuchten Fällen — an Material, das zu ganz verschiedenen Zeiten gesammelt worden ist, — nur Kannen ohne Gleitzone hervor. Die Blätter der Keimpflanze zeigen indessen eine deutlich entwickelte breite Gleitzone, so daß man wohl schließen muß, daß die Ausbildung einer Gleitzone nicht eine nachträgliche Anpassung, sondern vielmehr der ursprüngliche Zustand war, der vielleicht nur bei Arten, für die die Gleitzone keine besondere Bedeutung hatte, aufgegeben wurde, um einer reichlicheren Drüsenentwicklung Raum zu geben. Die Gleitzone zeigt eigentümliche möndchenförmige, vorspringende Zellen. Macfarlane und dann unabhängig von ihm Haberlandt und Bobiscut haben gezeigt, daß sie die eine vorgewölbte Schließzelle einer verlagerten Spaltöffnung darstellen. Auch ich habe an Keimpflanzen von Nepenthse ampullaria noch deutlich diesen Ursprung erkennen können, da ich meist noch die zweite Schließzelle deutlich nachweisen konnte. Haberlandt legt ihnen die biologische Bedeutung bei, wohl dem herab- nicht aber dem heraufkriechenden Insektenfuß eine Stütze zu bieten und bezeichnet den vorliegenden Funktionswechsel als einen der interessantesten der physiologischen Pflanzenanatomie. Macfarlane will festgestellt haben, daß die „Möndchen“ als Hydathoden funktionieren, was ich nie beobachten konnte.

Drüsen. Goebel hat die Droseraceendrüsen auf einen einzigen Typus zurückgeführt, und so lag die Frage nahe, ob dies auch bei den Nepenthaceen möglich sei. Auch hatte er eine Vorstellung über das Zustandekommen der Insektivorie entwickelt, die später von Haberlandt für Pinguicula direkt erwiesen worden ist. Nach dieser Anschauung sollen die Ahnen der Insektivoren, die als Bewohner feuchter Standorte Hydathoden besaßen, zunächst ein schleimiges Sekret abgesondert haben, wohl um das Wasser langsamer verdunsten zu lassen oder auch, um es wieder absorbieren zu können. So konnten sie zunächst zufällig Insekten festhalten und die bei ihrer Verwesung in Lösung gehenden Nährstoffe aufnehmen, woraus sich dann die habituelle Insektivorie entwickelt hat. Auch für Nepenthaceen hat uun Haberlandt das Vorhandensein von Hydathoden wahrscheinlich gemacht und damit einen Zusammenhang zwischen Wasserausscheidung

und Insektivorie. Meine Untersuchungen haben nun das Vorhandensein von Hydathoden zweifellos festgestellt, worauf ich im experimentellen Teil zurückkomme, aber andererseits gezeigt, daß bei Nepenthaceen die Verdauungsdrüsen nicht von Hydathoden abstammen, sondern daß hier die Insektivorie aus einem ganz anderen Funktionswechsel entstanden ist.

Die Nepenthaceen-Drüsen folgen nämlich zwei verschiedenen Typen, die sowohl durch anatomische wie entwicklungsgeschichtliche Merkmale als auch durch ihre Funktion scharf geschieden sind. Den ersten Typus stellen die Hydathoden dar. Es sind flache Drüsen, die auf einem ein- oder mehrzelligen Fuß etwa 4—16 rosettenförmig angeordnete Zellen tragen. Sie sind außerordentlich zahlreich. Schon auf den Primärblättern finden sie sich teils sitzend, teils den Kopf eines Tentakels bildend. Ebenso sitzen sie auf den Folgeblättern und auch auf den Blütenblättern trifft man sie an, wo sie etwas höher differenziert sind dadurch, daß der Drüsenkopf hier nicht einschichtig, sondern im allgemeinen zweischichtig ist (Fig. 22). Auch ist hier die Zahl der Zellen in einer Schicht durchschnittlich größer als in der vegetativen Region. Verfolgt man nun die Entwicklungsgeschichte dieser Hydathoden, so sieht man, wie sich zunächst eine Epidermiszelle emporwölbt, dann durch eine perikline Wand eine Kopfzelle abschneidet. Darauf tritt gewöhnlich noch eine perikline Wand auf und nun teilt sich das Köpfchen durch Antiklinen, wodurch die Zellrosette entsteht Bei den Blütenhydathoden tritt natürlich auch noch in der Kopfzelle eine perikline Wand auf.

Fig. 22. Hydathoden in verschiedenen Stadien. *a* Blatthydathode. *b* Blütenhydathode. *c* Entwicklung der Blatthydathode.

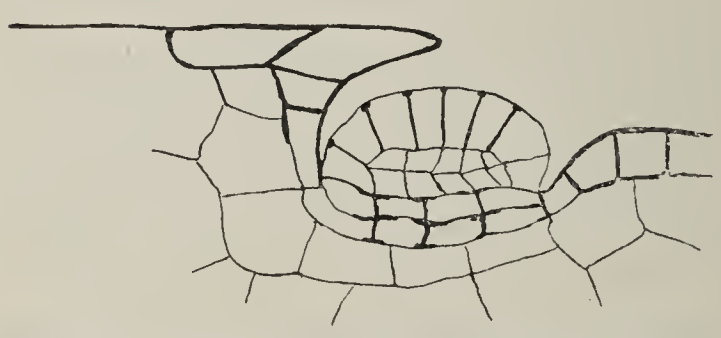


Fig. 23. Typische Verdauungsdrüse. Nep. compacta.

Der typische Vertreter des zweiten Drüsentypus ist die Verdauungsdrüse (Fig. 23). Während Korthals, Treviranus und Meyen die Verdauungsdrüsen für subepidermal hielten, erkannte Oudemans sie als erster als Epidermalgebilde. Eine solche Verdauungsdrüse bildet eine mehr oder weniger kreisförmige flache Scheibe, die aus mehreren Zellschichten besteht. Die äußerste Zellschicht, die die

Drüse nach der Kannenhöhlung hin abgrenzt, besteht aus Zellen mit kutinisierten Radialwänden, deren Längsdurchmesser in der Regel größer ist als ihr Querdurchmesser. Die Cuticula der Oberfläche ist nicht sehr dick. Membranzapfen verschiedener Größe springen in das Zellumen der Außenzellen der Drüsen vor. Fenner gibt an, daß die Cuticula von Nepenthes Rafflesiana ganz deutlich mit relativ großen Poren versehen sei. Ich konnte solche zwar nicht mit Sicherheit nachweisen, sondern an den Drüsen der im hiesigen Garten als Nepenthes Rafflesiana gezogenen Art sowie an anderen Arten ließ sich nur eine feine Granulierung nachweisen. Doch halte ich das Vorhandensein von Poren für nicht unwahrscheinlich. Auf die Außenschicht folgt bei den typischen Drüsen, z. B. bei denen von Nepenthes compacta,

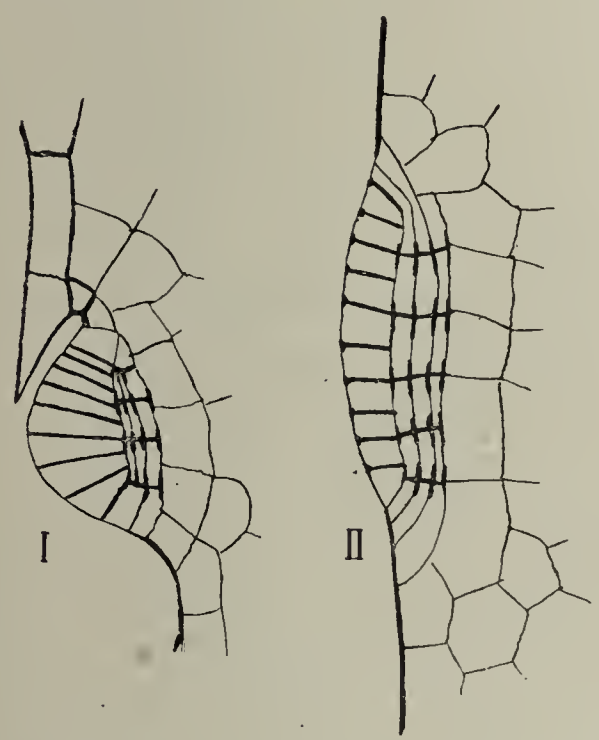


Fig. 24. *I* Drüse aus dem oberen, *II* Drüse aus dem unteren Teil des Kanneninneren von Nep. ventricosa.

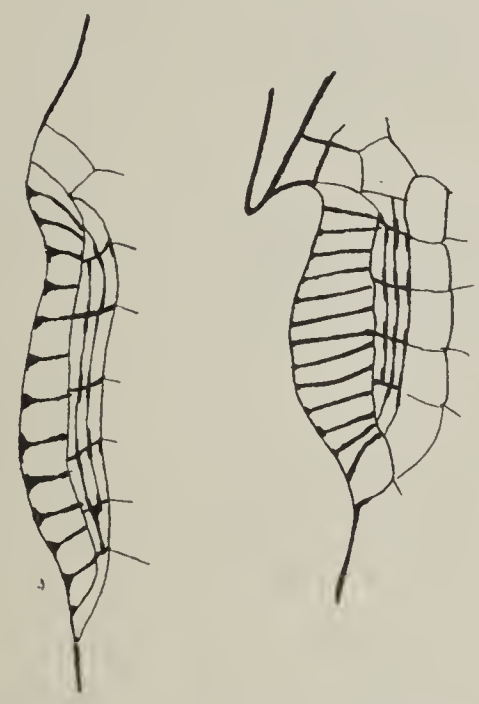


Fig. 25. Übergangsstadien zwischen oberen und unteren Verdauungsdrüsen von Nep. ventricosa.

nach innen zu eine gewöhnlich einige Zelllagen bildende Schicht etwa isodiametrischer dünnwandiger Zellen und auf diese wieder einige Zellreihen, die im Querdurchmesser bedeutend größer sind als im Längsdurchmesser. Ihre Radialwände sind stark kutinisiert, und die Kutinisierung greift auch auf die Tangentialwände über. Die ganze Drüse ist von einer Kappe bedeckt, die aus stark kutinisierten Zellen, deren Lumen größtenteils obliteriert ist, besteht. Die an die Drüsen angrenzenden Epidermiszellen geben Phloroglucinreaktion, sind also verholzt, ein bei Epidermiszellen nicht häufiges Vorkommen. Ich will nun einige spezielle Fälle beschreiben. Bei Nepenthes ventricosa (Fig. 24, 25) finden sich zwei Drüsentypen. Die im unteren Teile der Kanne befindlichen sind sehr flach und besitzen keine Kappe, die im

oberen Teil sitzenden sind viel gewölbter und besitzen eine Kappe. Bei beiden Formen fehlt übrigens die parenchymatische Mittelschicht gänzlich. Im mittleren Teil der Kanne finden sich Übergangsstadien, die den Beginn der Wölbung und Kappenbildung zeigen. Auch Nepenthes ampullaria zeigt einen Drüsendimorphismus. Die Drüsen der ersten Primärblätter haben keine Kappe, je später ein Blatt entstanden ist, eine um so stärker ausgebildete Kappenbildung zeigt es und die Kannen der Ascidia radicalia bedecken ihre Drüsen mit einer starken Kappe. Die Differenzierung der Drüsen bei Nepenthes ventricosa kann man sich biologisch deuten. Haberlandt schreibt den Kappen eine doppelte Bedeutung zu. Einmal sollen sie die Verdunstung des ausgeschiedenen Sekretes verzögern, dann dem Fuß eines herabkriechenden Insektes eine Stütze bieten, dem eines heraufkriechenden wehren. Da beide Funktionen von den in der Regel von Kannenflüssigkeit umspülten Drüsen am Grunde nicht erfüllt zu werden brauchen, so könnte deshalb bei ihnen die Kappenbildung unterbleiben. Schließlich möchte ich noch den Bau der Kannenwand von Nepenthes mixta erwähnen. Hier zeigen die an die Drüsen grenzenden Zellen außerordentlich stark verholzte Membranen. Auch nach außen, also nach dem Kanneninnern zu, nicht nur untereinander, zeigen sie Tüpfel. Hält man dies mit der Verholzung der Epidermismembranen zwischen den Drüsen überhaupt zusammen, so scheint es, als ob neben den Drüsen auch die dazwischen liegenden Partien irgendwie an der Absorptions- oder Sekretionstätigkeit der Kanne beteiligt sind.

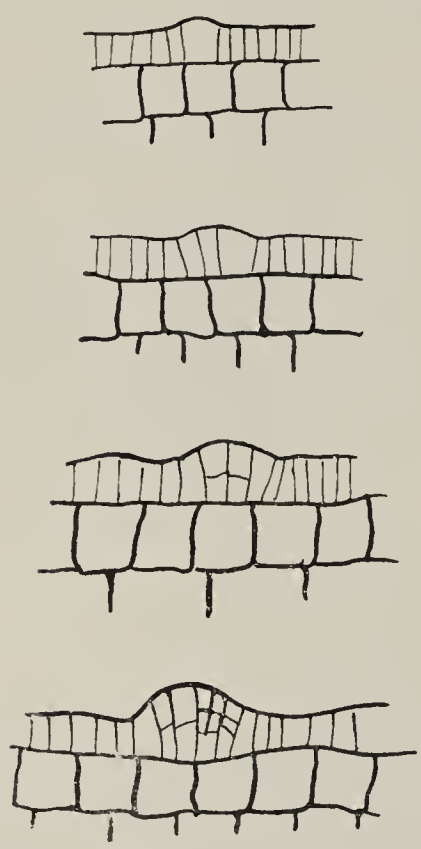


Fig. 26. Entwicklungsgeschichte der Verdauungsdrüsen von Nep. comp.

Die Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Drüsen sind widerstreitend. Wunschmann hatte gefunden, daß sie ganz aus einer Epidermiszelle hervorgehen, während Fenner nur die äußerste Schicht epidermal sein läßt, im übrigen aber eine Beteiligung hypodermalen Gewebes an der Drüsenbildung behauptet. Meine Untersuchungen an Nepenthes compacta bestätigen die Angaben Wunschmanns vollständig (Fig. 26). An Kannen, die etwa $1^1/_2$ cm lang sind, findet man die erste Anlage der Drüse, indem sich eine Epidermiszelle vergrößert und etwas vorwölbt, dann treten antikline Wände auf, die die Zelle in zwei, vier, acht Zellen zerlegen und nun erst treten auch

perikline Wände auf, die die Drüsen in mehrere Etagen fächern. Die Zellteilungen dauern in den tiefer gelegenen Zellen länger an als in den höher gelegenen und treten in jenen auch dann noch auf, wenn die äußerste Schicht schon völlig entwickelt ist. Daß an der Entwicklung nur die Epidermis beteiligt ist, kann man außer an der Lage der Zellen auch ganz deutlich daran sehen, daß die unter der Epidermis liegende Schicht bedeutend dickere Membranen hat als die Epidermis, wodurch man jede Zelle sofort als zur Epidermis gehörig oder nicht gehörig identifizieren kann. Mit der Drüsenentwicklung gleichzeitig vollzieht sich die Entwicklung der Überwallung. Zunächst vergrößern sich die betreffenden an die Drüsen angrenzenden Epidermiszellen nach dem Kanneninnern zu, dann treten auch in ihnen Zellteilungen auf.

Nicht nur im fertigen Zustande sind also die Verdauungsdrüsen und Hydathoden verschieden gebaut, auch die Entwicklungsgeschichte der Verdauungsdrüsen vollzieht sich ganz anders als die der Hydathoden. Bei diesen haben wir zuerst perikline, dann antikline Teilungen, bei jenen zuerst mehrere antikline und dann erst perikline Teilungen. Demgemäß ist auch nirgends eine Übergangsform zwischen beiden Typen zu finden. Da also offenbar diese beiden Typen nicht genetisch miteinander verknüpft sein können, so war es von höchstem Interesse, daß ich die Nektardrüsen der Petala vollkommen identisch mit den Verdauungsdrüsen fand. Auch hier bildet die ganze Drüse eine flache Scheibe, auch hier eine äußere Schicht länglicher Zellen mit kutinisierter Membran, nach innen zu dünnwandiges parenchymatisches Gewebe und als Abschluß gegen das Blattgewebe breite, flache Zellen, deren Radial- und teilweise auch Tangentialwände stark kutinisiert sind. Die völlige Übereinstimmung läßt keinen Zweifel an einer übereinstimmenden Entwicklung. Schon Macfarlane hat den übereinstimmenden Bau der Nektar- und Verdauungsdrüsen beobachtet, aber keinerlei Betrachtungen daran geknüpft. Da nun Nektardrüsen etwas im Pflanzenreiche weit verbreitetes sind, Verdauungsdrüsen aber eine spezielle Anpassung, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Nektardrüsen die phylogenetisch älteren sind. Um uns nun das Zustandekommen der Insektivorie bei Nepenthaceen verständlich zu machen, werden wir annehmen müssen, daß zunächst außer auf den Petala Nektardrüsen auch auf den Laubblättern aufgetreten sind, um Insekten anzulocken. Durch die klebrige Beschaffenheit des Sekretes werden zunächst rein zufällig kleine Insekten festgehalten worden sein und dadurch war, wie beim Pinguiculatypus, die Möglichkeit zu einer weiteren Ausbildung der Insektivorie gegeben. Auch bei Sarracenia

sind nach Macfarlane's Angaben die Verdauungs- und Nektardrüsen gleich gebaut, so daß wir auch bei Sarracenia die gleiche Entstehungsweise der Insektivorie annehmen müssen. Daß die Entwicklung sich tatsächlich so vollzogen hat, findet noch eine starke Stütze darin, daß auch Stamm und Blätter Honigdrüsen tragen (Fig. 27). Sie sind ihrem anatomischen Bau nach vollkommen übereinstimmend mit den Verdauungs- und Nektardrüsen der Petala. Macfarlane scheint diese Übereinstimmung, die sich in der Zusammensetzung aus den drei typischen Schichten ausprägt, völlig entgangen zu sein. Er erwähnt lediglich ihre Ähnlichkeit mit tierischen Drüsen und unterscheidet zwischen drei sezernierenden Schichten und zwei darunterliegenden, die den Membrana propria der tierischen Drüsen entsprechen sollen. Auf diesen Vergleich kommt er wegen ihrer Gestalt. Diese ist nämlich gegen die der Verdauungsdrüsen dahin abgeändert, daß die Drüse hier keine flache Scheibe mehr ist. Die Blattdrüsen sind an ihren Rändern schwach umgebogen, so daß ein Hohlraum entsteht, in dem, wie man sich leicht mit der Zunge überzeugen kann, zuckerhaltiges Sekret aufbewahrt wird. Noch weiter geht die Biegung der Stammdrüsen. Hier biegt sich die Drüse in der Mitte um, so daß ein schmaler Kanal entsteht, in dem das Sekret Platz findet. Die biologische Bedeutung dieser Gestaltung beruht offenbar darauf, daß das Sekret vor Verdunstung und mechanischer Abstreifung geschützt werden soll. Vielleicht kommt auch in Betracht, daß die in Berührung mit dem Sekret stehende Oberfläche vergrößert wird, wodurch eine leichtere Resorption ermöglicht ist, und darin würde dann eine gewisse Analogie mit entsprechend gebauten tierischen Drüsen liegen. Ähnlich gebaute Drüsen finden sich auch auf der Deckelunterseite. Sie unterscheiden sich von den Verdauungsdrüsen dadurch, daß sie oft eine kreisförmige Umwallung besitzen. Man könnte annehmen — und Wunschmann hat die Vermutung geäußert — daß die Kreisförmigkeit des Walles mit der Lage der Drüse zum Erdradius zusammenhängt. Dem ist jedoch nicht so, denn auch die Verdauungsdrüsen, die unten am Kannengrund sitzen, also an einer horizontalen Fläche, zeigen eine einseitige Überwallung.

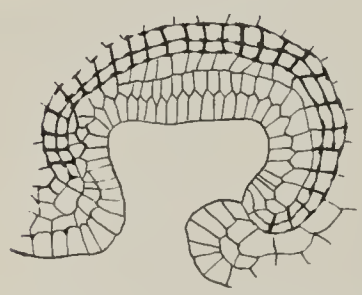


Fig. 27. Blattdrüse von Nep. comp.

Es bleibt nur noch die Behandlung der Randdrüsen. Dickson hat gefunden, daß an dem in die Kanne hineingebogenen Teil des Kragens zwischen jedem Zahn eine längliche honigsezernierende Drüse sitzt, die vom Randgewebe überwallt wird. Ihre Entwicklungsgeschichte

ist von Macfarlane angegeben worden, aber falsch. Schon Heide, der die Entwicklungsgeschichte des Kragens als erster richtig dargestellt hat, hält die Angaben Macfarlanes nicht für recht glaubhaft. Der anatomische Bau der fertigen Drüse erweist sich dem Typus nach als völlig übereinstimmend mit dem der Verdauungsdrüsen. Auch hier findet sich eine kutinisierte Außenschicht aus länglichen Zellen, auf diese folgt ein sehr langgestrecktes parenchymatisches Gewebe, das in seiner Mitte längliche zugespitzte, also etwas prosenchymatische, dünnwandige Zellen aufweist, und die ganze Drüse wird gegen ihre Umgebung durch eine Schicht breiter, flacher Zellen mit stark kutinisierten Radial- und teilweise kutinisierten Tangentialwänden abgeschlossen. Wie bei den Verdauungsdrüsen liegt auch hier in der Nähe der Drüse eine Gefäßbündelendigung. Nach der Schilderung und der Abbildung (Fig. 28) müßte man nun eine der der Verdauungsdrüsen analoge Entwicklungsgeschichte annehmen, denn lediglich die stärkere Entwicklung der parenchymatischen Schicht unterscheidet ja die beiden Formen. Nun hat auch Macfarlane angegeben, daß diese Drüsen epidermal entstanden seien. Er gibt aber nur eine Abbildung des mittleren Stadiums, die eine offenbar stark seitlich getroffene Drüse zeigt. Ich habe an Mikrotomschnitten die Entwicklung genau verfolgt. Es zeigt sich, daß lediglich die Außenschicht der Drüse epidermalen Ursprungs ist. An ganz jungen Stadien sieht man einige Epidermiszellen sich etwas stärker hervorwölben und vergrößern (Fig. 29). Das unter ihnen befindliche Gewebe der Randwucherung ist sehr protoplasmareich und in lebhafter Teilung begriffen. In späteren Stadien schreiten diese Teilungen fort, die Epidermiszellen verlängern sich immer mehr, so entsteht ein nach außen vorspringender Zellkomplex, der sich auch nach innen ziemlich weit erstreckt (Fig. 30). Mit der weiteren Vergrößerung des Randauswuchses geht auch die Teilung des unter der drüsigen Epider-

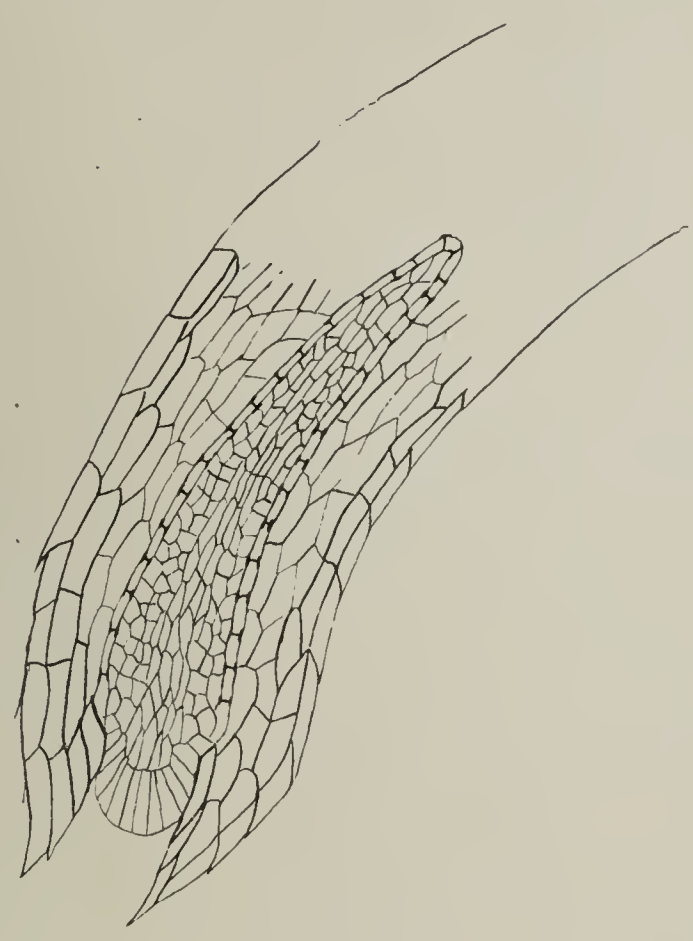


Fig. 28. Nep. comp. Entwickelte Randdrüse.

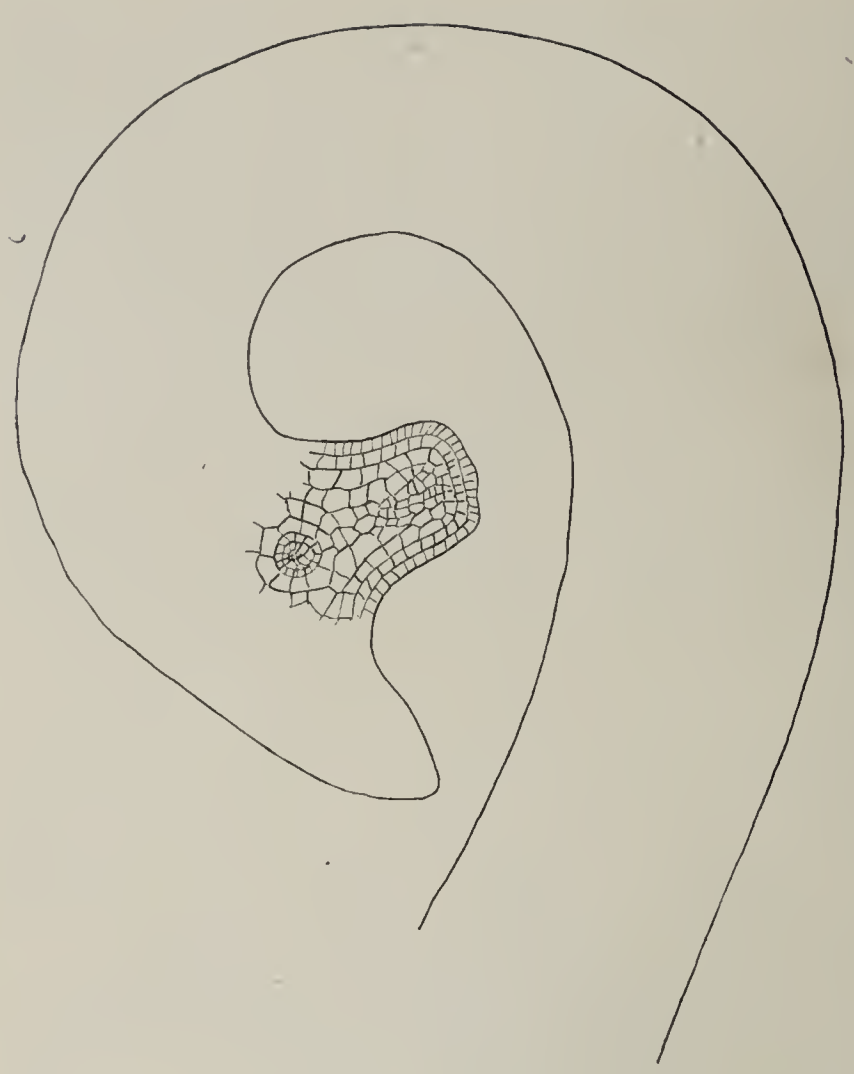


Fig. 29. Randdrüsenbildung von Nep. comp. I. Stadium.

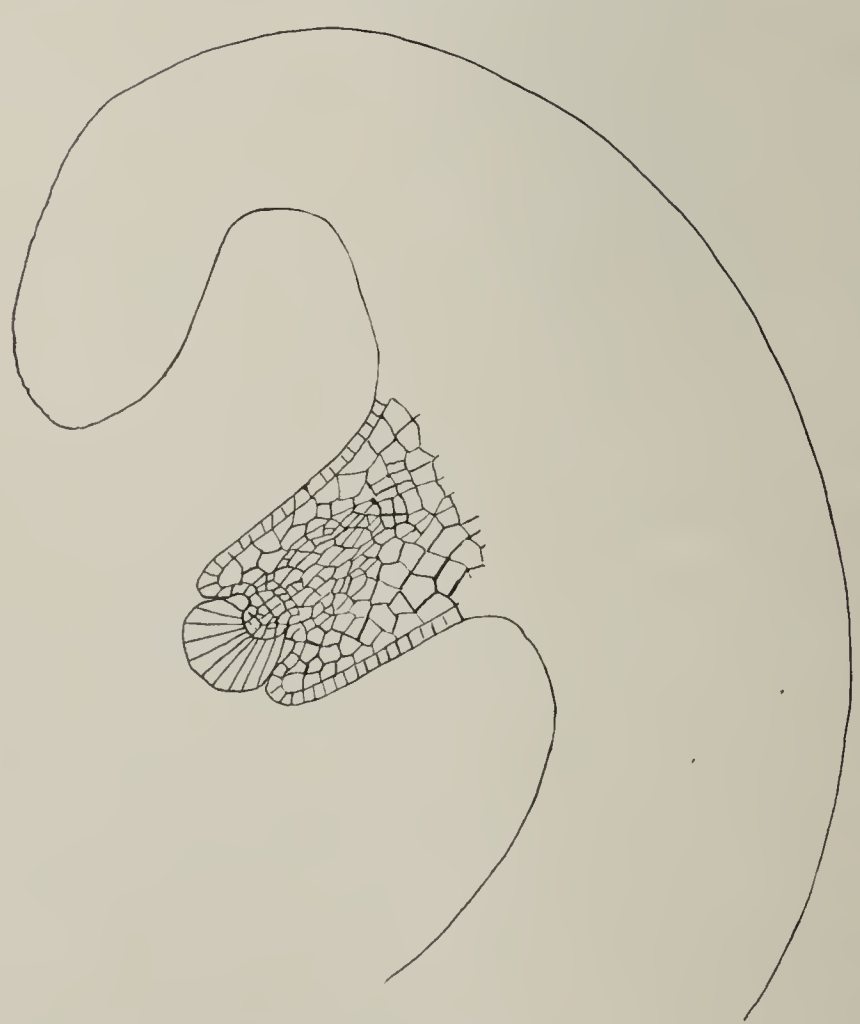


Fig. 30. Randdrüsenbildung von Nep. comp. II. Stadium.

mis gelegenen Gewebepolsters weiter. Die in der Mitte liegenden Zellen strecken sich zu ihrer etwas prosenchymatischen Form und schließlich erscheinen die erwähnten Kutinisierungen, die die Drüse vom Gewebe des Randes abheben und die Radialwände der Außenschicht bedecken. So haben wir denn hier den merkwürdigen Fall vor uns, daß zwei analoge Drüsengebilde, die Nektar- und Verdauungsdrüsen einerseits, die Randdrüsen andererseits, ganz verschiedene Entwicklungsgeschichte zeigen. Die ersteren sind reine Epidermisgebilde, die letzteren Drüsen, an denen die Epidermis nur eine Schicht bildet, während der übrige Drüsenkörper vom Binnengewebe geliefert wird. Auch der Rand der Primärkannen von Nepenthes ampullaria zeigte Drüsen. Und zwar hatten die ersten Blätter entsprechend der geringen Ausdehnung des Randes nur eine Drüse, allmählich traten mehr auf. Die Entwicklungsgeschichte dieser Drüsen habe ich nicht untersucht.

5. Die systematische Stellung der Nepenthaceen.

Von den älteren Autoren, wie Adanson, Robert Brown, Brogniart, Blume, Link, Baillon wurden die Nepenthaceen in die Nähe der Cytinaceen und Aristolochiaceen gestellt. In der Tat weisen sie viele Berührungspunkte mit diesen auf, speziell im Bau des Androeceums, andererseits weichen sie durch ihre meist dachige Kelchpräfloration, die Vier- oder Dreizahl der Frucht- und Perianthblätter, die hypogyne Insertion des Perianths und die Morphologie des Blattes erheblich von diesen ab. So haben denn schon Lindley, Eichler, Hallier, Macfarlane und Engler sie zu den Sarraceniaceen und Droseraceen gestellt. Wettstein hält eine Verwandtschaft der Nepenthaceen mit den Droseraceen hingegen für unwahrscheinlich. Die vorliegende Untersuchung hat nun eine Reihe von Merkmalen zutage gefördert, die die Verwandtschaft dieser drei Familien als unzweifelhaft erscheinen lassen. So sind für die Verwandtschaft mit den Droseraceen vor allem die Tetradenbildung der Pollenkörner, die übereinstimmende Keimungsgeschichte und Reduktion des Primärwurzelsystems, das Auftreten von drüsentragenden Tentakeln, die beide funktionell umgewandelte Blattpartien darstellen, als neue wichtige systematische Charaktere zu nennen. Für die Verwandtschaft mit den Sarraceniaceen sprechen vor allem die Ähnlichkeit in Entwicklung und Bau der vegetativen Organe, die Übereinstimmung des Ursprungs der Verdauungsdrüsen aus Nektarien, und die zwischen spiralig und zyklisch stehende Stellung der Staubblätter. Ich gebe hier eine Tabelle, die die Bauverhältnisse der drei Familien der Reihe der Sarraceniales erläutern soll. Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß die drei Familien in den meisten Charakteren eine außerordentliche Übereinstimmung zeigen. Demgegenüber fallen die vorhandenen Verschiedenheiten kaum ins Gewicht. Die Ausbildung von Griffel und Narbe z. B. variiert auch in den einzelnen Familien stark, die Bildung eines gefächerten Fruchtknotens aus einem ungefächerten, wie es bei den Droseraceen die Regel ist, ist leicht verständlich, hat ja auch Roridula unter den Droseraceen einen solchen. Demnach ergibt sich als Resultat dieser systematischen Erörterungen, daß die Reihe der Sarraceniales eine natürliche darstellt.

Nepenthaceae	Sarraceniaceae	Droseraceae
Blüten eingeschl.	Blüten 2 geschl.	Blüten 2 geschl.
Blüten homochlamydeisch, jedoch in Differenz der beiden Kreise Andeutung der Heterochlamydie	Blüten diplochlamydeisch	Blüten diplochlamydeisch

Nepenthaceae	Sarraceniaceae	Droseraceae
Blüte radiär, im Androeceum Stellung zuweilen unregelmäßig	Blüte radiär, Stellung der Staubblätter unregelmäßig	Blüten radiär
Fruchtknoten oberständig	Fruchtknoten oberständig	Fruchtknoten oberständig
Karpelle 4 oder 3	Karpelle 3—5	Karpelle 2—5, selten 4
Karpelle von Grund aus verwachsen, die vorspringenden Scheidewände fächern die Kapsel	Karpelle von Grund aus verwachsen, Scheidewände fast oder ganz die Kapsel fächernd	Karpelle von Grund aus verwachsen, keine Scheidewände oder (Roridula) durch vollständige Scheidewände gefächert
Griffel fehlend oder klein	1 gut entwickelter Griffel	Griffel 3—5, selten 1
Narben 4 oder 3 über der Mitte der Karpelle stehend	Narben 3—5 über der Karpellmitte stehend	Narben 3 — zahlreich. Narben an der langen Griffelsäule oder häufiger die Narben auf den fein verteilten Griffelarmen über der Karpellmitte
Kapsel loculicid	Kapsel loculicid	Kapsel loculicid
Samen sehr viele	Samen sehr viele	Samen sehr viele
Samenhaut membranös, nach 2 Seiten verlängert, locker anliegend	Samenhaut membranös, kranzförmig oder flügelartig ausgezogen	Samenhaut membranös, fest oder locker anliegend oft nach zwei Seiten verlängert
Endosperm mit kleinem Embryo	Endosperm mit kleinem Embryo	Endosperm mit kleinem Embryo
Pollen in Tetraden	Pollen?	Pollen in Tetraden
Kelch und Krone 4—3zählig, in zwei Kreisen abwechselnd	Kelch 8—5zählig, ebensoviel Korollblätter, mit den Kelchblättern abwechselnd	Kelch 5—4, Korolle 5—4, mit den Kelchblättern abwechselnd
Primärwurzel reduziert	Primärwurzel vorhanden	Primärwurzel fehlend
Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung	Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung	Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung
Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen und Tentakeln	Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen	Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen und Tentakeln
Die Nektarien zeigen den gleichen anatomischen Bau wie die Verdauungsdrüsen	Die Nektarien zeigen den gleichen anatomischen Bau wie die Verdauungsdrüsen	Nektarien fehlen

II. Biologisch-physiologischer Teil.

1. Biolologisches über die Insektivorie.

Während durch die Untersuchungen von Darwin, Goebel, Vines, Clautriau und vielen anderen die Tatsache der Insektivorie über allen Zweifel erhaben festgestellt ist und gelegentliche ablehnende oder zweifelnde Äußerungen heutzutage keinerlei Berechtigung mehr haben, sind die Ansichten über die spezielle Bedeutung der Insektivorie

noch recht geteilt und ungeklärt. Einige Forscher sehen in ihr, wenigstens bei vielen Arten, eine Luxusanspassung, andere erachten sie als eine für die Erhaltung der betreffenden Arten unter den natürlichen Lebensbedingungen notwendige Einrichtung. Die einen betrachten die Zufuhr stickstoffhaltiger Substanzen als ihren Hauptzweck, die anderen, besonders Stahl und sein Schüler G. Schmidt messen der durch die Insektivorie bedingten Zufuhr von Nährsalzen den größten Wert bei. Stahl hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Insektivoren niemals Mykorrhiza haben, als deren Sinn er ja die erleichterte Nährsalzaufnahme betrachtet. Andererseits kommen sie fast stets auf nährsalzarmen torfigem Boden vor, der ihnen kaum die nötige Nährsalzmenge bieten dürfte. G. Schmidt hat dann diese Ideen weiter bearbeitet. Für Drosera rotundifolia kommt er zu dem Schluß, daß Wurzelsystem und Transpirationseinrichtungen nicht hinreichend ausgebildet sind, um der Pflanze an ihren natürlichen Standorten die genügende Menge Bodenstoffe zu übermitteln. Für Nepenthes dürften diese Verhältnisse kaum zutreffend sein. Erstens besitzt diese Gattung ein recht gut ausgebildstes Wurzelsystem, und wenn man auch keinesfalls von vorn herein aus der Zahl und Stärke der Wurzeln auf ihre Leistungsfähigkeit schließen darf, so ist doch hier nicht der mindeste Grund, diese Leistungsfähigkeit gering einzuschätzen. Die Transpirationsverhältnisse habe ich an abgeschnittenen Blättern im Vergleich zu denen einiger anderer Arten bestimmt. Es transpiriert unter denselben Verhältnissen:

Nepenthes (Blatt schwach ledrig)	1	qcm	in	4	St.	0,026 g
Aphelandra (Blatt schwach ledrig)	1	„	„	4	„	0,022 g
Norantea (Blatt stark ledrig)	1	„	„	4	„	0,020 g
Helianthus (Blatt zart)	1	„	„	4	„	0,083 g
Cyrthantera (Blatt zart)	1	„	„	4	„	0,120 g

Die Übersicht zeigt, daß die Transpiration von Nepenthes durchaus normal ist, soweit sich dies nach den an abgeschnittenen Blättern gewonnenen Ergebnissen beurteilen läßt.

Eine zweite Stütze der Stahlschen Anschauung sieht Schmidt in der bei allen Insektivoren zu beobachtenden primitiven Ausbildung des Assimilationsgewebes. Wenn freilich der Schluß von mangelndem Palisadenparenchym auf geringe spezifische Assimilationsenergie — denn diese ist doch das Maß der Assimilationskraft — recht gewagt ist, und wenn übrigens auch bei gut belichteten Blättern vieler Arten ein nicht schlecht ausgebildetes Palisadenparenchym nachweisbar ist[1]), so habe

1) Auch Solereder gibt für Nepenthes gracilis und Boschiana ein wenigschichtiges kurz- und breitgliedriges Palisadengewebe an.

ich mich doch durch einige Versuche mit der Jodmethode davon überzeugt, daß die CO_2-Assimilation von Nepenthes wohl nicht sehr kräftig ist.

Was den Standort betrifft, so ist Nepenthes zweifellos in der Hauptsache ein Bewohner feuchter schattiger Wälder. Es finden sich jedoch in der Literatur zahlreiche Angaben über ihr Vorkommen auf trockenem Sandboden (Nepenthes gracilis noch Korthals, Nepenthes melamphora nach Clautriau) und auf fruchtbarem vulkanischem Boden.

Nimmt man das über Transpiration, Assimilation und Standortsverhältnisse von Nepenthes Gesagte zusammen, so wird man darin keine ausgesprochene Stütze der Stahl'schen Auffassung, es aber wohl vereinbar mit ihr finden. Die besonders von Haberlandt hervorgehobene Beobachtung, daß in den Kannen sich oft recht wenige Insekten finden, erfährt durch die Beobachtungen Heinricher's an Nepenthes melamphora eine Einschränkung. Heinricher hat einerseits als Wolfsgruben funktionierende etiolierte Kannen mit sehr beträchtlichem Insektenfang gefunden, andererseits auf die außerordentlich starke Entwicklung der Kannen in der Gipfelregion der von Nepenthes bewohnten Bäume aufmerksam gemacht, wo zweifellos die Fangbedingungen ebenfalls sehr günstig sind. In unseren Gewächshäusern war der Fang stets sehr reichlich, so daß ältere Kannen meist eine etwa 1 cm hohe Schicht von ausgesaugten Chitinpanzern kleiner Kerbtiere, oft auch Spinnen und Fliegen enthielten. Soviel ist nach den bisherigen Versuchen über Fang, Verdauung und Stoffaufnahme gewiß: Die Insektivoren entnehmen den von ihnen gefangenen Insekten organische und anorganische, stickstoffhaltige und stickstoffreie Nahrung. Es ist ferner gewiß, daß im Kampfe ums Dasein jede auf dem Wege der Insektivorie gewonnene Nahrungsmenge den Pflanzen nützlich sein muß und ihnen einen Vorteil gewährt, genau so wie jedem im sozialen Kampf ums Dasein Stehendem jede Erwerbsquelle von Gütern, die er anderen gegenüber voraus hat, von Vorteil ist. Nicht fraglich sind also die Tatsachen der Insektivorie und der Nutzen der Insektivorie. Durchaus fraglich ist aber vorläufig, ob unter den natürlichen Lebensbedingungen die Insektivorie nur vorteilhaft oder notwendig ist für die dauernde Erhaltung der Art. Und fraglich ist ferner, ob der Vorteil oder die Notwendigkeit der Insektivorie unter den natürlichen Bedingungen auf der Zufuhr bestimmter Stoffe beruht oder nicht. Diese grundlegenden Fragen sind einzig und allein durch experimentelle Prüfung unter den natürlichen Lebensbedingungen zu lösen.

2. Versuche über Wasserausscheidung und Wasseraufnahme.

Im anatomischen Teil ist bereits der Bau der von Haberlandt als Hydathoden gedeuteten Drüsen geschildert worden. Die von Haberlandt noch offen gelassene Frage nach ihrer Funktion ist von mir endgültig in positivem Sinne entschieden worden. Es wurden wiederholt eine Anzahl Kannen über eine Woche in völlig dampfgesättigter Atmosphäre gehalten, was durch Überstülpen von mit nasser Watte verschlossenen Gläsern erreicht wurde. Eine Wasserausscheidung wurde auch an den allerjüngsten Kannen nicht beobachtet. Derselbe Versuch wurde mit den jüngsten entfalteten Blättern wiederholt. Über den Drüsen traten fast stets Tröpfchen auf. Faltet man die noch in der Knospenlage befindlichen Blätter der in feuchter Gewächshausluft stehenden Pflanzen auseinander, so kann man sie fast stets mit Feuchtigkeit bedeckt finden. Eine Untersuchung des Sekretes zeigte einen geringen Gehalt an Schleim und Salzen. Daß es sich aber nicht um hygroskopisch angezogenes Wasser handelt, bewies folgender Versuch. Einige mit ausgeschiedenem Wasser bedeckte Blätter wurden auf Objektträgern abgeklatscht. Nach völliger Verdunstung der Flüssigkeit brachte ich die Objektträger in eine feuchte Kammer. Sie blieben völlig trocken. Macfarlane gibt an, auf Grund von Experimenten zu der Annahme gekommen zu sein, daß diese Drüsen wasserabsorbierend wirken. Er gibt indessen, soweit ich sehe, keine nähere Beschreibung der Versuche und dürfte vermutlich lediglich das Wasserabsorptionsvermögen der Drüsen geprüft haben. Meine Beobachtungen an den noch unentfalteten Blättern zeigen deutlich, daß die Drüsen unter normalen Verhältnissen als wasserausscheidende Organe funktionieren. Daß sie unter Umständen z. B. bei Regenfall nach Trockenheit auch wasserabsorbierend wirken können, soll damit nicht bestritten werden, doch ist nach Haberlandt ihr Absorptionsvermögen nicht beträchtlich. Eine sehr auffällige, bereits von Haberlandt erwähnte Erscheinung ist, daß diese Hydathoden, wenigstens die Köpfchenzellen, sehr frühzeitig absterben und sich bräunen. Im allgemeinen ist die Funktionstüchtigkeit dann sicher sehr gering, wenngleich ich auch an bereits gebräunten Hydathoden Ausscheidung beobachten konnte. Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die Hydathoden einen Funktionswechsel

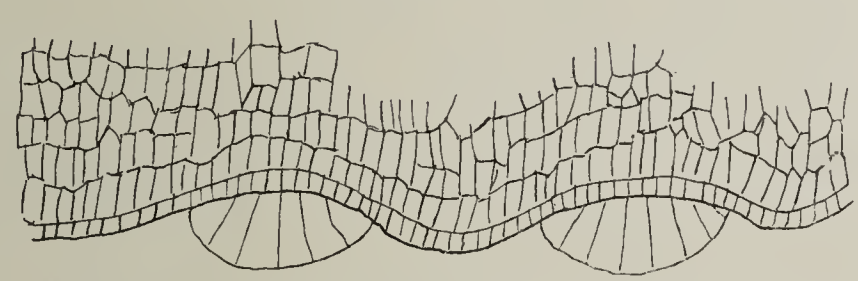


Fig. 31. Randdrüsenbildung von Nep. comp. II. Stadium. Flächenansicht.

durchmachen und daß sie im gebräunten Zustande durch Ausdünstungen als insektenanlockende Drüsen funktionieren. Leider habe ich über diesen Punkt noch keine Untersuchungen anstellen können.

Im Anschluß an die Hydathodenversuche will ich noch einige Versuche anführen, die ich über die Wasserabsorptionsfähigkeit der Kanne angestellt habe. Bei zwei Blättern, ausgewachsen und etwa gleich groß, wurden die Kannen entleert, ausgewaschen und mit je 10 ccm H_2O (Leitungswasser) gefüllt, darauf die Kannen mit Watte verschlossen.

Blatt 1 wird in mit Wasser gefülltem Erlenmeyerkolben und unter Glasglocke gestellt.

Blatt 2 steht in leerem Erlenmeyerkolben.

Versuchsdauer vom 1. Mai 9 Uhr vorm. bis 2. Mai 9 Uhr vorm.

Blatt 1 enthält nach 24 Stunden 9 ccm H_2O.

Blatt 2 „ „ 24 „ 3,9 „ H_2O.

Andere Versuche ergaben ein entsprechendes Resultat. Die Kanne kann also zur Deckung von Transpirationsverlusten beträchtliche Wassermengen abgeben. Für natürliche Verhältnisse ist in Betracht zu ziehen, daß der Kanneninhalt nicht Wasser, sondern eine etwas schleimige Salzlösung ist. Soviel ich aus der Literatur ersehen kann, liegen nur alte Analysen von Völker über die Zusammensetzung der Flüssigkeit vor. Er fand 0,85 bis 0,92 % Trockenrückstand beim Eindampfen. Der aus noch ungeöffneten Kannen des Münchener botanischen Gartens gewonnene Saft enthielt nur 0,24 % Trockenrückstand, bestehend aus 0,13 % Mineralstoffen und 0,11 % organischen Substanzen. Bereits Sachs hat darauf hingewiesen, daß das Sekret viel konzentrierter ist als das der Hydathoden, die im Durchschnitt nach Pfeffer 0,001 bis 0,05 % feste Substanz beim Verdampfen hinterlassen. Ich habe mittels Gefrierpunktmessung des einer Anzahl noch ungeöffneter Kannen entnommenen Sekretes den osmotischen Druck des Saftes zu durchschnittlich 0,95 Atmosphären bestimmt. Selbst bei völliger Impermeabilität gegen alle Stoffe des Sekretes würde also schon eine Senkung um 1 Atmosphäre unter den maximalen Turgeszenzzustand genügen, um den Zellen der Kanneninnenwand die Möglichkeit der Wasseraufnahme aus der Kanne zu gewähren. Je konzentrierter die Lösung ist und wird, um so größer muß die Senkung unter dem Sättigungszustand sein. Da nach neueren Untersuchungen über die Permeabilität von Pflanzenzellen gegenüber Salzen eine wenigstens zeitweise Impermeabilität gegenüber der Salzlösung, die die Kannenwand ständig umspült, sehr wahrscheinlich ist, und überdies

aus der Tatsache, daß auch in von der vollen Turgeszenz entfernten Kannen sich noch dauernd Sekret findet, auf diese Impermeabilität wenigstens bis zu einem gewissen Grade geschlossen werden muß, so kommt der relativ hohen Konzentration des Kannensaftes vielleicht eine ökologische Bedeutung zu, nämlich die, daß sie das Austrocknen der Kanne erschweren soll. Andererseits wird auch in der Natur durch Regenfälle der Kannensaft oft sehr verdünnt sein, wie dies in den Gewächshauskannen infolge von Spritzwasser stets der Fall ist, und dann wird zweifellos in trockenen Zeiten die Kannenflüssigkeit für den Ersatz des durch Transpiration verlorenen Wassers von Bedeutung sein. Daß die Pflanze solche Wasserreserven braucht, darauf deutet ja auch das Vorhandensein der zahllosen Speichertracheiden.

3. Versuche über Stecklingsbildung und künstliche Erzeugung von Primärblättern.

Das Auftreten von Folgeblättern gegenüber den so abweichend gebauten Primärblättern legte die Frage nahe, ob man die Primärblätter nicht experimentell erzeugen könne. Wie Goebel erkannt, und wie er und seine Schüler nachgewiesen haben, stellen ja die Primärblätter Hemmungsbildungen dar. Deshalb kam es darauf an, Blätter unter schlechten Ernährungsverhältnissen zur Entwicklung zu bringen. Ich habe diese Absicht auf verschiedene Weise zu erreichen versucht. Zunächst wurde eine Anzahl von Pflanzen geköpft, dann die Pflanzen oberhalb, unterhalb oder oberhalb und unterhalb der Achselknospen geringelt, mehr oder weniger vollständig. Obwohl die Pflanzen durch Umbinden von feuchtem Sphagnum vor dem Vertrocknen geschützt waren, gelangte ich auf diese Weise nicht zum Ziele; denn die ersten austreibenden Blätter der Achselknospen entwickelten gar keine Kanne und Ranke, und wenn sie abgeschnitten wurden, um zu verhüten, daß die nun folgenden Blätter durch ihre Assimilate ernährt wurden, ging die Knospe ein. Ferner habe ich versucht, die mit einem Stück Holzkörper herausgeschnittenen Achselknospen als Stecklinge zu verwenden. Wenn nicht sehr viel Holz an den Achselknospen blieb, gingen die Stecklinge, die teils in Sphagnum oder Gemischen von Sphagnum und Osmunda, teils in verdünnten Nährlösungen gezogen wurden, ein. Es gelang einige zur Ausbildung der Blätter und zur Wurzelbildung zu bringen, die übrigens erst eintrat, nachdem die ausgetriebenen Blätter schon ziemlich groß waren. Sie entsprachen aber meinen Erwartungen wenig, insofern, als lediglich eine Reduktion der Ranke eintrat und damit eine recht unbedeutende Annäherung an die

Primärform. Dasselbe Resultat erhielt ich, wenn ich unterhalb der Achselknospe — das Tragblatt wurde bei allen geschilderten Versuchen entfernt — einen Tangentialschnitt anbrachte und nun den ganzen Sproß in Sphagnum legte. Hier trat zwar in der Regel leicht Bewurzelung ein, indes habe ich, wenn nun die Trennung vom Sproß vorgenommen wurde, aus diesen Stecklingen niemals Primärblätter erhalten. Alle diese Versuche wurden mit Nepenthes mixta und compacta ausgeführt. Bessere Erfolge hatten Versuche mit Nepenthes ampullaria. Diese Art bildet recht verschiedene Blattformen: Zunächst die ausführlich beschriebenen Primärblätter, dann an Kurztrieben Rosetten von Kannen, die entweder nur ein Flagellum oder Flagellum und kleine Spreite aufweisen, ferner an Langtrieben Blätter, deren Spreite bedeutend größer ist als bei den Kurztrieben, und die entweder an mehrere Zentimeter langen Ranken Kannen tragen oder an nur einigen Millimeter langen Ranken verkümmerte Kannen zeigen. Setzt man nun Stecklinge von Langtrieben mit Achselknospen, so zeigen die austreibenden Achselknospen stets rosettenförmige Anordnung der Blätter, die an kaum angedeuteter Ranke meist verkümmerte Kannen zeigen. Es tritt also hier eine deutliche Annäherung an die Verhältnisse der Keimpflanze auf, die sich sowohl in der Blattstellung als in dem beinahe völligen Verlust der Ranke dokumentiert. Aber in einzelnen Fällen geht die Reduktion noch weiter. So habe ich ein Blatt erhalten (Fig. 32), das vollkommen einem Primärblatt glich, indem auch hier die Kanne gleichsam der Blattspreite auf ihrer Unterseite angewachsen war, so daß also auf der Oberseite die Blatträndер vollkommen kontinuierlich auf die Kannenoberfläche traten. Auch saß der Deckel mit breitem Ansatz an wie bei den Primärblättern. Doch war die Spreite sowohl absolut wie relativ zur Kannengröße nicht unbeträchtlich größer als bei den Primärblättern. Ferner traten an den Ampullariastecklingen oft linealische Blätter auf, die nur an ihrer Spitze eine Einbuchtung ihrer Oberfläche zeigten, der dann auf der Unterseite ein mit Tentakeln besetzter Vorsprung entsprach. Wenn ich auch aus Mangel an Material die Versuche mit Nepenthes ampullaria nicht in größerer Zahl vornehmen konnte, so zeigen doch

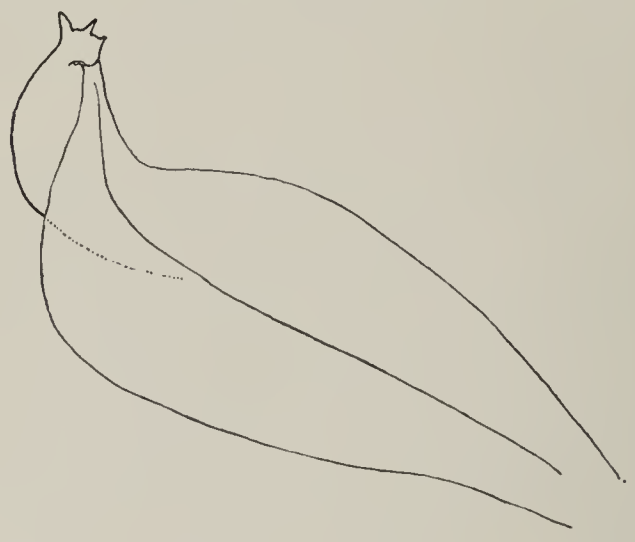


Fig. 32. Experimentell erzeugtes Primärblatt von Nep. ampullaria.

die angeführten Resultate, daß auch bei Nepenthaceen die Primärblätter als Hemmungsbildungen aufzufassen sind und daß es möglich ist, durch Stecklinge Primärblätter experimentell hervorzurufen.

4. Reizphysiologisches, besonders über den Geotropismus und die Dorsiventralität der Kanne.

Die Fähigkeit der Insektivorie hat bis jetzt das Interesse derjenigen Untersucher, die mit physiologischer Fragestellung an die Untersuchung von Nepenthaceen gingen, so in Anspruch genommen, daß über die Reizphysiologie von Nepenthaceen fast noch nichts bekannt ist, obwohl die eigenartige Entwicklungsgeschichte des Blattes auf eigenartige Reizbarkeitsverhältnisse hinweisen mußte.

Zuerst hat Goebel vermutet, daß die Aufkrümmung der heranwachsenden Kanne eine an der Grenze von Kanne und Ranke stattfindende geotropische sei. Auf Grund zweier Versuche scheint auch Solms diese Ansicht sehr wahrscheinlich. Er legte eine Kanne horizontal mit den Flanken oben und unten, eine andere, die noch nicht ganz ihre Aufkrümmung vollendet hatte, stellte er invers. Im ersten Falle beobachtete er Aufwärtskrümmung der Kanne unter Deformation derselben, im zweiten Falle entwickelte sich unter Entwicklungsstörungen die Kanne in der inversen Lage weiter. Indessen wurden — nach Solms eigener Angabe — diese Versuche mit Kannen angestellt, die bereits zu alt und ausgewachsen waren, um eindeutige Resultate zu geben.

Ich hatte nun Gelegenheit, nicht nur den Verlauf der Entwicklung und der Wachstumsbewegungen während zweier Jahre an mehreren tausend Kannen zu verfolgen, sondern ich habe auch mit vielen hunderten von Kannen Experimente anstellen können, und zwar habe ich hauptsächlich mit Nepenthes compacta, in einigen Fällen mit Nepenthes mixta, experimentiert. Alle Angaben gelten zunächst nur für Nepenthes compacta, da die Verhältnisse nicht bei allen Arten gleich sind. Wie schon im morphologischen Teil erwähnt, krümmt sich die Ranke, die zunächst in einer Geraden mit der Mittelrippe der Spreite liegt, unter starker Streckung bei der Blattentfaltung nach unten. Es war also zu untersuchen, ob diese Krümmung auf Geotropismus, Epinastie oder der mechanischen Schwerewirkung der Kanne bzw. der Ranke selbst beruhe, oder ob zwei oder drei Faktoren bei der Krümmung mitwirken. Zu diesem Zwecke wurden zwei Pflanzen an der horizontalen Achse des Klinostaten rotiert. Schon nach ein- bis zweitägiger Rotation hatten sich die jungen gekrümmten Ranken

vollkommen gerade gestreckt und in die Verlängerung der Mittelrippe der Lamina gestellt. Und in dieser Richtung wuchsen sie auch weiter. Natürlich mußten sie, um eine geotropische Reizung durch Lageveränderung während der Rotation zu vermeiden, befestigt werden. Bei ganz jungen Ranken genügte es, wenn man die Stelle, wo Ranke und Blatt aneinander stießen, mit Bindfaden an einen in den Topf gesteckten Bambusstab anband, so daß also die Ranke völlige Krümmungsfreiheit besaß. Bei längeren Ranken wurde noch etwa 3 cm höher ein Knoten um Ranke und Stab geschlungen, jedoch behielt auch hier das Rankenende völlige Freiheit und auch ein Krümmungsbestreben in dem locker angebundenen Teil hätte sich sofort bemerkbar gemacht.

Um die eventuelle mechanische Wirkung des Gewichtes von Ranke und Kanne zu prüfen, wurden Ranken horizontal gelegt und durch Auflegen auf Bambusstäbe unterstützt. Stets trat Abwärtskrümmung ein. Dasselbe Resultat erhielt ich, als ich an der Grenze von Kanne und Ranke einen Bindfaden befestigte, an dessen anderem Ende ein kleiner das Gewicht von Ranke und Kanne äquilibrierender Stein angebunden war, und den Faden über einen über dem Blatt befindlichen Draht führte. Daraus geht hervor, daß die Krümmung auch keine Lastkrümmung ist. Also muß sie geotropisch sein.

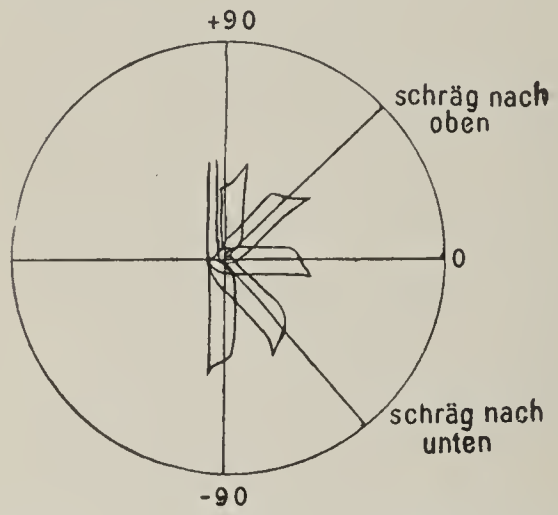


Fig. 33. Schema zur Erläuterung der Versuchsanordnung.

Die Ranke ist also zunächst rektipetal und positiv geotropisch. Es fragt sich, ob sie dies auch während der ganzen Blattentwicklung bleibt. Für die Rektipetalität ergibt sich dies mit großer Wahrscheinlichkeit daraus, daß, abgesehen von der einen positiv geotropischen Krümmung, die Ranke völlig gerade ist und bleibt. Zur Untersuchung des geotropischen Verhaltens der Ranke in späteren Entwicklungsstadien ist eine genauere Kenntnis des Reaktionsvermögens von Ranke und Kanne in diesen Stadien nötig, und diese Kenntnis suchte ich mir durch eine Anzahl systematisch durchgeführter Versuchsreihen zu verschaffen. Zum Verständnis der Versuche muß ich einiges vorausschicken. Untersucht wurden fünf verschiedene Stadien, wie aus dem Schema Fig. 33 ersichtlich, Stadien, die, wie im morphologischen Teil beschrieben, das Blatt im Laufe seiner Entwicklung durchläuft: Stadium -90,0, $+90$ und die dazwischen liegenden „Kanne schräg nach unten“ und „Kanne schräg nach oben“. Jedes einzelne dieser

Stadien habe ich in vier Lagen untersucht und zwar so, daß in jedem dieser Stadien die Kanne 1. vertikal, 2. horizontal, 3. schräg nach oben, 4. schräg nach unten lag. Dadurch ergeben sich 20 verschiedene Fälle. Aber in diesen 20 Fällen ist die Lage noch nicht eindeutig bestimmt. Da die Kanne ein dorsiventrales Gebilde ist, so kann noch unterschieden werden, ob die Alae nach oben oder nach unten, die Kanne also auf dem Rücken oder Bauch liegt oder ob sie auf einer Flanke liegt, und ferner war zu untersuchen, wie in jedem Falle die Reaktion ausfällt, wenn Ranke und Kanne, nur die Ranke oder nur die Kanne Bewegungsfreiheit haben. Auf diese Weise ergaben sich, wie aus den Tabellen (pag. 277—280) ersichtlich, 168 Versuchsanordnungen. Aber selbst die angeführten Versuche reichen noch nicht dazu aus, ein vollkommenes Bild der Reaktionen von Kanne und Ranke zu geben. Vergegenwärtigt man sich das im morphologischen Teil über den Kannendimorphismus Gesagte, daß man nämlich unterscheiden muß zwischen Kannen, deren Alae der Ranke zugewandt, abgewandt sind und solchen, die sich mit der Flanke aufkrümmen, so sieht man, daß eigentlich noch jede dieser drei Blattformen in jedem Falle hätte untersucht werden müssen. Schematisch durchgeführt habe ich aber die Untersuchung nur bei den Ascidia radicalia. Bei den Ascidia intermedia und caulina habe ich davon absehen können, da nach den an den Ascidia radicalia gewonnenen Ergebnissen zur Klarlegung der Verhältnisse bei den anderen Formen eine geringere Anzahl von Versuchen genügte. Die Tabellen beziehen sich also auf die Ascidia radicalia. Fast jede Versuchsanordnung ist in mehreren Fällen untersucht worden und dabei hat sich ergeben, daß oft bei ein und derselben Lage und Stadium — dasselbe Stadium zum mindesten soweit als das Entwicklungsstadium äußerlich am Grad der Kannenaufkrümmung erkennbar ist — zwei bis drei verschiedene Reaktionsmöglichkeiten vorhanden sind. Dies liegt einerseits daran, daß individuelle Verschiedenheiten in der Reaktionsfähigkeit vorhanden sind, zum Teil aber daran, daß eben der Aufkrümmungswinkel kein sicheres Kriterium für den Entwicklungsgrad abgibt. Das kann man oft schon äußerlich erkennen. So ist die Krümmungsfähigkeit der Ranke verschieden, sie nimmt mit dem Alter ab und erlischt schließlich. Bei einiger Vertrautheit mit der Pflanze kann man sie nach der Dicke und Härte der Ranke abschätzen und findet dann, daß z. B. bei manchen Blättern im Stadium zwischen 0^0 und $+90^0$ die Ranke noch sehr reaktions-, bei anderen schon sehr wenig reaktionsfähig ist. Auf diese Verhältnisse komme ich noch bei der Diskussion der Versuchsergebnisse zurück. Zunächst noch einige Bemerkungen zur Versuchsmethodik.

Die Blätter wurden im allgemeinen dadurch in die richtige Lage gebracht, daß um das an die Spreite stoßende Ende der Ranke ein grober Bindfaden geknüpft wurde, der seinerseits an einen Draht oder einen passend angebrachten Holz- oder Bambusstab geknotet wurde. Der dicke rauhe Bindfaden hat eine sehr beträchtliche Reibung, so daß er auch ganz fest an der Ranke hält, wenn man den Knoten nicht stramm zusammenzieht. Tut man nämlich letzteres, so treten oft durch Quetschungen Verwundungen auf, die zum Absterben, zum wenigsten aber zur Aufhebung der Reaktionsfähigkeit und des Weiterwachstums führen. Wenn nur die Kanne beweglich sein sollte, wurde die Ranke wenigstens stellenweise eingegipst. Die Eingipsmethode hat allerdings gewisse Fehler. Das Durchbrechen des Gipsverbandes läßt sich bei den in vollem Wachstum begriffenen jungen Ranken und Kannen oft nicht vermeiden; denn wählt man den Gipsverband sehr stark, so wird oft das wachsende Organ durch den von ihm selbst hervorgebrachten Druck erdrosselt. Bessere Resultate erhielt ich mit Anbinden der Ranke an einen dünnen Holzstab von der Länge der Ranke, indem an beiden Enden der Ranke, eventuell auch an einigen Stellen dazwischen Bindfaden um Ranke und Stab gesponnen und verknotet wurde. Schädlich wirkte ein völliges Einspinnen der Ranke mit Zwirn; man sieht dann nach Entfernung des Zwirns deutlich eine Reihe brauner Streifen auf der Ranke, woraus sich ohne weiteres ergibt, daß Störungen auch in den Reizkrümmungen auftreten. Bei entsprechender Berücksichtigung der besprochenen Fehlerquellen reichen indessen die angegebenen Methoden völlig dazu aus, um widerspruchsfreie und jederzeit reproduzierbare Versuchsresultate zu erhalten.

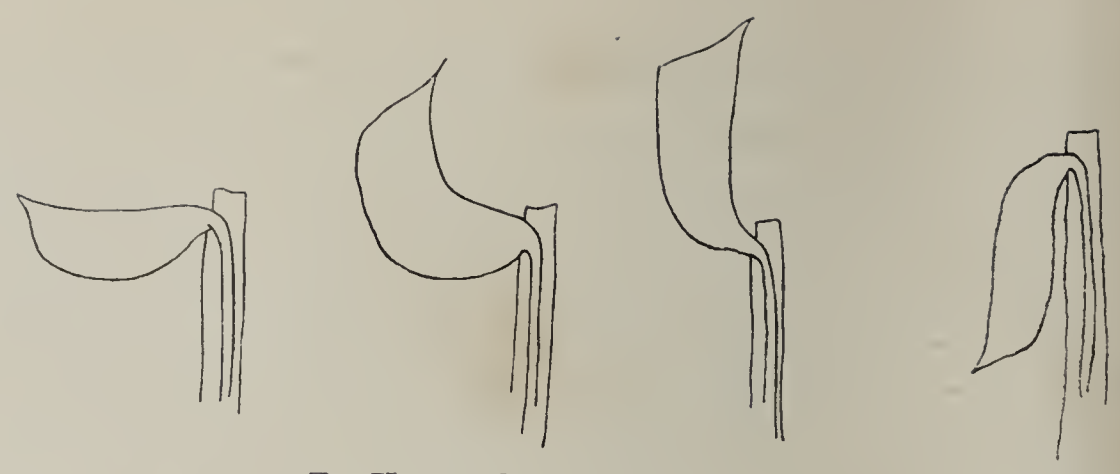
Sollte nur die Ranke reaktionsfähig sein, so versuchte ich dies in analoger Weise wie bei der Kanne durch Eingipsen der Kanne oder der Kannenbasis zu erreichen. Wenn es auch in einzelnen Fällen gelang, Ergebnisse zu erzielen, so erwiesen sich hier doch die Störungen durch Absterben oder Durchbrechen des Gipsverbandes als so beträchtlich, daß auf diesem Wege in vielen Fällen eindeutige Versuchsergebnisse nicht gewonnen werden konnten, z. B. ein Ergebnis darüber, ob geotropische Reizleitung von Kanne zu Ranke stattfindet oder nicht. Weiter unten wird hierfür eine andere Methode angegeben.

Der Diskussion der Versuchsresultate möchte ich vorausschicken, daß es sich bei diesen Reaktionen nicht um phototropische oder photonastische handelt, da sie, wie die unmittelbare Beobachtung im Gewächshaus lehrt, keinerlei Beziehung zur Lichtrichtung zeigen und wie ich durch Einstellen von Pflanzen in Kästen aus schwarzer Pappe fest-

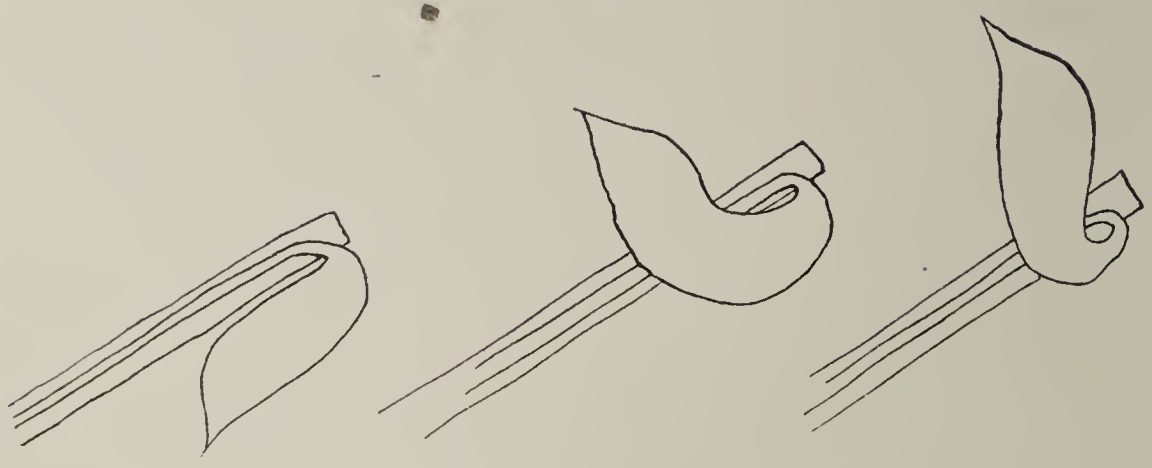
stellte, im Dunkeln genau ebenso verlaufen wie im Hellen. Damit ist natürlich keineswegs behauptet, daß die Kannen in keinem Falle phototropisch empfindlich seien oder photonastisch reagieren könnten. Während bei einigen Arten freilich ein eventuell vorhandener Phototropismus nach meinen Beobachtungen äußerst gering sein müßte, z. B. bei der von mir hauptsächlich zu den Versuchen verwandten Nepenthes compacta, könnte vielleicht bei anderen Arten in gewissen Entwicklungsstadien ein merklicher Phototropismus vorhanden sein. Ich konnte bis jetzt erst wenige Versuche in dieser Richtung anstellen, indem ich junge Kannen von Arten, die nach Gewächshausbeobachtungen einen gewissen Phototropismus zu besitzen schienen, in schwarze Pappzylinder mit einem schmalen Spalt stellte und untersuchte, ob eine Krümmung nach oder vom Spalt oder senkrecht vom Spalt eintrat. Die bis jetzt angestellten Versuche fielen negativ aus, doch ist eine ausführliche Prüfung der Frage erforderlich.

Aus meinen Versuchen geht nun folgendes hervor: Wird Kanne und Ranke in irgendeinem Stadium der Entwicklung in eine andere als die normale Lage zur Schwerkraft gebracht, so biegt sich die Ranke senkrecht nach unten, d. h. in die normale Lage und führt dadurch auch die Kanne in diese, vorausgesetzt, daß Kanne und Ranke oder wenigstens Ranke in ihrer Reaktionsfähigkeit nicht künstlich gehemmt werden (z. B. Versuch 1, 16, 25, 34, 37, 61, 70, 133). Daraus folgt, daß die Ranke in allen Entwicklungsstadien positiv geotropische Reaktionen ausführen kann. Da diese Reaktionen gleichgerichtet und gleich ausfallen, welche Seite der Ranke auch nach oben zu liegen kommt, so ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Ranke geotropisch radiär reagiert. Unentschieden bleibt zunächst noch, ob die Krümmung kraft eigenem Geotropismus oder infolge von Reizleitung von der Kanne aus ausgeführt wird. Die Reaktionsfähigkeit der Ranke erlischt etwas früher als die der Kanne. Legt man also z. B. bereits völlig aufgekrümmte und entwickelte Kannen horizontal, so biegt sich die Ranke, falls noch reaktionsfähig nach unten, falls nicht mehr reaktionsfähig, sucht sich die Kanne aufzukrümmen. Diese Aufkrümmung beginnt im allgemeinen etwa in der Mitte der Kanne und schreitet nach der Basis fort (s. Fig. 34, Versuch 24). Daraus geht hervor, daß die Kanne negativ geotropisch ist, wenigstens im ausgewachsenen Zustande (vgl. Versuch 34, 102, s. Fig.). Versuche mit Kannen früherer Entwicklungsstadien, bei denen eine Rankenkrümmung verhindert wurde, ergeben ebenfalls negativ geotropische Krümmung. Aber allzuviel läßt sich aus diesen Versuchen nicht entnehmen, da die Reaktionszeit lang

Zu Vers. 24.

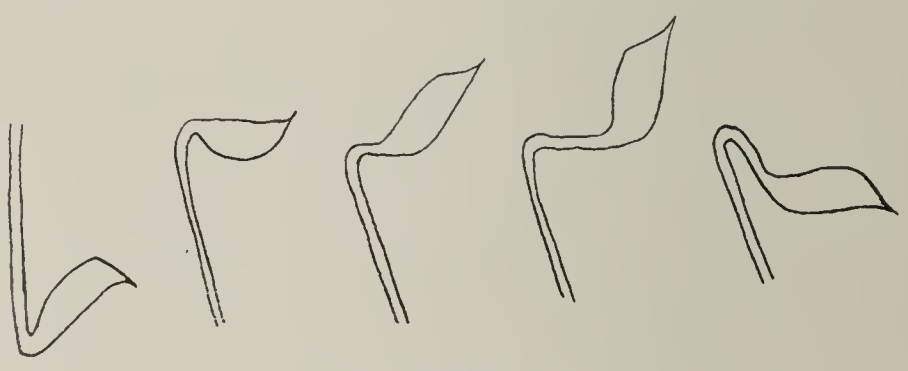


Zu Vers. 18.

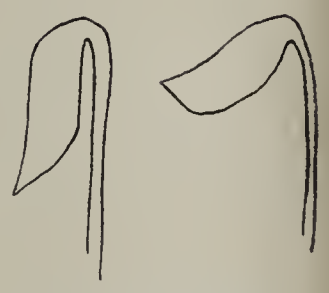


Zu Vers. 102.

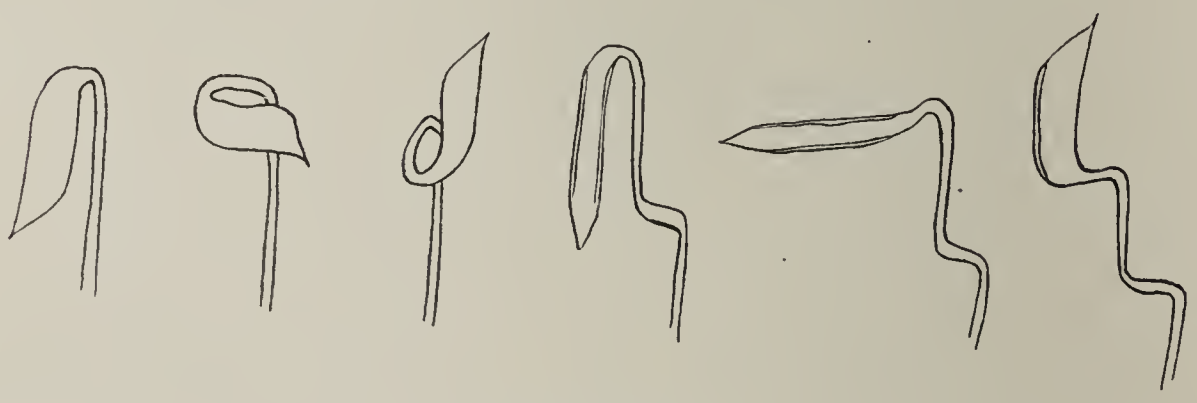
Zu Vers. 63.



Zu Vers. 43.

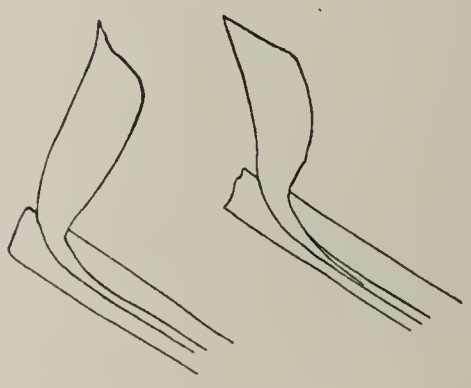


Zu Vers. 61.

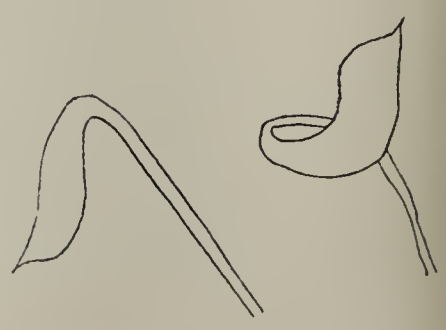


Zu Vers. 61.

Zu Vers. 105.



Zu Vers. 141.



Zu Vers. 73.

Fig. 34. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

ist, wenige Tage bis wochenlang, und inzwischen in der sich weiter entwickelnden Kanne Umstimmungen vor sich gegangen sein können, so daß man kein sicheres Bild von der geotropischen Reizbarkeit in dem Stadium erhält, in dem die Ablenkung aus der Ruhelage vorgenommen wurde. Nur soviel läßt sich sagen, daß die Kanne erst ein gewisses, nach äußerlichen Merkmalen bis jezt nicht zu präzisierendes Entwicklungsstadium erreicht haben muß, um sich selbst geotropisch krümmen zu können und daß das Endresultat einer jeden Krümmung die normale Vertikalstellung oder eine auf die normale Vertikalstellung der Kanne hingerichtete Krümmung ist. Daher läßt sich auch nicht ohne weiteres entscheiden, welche geotropische Sensibilität die Kanne in dem Stadium hat, in dem sie vertikal nach unten sieht und noch in einer Richtung mit der Geraden ist.

Ist die Kanne aufgekrümmt und der Ranke parallel, so liegt zwischen Ranke und Kanne ein kleines mehr oder weniger horizontales Stück, das ich kurz als „Zwischenstück" bezeichne. Das Zwischenstück ist weder morphologisch noch physiologisch scharf charakterisiert. Als Charakteristikum der Kanne muß man Ausgehöltsein und Dorsiventralität ansprechen. Während nun, wenn die Kanne erst bis zur Horizontalen aufgekrümmt ist, bei Nepenthes compacta ein nicht ausgehöhltes Gewebestück hinter der Kanne horizontal liegt, wird dieses horizontal liegende Stück im Laufe der Weiterentwicklung ausgehöhlt. Und diese Verhältnisse variieren nun noch bei ein und derselben Pflanze und bei den einzelnen Varietäten und Arten. So ist z. B. bei Nepenthes mixta, wenn die Kanne entwickelt ist, nicht aber in den ersten Stadien der Aufkrümmung nicht nur das horizontale Stück, sondern auch der untere Teil der Ranke hohl. Da aber andererseits die typische Ranke nicht ausgehöhlt ist, so wird man das „Zwischenstück" weder als zur Ranke, noch also zur Kanne gehörig bezeichnen dürfen. Auch als horizontal kann man es im strengsten Sinne nicht bezeichnen, da ja Ranke und Kanne nicht durch ein zu beiden genau rechtwinkliges, sondern durch ein mehr oder weniger abgeplattet halbkreisförmiges Stück verbunden sind.

Die Bildung des Zwischenstückes kann nun auf vier Ursachen beruhen: I. auf Hyponastie, II. auf Geotropismus, III. auf dem Zusammenwirken von Hyponastie und Geotropismus, IV. auf dem Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus, V. auf dem Zusammenwirken von Geotropismus, Hyponastie und Epinastie und außerdem könnte das Verhalten in verschiedenen Entwicklungsstadien ein verschiedenes sein. Zur völligen Entscheidung über die Realisiertheit dieser Möglichkeiten

ist es nötig, eine etwa vorhandene Hyponastie oder Epinastie rein, d. h. ohne Verbindung mit geotropischer Reaktion zum Ausdruck zu bringen. Dies kann nach der von Kniep bei Lophospermum angewandten Methode geschehen. Doch habe ich diese Versuche noch nicht ausgeführt, da ich anfangs glaubte, mit dem de Vries'schen Flankenstellungsversuch analogen Versuchen (Versuch 3, 12, 21, 30, 39) zum Ziele zu kommen. Doch bin ich auf diese Weise zu keinen entscheidenden Resultaten gekommen, aus Gründen, auf die ich in dieser Arbeit nicht näher eingehe. Wie aber auch die nastischen Verhältnisse liegen mögen, soviel ist sicher, daß während der ganzen Aufkrümmung der Kanne und demgemäß bei der Bildung des Zwischenstückes Geotropismus wirkt, und zwar ausschlaggebend wirkt, so daß seiner Wirkung gegenüber möglicherweise vorhandene Nastien nicht ins Gewicht fallen. Dies beweisen folgende Versuche:

1. Ein Ascidium caulinum, zwischen -90^0 und 0^0 aufgekrümmt, etwa -15^0, wird vertikal mit der Mündung nach oben gestellt. Die Ranke wird am Herabbiegen gehindert. Der Winkel zwischen Kanne und Ranke erweitert sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite am Aufkrümmungsort und dadurch biegt sich die Kanne in eine Lage bis etwa 25^0 über der Horizontalen (also zwischen 0^0 und $+90^0$) zurück.

2. Ein Ascidium caulinum, etwas über die Horizontale aufgekrümmt, wird vertikal mit der Mündung nach oben gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Kanne biegt sich in 2 Tagen um etwa 45^0 durch Erweiterung des Winkels zwischen Kanne und Ranke zurück (4.—6. Juli 1915).

3. Ein Ascidium caulinum, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+45^0$, wird vertikal gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Innerhalb von 24 Stunden hat sich der Winkel zwischen Kanne und Ranke um 45^0 erweitert.

4. Ein Ascidium radicale, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+45^0$, wird vertikal gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Nach 2 Tagen beträgt infolge stärkeren Wachstums der Oberseite der Krümmungsseite, der Winkel zwischen Kanne und Ranke etwa 90^0 (6.—8. Mai 1915).

5. Ein Ascidium radicale, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+35^0$, wird vertikal gestellt; Ranke bleibt beweglich. Nach 2 Tagen hat sich das Rankenende vertikal nach unten gebogen und der Winkel zwischen Kanne und Ranke auf 90^0 erweitert.

6. Ein Ascidium radicale, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+65^0$ vertikal gestellt, Ranke nicht beweglich. Die Kanne biegt

sich zurück, ohne die ursprüngliche Lage zum Erdradius zu erreichen. Nun wird die Kanne wiederum vertikal gestellt, sie biegt sich abermals zurück; Kanne wieder vertikal u. s. f., bis die Kanne einen großen stumpfen Winkel mit der Ranke bildet und in diesem Stadium den Deckel öffnet.

In allen Versuchen tritt natürlich nach der Rückkrümmung wieder die normale Krümmung ein.

Ich habe hier nur einige aus einer großen Anzahl von Versuchen herausgegriffen, die unter ganz entsprechenden Bedingungen angestellt wurden und deren Anführung nichts Neues ergeben würde. Weitere Beispiele findet man auch in der Tabelle (Versuch 133, 136, 139, 160).

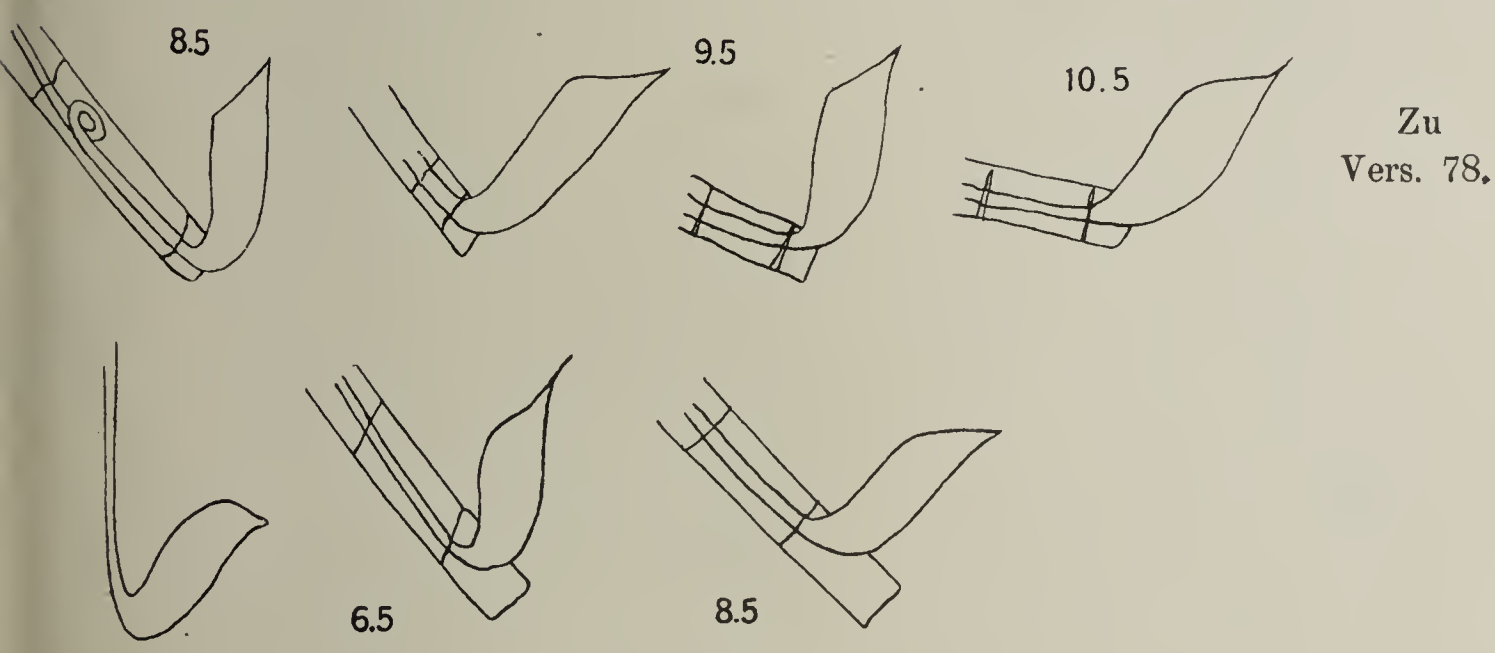
Allen diesen Versuchen ist gemeinsam, daß die Kanne aus der ihrem augenblicklichen Entwicklungsstadium entsprechenden Lage zum Erdradius hinausgenommen und in eine einem späteren Entwicklungsstadium entsprechende — höhere, in bezug auf die Gradeinteilung von -90^0 bis $+90^0$ — Lage zum Erdradius gebracht wird. Und zwar ist in den angeführten Versuchen die höchste Lage, die Vertikallage, gewählt, nicht deshalb, weil allein in ihr der typische Effekt dieser Verschiebung, die Rückkrümmung, eintritt, sondern, weil sie in ihr am besten eintritt, und weil bei den bereits ziemlich weit, über $+45^0$, aufgekrümmten Kannen, wenn man sie in eine tiefere Lage als die Vertikale, z. B. $+80^0$, bringt, die Rückkrümmung nicht deutlich zu erkennen ist, da in diesem Falle die Differenz der Lagen zu gering ist. Wird umgekehrt die Kanne in eine Lage gebracht, die tiefer ist als die, die sie in ihrer normalen Lage innehatte, so verkleinert sich durch stärkeres Wachstum der Unterseite der Aufkrümmungszone der Winkel zwischen Kanne und Ranke (Versuch 88).

Aus all diesen Versuchen folgt, daß der Aufkrümmungsprozeß geotropisch bedingt ist; denn in diesen Versuchen ändert sich ja nur die Lage zum Erdradius und die Reaktion, die ebenfalls in einer Änderung der Lage der Kanne zum Erdradius besteht, muß auf der Wirkung dieser Veränderung beruhen. Es folgt, daß die geotropische Reaktion eine etwa vorhandene Hyponastie überwinden kann; denn in den verschiedensten Stadien tritt eine der eventuellen hypnostatischen Krümmung entgegengesetzte Krümmung auf. Und es folgt, daß die Aufkrümmung der Kanne keine einfache negativ geotropische sein kann, etwa wie die eines invers gestellten negativ geotropischen Blütenstieles; denn sonst dürfte keine Rückkrümmung aus der Vertikalen stattfinden. Die angeführten Versuche reichen zur Begründung dieser Folgerungen vollkommen aus. Doch ist noch ein extensiveres Studium der Rückkrümmungsreaktion nötig. So habe ich bis jetzt noch keine Rück-

krümmung unter die Horizontale erreicht und keine Rückkrümmung von in die Vertikale gestellten Kannen, die gerade bis zur Horizontalen aufgekrümmt waren. Es wäre zwecklos hier auf die Deutung von Erscheinungen einzugehen, die experimentell noch nicht genügend sicher gestellt sind. Eine genaue Determinierung des Aufkrümmungsprozesses ist jedoch mit den erhaltenen Resultaten noch lange nicht gegeben. Da das Fehlen einer Epinastie nicht bewiesen ist, so könnte die Aufkrümmung eine einen entgegenwirkenden epinastischen Prozeß überwindende geotropische sein. Wenn aber auch im normalen Aufkrümmungsprozeß der Geotropismus eine möglicherweise vorhandene Epinastie überwindet, so braucht dies nicht ohne weiteres unter veränderten Verhältnissen der Fall zu sein. Wir wissen nicht — Fitting, Czapek und Kniep haben darauf hingewiesen — ob die geotropischen Empfindungen und Reaktionen in verschiedenen Lagen zum Erdradius nur quantitative oder auch qualitative Unterschiede aufweisen. Wir wissen ferner nichts über die eventuelle Verknüpfung von Geotropismus und Epinastie. Deshalb ist es von vornherein möglich, daß die Zurückkrümmung der Kanne darauf beruht, daß, wenn sie plötzlich in eine andere Lage zur Schwerkraft gebracht wird, die durch Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus zustandekommende Resultante sich ändert und daß durch diese Veränderung der Resultante die Rückkrümmung bedingt wird. Die prinzipielle Möglichkeit eines derartigen Verhaltens, die bereits Kniep erörtert hat, läßt sich nicht bestreiten. Indessen ist es höchst unwahrscheinlich, daß die Verhältnisse im vorliegenden Falle so liegen, zumal wenn man die außerordentlich beträchtliche Erweiterung, die der Winkel zwischen Kanne und Ranke erfahren kann, in Betracht zieht (s. Fig. 35 zu Versuch 78; vgl. Versuch 6, pag. 50). Viel wahrscheinlicher ist, daß auch ohne Vorhandensein einer Epinastie die Rückkrümmung der Kanne in den angeführten Versuchen eintreten würde. Solange diese Vorfrage aber nicht entschieden ist, muß auch unentschieden bleiben, ob bei Rückkrümmung bzw. Aufkrümmung der Kanne eigener Geotropismus des Zwischenstückes oder Reizleitung von Kanne und Ranke oder beides wirkt, und es muß unentschieden bleiben, ob Zwischenstück und Kanne während der Entwicklung eine bestimmte geotropische Ruhelage haben oder zeitweise oder andauernd Umstimmungen erfahren.

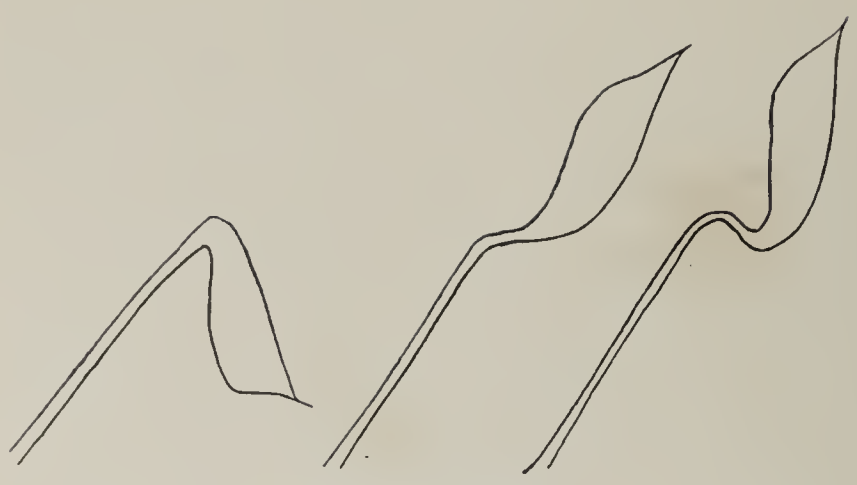
Ich gehe nun zu der Frage über, ob die Herabkrümmung der Ranke in den erwähnten Versuchen auf Reizleitung oder eigenem Geotropismus beruht. Zur Entscheidung dieser Frage dienen folgende Versuche, die in zahlreichen Fällen mit gleichem Ergebnis angestellt

wurden. Zwischen Ranke und die in beliebigem Aufkrümmungsstadium befindliche Kanne ist eine passend zurechtgeschnittene etwa 2 mm dicke Korkplatte gelegt und mit Zwirn so befestigt, daß der Faden um Kork und Aufkrümmungszone verläuft. Bisweilen wurde auch außerdem der Kork dort, wo er an Kanne und Ranke stieß, mit Plastilin angeklebt. Besonders achtete ich darauf, daß die an die Ranke grenzende Korkseite niedrig war und demnach nur ein sehr kleines basales Rankenstück an der Krümmung verhindert wurde. Sucht sich nun die Kanne weiter aufzukrümmen, so wird sie durch den schwer komprimierbaren Kork daran verhindert. Da sie sich aber vollkommen normal weiter entwickeln kann und entwickelt, bleibt sie dadurch notwendigerweise in einer von der geotropischen Gleichgewichtslage entfernten Lage. Fände Reizleitung statt, so müßte sich die Ranke nach

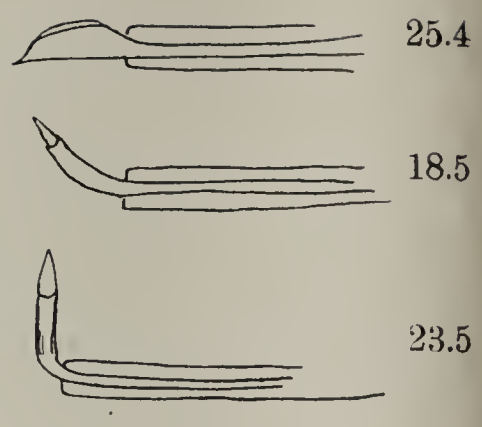


Zu Vers. 78.
Fig. 35. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

aufwärts biegen und dadurch die Kanne in die normale Stellung bringen. Dies geschieht indessen nicht. Wählt man die Korkplatte an der Kannenseite etwa so lang, wie die Kanne während der Entwicklung wird, so entwickelt und öffnet sich die Kanne in der Lage, die sie zu Beginn des Versuches einnahm. Wählt man sie hinreichend kürzer, so biegt sich die Kanne dort, wo sie die Korkplatte nicht mehr hindert, vertikal nach oben. Daß das Ausbleiben der Aufbiegung der Ranke nicht deshalb unterbleibt, weil die Ranke nicht imstande ist, die dazu erforderliche Arbeit für die Hebung der Kanne zu leisten, geht aus zahlreichen anderen Versuchen hervor (s. Fig. 34 zu Versuch 43, 61), in denen die Ranke mindestens ebenso beträchtliche Hebungsarbeit leistet. Also beruht die geotropische Herabkrümmung der Ranke, wenn Ranke und Kanne aus ihrer normalen Lage entfernt



Zu Vers. 121.



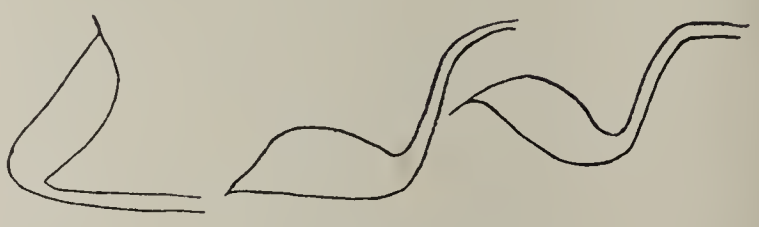
Zu Vers. 6.

Zu Vers. 76.

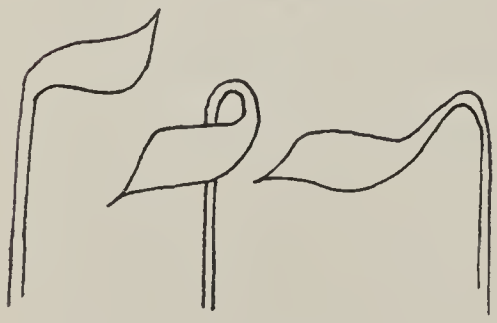
Zu Vers. 76.

Zu Vers. 76.

Zu Vers. 73.



Zu Vers. 166.



Zu Vers. 16.

Zu Vers. 22.

Fig. 36. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

werden, auf ihrer eigenen Geoperzeption. Wenn auch in den geschilderten Versuchen keinerlei Reizleitung wahrgenommen werden konnte, so scheinen mir doch einige andere Versuchsergebnisse dafür zu sprechen, daß in gewissen Fällen eine solche stattfinden kann, nämlich die, in denen Rankentorsionen eintreten, um die Kanne in ihre dorsiventrale Ruhelage zu überführen. Die Kanne ist nämlich physiologisch dorsiventral, also am Ende ihrer Entwicklung eines der nicht eben häufigen orthotropen physiologisch dorsiventralen Gebilde. Diese Dorsiventralität geht zweifellos aus einer Reihe von Versuchen hervor, z. B. Versuch 21: Ranke und Kanne parallel, Kanne auf eine Flanke gelegt, so daß die Alae horizontal, nur Kanne beweglich. Wäre die morphologisch dorsiventrale Kanne physiologisch radiär, so müßte sich die Kanne einfach geotropisch aufbiegen. Der Versuch zeigt, daß die Kanne sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite an der Kannenbasis um 90° dreht, so daß die Alae nach oben zu liegen kommen und sich gleichzeitig geotropisch aufkrümmt. Die Drehung ist je nach der Reaktionsfähigkeit der Kanne mehr oder weniger vollständig (vgl. Versuch 12, 30, 39). In analoger Weise tritt eine Drehung der Kanne stets auf, wenn die Kanne außer einer Abweichung von der geotropischen Ruhelage eine Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage aufweist, sofern die Abweichung eine die Reizschwelle überschreitende Erregung hervorruft. Befindet sich die Kanne in der labialen dorsiventralen Ruhelage, so beobachtet man in der Regel keine Torsion, so daß es scheinbar gleichgültig ist, ob die Kanne auf dem Rücken oder auf dem Bauch liegt (z. B. Versuch 18, 105, 141, s. Fig.). Die Aufkrümmungsreaktion wird jedoch meist stark verzögert, die Entwicklung geht aber weiter. Daher ist oft ein Stehenbleiben in der betreffenden Lage zu beobachten. Man vergleiche den eingangs der reizphysiologischen Betrachtungen zitierten Versuch von Solms. Eine nahezu aufgekrümmte Kanne wurde invers gestellt und entwickelte sich in dieser Lage „nicht ohne mancherlei Entwicklungsstörungen". Diese „mancherlei Entwicklungsstörungen" sind Deformationen und Torsionserscheinungen, die die noch wachsende Kanne infolge ihrer Dorsiventralität und infolge ihres Bestrebens, aus der labilen in die stabile Ruhelage überzugehen, erleidet. Tritt aber eine geotropische Aufkrümmung ein, so geschieht dies oft erst dann, wenn die Kanne in der betreffenden Anfangslage zu einem Stadium sich entwickelt hat, das im Laufe der normalen Entwicklung erst in einer der geotropischen Ruhelage viel näheren Lage sich findet. Im allgemeinen tritt die geotropische Reaktion schneller ein als die dorsiventrale Reaktion. Deshalb ist letztere auch oft nicht

zu bemerken, wenn z. B. die Kanne auf der Flanke schräg nach oben liegt. Denn die Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage variiert in unserem Falle nach zwei Richtungen, 1. je nach dem Winkel, um den die Medianebene der Kanne aus derjenigen Lage herausgedreht ist, in der die Alae oben liegen, also je nachdem, ob die Kanne mehr oder weniger auf Rücken oder Bauch liegt, 2. je nach dem Grade der Ablenkung von der normalen geotropischen Ruhelage, der Vertikalen. Dies beruht darauf, daß die Dorsiventralität sich in dieser Lage überhaupt nicht mehr bemerkbar macht, da es ja in ihr ein oben und unten von Alae- und Gegenseite nicht gibt. Je mehr sich also die Kanne dieser Lage nähert, um so geringer wird ihre Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage. Da nun infolge des schnelleren Einsetzens der geotropischen Reaktion die Kanne nach oben gebogen wird, so kommt sie in Lagen, in denen ihre Dorsiventralität immer unwirksamer wird, sie nähert sich also auch hier ohne Drehung ihrer dorsiventralen Ruhelage[1]). Zusammenfassend läßt sich sagen: Befindet sich die Kanne in einer von ihrer stabilen dorsiventralen Ruhelage abweichenden Lage und damit zugleich in einer von ihrer geotropischen Endruhelage — der Vertikalen — abweichenden Lage, so kann ein Drehungswinkel von 0^0-180^0 auftreten und eine Aufkrümmung um 0^0-180^0. Die Größe dieser beiden Winkel ist abhängig von der Größe der Erregungen, den absoluten Größen und dem Verhältnis der Reaktionsfähigkeiten und dem Winkel der Richtungen, in dem die beiden Erregungen das Wachstum zu beeinflussen suchen. Allgemein folgt, daß man scharf unterscheiden muß zwischen tropistischer und dorsiventraler Reaktion. Beide besitzen, um mit Noll zu reden, ein verschiedenes Reizfeld und sind demnach in Perzeption und Reaktion auseinander zu halten. Bei der Beurteilung eines orthotropen Organs als radiär- oder dorsiventralempfindlich ist größte Vorsicht geboten, da unter Umständen bei dorsiventralen Organen die orthotrope Ruhelage erreicht werden kann, bevor und ohne daß eine Dorsiventralreaktion eintritt.

Der Geotropismus und die Geodorsiventralität der Kanne machen

---

1) Bei obigen Betrachtungen wurde vorausgesetzt, daß sich tortistische und tropistische Schwerewirkung hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von Reizmenge und Reizrichtung im wesentlichen übereinstimmend verhalten, eine Voraussetzung, für die meine qualitativen Resultate sprechen, deren Zulässigkeit aber eine exakte quantitative Prüfung erst erweisen müßte. Angedeutet sei auch, daß der Begriff der physiologischen Dorsiventralität bzw. Geodorsiventralität noch sehr wenig geklärt und zergliedert ist und hier im eingeengten Sinne von Polarität gebraucht wird.

das eigentümliche Verhalten der Ascidia radicalia, caulina und intermedia verständlich. Wie gesagt, handelt es sich darum, daß in einem Falle die Alae der Ranke zu-, im zweiten von der Ranke weggewendet sind, im dritten Falle die Kanne sich mit der Breitseite aufkrümmt, so daß die Alae seitlich neben der Ranke stehen. Im morphologischen Teile habe ich nun erwähnt, daß schon vor Einsetzen des Aufkrümmungsprozesses Ranke und Kanne nicht genau eine Gerade bilden. Die Kanne der Folia radicalia und caulina zeigt nämlich an ihrer Basis bereits eine kleine, wahrscheinlich nastische Aufkrümmung nach der Richtung hin, nach der die spätere Aufkrümmung erfolgt. Da also die Kanne nicht genau vertikal, sondern etwas schräg steht, kann man zwischen Ober- und Unterseite rücksichtlich der Lage der Alae unterscheiden, und zwar liegt die Alaeseite bei den Ascidia radicalia oben, bei den Ascidia caulina unten. Man könnte nun annehmen, daß nur diese Lage, die Verschiedenheit in der Stellung bei den Ascidia radicalia und caulina bedingt, also annehmen, daß diese Verschiedenheit nur davon abhängig sei, welche Seite der bei der Aufkrümmung wirksame Geotropismus gerade als untere vorfindet. Doch zeigen schon die Ascidia intermedia, die vor der Aufkrümmung ebenso wie die Ascidia caulina und nicht seitlich aufgebogen sind, daß dem nicht so sein kann. Die Verschiedenheit der Aufkrümmung beruht vielmehr auf einer Veränderung der dorsiventralen Stimmung im Laufe der Entwicklung der Pflanze, die ja zunächst Ascidia radicalia, dann intermedia, schließlich caulina bildet. Bei den Ascidia caulina ist die Stimmung im wahrsten Sinne des Wortes umgeschlagen. Was bei den Ascidia radicalia während der Aufkrümmung unten lag, liegt bei ihnen oben, was oben lag, die Alaeseite, liegt bei ihnen unten. Ist hier die Stimmung sozusagen um 180° gewandert, so hat sie dies bei den Ascidia intermedia nur um 90° getan. Doch zeigen zahlreiche Zwischenformen zwischen diesen drei Typen, daß die Umstimmung sehr allmählich vor sich gehen kann. Allem Anschein nach handelt es sich bei der geschilderten Umstimmung um das dynamische Gleichgewicht zweier in verschieden starkem Maße sich geltend machender entgegengesetzter Erregungen. Daß es sich wirklich um Umstimmung der Dorsiventralität handelt, beweisen folgende Versuche:

Versuche mit Ascidia caulina.

1. Ranke und Kanne parallel. Kanne auf Flanke gelegt. Kanne biegt sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite am Kannengrunde oder durch Torsion so, daß Alae nach unten sehen und biegt sich negativ geotropisch nach oben. Die erste Biegung ist mehr oder

weniger vollständig, auch verlaufen die Biegungen in der Regel nicht getrennt, sondern führen zu torsionsartigen Krümmungen. Dieser Versuch zeigt: a) daß die Kanne geodorsiventral ist; denn die Umlegung der Kanne um 90° wird angestrebt, gleichviel auf welche Flanke die Kanne gelegt worden ist, b) daß die Kanne derart dorsiventral ist, daß die Alaeseite nach unten zu liegen zu kommen bestrebt ist. Daß die Verhältnisse auch während der Aufkrümmung so liegen, ergibt sich aus folgenden Versuchen.

2. Kanne zwischen —90° und 0° aufgekrümmt, schräg nach unten oder horizontal auf Breitseite gelegt. Unter Torsion oder Biegung um 90°, so daß Alae nach unten zu liegen kommen, biegt sich die Kanne vertikal nach oben.

3. Eine Kanne, die noch in einer Geraden mit der Ranke liegt, wird horizontal, Alaeseite oben, gelegt. Die Kanne tordiert sich innerhalb der Horizontalen um 90° und biegt sich vertikal nach oben, so daß sie die Stellung eines Ascidium intermedium hat. Man wird hieraus nicht schließen dürfen, daß eine Umstimmung stattgefunden hat, so daß die Kanne die Dorsiventralität eines Ascidium intermedium besitzt. Vielmehr wird man besonders auf Grund der Beobachtungen über die wechselnde Größe des Torsionswinkels und der bezüglichen Erörterungen bei den Ascidia radicalia viel eher annehmen dürfen, daß der negative Geotropismus sich so stark geltend machte, daß die Kanne bereits, bevor eine merkliche Weitertordierung stattfinden konnte, durch Lagen einer immer geringeren Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage in die endliche Ruhelage geführt wurde. In analoger Weise ist es wohl zu deuten, wenn auch in irgendwelchen anderen Fällen Torsionen dort ausbleiben, wo sie zu erwarten wären.

Alle für die Ascidia radicalia und caulina geschilderten Versuche führen zu ganz entsprechenden Resultaten bei den Ascidia intermedia, jedenfalls, soweit meine bisherigen Versuche mit dieser nicht allzu häufigen Kannenform zeigen. Ich verzichte deshalb darauf, hier noch einmal spezielle Beispiele zu geben. Aus allen meinen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die Dorsiventralreaktion der Kanne ein etwa vorhandenes nastisches Bestreben zu überwinden vermag, und daß demgemäß der veränderte Aufkrümmungstyp der Ascidia intermedia und caulina auf einer Umstimmung der Geodorsiventralität beruht.

Aber die durch diesen Stimmungswechsel hervorgerufene veränderte Aufkrümmungsweise reicht noch nicht zur völligen Erklärung des beobachteten Unterschiedes der Kannenformen aus. Da ja die Alae

der Blattoberseite entsprechen, so müßten die Kannen der Folia caulina ceteris paribus zwischen Sproßachse und Ranke zu stehen kommen. Dies ist aber bei Nepenthes compacta nicht der Fall, sondern bereits, bevor die Ranke nach unten gebogen ist, beginnt sie eine Torsion um 180°, durch die offenbar erreicht wird, daß auch die Ascidia caulina nach außen von der Ranke aus gesehen stehen. Da die Torsion weit oben an der Ranke sichtbar ist, wo diese wohl unzweifelhaft physiologisch radiär ist und die Torsion offenbar durch die Dorsiventralität von Zwischenstück bzw. Kanne hervorgerufen wird, so dürfte hier vielleicht Reizleitung vorliegen. Daß die Rankentorsion durch Dorsiventralitätsverhältnisse bedingt ist, zeigen deutlich Versuche mit invers gestellten Pflanzen. Da in diesem Falle die Ascidia radicalia aus ihrer normalen Dorsiventrallage um 180° abgelenkt werden, so tordieren sich ihre sonst untordierten Ranken um 180°, außer, wenn der geotropische Reiz so überwiegt, daß eine einfache Herabkrümmung der Ranke erfolgt, wodurch die Kanne in die Vertikallage kommt, in der die Dorsiventralität in unserem Falle keine Torsion auslösen kann, und sich nun aufkrümmt.

Übrigens geht aus den Versuchen, in denen letztere Reaktion eintrat, hervor, daß die Kanne kein Mittel besitzt, sich nach außen von der Sproßachse wegzubiegen, daß also keine Exotropie im Sinne Noll's vorliegt. Das beweist auch folgender Versuch: Mehrere junge Ranken mit bereits in Aufkrümmung stehenden Kannen wurden um 180° tordiert, so daß die Kanne nach dem Stamm zu zeigte, und in dieser Lage befestigt, und zwar an einem Punkte, der so hoch an der Ranke lag, daß ihr unterer Teil sich leicht hätte zurücktordieren können. Dies trat indessen nicht ein. Daß also die Kanne der Ascidia caulina nach außen sieht, beruht nicht auf Exotropie, sondern auf Dorsiventralität. Fragt man nach der biologischen Bedeutung dieser Erscheinung, so wird man, wenn man ihr überhaupt eine beimessen will, sie darin erblicken, daß besonders für die oberen Kannen eine Stellung nach außen von Vorteil sein wird, da dadurch den heranfliegenden Insekten der Weg nicht von Ranke und Deckel versperrt wird.

So liegen die Verhältnisse bei Nepenthes compacta, doch zeigen andere Arten ein durchaus abweichendes Verhalten. Zunächst zeigen überhaupt nicht alle Arten einen Wechsel in der Stellung der Kanne zur Ranke, jedenfalls, soweit meine bisherigen Beobachtungen und Literaturstudien ergeben, so z. B. Nepenthes ampullaria und Nepenthes Veitchi. Andererseits kommt durch Variationen der Stellung der Medianebene der Kanne zu der des Blattes, der Stellung der Kanne zu Achse

und Ranke und der Stellung der Alae zur Ranke und durch Kombination dieser Variationen eine außerordentliche Mannigfaltigkeit differenter Verhältnisse bei einer Art sowie bei den verschiedenen Arten zustande. Eine kleine Übersicht mag dies erläutern.

I. Die Medianebenen von Kanne und Spreite fallen zusammen.

1. Die Kanne steht zwischen Achse und Ranke	2. Die Kanne steht nach außen	3. Die Kanne steht seitlich von der Ranke
a) Die Alae sind der Ranke zugewandt, z. B. bei Nepenthes Dicksoniana	a) Die Alae sind der Ranke zugewandt, z. B. Ascidia radicalia von Nepenthes compacta	a) Die Kanne ist rechts seitlich aufgekrümmt (von der Achse aus gesehen), z. B. bei Nepenthes maculata
b) Die Alae sind der Ranke abgewandt, z. B. bei Nepenthes mixta und Nepenthes ventricosa	b) Die Alae sind der Ranke abgewandt, z. B. Ascidia caulina von Nepenthes compacta, z. B. bei Nepenthes mixta, ventricosa	b) Die Kanne ist links seitlich aufgekrümmt, z. B. bei Nepenthes maculata, bei den Ascidia intermedia von Nepenthes compacta

II. Die Medianebenen von Kanne und Spreite bilden einen Winkel miteinander.

Hier müßte für jeden Winkel, den die Medianebenen miteinander bilden, das obige Schema wiederholt werden, doch liegen hierfür nicht genügend Beobachtungen und wohl auch Vorkommnisse vor.

Diese außerordentliche Mannigfaltigkeit wirkt nach dem bis jetzt über die Reizbarkeit von Nepenthes compacta Gesagten sehr befremdend. Es ist darnach nicht recht verständlich, wie es möglich ist, daß z. B. bei Nepenthes Dicksoniana die Alae der Ranke zugekehrt sind und doch die Kanne zwischen Achse und Ranke steht; denn einmal hat ja hier eine Rankentorsion um 180° stattgefunden, wovon man sich an jeder Ranke überzeugen kann, ein Zeichen dafür, daß die Kanne bestrebt ist, die Alae auf die Unterseite zu bringen, andererseits ist die Aufkrümmung der Kanne so erfolgt, daß die Alae während der Aufkrümmung oben lagen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß hier eine Umstimmung der Dorsiventralität bei ein und derselben Kanne im Laufe der Entwicklung vorliegt, derart, daß zunächst die Rankentorsion eintrat, weil die normale Dorsiventrallage der jungen Kanne um 180° von der abwich, in der sie angelegt wurde, in der ja die Alaeseite oben lag, daß sich aber dann, als die Aufkrümmung begann, die dorsiventrale Ruhelage wieder um 180° verschoben hatte, so daß nunmehr die Alaeseite nach oben und dadurch die Kanne zwischen Sproßachse und Ranke gelangte. Doch habe ich Nepenthes Dicksonania

nur in einem Exemplar im Winter im Dahlemer Botanischen Garten zu beobachten Gelegenheit gehabt, also nicht die Entwicklung der Kanne beobachten und Experimente anstellen können. Deshalb ist es auch leicht möglich, daß hier die Torsion der Ranke irgendwelche anderen autogenen oder aitiogenen Ursachen hat.

Der unter 1 b angeführte Fall: „Kanne zwischen Achse und Ranke, Alae von der Ranke abgewandt“ beruht darauf, daß hier keine Rankentorsion um 180° stattgefunden hat wie bei den Ascidia caulina von Nepenthes compacta. — Ob dies darauf zurückzuführen ist, daß die junge Ranke die Vertikale erreicht, bevor eine Torsion infolge von Dorsiventralität der Kanne eintreten kann, ob in diesen Fällen irgendwelche Glieder der Reizkette des Dorsiventralreizes ausgeschaltet sind, ob und welche anderen Gründe in Frage kommen, habe ich bei meinen zunächst hauptsächlich auf möglichste Klarstellung der Verhältnisse bei Nepenthes compacta gerichteten Untersuchungen bisher ebensowenig feststellen können, wie die Ursachen, die außer der Dorsiventralität der Kanne, die Stellung der Medianebene der Kanne zu der der Spreite bedingen. Daß solche Ursachen vorhanden sein müssen, geht aus den außerordentlich häufigen Abweichungen von der zu erwartenden Stellung mit Sicherheit hervor. Wahrscheinlich spielen hierbei durch Wachstum fixierte Ungleichgewichtslagen eine große Rolle.

Ich will noch einige Beispiele für die oben erwähnte Mannigfaltigkeit der Reaktionsmöglichkeit bei ein und derselben Versuchsanordnung geben: Versuch 61, s. Fig. 34. Kanne und Ranke parallel, invers gestellt. Kanne und Ranke haben Reaktionsfreiheit. Entweder biegt sich die Ranke am Ende vertikal nach unten, so daß die Kanne wieder normal steht, oder die Kanne sucht sich nach oben zu biegen unter Erweiterung ihres Winkels mit der Ranke. Im zweiten Falle hatte offenbar die Ranke bereits die Krümmungsfähigkeit verloren, die Kanne und Kannenbasis aber noch nicht, wie diese ja stets länger reaktionsfähig bleiben. In einem Versuche, der sich vom vorigen nur dadurch unterschied, daß die Kanne noch nicht ganz aufgekrümmt war, trat eine Zwischenreaktion auf, indem die Ranke sich am Ende bis in die Horizontale bog, die Kanne die Aufrechtstellung in die normale Lage durch Krümmung in sich selbst infolge stärkeren Wachstums der Unterseite vollendete (Versuch 73, s. Fig. 34). Wieder andere Resultate zeigen ganz analoge Versuche, s. z. B. Versuch 121, s. Fig. 36. Ranke und Kanne bilden einen Winkel zwischen 0° und + 90°, invers gestellt. Entweder biegt sich die Ranke nach unten und führt dadurch die Kanne in die normale Lage oder durch eine Torsion in der Ranke,

nicht weit von der Kannenbasis wird die Kanne in ihre alte Lage geführt. Das mehr oder weniger horizontale, an die Kanne sich anschließende Rankenstück biegt sich nun allmählich vertikal nach unten, indem die Kanne sich gleichzeitig der Ranke parallel stellt. Ebenso liegen die Verhältnisse in Versuch 43, s. Fig. 34. Ranke und Kanne zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt; so gelegt, daß Alae horizontal nach unten. Durch Torsion der Ranke gelangt die Kanne in normale Stellung. Nun wächst das an die Kanne grenzende Stück der Ranke zunächst in horizontaler Richtung weiter, bis es etwa 2 cm lang ist, und biegt sich dann positiv geotropisch nach unten, wodurch die Kanne zunächst aus ihrer Gleichgewichtslage entfernt wird, die sie erst durch weitere Aufkrümmung wieder erlangt. Es kann aber auch in diesem Falle lediglich durch Niederbiegen der Ranke die normale Lage erreicht werden. Die Ebene der Herabkrümmung der Ranke variiert ebenfalls. Fast stets erfolgt die Herabkrümmung in der Ebene von Kanne und Ranke, hin und wieder aber auch seitlich, also senkrecht zur normalen Medianebene von Kanne und Ranke. Wenn eine Torsion eintritt, so beruht dies offenbar darauf, daß sich zunächst der Reiz der Ablenkung aus der dorsiventralen Gleichgewichtslage geltend macht, dann erst der positive Geotropismus der Ranke. Die Versuche, die ich hier in groben Zügen geschildert habe, erfordern zur völligen Klärung eine sehr eingehende Analyse mit genauer Beobachtung der Wachstumsverhältnisse des Mittelstückes und angrenzenden Rankenstückes; bis jetzt habe ich eine solche noch nicht durchgeführt.

Schließlich sollen noch einige abweichende, nicht in den Rahmen meiner sonstigen Versuchsergebnisse passende Reaktionen beschrieben werden: Versuch 76, s. Fig. 36. Eine zwischen 0^0 und 90^0 aufgekrümmte Kanne wird vertikal gestellt. Sie entwickelt sich trotz völliger Reaktionsfreiheit und Wachstumsfähigkeit von Kanne und Ranke in dieser Lage weiter. Versuch 73, s. Fig. 36. Ein Ascidium intermedium zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, wird invers gestellt. Die Kanne biegt sich parallel zur Ranke und entwickelt sich in dieser Lage.

Ich begnüge mich mit der Anführung dieser zwei Beispiele und weise darauf hin, daß naturgemäß bei einem so empfindlichen, so komplizierten und außerdem in unseren Gewächshäusern unter nicht völlig normalen Lebensbedingungen gedeihenden Objekte wie Nepenthes, das nicht seltene Vorkommen derartiger vom Typischen abweichender Fälle selbstverständlich ist. Es geht aber daraus hervor, daß man, um zu einer klaren Einsicht der vorhandenen physiologischen Gesetzmäßigkeiten zu gelangen, sich nicht auf die Ergebnisse weniger Versuche

stützen darf, sondern nur auf die Ergebnisse von möglichst extensiv nach allen Richtungen hin in großer Zahl durchgeführter Versuche. Obwohl ich viele hunderte von Versuchen angestellt habe, ist das Bild, das ich vom reizphysiologischen Verhalten des Nepenthaceen-Blattes geben konnte, noch sehr unvollständig. Ich habe an zahlreichen Stellen die Lücken angedeutet, doch hat mich der Ausbruch des Krieges daran verhindert, meine an einzelnen Punkten bereits weitergeführten Untersuchungen zum völligen Abschluß zu bringen.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Die Entwicklungsgeschichte der Primär- und Folgeblätter wird untersucht, und die wichtigsten Ansichten über die morphologische Bedeutung des Nepenthaceen-Blattes werden erörtert. Die Auffassungen von Hooker und Bower werden als unbegründet, die von Macfarlane als den Prinzipien der entwicklungsgeschichtlichen Morphologie widersprechend zurückgewiesen. Die tatsächlichen Befunde sind vereinbar mit zwei Ansichten:

a) Die Kanne entspricht dem Oberblatt, die Ranke dem Blattstiel, die Spreite dem Blattgrund (Goebel).

b) Kanne, Ranke, Spreite sind Teile einer Lamina (Wunschmann).

2. Die Primärkannen von Nepenthes ampullaria besitzen eine Gleitzone, die Folgekannen nicht. Daraus geht hervor, daß die Gleitzone eine primäre Bildung ist.

3. Der nach außen und innen geschlagene Rand der Folgekannen hat sich aus einem einfachen nach innen geschlagenen Rand entwickelt, wie ihn die Primärkannen von Nepenthes ampullaria zeigen.

4. Die Nepenthaceen-Drüsen folgen zwei entwicklungsgeschichtlich und funktionell verschiedenen Typen:

a) Hydathoden, b) Nektar- und Verdauungsdrüsen. Die Insektivorie hat sich bei Nepenthes und Sarracenia aus der Anlockung von Insekten zu Betäubungszwecken entwickelt.

5. Die Randdrüsen sind anatomisch den Verdauungsdrüsen im wesentlichen gleich gebaut. Entwicklungsgeschichtlich sind aber die Verdauungsdrüsen epidermale, die Randdrüsen bis auf eine Außenschicht subepidermale Gebilde.

6. Die Verdauungsdrüsen einer Kanne zeigen bei vielen Arten Dimorphismus hinsichtlich Größe, Zahl und Überwallung ihrer Zellen. Bei Nepenthes ampullaria sind die Drüsen der Primärkannen ohne Überwallung, die der Folgekannen stark überwallt.

7. Nepenthaceen, Sarraceniaceen, Droseraceen bilden eine natürliche Reihe. Als neue Verwandtschaftspunkte zwischen Droseraceen und Nepenthaceen sind hervorzuheben: Pollentetraden, Reduktion der Primärwurzel, Bewurzelung durch Adventivwurzeln, Bildung drüsentragender Tentakel gleicher Entstehung.

8. Aus Stecklingen kann man Rückschlagsformen erzielen. Teils kennzeichnen sie sich als solche nur durch Reduktion der Ranke, teils sitzt bei ihnen wie bei den Primärblättern die Kanne auf der Unterseite der Spreite.

9. Versuche über Wasserausscheidung zeigen, daß Nepenthes funktionstüchtige Hydathoden besitzt. Die Transpiration ist nach vergleichenden Messungen normal, die Assimilation nicht beträchtlich. Irgendwelche Schlüsse über die Ökologie der Insektivorie lassen sich hieraus nicht ziehen.

10. Ranke und Kanne bilden zunächst annähernd einen gestreckten Winkel, dann biegt sich die Kanne an ihrer Basis aufwärts, bis sie der Ranke parallel steht. Die Ranke ist positiv geotropisch, die Aufkrümmung der Kanne ist geotropisch bedingt, aber keine einfach negativ geotropische.

11. Die Kannen von Nepenthes compacta sind geodorsiventral, im Laufe der Entwicklung der Pflanze findet eine wiederholte Umstimmung der dorsiventralen Ruhelage statt.

Erklärung zu den Tabellen.

R = Ranke | ↓ = biegt sich nach unten
K = Kanne | ↑ = biegt sich nach oben
mit Torsion = Torsionswinkel von 0°—180°.

Kanne horizontal.

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden Gerade			
alae horizontal	1) R ↓	2) R ↓	3) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	4) R ↓	5) R ↓	6) K ↑
alae vertikal nach unten	7) R ↓	8) R ↓	9) K ↑
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	10) R ↓	11) R ↓	12) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	13) Normale Lage	14) Keine Reaktion	15) K ↑
alae vertikal nach unten	16) R ↓	17) R ↓	18) K ↑
K und R sind parallel			
alae horizontal	19) R ↓	20) R ↓	21) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	22) R ↓	23) R ↓	24) K ↑
alae vertikal nach unten	25) R ↓	26) R ↓	27) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen —90° und 0°			
alae horizontal	28) R ↓	29) R ↓	30) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	31) R ↓	32) R ↓	33) K ↑
alae vertikal nach unten	34) R ↓	35) R ↓	36) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen 0° und +°90			
alae horizontal	37) R ↓	38) R ↓	39) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	40) R ↓	41) R ↓	42) K ↑
alae vertikal nach unten	43) R ↓ R-Torsion	44) R ↓	45) K ↑

Kanne vertikal.

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden eine Gerade			
Lage -90^0	46) Normale Lage	47) Keine Reaktion	48) K ↑
Lage $+90^0$	49) R ↓	50) R ↓	51) K entwickelt sich in Lage $+90^0$
K und R bilden ∢ 90^0			
Lage -90^0	55) R ↓, K biegt sich gleichzeitig der Ranke zu	56) R ↓	57) K versucht sich aufzubiegen
Lage $+90^0$	58) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	59) R ↓	60) K entwickelt sich in Lage $+90^0$
K und R sind parallel			
Lage -90^0	61) R ↓	62) R ↓	63) K sucht sich aufzubiegen
Lage $+90^0$	64) Normale Lage	65) Keine Reaktion	66) Keine Reaktion
K und R bilden ∢ zwischen -90^0 und 0^0			
Lage -90^0	67) R ↓	68) R ↓	69) K. sucht sich aufzubiegen
Lage $+90^0$	70) R ↓	71) R ↓	72) K entwickelt sich in Lage $+90^0$
K und R bilden ∢ zwischen 0^0 und $+90^0$			
Lage -90^0	73) R ↓	74) R ↓	75) K. sucht sich aufzubiegen
Lage $+90^0$	76) R ↓	77) R ↓	78) K. biegt sich zurück, dann auf

Kanne schräg nach oben.
(∢ zwischen 0° und + 90°.)

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden eine Gerade			
alae horizontal	124) R ↓	125) R ↓	126) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	127) R ↓	128) R ↓	129) K ↑
alae vertikal nach unten	130) R ↓	131) R ↓	132) K ↑
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	133) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	134) R ↓	135) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	136) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	137) R ↓	138) K biegt sich zurück, dann ↑
alae vertikal nach unten	139) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	140) R ↓	141) K ↑
K und R sind parallel			
alae horizental	142) R ↓	143) R ↓	144) K ↑
alae vertikal nach oben	145) R ↓	146) R ↓	147) K ↑
alae vertikal nach unten	148) R ↓	149) R ↓	150) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ zwischen — 90° und 0°			
alae horizontal	151) R ↓	152) R ↓	153) K ↑
alae vertikal nach oben	154) R ↓	155) R ↓	156) K ↑
alae vertikal nach unten	157) R ↓	158) R ↓	159) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ zwischen 0° und + 90°			
alae horizontal	160) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	161) R ↓	162) K ↑
alae vertikal nach oben	163) Normale Stellung	164) Keine Reaktion	165) K ↑
alae vertikal nach unten	166) R ↓	167) R ↓	168) K ↑

Kanne schräg nach unten.
(∢ zwischen — 90° und 0°.)

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden Gerade			
alae horizontal	79) R ↓	80) R ↓	81) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	82) R ↓	83) R ↓	84) K ↑
alae vertikal nach unten	85) R ↓	86) R ↓	87) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	88) R ↓ biegt sich gleichzeitig der Ranke zu	89) R ↓	90) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	91) R ↓	92) R ↓	93) K ↑
alae vertikal nach unten	94) R ↓	95) R ↓	96) K sucht sich aufzubiegen
K und R sind parallel			
alae horizontal	97) R ↓	98) R ↓	99) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	100) R ↓	101) R ↓	102) K ↑
alae vertikal nach unten	103) R ↓	104) R ↓	105) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen — 90° und 0°			
alae horizontal	106) R ↓	107) R ↓	108) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	109) K ↑	110) Keine Reaktion	111) K ↑
alae vertikal nach unten	112) R ↓	113) R ↓	114) K sucht sich aufzukrümmen
K und R bilden ∢ zwischen 0° und + 90°			
alae horizontal	115) R ↓	116) R ↓	117) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	118) R ↓	119) R ↓	120) K ↑
alae vertikal nach unten	121) R ↓, oft R-Torsion	122) R ↓, oft R-Torsion	123) K sucht sich aufzubiegen

Benutzte Literatur.

Baillon, H. M., Sur quelques points de l'organisation des Nepenthes. Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Paris, 1886.

Ders., Histoire des plantes, Vol. IX.

Bobiscut, O., Über den Funktionswechsel der Spaltöffnungen in der Gleitzone der Nepentheskannen. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat.-Kl., Bd. CXIX, 1. Abt., 1910.

Bower, F. O., On the comparative Morphology of the leaf. Phil. Trans. of the Roy. Soc. 1889.

Ders., On the pitcher of Nep., a study in the Morphology of the leaf. Annals of Botany 1889/90, Vol. III.

Clautriau, G., La digestion dans les urnes de Nepenthes. Mém. de l'Acad. Roy. Belg. 1900.

Czapek, Fr., Über die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII.

Darwin, Ch., Die insektenfressenden Pflanzen. Stuttgart 1876.

Dickson. On the structure of the pitcher in the seedling of Nep., as compared with that in the adult plant. Proc. of the Roy. Soc. Edinbourgh 1883.

Diels, L., Droseraceae in „Das Pflanzenreich". Herausgeg. von A. Engler.

Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904, Bd. XCIII.

Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI.

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1891/95.

Haberlandt. G., Über wassersezernierende und absorbierende Organe, II. Abh. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1895, Bd. CIV.

Ders., Die Sinnesorgane im Pflanzenreiche zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909.

Ders., Eine botanische Tropenreise, 2. Aufl., 1910.

Heide, F., Observations on the corrugated rim of Nep. Bot. Tidsskr. 1910, Bd. XXX.

Heinricher, E., Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck 1902.

Ders., Nachtrag zur Abhandlung: Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck 1903.

Ders., Zur Biologie von Nep., speziell der javanischen Nep. melamphora. Ann. du Jard. Buitenzorg 1906, Bd. XX.

Holle, H., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora 1915, N. F., Bd. VIII.

Hooker, J. D., On the origin and development of the pitcher of Nep. Trans. of the Linn. Soc. 1859, Vol. XXII.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1913, 3. Aufl.

Kaufholz, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Rostock 1888. Dissertation.

Kniep, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII.

Kny u. Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nep. Ber. d. D. bot. Ges. 1885, Bd. III.

Korthals, Over het Geslacht Nepenthes. Verhandelingen over de Naturlijke Geschiedenis der nederlandschen overzeesche bezittingen. Botanie. Leiden 1839—42.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte 1911, Bd. III, 1.

Macfarlane, Observations on Pitchered Insektivorous. Ann. of Bot. 1889, 1893, Vol. III u. VII.

Ders., Nepenthaceae in „Das Pflanzenreich". Herausgeg. von A. Engler, IV, 3, 1908.

Massart, Un botaniste en Malaisie. Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belg., Vol. XXXIV.

Noll, F., Über die normale Stellung zygomorpher Blüten. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg 1885, I, II.

Ders., Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Oudemans, De bekerplanten 1863.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie 1896—1904.

Ders., Über fleischfressende Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb. 1877, Bd. VI.

Renner, O., Die Wasserversorgung der Pflanzen. Handw. d. Naturwissensch. 1913, Bd. X.

Schmidt, G., Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen. Flora 1912, Bd. CIV.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899.

Solms, H., Graf, Referat über Heinricher, Zur Biologie von Nep. Bot. Zeit. 1907.

Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV.

Veitch, H. J., Nepenthes. Journ. of the Roy. Horticult. Soc. 1897.

Vines, The proteolytic Enzyme of Nep. Ann. of Bot. 1897/98, 1901, Vol. XI, XII, XV.

Völcker, On the chemical composition of the fluid in the ascidia of Nep. Ann. and mag. of nat. hist. 1848, Vol. IV.

De Vries, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1872, Bd. I.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1901.

Wunschmann, E., Über die Gattung Nepenthes. Dissertation. Berlin 1872.

Ders., Nepenthaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1891, Bd. III, Abt. 2.

Zacharias, O., Anatomie des Stames von Nepenthes. Dissertation 1877.

Die Literatur konnte nur bis Juli 1914 benutzt werden.